

Л.И. Карамушко

Биоэнергетика рыб северных морей



НАУКА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

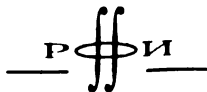
Л.И. Карамушко

Биоэнергетика рыб северных морей



МОСКВА НАУКА 2007

УДК 59
ББК 28.693.32
К21



*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту № 06-04-62020*

Ответственный редактор
доктор биологических наук *М.И. Шатуновский*

Рецензенты:
доктор биологических наук *Ю.С. Решетников*,
кандидат биологических наук *О.В. Карамушко*

Карамушко Л.И.

Биоэнергетика рыб северных морей / Л.И. Карамушко ; [отв. ред. М.И. Шатуновский] ; Мурман. мор. биол. ин-т КНЦ РАН. – М. Наука, 2007. – 253 с. – ISBN 5-02-034157-6 (в пер.).

Монография – сводка данных по биоэнергетическим характеристикам арктических и бореальных видов рыб северных морей. Выявлены основные механизмы регулирования скорости метаболизма под влиянием температуры при различных типах температурных реакций; проведен сравнительный анализ скорости метаболизма и соотношений его отдельных форм у арктических рыб и рыб из других климатических зон Мирового океана; определена эффективность продуцирования вещества у исследуемых рыб при разных температурах; установлены связи биоэнергетической специфики рыб северных морей с процессами их роста и воспроизводства.

Для зоологов, ихтиологов, физиологов, специалистов рыбного хозяйства.

Темплан 2006-II-135

ISBN 5-02-034157-6

© Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, 2007
© Карамушко Л.И., 2007
© Редакционно-издательское оформление. Издательство “Наука”, 2007

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Список обозначений и сокращений	8
Глава 1	
Объекты и методы исследования	10
Глава 2	
Энергетический обмен и факторы, определяющие его интенсивность	21
2.1. Влияние температуры на скорость энергетического обмена. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса	21
2.1.1. Температурные условия обитания исследуемых рыб	23
2.1.2. Влияние температурных условий на особенности географического распределения рыб	28
2.1.3. Количественные закономерности влияния температуры на скорость энергетического обмена	39
2.2. Скорость энергетического обмена и размеры тела рыб	49
2.3. Скорости энергетического обмена и метаболический диапазон у рыб	52
2.3.1. Скорость энергетического обмена у рыб разных экологических групп	52
2.3.2. Скорости активного обмена у рыб	57
2.3.3. Закономерности изменения скоростей энергетического обмена у мойвы <i>Mallotus villosus villosus</i> (Müller, 1776), находящейся в различных физиологических состояниях	85
Глава 3	
Влияние питания исследованных видов рыб на скорость их энергетического обмена и специфическое динамическое действие (СДД) пищи	94
3.1. Анализ основных характеристик СДД пищи при однократном кормлении рыб после голодания	96
3.2. Анализ СДД пищи у рыб, находящихся в режиме постоянного кормления	107
Глава 4	
Скорости энергетического обмена и метаболические адаптации у рыб разных широт	112
4.1. Эволюция представлений о закономерности изменения скоростей энергетического обмена при низких температурах. Анализ гипотезы метаболической компенсации	112

4.2. Адаптации у рыб северных морей в свете гипотезы о метаболической компенсации	116
Г л а в а 5	
Избираемые температуры и поведение полярных рыб в термоградиентных условиях	141
5.1. Реакции рыб на изменения температуры среды	142
5.2. Толерантность полярных рыб к высоким температурам	143
5.3. Избираемые арктическими и бореальными видами рыб температуры	152
Г л а в а 6	
Эволюционные аспекты воспроизводства рыб высоких широт	156
6.1. Основные принципы взаимосвязи размера икринок, плодовитости и объема генеративной продукции морских рыб с типом икрометания и характером их географического ареала	156
6.2. Основные закономерности изменения репродуктивных признаков у бореальных и полярных видов морских рыб	163
Г л а в а 7	
Особенности энергетики питания и роста морских рыб, обитающих в высоких широтах	168
7.1. Количественные закономерности потребления пищи морскими рыбами в экспериментальных условиях	168
7.2. Взаимозависимость роста и скорости энергетического обмена. Эффективность роста у рыб северных морей	187
Основные выводы	221
Заключение	223
Литература	225

*Памяти отца своего
Ивана Михайловича Бабушкина
(1927–2001)*

благоговейно посвящает

автор

ВВЕДЕНИЕ

В комплексе современных исследований по биологической продуктивности водных экосистем биоэнергетическое направление занимает важное место, а его основными составляющими являются исследования энергетического обмена, роста и генеративного обмена отдельных видов гидробионтов и ассимиляции пищи ими. Разработка эколого-физиологических аспектов этого направления для водных животных связана прежде всего с исследованиями В.С. Ивлева (1939) и Г.Г. Винберга (1956), поскольку именно в этих работах были заложены фундаментальные основы изучения биоэнергетики рыб. Отдельные аспекты этой проблемы на протяжении многих лет интенсивно разрабатывались как отечественными, так и зарубежными исследователями (Карзинкин, 1952; Строганов, 1962; Шульман, 1972; Кляшторин, 1973; Шатуновский, 1980; Озернюк, 1985, 2000; Белокопытин, 1990; Яржомбек, 1996; Новиков, 2000; Steele, 1965; Hoar et al., 1979; Tytler, Calow, 1985; Jobling, 1993 и др.).

В последние годы ученые интенсивно исследуют особенности биоэнергетики многих бореальных и тропических видов рыб. В то же время остается ряд нерешенных вопросов биоэнергетики высокоширотных морских рыб, принадлежащих к разным экологическим группам.

Специфика жизнедеятельности полярных морских организмов заключается в том, что они обитают при низких и даже отрицательных температурах. 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 – высокопродуктивные области Мирового океана. Пробле-

ма состоит в том, чтобы выявить комплекс физиологических и биохимических адаптаций у полярных пойкилотермных организмов к существованию при низких температурах.

Эта проблема имеет и два важнейших практических аспекта:

1. Необходима (особенно учитывая перелом многих видов рыб приарктических и приантарктических регионов) оценка продукционных показателей популяций, в том числе на основе экспериментальных исследований скоростей энергетического обмена. Существенное значение при этом имеют эколого-физиологические исследования, выясняющие количественные закономерности потребления пищи, а также влияние температуры на скорость энергетического обмена, рост и на распределение энергии на эти процессы.

2. В связи с развитием товарного рыбоводства морских видов рыб необходимы данные по оценке их пищевых потребностей, по количественным характеристикам роста (являющегося выражением единого общего процесса – онтогенеза) и скорости энергетического обмена.

Основной целью исследований, положенных в основу монографии, являлось выявление закономерностей энергетического обмена у рыб северных морей. Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

- определить скорости стандартного и пищевого метаболизма у рыб разных экологических групп, обитающих в высоких широтах;

- выявить основные механизмы регулирования скорости энергетического обмена под влиянием температуры при различных типах температурных реакций, таких как острая реакция, акклимация, акклиматизация и адаптация;

- исследовать максимальный аэробный размах активности у рыб высоких широт по сравнению с бореальными и тропическими видами;

- определить степень использования энергии ассимилированной пищи на рост (коэффициент K_2) у исследуемых рыб при разных температурах;

- провести сравнительный анализ скорости энергетического обмена и соотношений его отдельных форм у арктических рыб и у рыб из других климатических зон Мирового океана;

- установить связи биоэнергетической специфики рыб северных морей с процессами их роста и воспроизводства.

Автор считает приятным долгом выразить искреннюю благодарность своему научному руководителю профессору Михаилу Ильичу Шатуновскому за постоянную и существенную помощь, поддержку на всех этапах моих исследований.

Я благодарна сотрудникам Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН профессору Юрию Степановичу Решетникову и Ольге Александровне Поповой за их ценные советы, рекомендации и доброжелательную критику при написании этой монографии.

Хочу выразить свою признательность и заведующему лабораторией ихтиологии в 1984–1991 гг. Эмме Львовне Орловой за ее активную поддержку в период организации и проведении экспериментальных работ в пос. Дальние Зеленцы, а также нынешнему заведующему отделом ихтиологии и физиологии рыб Мурманского морского биологического института Кольского научного центра РАН Олегу Владимировичу Карамушко, без постоянной помощи которого невозможно было бы выполнить эти исследования.

Я искренне благодарна профессорам Университета Тромсе Йоргену Шоу Христиансену и Свейну Эрику Февольдену за прекрасную возможность в течение 9 лет (1994–2002 гг.), пользуясь самым современным оборудованием, выполнять экспериментальные работы на биологической станции Норвежского института аквакультуры и рыболовства (г. Тромсе).

СПИСОК ОБОЗНАЧЕНИЙ И СОКРАЩЕНИЙ

A	– скорость ассимиляции (использования организмом усвоенной части потребленной пищи) ($A = Q + P$)
<i>ad libitum</i>	– до насыщения, сколько угодно
C_0	– концентрация растворенного кислорода
C_w	– удельная скорость роста массы тела особи
F	– скорость пищевого обмена, мг (мл) O_2 ч ⁻¹ экз ⁻¹ , мг (мл) O_2 ч ⁻¹ г ⁻¹
GSI	– коэффициент зрелости или гонадо-соматический индекс, %
h	– период времени, ч
K_1	– коэффициент, показывающий эффективность использования потребленной пищи на рост
K_2	– коэффициент, показывающий эффективность использования ассимилированной пищи на рост
k	– константа, выражающая степень зависимости изучаемой скорости энергетического обмена Q от температуры
KF	– критерий Фишера
l	– длина тела особи
N	– количество опытов
n	– количество особей, экз.
P	– абсолютная скорость роста массы тела особи, г сут ⁻¹ , г год ⁻¹
PE	– энергосодержание прироста массы тела, кал/сут, ккал/год
P_g^E	– генеративный рост (формирование и вымет половых продуктов), кал/сут, ккал/год
P_s^E	– скорость соматического роста особи, кал/сут, ккал/год
p	– уровень значимости, или вероятность ошибки, выраженная в долях единицы
Q	– скорость энергетического обмена (скорость потребления кислорода), мг (мл) O_2 ч ⁻¹ экз ⁻¹ , мг (мл) O_2 ч ⁻¹ г ⁻¹
Q^E	– затраты энергии на обмен, кал/сут, ккал/год
Q_{10}	– температурный коэффициент Вант-Гоффа
q	– коэффициент, показывающий, во сколько раз скорость процесса возрастает при повышении температуры на 1 °C
R	– суточный (годовой) рацион (скорость потребления пищи), г/сут, г/год, % массы тела

R^E	– энергосодержание потребленной за определенное время пищи, кал/сут, ккал/год
R^8	– универсальная газовая постоянная (1,986 или ≈ 2 кал/моль градус)
R_{maint}	– суточный (годовой) рацион, поддерживающий жизнедеятельность организма (минимальная скорость потребления пищи), г/сут, г/год, % массы тела
R_{max}	– суточный (годовой) максимально возможный рацион, г/сут, г/год, % массы тела
R_{vol}	– объем респирометра, л
S	– скорость стандартного обмена, мг (мл) O_2 ч ⁻¹ экз ⁻¹ , мг (мл) O_2 ч ⁻¹ г ⁻¹
T	– температура, К
t	– температура, °С
U	– энергосодержание неусвоенной пищи, кал/сут, ккал/год
W	– масса тела особи, г
КИТ	– конечная избираемая температура
ОИТ	– “острое” избирание рыбами температуры
ППП	– продолжительность переваривания пищи
СДД	– специфическое динамическое действие пищи
сем.	– семейство
β	– значение экспоненты

Глава 1

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в морской аквариальной Мурманского морского биологического института в 1985–1992 гг. После закрытия экспериментальной базы в поселке Дальние Зеленцы работы были продолжены на биологической станции Норвежского института аквакультуры и рыболовства (г. Тромсе) с 1994 по 2002 гг. Изложенные в работе результаты получены на представителях массовых видов рыб (табл. 1) Баренцева и Норвежского морей.

Для исследований материал – атлантическую треску *Gadus morhua morhua* L., полосатую *Anarhichas lupus lupus* L. и пятнистую *Anarhichas minor* Olafsen зубатку, морскую камбалу *Pleuronectes platessa* L., атлантическую длинную камбалу *Glyptocephalus cynoglossus* (L.) – собирали во время траления донным тралом в прибрежье Мурмана (Кильдинская банка, Западный прибрежный район Баренцева моря). Речную камбалу *Platichthys flesus* (L.) отлавливали неводом в опресненных участках заливов в районе п. Дальние Зеленцы, а также в р. Рында. После доставки рыб в аквариальную отбирали по внешним признакам наиболее здоровых особей и помещали их либо в кафельные кольцевые бассейны объемом 1100 л каждый, либо в аквариумы объемом 120–300 л с проточной морской водой (выбор емкости зависел от размерных характеристик рыб). Рыбы содержались в этих емкостях при естественной температуре до тех пор, пока не начинали добровольно питаться. Сроки выдерживания рыб определялись индивидуальными особенностями.

Сайка *Boreogadus saida* (Lepechin, 1774) была поймана с использованием донного трала в юго-восточной части Баренцева моря, у Новой Земли (70° с.ш., 54° в.д.) (район обитания наиболее многочисленной популяции сайки, называемой восточнобаренцевоморской или новоземельской), а также у западного Шпицбергена. Особи сайки, доставленные на биологическую станцию университета г. Тромсе, размещались в бассейны с проточной

Т а б л и ц а 1
Количество выполненных экспериментов

Вид рыб	Масса одной особи, W, г	Количество опытов N при исследовании				Годы работ
		метаболизма	питания	роста	избирательности температур	
<i>Mallotus villosus villosus</i> (Müller)	12 –54	400	–	–	–	1999–2002
<i>Boreogadus saida</i> (Lepechin)	11 –138	925	160	160	200	1994–2002
<i>Gadus morhua morhua</i> L.	30 –2000	1050	450	350	–	1985–1992
<i>Anarhichas lupus lupus</i> L.	100 –4000	900	450	350	–	1985–1992
<i>Anarhichas minor</i> Olafsen	1800 –5000	–	200	–	–	1985–1989
<i>Pleuronectes platessa</i> L.	5 –2000	900	500	400	–	1985–1992
<i>Platichthys flesus</i> (L.)	30 –180	–	300	50	–	1985–1990
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i> (L.)	100 –800	200	–	–	–	1988–1989

морской водой, где и проходили адаптационный период в контролируемых температурных условиях.

Баренцевоморскую мойву *Mallotus villosus villosus* (Müller) отлавливали в районе нахождения ее нерестилищ (71°04' с.ш., 28°27' в.д.) около селения Гамвик (Северная Норвегия) пелагическим тралом в верхнем 20-метровом слое (траление осуществлялось в течение 5 мин). Живые половозрелые самцы ($n \approx 1100$ экз.) и самки ($n \approx 400$ экз.) мойвы в хорошем состоянии были доставлены на биологическую станцию университета г. Тромсе (широта 70° с.ш.), где их содержали в квадратных бассейнах (3 м³) с проточной морской водой при температуре 2,5–3,5 °С.

Скорости энергетического обмена. Измерения скорости потребления кислорода (скорости энергетического обмена) проводили в системе проточно-замкнутых респирометров с помощью мембранного кислородного электрода (Кляшторин, 1978). При этом был использован метод “прерванного потока”, что позволило следить за снижением концентрации растворенного кислорода в респирометре. Перемешивание воды в респирометре осуществлялось при помощи магнитной мешалки, скорость оборотов которой была постоянной в течение всего опыта. Содержание кислорода в респирометре через регистрирующий блок (вольтметр В7-38) фиксировали на ленте электронного потенциометра Н-3012, шкалу которого калибровали в значениях концентрации растворенного кислорода, мг/л (рис. 1).

Перед опытом мелких рыб выдерживали в аквариумах, крупных – в бассейнах до полного освобождения желудочно-кишечного тракта. Постоянный контроль за содержанием кислорода в респирометре позволял точно определить момент его падения ниже допустимого предела (75–80% от исходного). Все опыты проводили с 3–4-кратными повторами. В экспериментах по выявлению влияния кормления на уровень энергетического обмена акклиматизированных рыб кормили непосредственно в респирометре.

Расчет скорости потребления кислорода рыбами выполнялся по следующей формуле:

$$Q_2 = [(C_0 - C_t)R_{vol}]t^{-1}, \quad (1)$$

где Q – скорость потребления кислорода, мг O_2 ч⁻¹; R_{vol} – объем респирометра минус объем рыбы, л; t – период измерения, ч; C_0 и C_t – концентрация растворенного кислорода (мг O_2 л⁻¹) в респирометре в начале и в конце измерения соответственно.

Эксперименты проводили в течение целого года, чтобы охватить четыре сезона. Температура воды в период проведения опытов изменялась в соответствии с естественными сезонными колебаниями, составляя летом 7,0–11,0 °С, осенью 2,5–5,0 °С, весной

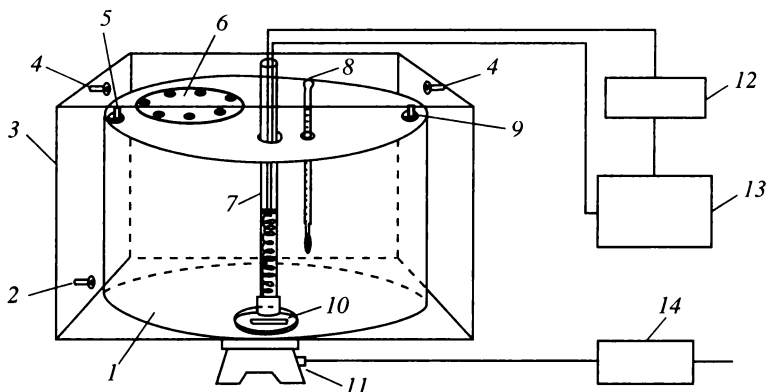


Рис. 1. Схема экспериментальной установки для определения в проточно-замкнутом респирометре метаболических затрат рыб:

1 – респирометр; 2,4 – входное и выходное отверстия термостатирующего аквариума; 3 – термостатирующий аквариум; 5,9 – выходное и входное отверстия респирометра, 6 – герметически закрываемое окно для посадки рыбы; 7 – кислородный датчик; 8 – термометр; 10 – магнитный стержень; 11 – магнитная мешалка; 12 – микроампервольтметр; 13 – самописец; 14 – стабилизатор

0–4,8 °C и зимой (–0,5)–4,0 °C. Таким образом, рыб содержали до опыта и во время него при естественной сезонной температуре, т.е. рыбы находились в устойчивом функциональном состоянии, которое можно считать нормальным условием существования в естественной среде (Ивлева, 1981). К анализу привлекали данные, установленные при температуре среды обитания; полностью исключали приемы, позволяющие пересчитывать показания, полученные в иных температурных условиях, для приведения их к указанной температуре.

Другим не менее важным условием являлась возможность измерить скорости потребления кислорода у рыб, находящихся в состоянии покоя. Это требование могло быть выполнено при выдерживании рыб в течение нескольких часов (не только после отлова, но и после помещения их в респирометрах, функционирующих в проточном режиме), до тех пор, пока у рыб не снималась реакция возбуждения (хэндлинг-стресс). Повышенная скорость потребления кислорода в первое время после помещения рыбы в респирометр отмечена многими исследователями. Еще Кейс (Keys, 1930) рекомендовал предварительно до опытов выдерживать рыб в респираторных сосудах не менее 4 ч, поскольку в его опытах постоянная скорость “стандартного обмена” устанавливалась только через 3–4 ч. Именно это обстоятельство может быть одной из причин расхождения данных, полученных на одном объекте, но с помощью разных приемов измерения (Вин-

берг, 1956). Для различных видов камбал показано, что после помещения их в респирометре у рыб увеличивался уровень молочной кислоты в крови и в мышцах, но в течение 5 ч он восстанавливался до нормы (Duthie, 1980).

По мнению ряда исследователей (Roff, 1973; Ивлева, 1981 и др.), 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), считающего, что скорость энергетического обмена, измеряемая у рыб, практически близка к скорости “обычного обмена”, соответствующего по значению не основному, а рутинному метаболизму (обмену) по Фраю (Fry, 1958). Здесь необходимо предварительно уточнить, что такое основной обмен.

Понятие “основной обмен” (basal metabolism) возникло в результате исследований на человеке и означало первоначально ту минимальную энергию, которую расходует ночью неподвижный спящий голодный человек в термонеutralной зоне (Дольник, 1968). Однако использование этой характеристики энергетического обмена на других животных оказалось невозможным по ряду причин, вытекающих из самого определения этого показателя. Многие исследователи пытались добиться получения данных по этому показателю, выполняя эксперименты на наркотизированных животных. Но применение наркотизации не всегда приводило к ожидаемым результатам, а даже наоборот, пойкилотермные животные в состоянии глубокого наркоза потребляли больше кислорода и полученные величины не отражали истинных результатов работы внутренних органов сердечно-сосудистой и выделительной систем, органов пищеварения и т.д. (поскольку основной обмен, или обмен покоя, представляет собой затраты на поддержание жизнедеятельности организма).

Ввиду трудностей, которые встречаются при измерении скорости основного обмена или скорости обмена покоя (resting metabolism) у пойкилотермных животных, в частности у рыб, многие авторы говорят о “стандартном обмене” (standard metabolism) (Винберг, 1956), т.е. обмене, измеряемом в доступных для исследователя, но строго стандартных условиях. Таким образом, скорость стандартного обмена отражает тот минимальный уровень расхода энергии, который измеряется при реально достижимой в опыте неподвижности голодного животного, т.е., при минимальной мышечной активности. Обычно этим термином обозначается постоянная скорость энергетического обмена (скорость потребления кислорода), которая устанавливается у рыб, находящихся длительное время в респирометре, работающем в режиме проточной воды. Поскольку

все исследуемые нами виды рыб долгое время выдерживали в респирометре без движений в состоянии покоя в проточной воде, постольку мы считаем, что скорости обмена, измеренные нами у рыб, находившихся в голодном состоянии и без движений, являются показателями скоростей стандартного обмена (S).

Эксперименты по определению скорости стандартного обмена S и максимальной скорости пищевого обмена F (скорости потребления кислорода после разового кормления голодавших до этого рыб) у трески и сайки при температуре от $-0,5$ до $+8$ °C проводили с помощью модифицированного проточного респирометра. Используемый туннельный респирометр имел автоматический пистон, что позволяло регулировать объем камеры в зависимости от размера экспериментальных рыб. Скорость потребления кислорода измеряли кислородным датчиком "Radiometer oxygen electrode" E-5046. Данные по концентрации растворенного кислорода в респирометре через регистрирующий блок "Radiometer PHM71-Mk2/PHM72-Mk-2" фиксировали и анализировали на компьютере. Поэтому мы имели возможность получить достоверные данные о температурной зависимости скорости метаболизма (энергетического обмена).

При исследовании количественных закономерностей изменений скорости энергетического обмена мойвы измерение концентрации растворенного кислорода в респирометрах проводили, используя кислородный электрод "Handy Mk III OxyGuard". До начала измерений каждую особь мойвы помещали в один из двух круглых плексигласовых респирометров объемом 1,9 л, которые были погружены в аквариум объемом 80 л с температурой воды $3,5-4,0$ °C. Для стабилизации скорости энергетического обмена в начале каждой серии экспериментов рыб выдерживали в респирометрах в течение нескольких часов в режиме проточной воды, после чего проток перекрывали. Вращением магнитного стержня с постоянной скоростью под кислородным электродом создавалась гомогенность водного объема на протяжении эксперимента. Продолжительность опыта в среднем составляла 40 мин, поскольку именно за это время концентрация растворенного кислорода снижалась до 80% от исходного уровня, после чего проток воды снова включался с умеренной скоростью (~ 500 мл мин $^{-1}$). После вентилирования респирометров опыты по определению скорости потребления рыбами кислорода были повторены. С каждой рыбой были выполнены 3–8 измерений либо в различное время одного дня, либо в различные дни. Между измерениями в различные дни рыб содержали временно в 60-литровых аквариумах с проточной морской водой при температуре $3,5-4,0$ °C. Регулярные наблюдения за поведением рыб проводили как в течение

эксперимента, так и между ними. Для подтверждения, что уровни кислорода в респирометрах стабильны и микробное потребление кислорода незначительно, закрытые респирометры без рыб были в рабочем состоянии в течение часа в начале и в конце экспериментального периода.

В экспериментах по выявлению влияния кормления на скорость энергетического обмена рыб кормили непосредственно в респирометре. Рыбы всех исследуемых видов проявляли очень высокую пищевую активность, спокойно подплывая к пинцету с кормом в руках экспериментатора. Использование метода “прерванного потока” позволило проследить всю динамику изменений скорости Q потребления рыбами кислорода после приема пищи, так как можно было проводить индивидуальные опыты в течение нескольких дней.

В качестве пищи был использован рыбный корм, энергетический эквивалент которого определяли методом мокрого (бихроматного) сжигания (Гигиняк, 1979). При вычислении использовали оксикалорийный коэффициент 3,38 кал/мг O_2 , т.е. 1 мг $O_2 = 3,38$ кал.

Избирательность температур. Избираемую рыбами температуру определяли, используя контролируемый компьютером и оснащенный видеокамерой термоградиент-прибор, называемый “Преферендум-камерой” (“Preferendum-Chamber-System”) (Schurmann, Christiansen, 1994). В принципе этот прибор – модификация прибора “шатл-бокс” (Neil et al., 1972). Одиночных особей рыб помещали в камеру, и параметры ХУ (положение рыбы и температура внутри камеры) постоянно регистрировали. Кроме того, основываясь на изменениях данных ХУ, термоградиент-прибор дает возможность точно рассчитывать скорость плавания (например, число собственных длин в секунду), а также локомоторное поведение рыб. Оригинальная система была разработана в университете Копенгагена и модифицирована уже в департаменте прикладной физики университета Тромсе (Gärtner, 1996) (рис. 2).

Питание и рост. Эксперименты по скорости потребления различных видов пищи проводили постоянно в течение всего периода исследований (табл. 1). Основное методологическое требование при постановке опытов – фиксирование индивидуального потребления корма каждой рыбой, даже если животные и содержатся в группе. А поскольку каждая величина, привлекаемая для описания связи, должна представлять собой не единичное измерение, а надежную среднюю величину из многих измерений, то необходимо было выполнить достаточно большое количество экспериментов, требующих отработанной методики длительного лабораторного содержания животных. Среднесуточные пищевые рационы опре-

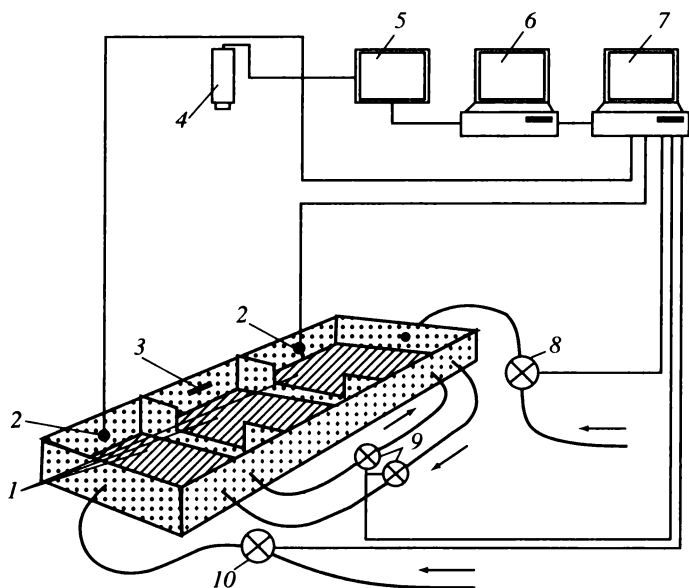


Рис. 2. Экспериментальная установка "Преферендум-камера"

1 – секции; 2 – термометр; 3 – слив; 4 – видеокамеры; 5 – монитор (дисплей) видеокамеры; 6, 7 – компьютеры; 8, 10 – насосы подачи соответственно холодной и горячей воды; 9 – перемешивающие насосы

делялись методом прямого учета (Методическое пособие по изучению питания рыб, 1974). Рассчитаны зависимости скорости потребления пищи от ряда факторов (массы особи, температуры воды и др.). Использованы следующие виды пищи: рыбный корм – из мойвы *Mallotus villosus*, ставриды *Trachurus trachurus*, дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta*, сайды *Pollachius virens*, сайки *Boreogadus saida*, трески *Gadus morhua morhua*, морских окуней *Sebastes* spp.; ракообразные – из креветки *Pandalus borealis*, криля *Euphausia superba*; мяса моллюсков – морского гребешка *Chlamys islandicus* и мидии *Mytilus edulis*.

Кроме того, перед началом экспериментов, чтобы определить уровень потребления, рыб кормили организмами, встречающимися в их питании в естественных условиях: зубаток – морскими ежами *Strongylocentrotus broebachhiensis*, офиурами *Ophiopholis aculeata*, мидиями в створках; камбал – полихетами *Arenicola marina* и мидиями в створках.

Сухое вещество определяли методом высушивания проб в сушильном шкафу при температуре 100–105 °С. Калорийность определяли при 2–3-х повторях методом мокрого (бихроматного) сжигания (Гигиняк, 1979). При вычислениях использовали окси-

калорийный коэффициент 3,38 кал/мг O_2 (т.е. 1 мг $O_2 = 3,38$ кал). Рассчитанный В.С. Ивлевым этот коэффициент после опубликования в немецком журнале (Ivlev, 1934), получил самое широкое признание. Чтобы выразить энергетическое содержание пищи в джоулях использовали переводной коэффициент 4,187, т.е. 1 кал = 4,187 Дж. Значения энергетических эквивалентов основных кормовых организмов и исследуемых рыб представлены в табл. 31 и 32.

Уравнения зависимости суточно максимально возможной скорости потребления пищи (суточного $R_{\max}$ (г/сут)) при кормлении “*ad libitum*” (до насыщения) и скорости потребления пищи R_{maint} (г/сут), поддерживающей жизнедеятельность организма (суточного R_{maint}), от массы тела (W , г) имели следующий вид (Бретт, Гроувс, 1983).

$$R_{\max}(W) = aW^b \quad (2)$$

и

$$R_{\text{maint}}(W) = a'W^{b'} \quad (3)$$

где коэффициенты a , b , a' , b' получены в эксперименте.

В экспериментах по определению потенциальных возможностей роста рыб использовали все вышеуказанные виды рыб. Рыб взвешивали до и после эксперимента.

Анализ различных показателей относительной скорости роста (Винберг, 1966; Мина, Клевезаль, 1976) позволил установить, что наиболее точная оценка относительного прироста в единицу времени – удельная скорость роста (Шмальгаузен, 1935):

$$C_i = (\ln l_{i+1} - \ln l_i) / \theta, \quad (4)$$

где l_i , l_{i+1} – длина тела рыбы в возрасте t_i , t_{i+1} ; $i = 0 + (n - 1)$; θ – интервал дискретности, $\theta = t_{i+1} - t_i$. Приведенное определение применимо также и к другому, не менее важному параметру роста рыб – массе (Riker, 1979):

$$C_w = [(\ln W_2 - \ln W_1) / t_{\text{сут}}] \cdot 100. \quad (5)$$

Расчет энергетических бюджетов рыб проведен по балансовому равенству $P = \Pi + T + H$, предложенному Г.Г. Винбергом (1956). С обозначениями, применяемыми в нашей работе, это уравнение будет иметь вид

$$R^E = P^E + Q^E + U, \quad (6)$$

где R^E – энергосодержание потребленной за определенное время пищи, кал/сут, ккал/год; P^E – энергосодержание прироста

массы тела, кал/сут, ккал/год; Q^E – затраты энергии на обмен в сумме с энергосодержанием конечных продуктов азотного обмена (Винберг, 1986), кал/сут, ккал/год; U – энергосодержание неусвоенной пищи, кал/сут, ккал/год. Входящие в балансовое равенство R^E , P^E и U устанавливали по наблюдениям за ростом и питанием рыб. Результаты наблюдений первоначально были выражены в граммах сырой массы и затем переведены в энергетические единицы (кал, ккал), пользуясь соответствующими энергетическими эквивалентами единиц массы тела, пищи. Скорость затрат энергии на обмен находили по измерению скорости потребления кислорода, принимая, что энергетический эквивалент кислорода или оксикалорийный коэффициент равен 3,38 кал/мг O_2 .

Вычислялось отношение $P^E/(P^E + Q^E)$, т.е. коэффициент K_2 (Ивлев, 1938, 1939; Ивлев, Ивлева, 1948; Хмелева, 1968; Винберг, 1986), показывающий эффективность использования ассимилированной пищи на рост (“эффективность продуцирования вещества”). За длительный период исследований в области продукционной гидробиологии коэффициент K_2 получил много различных названий, таких как “чистая эффективность роста”, “коэффициент эффективности утилизации протеина на рост”, “коэффициент оборачиваемости”, “коэффициент усвоенной пищи на рост”, “коэффициент эффективности утилизации усвоенной пищи на рост”, “эффективность использования ассимилированной пищи на рост” и т.д. Но несмотря на такое разнообразие в терминологии, введенный впервые В.С. Ивлевым (1938) этот коэффициент прежде всего отражает эффективность использования ассимилированной пищи на рост (Винберг, 1986). Коэффициент K_2 был применен нами для описания количественных связей между скоростью роста рыб и скоростью энергетического обмена веществ, поэтому соотношение между P^E , Q^E и K_2 можно выразить в виде $P^E = Q^E K_2 / (1 - K_2)$ или $P^E / Q^E = Q^E K_2 / (1 - K_2)$ (Винберг, 1986).

Для обозначения основных биоэнергетических показателей использованы следующие символы:

- W – масса тела особи (г, кг);
- P – абсолютная скорость роста массы тела особи (г сут⁻¹, г год⁻¹);
- R – рацион, количество пищи, потребленное особью за единицу времени (г сут⁻¹, % массы тела);
- Q – скорость энергетического обмена (скорость потребления кислорода) особи за единицу времени, выраженная в мг, или ммоль (или мл) O_2 , либо в количестве освобожденной энергии (кал, Дж);

C_w – удельная скорость роста, в % массы тела особи в единицу времени;

T и t – температуры, К и °С соответственно;

Q_{10} – температурный коэффициент Вант-Гоффа.

Статистическая обработка проведена с использованием прикладных программ SYSTAT и STATGRAF. Для сравнения уравнений регрессии с двойной логарифмической системой координат применен анализ ковариантности (ANCOVA). Все различия считали достоверными при превышении 95%-ного доверительного уровня ($p < 0,05$), где p – уровень значимости, или вероятность ошибки, выраженная в долях единицы.

Расчеты величин и иллюстрации сделаны с использованием прикладных программ EXCEL, CorelDRAW 9, Adobe Photoshop 5.0.

Глава 2

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕГО ИНТЕНСИВНОСТЬ

2.1. Влияние температуры на скорость энергетического обмена.

Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса

Температура среды – один из ведущих экологических факторов, играющих исключительную роль в жизни пойкилотермных животных. Вся эволюция холоднокровных организмов несет на себе совершенно отчетливый отпечаток приспособления к температурным условиям обитания (Ушаков Б.П., 1958). Но это приспособление в данном случае не является клеточным, а принадлежит принципиально другому типу, который назван Б.П. Ушаковым (1958) “системным”. Под этим термином подразумевается не прямое приспособление всех клеток организма, а приспособление организма как единой системы. Исследованию влияния температурного фактора на скорость биологических процессов всегда уделялось большое внимание при решении проблем как теоретического, так и прикладного характера. Зависимость скорости энергетического обмена от температуры, полученная впервые Эге и Крогом (Ege, Krogh, 1914) для золотой рыбки *Carassius auratus* и названная “стандартной кривой Крома”, была очень подробно исследована Винбергом (1956). В дальнейшем изучению влияния температуры на скорость энергетического обмена у водных эктотермов было посвящено большое количество исследований (Bullock, 1960; Fry, 1967; Precht, 1968; Сломим, 1971; Сущеня, 1972; Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Хочачка, Сомеро, 1988 и др.). Теоретические и методологические аспекты этой проблемы были подробно рассмотрены в монографии И.В. Ивлевой (1981), где ею показано, что представление о способности пойкилотермных организмов регулировать скорость энергетического обмена и проявлять независимость от температуры окружающей среды сложилось исключительно на основании “острых” наблюдений. Таким образом, было преодолено

сложившееся положение, “когда обсуждение результатов сводится в основном к размещению данных по точкам: нормальная кривая – Аррениус – компенсация; соответствие – несоответствие типам адаптации по Прехту или Проссеру”

Многочисленные литературные данные о влиянии температуры на скорость энергетического обмена рыб также дискуссионны и, вероятно, эта проблема еще окончательно не решена. Если у эндотермных организмов минимальная скорость энергетического обмена соответствует термонеutralной зоне, то у эктотермов увеличение температуры окружающей среды ведет к непрерывному увеличению скорости энергетического обмена, и поэтому важное значение приобретает именно количественная оценка влияния температуры на скорость биологических процессов.

Уравнения, претендующие на количественное отражение зависимости скорости биологических процессов от температуры, будут иметь определенный смысл только тогда, когда они относятся к процессам, которые при каждой из рассматриваемых температур протекают с постоянной, независимой от времени скоростью (Винберг, 1983). Наиболее часто принимают, что температурную зависимость скорости биологических процессов (в пределах биокинетических температур) можно представить экспоненциальной функцией температуры: $Q_t = Q_0 e^{kt}$ или $Q_2 = Q_1 e^{k(t_2 - t_1)}$ где Q_t , Q_0 , Q_2 и Q_1 – скорости энергетического обмена ($\text{мг O}_2 \text{ ч}^{-1} \text{ экз.}^{-1}$) при температурах t , 0°C , t_2 и t_1 соответственно, k – постоянная, показывающая степень зависимости скорости энергетического обмена от температуры.

Ускоряющее влияние температуры выражается и через температурный коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}), который широко используют в биологии, поскольку он в простой и понятной форме показывает зависимость скорости физиологических процессов от температуры. Для определения скоростей жизненных процессов разность в 10°C является обычно большой, и величину Q_{10} вычисляют для любого более узкого интервала ($t_2 - t_1$) по скоростям V_2 и V_1 процессов, измеряемых при этих температурах:

$$\lg Q_{10} = 10(\lg V_2 - \lg V_1)/(t_2 - t_1).$$

Следующим способом выражения температурной зависимости служит уравнение Аррениуса, представляющее скорость биологического процесса отрицательной экспоненциальной функцией обратной величины абсолютной температуры T , К:

$$Q_t = Q_0 e^{-\frac{\mu}{RT}} \text{ или } \ln Q_t = \ln Q_0 - \frac{\mu}{R} \frac{1}{T}, \text{ где } Q_0 - \text{ скорость энергетиче-}$$

ского обмена при “стандартной” температуре T_0 , $\frac{\mu}{T}$ – величина с той же размерностью, кал/(моль градус), что и R^g – универсальная газовая постоянная (1,986 или ≈ 2 кал / (моль градус)). Поэтому μ – “температурная характеристика”, является величиной безразмерной, передающей ускорение процесса с возрастанием температуры и в физико-химическом смысле соответствует энергии активации обобщенной химической реакции, детерминирующей метаболизм организма. Температуры T и T_0 даются в термодинамической шкале Кельвина.

Еще Б.П. Ушаков (1973) отметил общебиологическое значение температурной зависимости скорости биологических процессов, при этом был отмечен двойственный характер уровня теплоустойчивости организма, клеток: он одновременно и мобильный, и консервативный. Эволюционная консервативность проявляется как в легкой обратимости акклимационных изменений теплоустойчивости организма, так и в возврате клеток к исходному уровню теплоустойчивости (Ушаков, 1982).

2.1.1. Температурные условия обитания исследуемых 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 само выживание организмов. Температура воды испытывает сложные изменения в пространстве и времени, обусловленные взаимодействием целого комплекса процессов и явлений, происходящих в гидросфере и атмосфере. Особую роль в жизни морских организмов играет сезонная изменчивость температуры воды, которая является доминирующей в спектрах многих гидрометеорологических параметров.

В Баренцевом море данные наблюдения за температурой воды в слое 0–200 м на разрезе “Кольский меридиан” (разрез расположен по меридиану 33°30' в.д.; при вычислении средней температуры водных масс Мурманского течения используются данные станций №№ 3–7 (70°30'–72°30' с.ш.)) репрезентативно отражают теплосодержание водных масс основных ветвей Мурманского течения – одного из завершающих звеньев системы Североатлантического, Норвежского и Нордкапского течений. Эти данные послужили основным исходным материалом для большого количества научных работ (Константинов, 1964, 1967а, 1967б, 1977;

Константинов, Мухин, 1965; Мухин, 1967; Пономаренко, 1968а; Мухин, Двинина, 1982, Терещенко, 1997). Термический режим вод Баренцева моря формируется под воздействием двух основных факторов: а) теплообмена между океаном и атмосферой, определяющего степень осенне-летнего прогрева водных масс, и б) адвекции атлантических и полярных вод (Зубов, 1947; Серяков, 1961, 1979; Кудло, 1970). Главной составной частью теплового баланса является радиационный баланс, состоящий из положительной и отрицательной составляющих (Коноплев, 1955).

Аккумуляция солнечной энергии поверхностным слоем моря осуществляется только в весенне-летний период, причем в основном за счет рассеянной радиации, поскольку количество пасмурных дней в году обычно превышает 200. Интенсивная отдача теплоты в атмосферу происходит осенью и особенно в условиях полярной ночи. По многолетним наблюдениям потери теплоты в южной части Баренцева моря наблюдаются с сентября по март–апрель, причем максимум теплоотдачи приходится на декабрь–февраль. С конца апреля сумма тепловой энергии, поступающей на морскую поверхность, начинает превышать ее потери; причем прибрежные районы южной части Баренцева моря получают больше теплоты извне, чем морская акватория, а восточные – больше западных (Серяков, 1961; Кудло, 1970). Изменения среднегодовых значений температуры воды Мурманского прибрежного, Мурманского и Центральной ветви Нордкапского течений влияют на формирование термического режима вод южной части Баренцева моря и определяют уровень их теплового состояния (Терещенко, 1997).

Годовой ход температуры воды в большинстве районов Баренцева моря имеет один минимум и один максимум, сроки наступления которых как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях зависят от сезонных изменений количества солнечной энергии, поглощаемой различными слоями, турбулентной теплопроводности, вертикального энерго- и массообмена и горизонтальных движений вод (Бойцов, 1985).

Минимальная величина температуры воды на поверхности в Баренцевом море обычно наблюдается в марте-апреле. Примерно до глубины 200 м минимум теплосодержания водных масс не испытывает временного смещения, а значит наступает почти в те сроки, что и на поверхности. В придонных слоях, в силу топогенных особенностей рельефа дна Баренцева моря, которые проявляются в наличии глубоководных участков и мелководий, существуют некоторые пространственные различия в сроках наступления минимальной температуры воды. На акватории, где глубина 200–300 м, минимальных значений температура воды в при-

донных горизонтах может достигать в мае-июне, а иногда и в июле. На юго-западе Баренцева моря, а также в районах с глубинами более 300 м, в придонном слое основную роль в сезонных изменениях теплосодержания водных масс играет адвективная составляющая теплового баланса. Поэтому здесь годовой ход температуры воды может иметь несколько экстремумов, время наступления которых зависит от внутrigодовых колебаний адвективной компоненты.

Максимум температуры воды на поверхности почти всей акватории Баренцева моря наступает в августе. С глубиной происходит закономерное запаздывание сроков наступления максимальной величины температуры воды, что существенно зависит от пространственно-временной изменчивости коэффициента турбулентного обмена теплом (Во-Вань Лань, Пивоваров, 1974), а также от ряда локальных факторов, таких как глубина места, адвекция, структура водных масс. В придонных слоях на отдельных участках максимального теплосодержания водные массы достигают в январе.

Физико-географическое положение Баренцева моря как водоема, расположенного между относительно теплым Норвежским морем и арктическим бассейном, определяет пространственное распределение температуры воды на его акватории. В результате анализа сезонной динамики интенсивности атлантического течения в Баренцевом море выявлено, что максимальная интенсивность наблюдается в холодную часть года, между ноябрем и февралем, вторичный максимум – летом, в июле–августе. Минимальный приток теплых вод наблюдается весной, в апреле–мае, и вторичный осенний минимум – в октябре. Годовой ход температуры имеет тот же характер. Поэтому в изменениях тепловых условий активного слоя определяющую роль играет интенсивность атлантического течения.

Приток арктических вод в Баренцево море осуществляется двумя основными путями: между Шпицбергенем и Землей Франца-Иосифа и между Землей Франца-Иосифа и Новой Землей (Dickson et al., 1970). Основная часть первого потока – Восточно-Шпицбергенское течение, которое идет на юг вдоль побережья Шпицбергена. Течение, называемое течением Персея, проходит к югу от Земли Франца-Иосифа и разделяется севернее Центральной возвышенности. По данным А.И. Танцюры (1959), одна ветвь течения Персея поворачивает на юг к Центральной возвышенности, основная же часть этого течения направляется на юго-запад вдоль восточного склона Шпицбергенской банки как Медвежинское течение.

Арктические воды (зимние баренцевоморские воды) в летний период распределяются в северной части моря, главным образом в промежуточном слое между 20 и 150 м. Ядро обычно распола-

гается на глубине 30–60 м с температурой ниже минус 1,5 °С и соленостью 34,4–34,6‰ (Midttun, Loeng, 1987). Большая часть вод с температурой ниже 0 °С имеет арктическое происхождение.

Область между атлантическими и арктическими водными массами носит название полярного фронта, именно здесь эти воды перемешиваются. В районе к западу от Центральной возвышенности полярный фронт обострен и повторяет основные черты топографии дна. В восточной части моря фронтальная зона менее выражена и здесь значительную часть акватории занимают смешанные воды.

В целом теплосодержание водных масс в любой сезон уменьшается с запада на восток и с юга на север, а локальные возмущения поля температуры воды, связаны с особенностями проявления и взаимодействия теплых течений Баренцева моря. Размах годовых колебаний температуры воды увеличивается с запада на восток, достигая в районе Канинского мелководья на поверхности около 6 °С. В слое 50–200 м также происходит уменьшение абсолютной температуры воды в северном и восточном направлениях, причем ее разность от сезона к сезону меняется незначительно и составляет около 3 °С. Поэтому амплитуда годового хода температуры воды этого слоя в атлантической водной массе не испытывает существенных пространственных изменений, оставаясь в пределах 0,8–0,9 °С.

Значительные контрасты характеристик сезонного хода температуры воды наблюдаются в прибрежной зоне Мурмана в сравнении с более мористыми участками Баренцева моря. Анализ изменений размаха колебаний температуры воды на разрезе Кольский меридиан показал, что с глубиной амплитуда колебания температуры воды уменьшается на всех станциях (Бойцов, 1985).

При исследовании особенностей жизни в морской среде важно определить границы гидрологических сезонов. В качестве основного показателя структуры гидрологических сезонов обычно принимают термическое состояние водных масс. Для Баренцева моря удобный способ установить границы сезонов – прием, учитывающий параметры стратификации вод (Бойцов, 1980). Ситуации в зимний и летний периоды отличаются прежде всего вертикальной структурой водных масс.

Наступление гидрологической весны определяется появлением положительного теплообмена между морем и атмосферой, когда в верхней части водной толщи начинает формироваться температурная стратификация, гидрологическая весна вдоль побережья продолжается около 1,5 мес.

Период летней стратификации вод (он характеризуется ярко выраженным перепадом температуры воды по глубине в верхнем

слое моря) в прибрежной зоне Мурмана наступает в начале июня на западе и в середине–конце июня – на востоке. Гидрологическое лето продолжается 2,5–3,5 мес.

Начало осеннего сезона определяется возникновением на водной поверхности отрицательного бюджета теплоты, резким заглублением слоя максимального градиента температуры и разрушением температурной стратификации в верхних горизонтах. Гидрологическая осень продолжается в среднем 1,5–3 мес.

Наиболее продолжительный из всех сезонов в Баренцевом море – гидрологическая зима. Зимой вертикальное перемешивание происходит на всей акватории Баренцева моря. В более глубоководных областях водные массы могут быть однородными до глубин 200 м и более. А в мелководных районах конвекция может достигать дна и влиять на формирование придонных вод. В узкой прибрежной полосе побережья Мурмана этот сезон длится от 5 мес. в районе между полуостровом Рыбачий и островом Кильдин до 6,5 – у мыса Святой Нос, причем на востоке холодный период начинается раньше, а заканчивается позже, чем на западе (Бойцов, 1980).

Баренцево море относится к числу ледовитых морей, но оно никогда не замерзает полностью в связи с притоком относительно теплых атлантических вод. Сезонные колебания ледового покрова Баренцева моря имеют регулярный характер с максимальным распространением льда в марте–мае и минимальным – в августе–сентябре (Loeng, 1979; Loeng, Vinje, 1979). Образование льда обычно начинается в конце сентября или октябре, в ноябре–декабре ледовая кромка продвигается на юг, в направлении полярного фронта. Таяние льдов начинается в мае–июне, и наиболее быстрое отступление ледовой границы наблюдается в июле–августе.

Таким образом, пространственное распределение температуры воды на акватории Баренцева моря определяется его географическим положением между теплым Норвежским морем и арктическим бассейном. Теплосодержание вод Баренцева моря уменьшается с запада на восток и с юга на север. В таком же порядке уменьшается и разность между зимними и летними температурами. Зимой на юге и юго-западе температура воды на поверхности равна в среднем $+4 - +5$ °C, в центральных районах – от 0 до $+3$ °C, а в северных и северо-восточных частях температура воды отрицательная и близка к температуре замерзания при наблюдаемой там солености. Летом на юге моря температура около $+9$ °C, но может повышаться и до $+12$ °C, в центральной части $+3 - +5$ °C, а в северных районах может иметь и отрицательные значения (Добровольский, Залогин, 1982).

Значительные (3,5–5,7 °C) сезонные колебания температуры характерны для всей толщи вод Мурманского прибрежного течения, и наиболее они велики в верхнем 50-метровом слое (Терещенко, 1997). В водах Мурманского и Центральной ветви Нордкапского течений сезонные колебания температуры меньше: в слое 0–50 м температура 3,9–4,4 °C, а в слое 150–200 м уменьшается до 1,2–1,4 °C (Терещенко, 1997).

Таким образом, анализ многолетних колебаний температуры показывает, что существуют колебания теплового состояния Баренцева моря, при этом средняя температура воды в слоях 0–200 и 200–500 м изменяется по годам на 1–1,5 °C.

Установлено также, что одна и та же причина общего порядка может вызывать неодинаковые и даже противоположные эффекты в районах, не подверженных влиянию атлантических вод. Например, увеличение интенсивности атлантического течения обуславливает положительные аномалии температуры в южной части и отрицательные аномалии в северной части Баренцева моря. Это подтверждает наличие определенной единой общей системы в динамике теплового режима исследуемого бассейна.

2.1.2. Влияние температурных условий на особенности географического распределения рыб

Распространение и миграции большинства рыб в Баренцевом море в значительной степени определяются термическими условиями (Аверинцев, 1927, 1929; Милинский, 1938; Константинов, 1964; Мухин, 1967 и др.). Еще в 1927 г. Аверинцев отметил, что “температура придонного слоя воды – один из главнейших факторов, обуславливающих распределение рыб в Баренцевом море”

Атлантическая треска *Gadus morhua morhua* L. – преимущественно бореальный вид, т.е. характерный для бореальных вод, но этот вид обычен также и в краевых районах Арктики (Андрияшев, Чернова, 1994). В Баренцевом море обитает северо-восточная популяция Атлантической трески (встречается на различных глубинах и при различных температурах придонных вод). Отметим, что треска различного возраста и различного физиологического состояния по-разному реагирует на изменение температурных условий, вследствие чего и распределение ее неодинаково для отдельных возрастных групп. Исследованиями установлено, что молодь трески на 1-м и 2-м годах жизни может быть встречена как вблизи берегов, так и в открытом море, от самых малых глубин до 400–450 м (Маслов, 1952). Относительно много молодежи бывает на мелководных участках склонов возвышенностей, и практически она может быть встречена при любой температуре

воды, даже до -1°C и несколько ниже. Избираемые треской температуры изменяются вслед за сезонными изменениями температуры окружающей среды, самые низкие – зимой, самые высокие – летом (Татьянкин, 1972).

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, 1974). Показано, что наибольшие уловы сеголеток трески донным тралом на час траления наблюдались при температуре от 0 до 1°C и от 2 до 3°C (Пономаренко, 1973, 1978, 1985).

С возрастом треска начинает избегать очень низкой температуры воды, и это, по-видимому, является первой ступенью ее сезонных миграций (Маслов, 1944, 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-х и 4-х лет 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 выше 0°C . Не встречаются они также и при самой высокой температуре, т.е. выше 6°C , которую можно обнаружить 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 придерживаются районов 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, 1960). 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, двига-

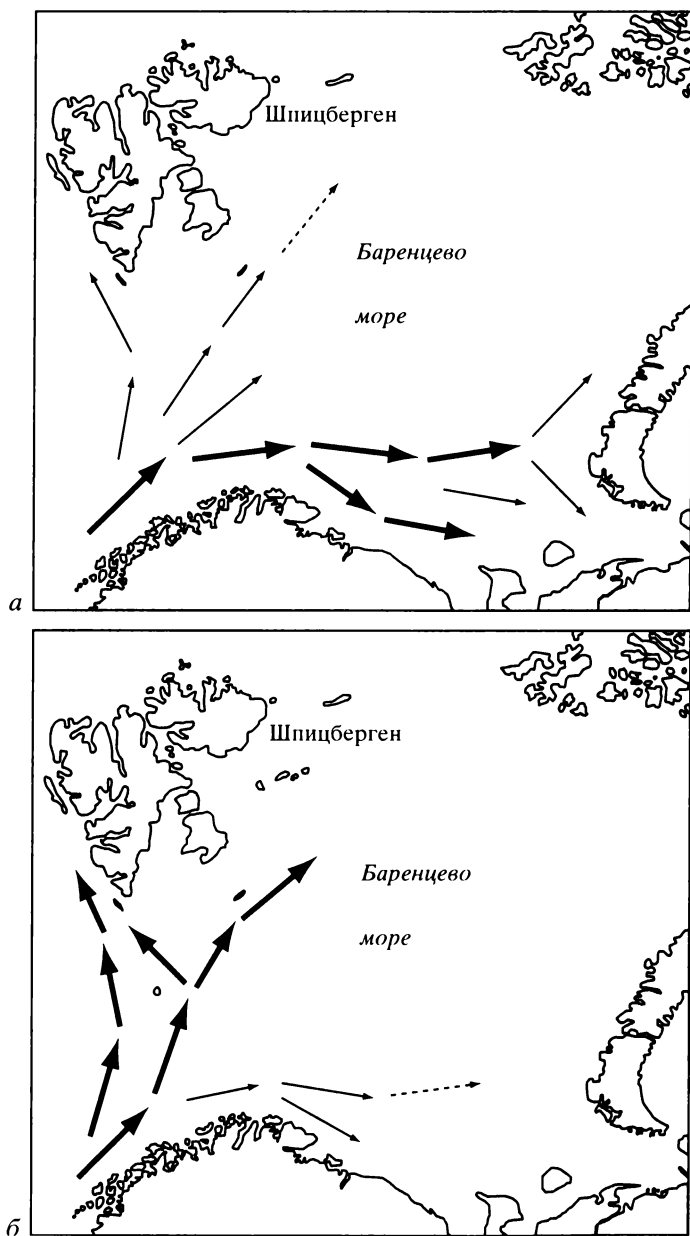


Рис. 3. Схема основных направлений мигрирующей трески в теплые (а) и холодные (б) годы (Карамушко, 2001).

ется 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).

На рис. 3 показаны особенности распределения трески в разные по тепловому режиму годы. 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.

Сайка *Boreogadus saida* (Lepechin, 1774) – арктический (до района Северного полюса), криопелагический вид (Андрияшев, Чернова, 1994). Является наиболее многочисленным представителем ихтиофауны в морях Северного Ледовитого океана (рис. 4). Сайка распространена во всех арктических морях, и на протяжении большей части жизненного цикла распределение сайки связано с морскими льдами. Сайку неоднократно вылавливали в центральном Арктическом бассейне с дрейфующих станций “Северный полюс” на акватории от $77^{\circ}42'$ до $88^{\circ}26'$ с.ш. и от $06^{\circ}44'$ до $77^{\circ}17'$ в.д., причем основная масса подледных скоплений сайки в околополюсных широтах была представлена впервые нерестующими особями (Андрияшев и др., 1980). В значительном количестве сайка обитает как в водах Западной Гренландии и ее фиордах, так и вдоль ее восточного побережья и вблизи Ян-Майенского мелководья (Jensen, 1948; Hansen, 1961; Nielsen, Bertelsen, 1992). 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-вос-

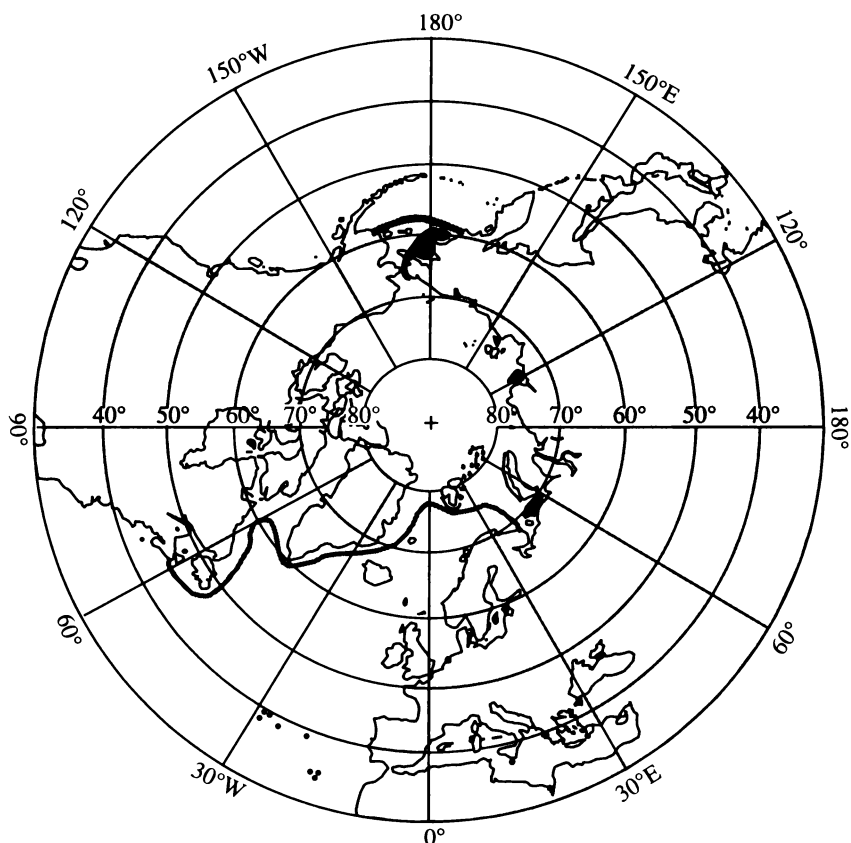


Рис. 4. Основные районы распространения и нереста сайки (Christiansen, 1999): Серая линия – граница распространения сайки в Арктическом бассейне и прилежащих водах; черный цвет – места нереста

точных 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 (Тамбовцев, 1952). При потеплении моря сайка отходит далеко к востоку, и косяки ее доходят только до Чешской губы, где она бывает (за редким исключением) ежегодно (Мантейфель, 1943; Тамбовцев, 1952).

Наиболее значительные промысловые концентрации сайки приурочены к полярным фронтам, образующимся в южных участках ареала в результате активных горизонтальных и вертикальных водных масс теплых и холодных течений и являющихся районами откорма и размножения сайки (Боркин и др., 1987б). И в нагульный период сайка постоянно находится при отрица-

тельной температуре в зоне полярных фронтов, где она, как правило, обеспечена достаточным количеством корма.

В весенне-летний период сайка новоземельской и шпицбергенской группировок распределяется при отрицательных температурах и наиболее низкие температуры ее обитания ($-1,0$ – $-1,8$ °C) наблюдаются в июле–августе (Шлейник, Боркин, 1986). Во второй половине года сайку можно встретить в районах, где температура воды значительно выше 0 °C. Это в первую очередь относится к ее молоди (Тамбовцев, 1952). Область распределения сеголетков сайки ограничена положением изотерм $3-4$ °C в восточных и $4-5$ °C в северо-западных районах Баренцева моря на горизонте 50 м (Боркин и др., 1987б). По данным В.П. Пономаренко (1963), районы распределения сайки в Баренцевом море в ноябре–декабре ограничиваются положением изотермы 2 °C.

Известно, что нерест сайки происходит при отрицательной температуре и, как правило, при наличии льда (Мантейфель, 1943; Пономаренко, 1964; Юданов, 1976; Алтухов, 1979). В районах нереста икринки сосредотачиваются подо льдом и развиваются в течение продолжительного времени – от $2-3$ до $4-5$ мес. (Пономаренко, 1964; Алтухов, 1979). Выклев личинок происходит во время разрушения льда, интенсивность которого зависит от температуры водных масс. Таким образом, основными факторами среды, которые влияют на формирование численности сайки на самых ранних стадиях развития, являются температура воды и ледовый режим (Боркин и др., 1987а). У сайки выживаемость ранних стадий в холодные в гидрологическом отношении годы значительно выше, чем в теплые годы. Так, многочисленные поколения 1979 и 1989 гг. появились в аномально холодные годы при очень низкой биомассе половозрелых рыб.

Мойва *Mallotus villosus villosus* (Müller, 1776) – преимущественно бореальный атлантический вид (Андрияшев, Чернова, 1994), широко распространенный на севере Атлантического океана, а также в прилежащих районах Северного Ледовитого (рис. 5). В Баренцевом море встречается на всей акватории от побережья Мурман и Северной Норвегии до архипелага Земля Франца-Иосифа, от о-ва западный Шпицберген до северной оконечности островов Новая Земля (Лука и др., 1986). Считалось, что мойва заходит в Белое море только в некоторые годы (Книпович, 1897; Глебов, 1952; Паленичко, 1958; Азизова, 1971), но исследования, проведенные СевПИРО, показали, что мойва в Белом море появляется ежегодно в июне и распределяется довольно широко (Елсукова, 1995). Единичные особи проникают в западную часть Карского моря, но только в теплые годы (Пономарева, 1949; Иванова, 1959). У Восточной и Западной Гренлан-

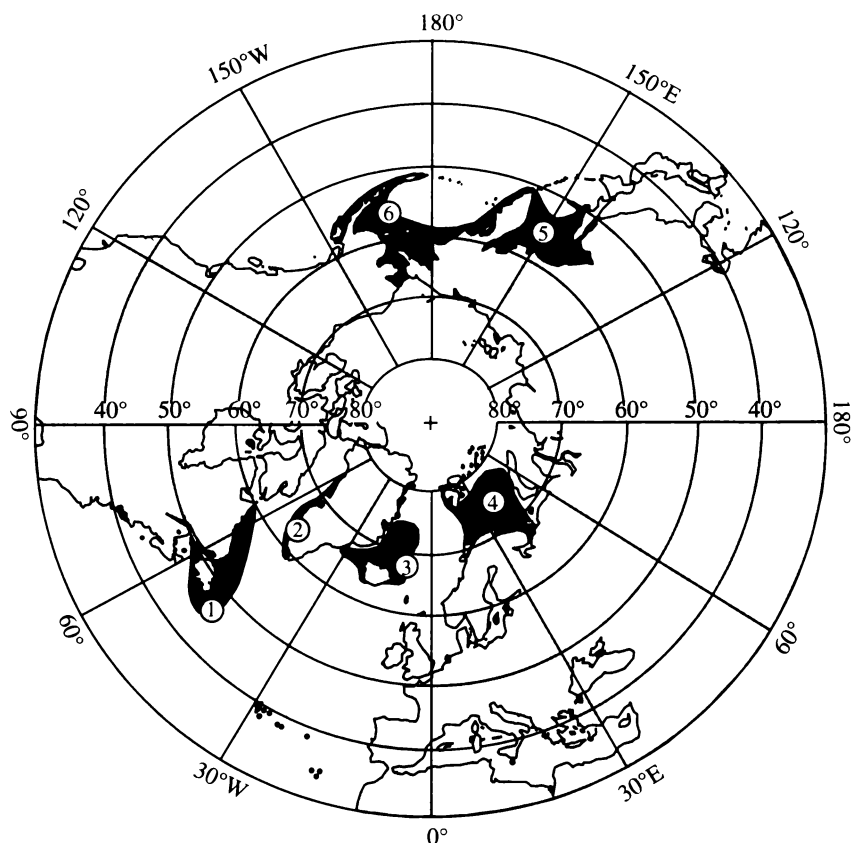


Рис. 5. Распределение и названия основных популяций мойвы (Vilhjalmsson, 1994):

1 – ньюфаундлендско-лабораторская; 2 – гринландская; 3 – исландская; 4 – баренцевоморская; 5 – тихоокеанская

дии (мойва, пойманная именно в водах Гренландии, и была описана впервые Мюллером в 1776 г. как вид *Clupea villosa*) в массовом количестве встречается до 70° с.ш., а единичные особи в некоторые годы проходят на север до Туле (Jensen, 1939).

В Баренцевом море мойва может быть встречена на местах откорма при температуре, близкой к 1 °С. Так, В.С. Прохоров (1965) отмечал, что в районе о-ва Надежды, на возвышенности Персея и Центральной возвышенности мойва попадала в донный трал в основном около одноградусной изотермы. От температурных условий зависит протяженность нагульных миграций мойвы. В теплые годы нагульный ареал мойвы охватывает более широкие акватории и доходит до Земли Франца-Иосифа и северной

оконечности островов Новая Земля – от района о-ва Надежды на западе и до м. Желания на востоке, от 72°30' с.ш. на юге и до 79°30' с.ш. на севере, где и наблюдаются ее промысловые концентрации (Ожигин, Лука, 1985). В холодные годы нагульные миграции мойвы значительно ограничиваются и сдвигаются в северо-западном направлении, и в эти годы ее питание наблюдается в районах, прилегающих к зоне полярного фронта, где и образуются плотные стабильные промысловые скопления – на восточном склоне Медвежинской банки, у о-ва Надежды, в южной части возвышенности Персея (Родин, 1977; Ожигин, Лука, 1985).

В период зимовки мойва переходит из вод холодного промежуточного слоя в теплые атлантические воды с однородной температурой (Серяков, 1987). Таким образом, зимовальные миграции мойвы связаны с сезонным охлаждением баренцевоморских вод и начинаются в сентябре–октябре и поскольку на западе моря воздействие теплых атлантических вод, задерживающих процессы выхолаживания, оказывается более мощным, то миграции начинаются раньше в восточных районах (Ожигин, Лука, 1985). Показано, что чем больше летом был приток атлантических вод, тем восточнее располагаются зимовальные районы мойвы (Родин, 1979). В холодные годы основная часть зимовальной мойвы находится в западной части Баренцева моря. Температурные условия определяют и сроки зимовки мойвы. Так, чем выше температура воды, тем короче время зимовки, но сумма градусо-дней всегда составляет около 130–140 (Родин, 1979).

От темпов охлаждения водных масс зависит и скорость миграции нерестовой мойвы: чем интенсивнее понижение температуры, тем выше скорость миграции (Родин, 1979). В Баренцевом море наиболее массовый нерест мойвы происходит весной. Т.С. Расе (1933) указывает, что весенняя мойва нерестится при температуре воды у дна около 2 °С.

По данным Ю.Ф. Позднякова (1958), нерест весенней мойвы происходил при температуре от 1,7 до 2,7 °С, летом мойва нерестилась при 2,2–4,9 °С, а в воронке Белого моря – при 0,94–0,96 °С. По данным Елсуковой (1995), нерест мойвы в Белом море происходит на глубине от 7 до 50 м при температуре воды у дна от –0,05 до 7 °С и солености 22,99–33,82‰. Обычной температурой, при которой происходит нерест мойвы в Баренцевом море, Гёсетер (Gjøsæter, 1998) считает температуру 4 °С. Инкубационный период икры баренцевоморской мойвы в экспериментальных условиях составил 23–29 сут при температуре 6–10 °С (Янковский, 1931, Поздняков, 1960). Развитие икры мойвы в Баренцевом море происходит при более низких температурах и более медленно. Так, в районах нерестилищ у побережий Финмаркена в апреле–июне в период эм-

брионального развития температура воды была 3–6 °С, и временной интервал с момента массового нереста до момента массового выклева личинок составил 40–60 сут. (Лука и др., 1986).

При крупномасштабных изменениях температурного режима в районах обитания мойвы изменяется положение нерестилищ и распределение ее молоди. Так, в теплые годы сеголетки мойвы встречались на относительно небольшой акватории, преимущественно восточнее 25° в.д., но после наступления периода похолодания (реакция рыб проявляется с задержкой в 1–2 года) распределение 0-группы мойвы отмечалось на более широком пространстве в западной части Баренцева моря и у берегов Западного Шпицбергена (Ушаков, Ожигин, 1987). Таким образом, длительность каждого из этапов развития мойвы зависит от температурных условий обитания.

Полосатая зубатка *Anarhichas lupus lupus* L. – преимущественно бореальный атлантический вид (Андрияшев, Чернова, 1994), более теплолюбива по сравнению с другими видами этого рода (*A. minor* и *A. latifrons*), что подтверждается также наблюдениями над зависимостью траловых уловов зубаток от температуры (Барсуков, 1957). В ряду *A. lupus* – *A. minor* – *A. latifrons* возрастает predisposition к более узкому диапазону температур и соленостей (Барсуков, Шевелев, 1986), из чего следует, что полосатая зубатка является более пластичным бореальным видом. Область распространения полосатой зубатки охватывает почти всю Северную Атлантику, от Крайнего Севера до западных берегов Франции на европейском и мыса Гаттерас на американском побережье Атлантического океана, изредка заходит в западную часть Балтийского моря, встречена и в Финском заливе. В наших северных водах встречается в Белом море (*Anarhichas lupus marisalbi* Barsukov, 1959) и по всей акватории Баренцева моря, от острова Медвежьего и Шпицбергена до Новоземельского побережья, где ее единичные экземпляры прослежены до Маточкина Шара (Травин, 1952). В теплые годы распространяется до возвышенности Персея (76°50' с.ш., 31°30' в.д.) и о-ва Надежды на севере, до Новоземельской банки на востоке (72°60' с.ш., 50°30' в.д.) (Барсуков, Шевелев, 1986). Полосатая зубатка обитает при температуре воды от –1,5 до 11 °С, в Баренцевом море – от –1,0 до 7,4 °С, предпочитает температуру от 2 до 5 °С (Барсуков, 1957). Полагают, что в Белом море распространение полосатой зубатки по глубине определяется положением границы отрицательных температур и распределением (плотностью скоплений) пищевых объектов (Новиков, 1995).

Пятнистая, или пестрая зубатка *Anarhichas minor* Olafsen – наиболее холодолюбивый из баренцевоморских зубаток вид, обитает по обе стороны Атлантического океана (Шевелев, 1990)

и, как все представители семейства Anarhichadidae, относится к преимущественно бореальному фаунистическому комплексу. На баренцевоморском шельфе пятнистая зубатка распространена от континентального склона Норвежского и Гренландского морей (на западе) и проникает до губы Крестовой (Новая Земля) и о-ва Вайгач (на востоке); и от побережий Скандинавского и Кольского полуостровов (на юге) до 81°33' с.ш. у острова Западный Шпицберген, на севере (Шевелев, 1982; Барсуков, Шевелев, 1986). В Белом море не встречается.

Пятнистая зубатка более глубоководная рыба, чем полосатая, встречается на глубинах от 20 до 650 м, в Баренцевом море – 51–475 м; чаще всего образует скопления на глубинах 100–200 м (Барсуков, Шевелев, 1986). Встречается при температуре воды у дна от –1,5 до 8,8 °С (Альбикиовская, 1982), предпочитает температуру летом от –1 до 0 °С, зимой она мигрирует в более теплые воды с температурой от 0 до +2 °С и на большие глубины, где распределяется с более низкой плотностью, чем летом (Шевелев, 1990). Из-за влияния полярного фронта, наиболее плотные скопления пятнистая зубатка образует в мае–октябре на глубинах 100–150 м в районах нагула (Шевелев, 1990). При более высокой температуре воды, от 2 до 4 °С, весной и летом взрослые особи образуют скопления, связанные с периодом созревания половых продуктов (Барсуков, 1959). Нерест пятнистой зубатки отмечается на континентальном склоне от северо-западного побережья Норвегии до Западного Шпицбергена и по окраинам Западного желоба (Барсуков, 1957; Шевелев, 1984). Кладки икры были обнаружены на глубинах от 140 до 240 м, при температуре воды у дна от –0,5 до 0,4 °С (Барсуков, Шевелев, 1986).

Морская камбала *Pleuronectes platessa* L. – [преимущественно бореальный европейский вид (Андрияшев, Чернова, 1994)] обитает только в южной части Баренцева моря, совершая ежегодные миграции от берегов Мурмана в восточные и центральные районы (Антипова, Ковцова, 1982). Для откорма морская камбала заходит и в Белое море (Кобелев, 1995). Здесь, кроме заходящей из Баренцева моря, имеется очень немногочисленная жилая морская камбала (Алтухов и др., 1958). Камбала переносит довольно резкие колебания температуры, от –1 до +7 °С, но в наибольших количествах она встречается при температуре 2 °С (Бергер, 1952). Распределение, миграции и производительность промысла морской камбалы в значительной степени зависят от термических условий (Аверинцев, 1929; Милинский, 1938; Мухин, 1975). В теплые годы меньше предпосылок для образования плотных концентраций морской камбалы в районах нагула, поскольку рыба рассредоточивается на более обширной

акватории. 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 отмечают, что чем ближе друг к другу проходят изотермы 1 и 2 °С, тем меньше площадь промысловых скоплений и плотнее их концентрации. В зависимости от термических условий изменяются 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, 1986).

Атлантическая длинная камбала *Glyptocephalus cynoglossus* (L.) – преимущественно бореальный атлантический вид (Андрияшев, Чернова, 1994) обитает на глубинах от нескольких метров до очень значительных, свыше 500 м у скандинавских и свыше 1000 м у американских берегов (Бараненкова, 1952). Наиболее многочисленна в глубоких фиордах Норвегии и Фарерских островов, доходит и до берегов Мурмана, где, по данным Н.М. Книповича (1926), нередка. Встречается у берегов, Гренландии (Nielsen, Bertelsen, 1992). М.В. Ковцова (1990) отмечала, что распределение длинной камбалы наблюдалось при положительных температурах воды на глубинах от 40 до 1300 м и более. В Северном море уловы этого вида камбаловых наиболее велики при температуре около 5–7 °С на глубине 100–300 м (Андрияшев, 1954). Темп роста медленный, половая зрелость наступает на 3–4-м году, продолжительность жизни до 14 лет (Вилер, 1983).

Речная камбала *Platichthys flesus* (L.) – преимущественно бореальный европейский вид, образуя ряд подвидов, встречается повсеместно в прибрежных водах Европы, от Черного и Азовского до Баренцева и Белого морей (Андрияшев, 1954; Решетников и др., 1997). Заходит в пресные воды, поднимаясь по рекам на значительные расстояния, однако нерестится речная камбала обычно в морской воде при температуре воды от 2 до 10 °С, нерест растянутый и длится с апреля по июль (Ковцова, 1990). По данным А.С. Бараненковой (1952), вымет икры речной камбалы в Мотовском заливе происходит на глубине от 5 до 75 м при придонной температуре воды 2–3,5 °С. Пик нереста речной камбалы на Мурмане наблюдается в мае, в Белом море нерест происходит в более поздние сроки. Развитие икры при 2 °С продолжается около 30 сут, с повышением температуры воды развитие идет быстрее (Бараненкова, 1952).

2.1.3. Количественные закономерности влияния температуры на скорость энергетического обмена

Исследованные нами рыбы до опыта и во время него содержались при естественной для данного сезона температуре, находясь таким образом в “устойчивом функциональном состоянии”, которое можно считать нормальным условием существования в естественной среде. Поэтому мы имели возможность на основании непрерывных измерений скорости потребления кислорода получить достоверные данные о температурной зависимости скорости энергетического обмена Q (скорости метаболизма) исследуемых рыб.

Температурная зависимость скорости энергетического обмена в пределах биокинетических температур была представлена:

1) экспоненциальной функцией температуры

$$Q_t = Q_0 e^{kt},$$

или

$$Q_2 = Q_1 e^{k(t_2 - t_1)},$$

где Q_t , Q_0 , Q_2 и Q_1 – скорость энергетического обмена ($\text{мг } \text{O}_2 \text{ ч}^{-1} \text{ экз.}^{-1}$) при температурах t , 0°C , t_2 и t_1 , $^\circ\text{C}$, соответственно; k – постоянная, показывающая степень зависимости обмена от температуры;

2) уравнением Аррениуса, представляющим скорость биологического процесса отрицательной экспоненциальной функцией обратной величины абсолютной температуры T по шкале Кельвина:

$$Q_2 = Q_1 e^{-\frac{\mu}{RT}},$$

или

$$\ln Q_t = \ln Q_0 - \frac{\mu}{R} \frac{1}{T},$$

где Q_0 – скорость энергетического обмена при “стандартной” температуре T_0 ; $\frac{\mu}{R}$ – величина с той же размерностью (кал/моль градус), что и универсальная газовая постоянная ($R^g = 1,986 \approx 2 \text{ кал / (моль градус)}$). Температуры T и T_0 даются по шкале Кельвина.

Количественная зависимость скорости энергетического обмена исследуемых рыб от температуры по Аррениусу была сле-

дующей: для *Gadus morhua morhua*

$$Q = \exp \left[(17,2988 \pm 0,3659) - (5591,18 \pm 101,77) \frac{1}{T} \right],$$

$$r = -0,99, \quad p < 0,001.$$

где r – коэффициент корреляции; p – уровень значимости или вероятность ошибки;

для *Boreogadus saida*

$$Q = \exp \left[(21,1723 \pm 0,9756) - (5838,56 \pm 217,55) \frac{1}{T} \right],$$

$$r = -0,99, \quad p < 0,001;$$

для *Anarhichas lupus lupus*

$$Q = \exp \left[(18,0391 \pm 1,7709) - (5955,30 \pm 492,98) \frac{1}{T} \right],$$

$$r = -0,91, \quad p < 0,001;$$

для *Pleuronectes platessa*

$$Q = \exp \left[(22,2284 \pm 2,5809) - (7327,38 \pm 715,89) \frac{1}{T} \right]$$

$$r = -0,92, \quad p < 0,001;$$

для *Glyptocephalus cynoglossus*

$$Q = \exp \left[(28,9681 \pm 0,5677) - (4821,02 \pm 235,43) \frac{1}{T} \right]$$

$$r = -0,90, \quad p < 0,001.$$

Как неизбежный результат применения уравнения Аррениуса наблюдается снижение температурного коэффициента Q_{10} от низких температур к более высоким (табл. 2).

Температурная зависимость экспоненциального типа скорости энергетического обмена исследуемых рыб была следующей:

для *Gadus morhua morhua*

$$Q = \exp \left[(-3,1718 \pm 0,0084) + (0,0723 \pm 0,0013) t^{\circ} \text{C} \right],$$

$$r = 0,99, \quad p < 0,01;$$

(7)

для *Boreogadus saida*

$$Q = \exp \left[(-3,1419 \pm 0,0153) + (0,0697 \pm 0,0076) t^{\circ} \text{C} \right],$$

$$r = 0,97, \quad p < 0,01;$$

(8)

Т а б л и ц а 2

Температурные коэффициенты Вант-Гоффа Q_{10} , рассчитанные для различных интервалов температур по коэффициенту μ

Вид рыб	Коэффициенты Q_{10} для различных интервалов температур	
	0–5 °C	5–10 °C
<i>Gadus morhua morhua</i>	2,09	2,04
<i>Boreogadus saida</i>	2,03	1,98
<i>Anarhichas lupus lupus</i>	2,19	2,13
<i>Pleuronectes platessa</i>	2,92	2,54
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	2,92	2,54

для *Anarhichas lupus lupus*

$$Q = \exp[(-3,7656 \pm 0,0390) + (0,0762 \pm 0,0063)t^{\circ} \text{C}],$$

$$r = 0,91, \quad p < 0,01; \quad (9)$$

для *Pleuronectes platessa*

$$Q = \exp[(-4,6052 \pm 0,0095) + (0,0945 \pm 0,0093)t^{\circ} \text{C}],$$

$$r = 0,92, \quad p < 0,01; \quad (10)$$

для *Glyptocephalus cynoglossus*

$$Q = \exp[(-4,1541 \pm 0,0505) + (0,0945 \pm 0,0025)t^{\circ} \text{C}],$$

$$r = 0,90, \quad p < 0,01. \quad (11)$$

Все выполненные расчеты отнесены к массе тела сайки 100 г, а всех остальных рыб – к массе тела 600 г.

При экспоненциальной зависимости температурный коэффициент Q_{10} постоянен во всем исследованном диапазоне температур и составляет для *Gadus morhua morhua* – 2,06, *Boreogadus saida* – 2,0, *Anarhichas lupus lupus* – 2,14, *Pleuronectes platessa* и *Glyptocephalus cynoglossus* – 2,57. Сравнение достоверности различий дисперсии (σ^2) уравнений Аррениуса и экспоненциального по критерию Фишера KF показало, что даже при 0,05-ном уровне значимости их различия недостоверны (табл. 3).

Рассчитываем $KF_{\text{расч}}$ – критерий Фишера с числом степеней свободы $n - 1$ по формуле $KF = \sigma'^2 / \sigma^2$, где n – объем выборки;

σ^2 – дисперсия:

$KF_{\text{расч}}$	$KF_{\text{табличный для уровня значимости 0,05}}$
$KF_{\text{для трески}} = 1,072$	3,23
$KF_{\text{для сайки}} = 1,058$	3,23
$KF_{\text{для зубатки}} = 1,034$	3,23
$KF_{\text{для морской камбалы}} = 1,065$	3,23
$KF_{\text{для длинной камбалы}} = 1,055$	3,23

Поэтому для практического использования предпочтительнее экспоненциальное уравнение, поскольку применение уравнения Аррениуса связано со сложными расчетами, и, кроме того, “с затрудненностью сравнения результатов его применения с другими распространенными показателями зависимости скорости биологических процессов от температуры” (Винберг, 1983).

Проанализируем данные по скоростям энергетического обмена, полученные для трески *G. m. morhua* из других регионов ее обитания. Так, Эдвардс с сотрудниками (Edwards et al., 1972), проводя исследования с треской, отловленной в прибрежье Шотландии (температура в опыте была 12 °C), получил следующее уравнение $Q = 0,245W^{0,82}$ (Q , мг $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$). При этом фактические удельные скорости энергетического обмена для трески массой 300 г составили $0,088 \text{ мг } O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; для 500 г – $0,080 \text{ мг } O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Для трески Норвежского моря массой 1750 г и 280 г скорость энергетического обмена составила 0,051 и 0,073 мг $O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ соответственно (Sundness, 1957). Но данные эти, как и у Эдвардса, получены лишь при высоких температурах (8,7–10,7 °C) и соответствуют нашим опытным данным при температуре 7–8 °C.

Т а б л и ц а 3

Значения дисперсии (σ^2) для уравнения Аррениуса
экспоненциального уравнения

Вид рыб	Значения дисперсии (σ^2) для уравнений	
	Аррениуса	экспоненциального
<i>Gadus morhua morhua</i>	0,000572	0,000614
<i>Boreogadus saida</i>	0,000481	0,000502
<i>Anarhichas lupus lupus</i>	0,000215	0,000222
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,000833	0,000888
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	0,000769	0,000801

Т а б л и ц а 4

Температурные коэффициенты Вант-Гоффа Q_{10} ,
 рассчитанные по данным Саундерса (Saunders, 1963),
 для атлантической трески

Масса трески, кг	Температурные коэффициенты Q_{10} для различных интервалов температур		
	3–10 °C	3–15 °C	10–15 °C
0,5	1,75	1,66	1,55
1,0	1,92	1,64	1,32
3,0	2,29	1,73	1,17
6,0	2,46	1,77	1,12

В более широком температурном диапазоне (3–10 °C) проводил эксперименты с атлантической треской Саундерс (Saunders, 1963). По его данным, рассчитанные нами значения Q_{10} метаболизма (табл. 4) заметно различаются в пределах каждого из интервалов температуры: в диапазоне 3–10 °C значения Q_{10} выше, чем при 10–15 °C. В значительной степени величины Q_{10} отличаются и у рыб с различной массой. Трудно определить, с чем связаны эти различия. Температурный коэффициент, полученный нами, для всех размерных групп трески во всем исследованном диапазоне температур (0–10 °C) оказался постоянным и равным 2,06. Как показано Винбергом (1983), при полной акклимации к температуре у всех пойкилотермных животных скорость метаболизма одинаково зависит от температуры, и Q_{10} составляет 2,0–2,5.

Температурные коэффициенты Q_{10} , рассчитанные нами по результатам исследований на других представителях семейства Gadidae, не отражают ускоряющего действия температуры t на скорость энергетического обмена Q . Так, для минтая *Theragra chalcogramma* Паулем (Paul, 1986) получена линейная зависимость $Q - t$ в пределах 1–7,5 °C, а от 7,5 до 12 °C скорость энергетического обмена оставалась постоянной: 66–75 мл O_2 г⁻¹ ч⁻¹. Рассчитанные нами по этой линейной зависимости значения Q_{10} оказались очень высокими и для интервала температур 1–4 °C они составили 13,03, для 1–6 °C – 8,61, для 4–7,5 °C – 4,01 и для 1–7,5 °C – 6,91. Хотя в юго-восточной части Берингова моря минтай в основном обитает при температуре от 0 до 7 °C, с колебаниями от –1,2 до 11,2 °C (Chen, 1983), т.е. температура, при которой проводились опыты, соответствовала их естественным условиям обитания. Поэтому очевидна необоснованность таких

высоких значений Q_{10} , особенно в начале температурной шкалы. У вполне акклиматизированных рыб можно было бы ожидать более равномерного ускорения обмена в границах биокинетической зоны.

Для тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Пауль с коллегами (Paul et al., 1988) также получили линейную зависимость $Q - t$, действующую лишь в пределах 3,5–7 °C (значения Q_{10} , рассчитанные нами, составили 2,51–2,99), а с 8 до 12 °C скорость энергетического обмена у трески уже не зависела от температуры и оставалась постоянной. Используя эти данные, мы попытались спрогнозировать экспоненциальную зависимость “метаболизм–температура”:

$$\text{мл } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1} = \exp [(3,3526 \pm 0,0145) + (0,0996 \pm 0,0027)t^{\circ}]$$

или

$$\text{мл } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1} = 28,5768e^{0,0996 \cdot t^{\circ}}, \quad r = 0,999, \quad p < 0,001.$$

И как следствие применения этого уравнения получаем постоянные значения температурного коэффициента, $Q_{10} = 2,71$. Для дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* значения Q_{10} составляют 2,39, но в диапазоне 3–7 °C (Chen, Mishima, 1986). Таким образом, только на линейном отрезке кривой $Q-t$ скорость потребления кислорода увеличивается для тихоокеанской трески на 11% на один градус, дальневосточной наваги – 9% град⁻¹ и минтая – 18% град⁻¹. А уже с 7 до 12 °C, как объясняют авторы, в организме животного поддерживается постоянная, вероятно, близкая к оптимальной, скорость энергетического обмена, не зависящая от температуры среды.

В наших экспериментах треска и в диапазоне 7–10 °C имела высокую интенсивность потребления и переваривания пищи, что уже является показателем высокой скорости энергетического обмена. Поэтому температура оказывала ускоряющее действие на метаболизм трески во всем исследованном температурном диапазоне 0–10 °C, а именно: скорость энергетического обмена увеличивалась на 7–8% на один градус.

Как мы указывали выше, наиболее устойчивые промысловые скопления морской камбалы наблюдаются в местах резких градиентов температуры в основном между придонными изотермами 1 и 2 °C, при температуре у дна 1,5 °C (Ковцова, 1982). Имеющиеся в литературе сведения характеризуют скорость энергетического обмена как морской камбалы (Edwards et al., 1969; Edwards, 1971; Pride, Holliday, 1980; Jobling, 1982), так и других представителей Pleuronectiformes (Edwards et al., 1971; Voyer, Morrisson, 1971; Waters, Smith, 1973; Cech et al., 1976; Wood et al., 1979; Duthie, 1980, 1982;

Brown et al., 1984 и др.), полученные при температуре 5 °C и выше. И, как правило, во всех этих работах интенсивность обмена рассматривается не в виде функции отклика на изменение температуры, а как уравнение парной зависимости “скорость энергетического обмена – масса тела” ($Q-W$) при каждой из выбранных температур.

В экспериментах Маккинона (Mackinnon, 1973), выполненных в температурном диапазоне 1–6 °C на камбале-ерше *Hippoglossoides platessoides* скорости потребления кислорода при 1, 3 и 6 °C достоверно не различались ($p < 0,05$), т.е. уравнение зависимости $Q-W$ действует одинаково в пределах температуры 1–6 °C, и ускоряющего влияния температуры на обмен не наблюдалось. По нашим данным (уравнение (10)), для морской камбалы массой 600 г при 5 °C скорость метаболизма составила 0,0160 мг O_2 г⁻¹ ч⁻¹, что очень близко к значению, установленному для камбалы-ерша, но температурный фактор включается в процесс с 0 °C, и эмпирическая зависимость “скорость энергетического обмена–температура” нами используется для аппроксимации функции отклика уже с 0 до 10 °C, при $Q_{10} = 2,57$ во всем рассматриваемом температурном диапазоне.

Как уже отмечено выше, кроме этой работы, Макисаак с коллегами (MacIsaac et al., 1997), определяли скорости потребления кислорода у представителей Pleuronectiformes при низких температурах (ниже 5 °C). Но данные этих авторов характеризуют рутинные (routine) скорости энергетического обмена, определение которых предполагает присутствие небольшого элемента активности. Все остальные исследования проводились при температуре выше 5 °C (имеющиеся в литературе данные по скорости стандартного обмена камбал сведены в табл. 25). Прайд и Холлидэй (Pride, Holliday, 1980) приводят средние значения скорости энергетического обмена морской камбалы массой 300 г, которые составили 0,0195 мг O_2 г⁻¹ ч⁻¹ при 5 °C, 0,0318 мг O_2 г⁻¹ ч⁻¹ при 10 °C и 0,0509 мг O_2 г⁻¹ ч⁻¹ при 15 °C. Температурный коэффициент Q_{10} , рассчитанный нами по этим данным, составил 2,65 при температуре от 5 до 10 °C и 2,57 – от 10 до 15 °C и соответствует обобщенной регрессии по нашим результатам. Джоблинг (Jobling, 1982), получивший при фиксированной температуре 10 °C близкие значения, объединив их с данными Эдвардса (Edwards, 1971; Edwards et al., 1969) для морской камбалы, вывел общее уравнение $\lg Q = 0,624 \lg W - 0,695$, где скорость энергетического обмена выражается в мл O_2 г⁻¹ ч⁻¹, но это уравнение описывает изменения скорости энергетического обмена в зависимости от массы рыбы только при 10 °C. Такое соответствие результатов исследований этих авторов, а также Прайда и Холлидэя (1980) с нашими, дало нам основание для анализа характера

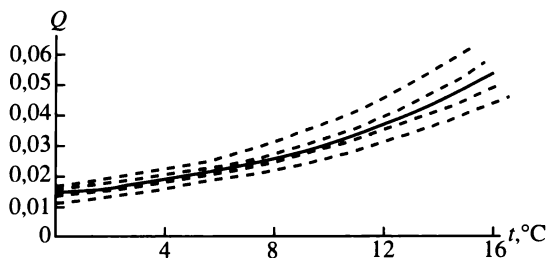


Рис. 6. Зависимость скорости энергетического обмена Q , $\text{мг O}_2 \text{ л}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, от температуры t , $^{\circ}\text{C}$, у *Pleuronectes platessa* в интервале температур от 0 до 15 $^{\circ}\text{C}$: $Q = 0,0129e^{0,0906t}$, $r = 0,998$, $p < 0,001$

общей парной зависимости $Q-t$ (скорость энергетического обмена–температура). Расположение экспериментальных данных на графике имело определенную и интерпретируемую форму, и нами для формализации этой зависимости было использовано экспоненциальное уравнение (рис. 6).

Коэффициент корреляции этой зависимости был очень высоким ($r = 0,998$), а значения параметров уравнения достоверны даже при самой строгой оценке, т.е. на 0,001%-ном уровне значимости. Таким образом, полученная экспонента доказывает, что температурные изменения скорости энергетического обмена Q подчиняются одной закономерности. Значение коэффициента Q_{10} в рассматриваемом температурном диапазоне составило 2,5.

Интересные данные представлены Дутти (Duthie, 1982) для речной камбалы *Platichthys flesus*, ершоватки *Limanda limanda* и малоротой камбалы *Microstomus kitt*, на основании которых нами рассчитаны значения температурных коэффициентов Q_{10} (табл. 5).

По этим данным нельзя составить четких представлений о действующих закономерностях, поскольку даже небольшое варьирование такого показателя, как масса тела, приводит к резкому изменению температурного коэффициента. Кроме того, при повышении температуры не наблюдается определенной тенденции изменения температурного коэффициента Q_{10} , он может и увеличиваться, и снижаться. Тем не менее, данные по скорости обмена для этих видов нам интересны тем, что мы могли их использовать для описания общей зависимости $Q-t$ для *Pleuronectiformes*.

К сожалению, результаты некоторых исследований мы не могли использовать по ряду причин. Так, Браун с коллегами (Brown et al., 1984) получили для тюрбо *Scophthalmus maximus* ряд

Т а б л и ц а 5

Температурные коэффициенты Вант-Гоффа Q_{10} ,
 рассчитанные для пятиградусных интервалов температур
 по данным Дутти (Duthie, 1982), для трех видов камбал

Вид	Масса тела, г	Температурный коэффициент Q_{10} для различных интервалов температур		
		5–10	5–15	10–15
<i>Platichthys flesus</i>	100	–	1,94	–
	300	–	1,91	–
	500	–	1,89	–
<i>Limanda limanda</i>	100	1,92	2,23	2,58
	300	2,66	2,59	2,53
	500	3,10	2,78	2,50
<i>Microstomus kitt</i>	100	3,09	2,55	2,11
	300	3,35	2,86	2,44
	500	3,48	3,51	2,61

уравнений в диапазоне 7–16 °С для особей массой 4–1000 г (табл. 25), но скорость потребления кислорода, рассчитанная по этим уравнениям, в 2 раза выше скорости, определенной нами для морской камбалы, и скоростей потребления кислорода, приводимыми для этого вида другими авторами. Возможно, это объясняется методическими особенностями эксперимента, поскольку опыты проводили в группе (расчеты шли на общую биомассу в килограммах) в присутствии ощутимого эффекта специфического динамического действия (СДД) пищи.

Другие наблюдения, относящиеся к различным видам камбал, трудны для сопоставления тем, что они проводились либо а) при фиксированной массе тела рыб, и без дифференцированного анализа данных при каждой конкретной температуре, как для *Platichthys stellatus* (Watters, Smith, 1973; Wood et al., 1979), либо б) для очень мелких рыб, как для *Pseudopleuronectes americanus* (Voyer, Morrison, 1971) и *Buglossidium luteum* с *Arnoglossus thori* (De Morais, 1985).

Графический анализ (рис. 7) и аналитическое сопоставление данных по скорости обмена представителей Pleuronectiformes позволили определить общую зависимость $Q-t$ (скорость энергетического обмена–температура) в границах естественной температуры обитания (0–15 °С), температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} при этом составил 2,4.

Чтобы установить связь между метаболизмом (энергетическим обменом) и температурой в пределах биокинетической зоны,

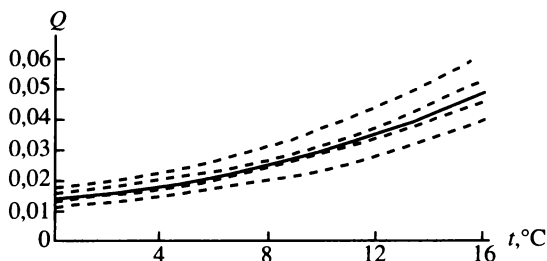


Рис. 7. Зависимость скорости энергетического обмена Q , $\text{мг O}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, от температуры t , $^{\circ}\text{C}$, для отряда рыб *Pleuronectiformes* в интервале температур от 0 до 15°C :

$$Q = 0,0127e^{0,0875t}, r = 0,98, p < 0,001$$

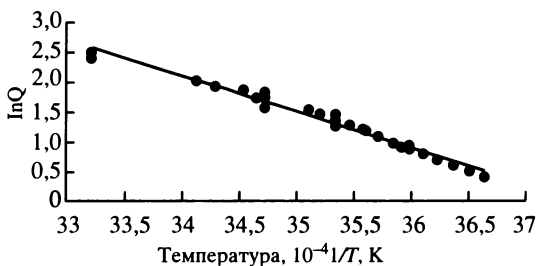


Рис. 8. Зависимость скорости энергетического обмена Q , $\text{мг O}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, от температуры T , K , для представителей отряда *Pleuronectiformes* после завершения акклимации к каждой температуре в пределах биокинетической зоны:

Данные представлены в полулогарифмической системе координат по Аррениусу

необходимы результаты измерений обмена у рыб, обитающих не только в умеренных и холодных, но и в тропических широтах. Причем необходимы значения скоростей энергетического обмена не просто рыб, акклимированных к высоким и низким температурам, а чтобы результаты основывались на измерениях непосредственно при температуре среды обитания. Обобщая все литературные данные, указанные выше, и результаты, полученные нами, а также величины скорости энергетического обмена, сообщенные для тропических видов (*Cynoglossus sp.* – левосторонних морских языков и *Brachirus sp.*, *Synaptura sp.* – правосторонних морских языков) (Edwards et al., 1971), получаем общую зависимость Q – t (скорость энергетического обмена–температура) в границах температуры от 0 до 30°C для *Pleuronectiformes* (рис. 8).

Во всех случаях в полулогарифмической системе координат, – когда по оси абсцисс отложены обратные величины температур, выраженных в градусах абсолютной температуры (в кельвинах), а по оси ординат – логарифмы скоростей энергетическо-

го обмена, зависимость скорости энергетического обмена от температуры передается прямой. Это значит, что функциональная связь между скоростью энергетического обмена и температурой подчиняется закону Вант-Гоффа и Аррениуса и может быть ап-

проксимирована уравнением $Q_t = Q_0 e^{-\frac{\mu}{RT}}$

Таким образом, анализ данных для представителей различных видов камбал не дал достоверных доказательств в пользу эволюционной адаптации Q к низким t . Все полученные зависимости указывают на высокую корреляцию между скоростью энергетического обмена и температурой среды обитания и доказывают закономерный рост Q с повышением t .

2.2. СКОРОСТЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА И РАЗМЕРЫ ТЕЛА РЫБ

Из многих факторов, влияющих на скорость энергетического обмена, первостепенными являются масса тела организмов и температура (Винберг, 1956, 1976; Ивлев, 1963а). Согласно Г.Г. Винбергу (1976), “ни температура, ни какой-либо из других факторов не могут идти в сравнение с размерами тела в отношении амплитуды вызванных ими различий скоростей обмена”. Известным физиологом Клейбером в 1932 г. была написана знаменитая статья “Размеры тела и метаболизм” (цит. по: Шмидт-Нильсен, 1987), где интенсивность метаболизма (скорость энергетического обмена) у гомойотермных животных была выражена как функция массы тела в аллометрическом уравнении, которому соответствует прямая линия в логарифмической системе координат с углом наклона 0,74. Именно этим исследователем была заложена основа для постоянного использования аллометрического уравнения при описании экспериментальных данных по скоростям энергетического обмена. Впоследствии Броди с коллегами (Brody et al., 1934), исследовав дополнительно значительный ряд животных, опубликовали широко известную кривую “от мыши до слона” (наклон линии регрессии составил 0,37). Многими авторами на большом числе примеров показано, что данная зависимость достаточно строго выполняется для представителей всех систематических групп животных от простейших до млекопитающих.

Аллометрическая модель приводит к уменьшению относительной скорости энергетического обмена с увеличением массы тела, т.е. в процессе индивидуального роста скорость энергетического обмена, рассчитанная на единицу массы тела, постепенно

падает. Аллометрия рассматривается не только как эмпирический закон. В большом количестве работ авторы пытаются дать ей теоретическое обоснование, объясняя механизм снижения скорости энергетического обмена с увеличением массы тела животных.

Это и широко известный “закон поверхности” Рубнера, роль которого в энергетическом обмене и его критика детально обсуждалась Г.Г. Винбергом (1956). Хотя, по мнению К. Шмидт-Нильсена (1987), это не “закон в физическом смысле, его лучше было бы назвать правилом поверхности”. В.С. Ивлев (1959) полагал, что применение аллометрической модели определяется относительной величиной активной протоплазматической массы, при этом качественная характеристика активных тканей остается постоянной не только в процессе онтогенеза, но и у животных, далеких по своему систематическому положению.

Мак-Магон (McMahon, 1973) предложил модель, теоретически объясняющую вывод показателя степени 0,75. В качестве исходного постулата была взята механическая структура животного и проанализированы несущие конструкции (скелет) с использованием инженерных расчетов. Зависимость скорости энергетического обмена от массы объяснялась энергетическим правилом скелетных мышц (Аршавский, 1982), связью с важнейшими компонентами клетки, такими, как митохондрии и метаболические ферменты (Зотин, 1974; Зотин и др., 2000; Озернюк, 2000) и физическими принципами, лежащими в основе газообмена в жабрах рыб (De-Silva, 1974; Hughes, Al-Kadhomi, 1988 и др.). И хотя окончательного ответа на вопрос о механизмах, определяющих одну из важнейших закономерностей энергетического обмена, еще пока нет, тем не менее, универсальность степенной зависимости между скоростью стандартного обмена и массой тела животного не вызывает сомнения.

Таким образом, анализ скорости энергетического обмена как функции массы тела отдельно для каждого значения температуры показал значительные изменения скорости энергетического обмена в ответ на колебания такого мощного фактора внешней среды, как температура. Мы попытались выразить единым уравнением зависимость между скоростью энергетического обмена, массой тела и температурой. Силу совокупной взаимосвязи этих трех параметров определяли множественным коэффициентом корреляции $R_{y \cdot x_1 \cdot x_2}$, достоверность которого оценивали по критерию Фишера (KF) (табл. 6).

При обработке наших данных по программе многофакторного регрессионного анализа были получены следующие уравнения:

Т а б л и ц а 6

Оценка достоверности множественного коэффициента корреляции

Вид рыб	Показатель		
	Коэффициент корреляции $R_{y \cdot x_1 x_2}$	Критерий Фишера KF	Доверительный уровень, %
<i>Gadus morhua morhua</i>	0,938	47,67	99,9
<i>Boreogadus saida</i>	0,917	69,3	99,9
<i>Anarhichas lupus lupus</i>	0,979	125,45	99,9
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,973	98,27	99,9
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	0,908	103,7	99,9

для *Gadus morhua morhua*

$$y = (-1,7862 \pm 0,3487) + (0,7834 \pm 0,0584)x_1 + (0,0723 \pm 0,0130)x_2;$$

для *Boreogadus saida*

$$y = (-2,0612 \pm 0,110,8) + (0,7653 \pm 0,0123)x_1 + (0,0697 \pm 0,0076)x_2;$$

для *Anarhichas lupus lupus*

$$y = (-2,2372 \pm 0,0333) + (0,7726 \pm 0,0055)x_1 + (0,0762 \pm 0,0011)x_2;$$

для *Pleuronectes platessa*

$$y = (-3,1287 \pm 0,2446) + (0,770,4 \pm 0,0371)x_1 + (0,0945 \pm 0,0066)x_2;$$

для *Glyptocephalus cynoglossus*

$$y = (-2,9393 \pm 0,1573) + (0,8103 \pm 0,0421)x_1 + (0,0945 \pm 0,0122)x_2.$$

В данном комплексе признаков x_1 и x_2 не скоррелированы, т.е. поочередное исключение влияния отдельных факторов повышает силу связи между двумя остальными. После потенцирования и возвращения к исходным переменным (Q – скорость энергетического обмена, мг O_2 ч⁻¹; W – масса тела, г; t – температура, °C) уравнения имеют следующий вид: для *Gadus morhua morhua*

$$Q = 0,1676W^{(0,7834 \pm 0,0584)}e^{(0,0723 \pm 0,0130)} \cdot$$

для *Boreogadus saida*

$$Q = 0,1273W^{(0,7653 \pm 0,0123)}e^{(0,0697 \pm 0,0076)} \cdot$$

для *Anarhichas lupus lupus*

$$Q = 0,1068W^{(0,7726 \pm 0,0055)}e^{(0,0762 \pm 0,0011)} \cdot$$

для *Pleuronectes platessa*

$$Q = 0,0438W^{(0,7704 \pm 0,0371)}e^{(0,0945 \pm 0,0066) \cdot t^{\circ}};$$

для *Glyptocephalus cynoglossus*

$$Q = 0,0529W^{(0,8103 \pm 0,0421)}e^{(0,0945 \pm 0,0122) \cdot t^{\circ}}$$

На основании полученных функциональных зависимостей впервые открылась возможность подойти к оценке пищевых потребностей популяций исследуемых рыб Баренцева моря во всем толерантном температурном диапазоне.

2.3. СКОРОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА И МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ДИАПАЗОН У РЫБ

Анализ литературных данных показал значительный разброс результатов измерений скоростей энергетического обмена у рыб в зависимости от экологических особенностей их обитания, что свидетельствует о тесной связи естественной подвижности со скоростью энергетического обмена рыб (в данном случае имеется в виду только скорость стандартного обмена). Так, например, значительные различия в показаниях скорости энергетического обмена, вызванные экологическими особенностями обитания, показаны для некоторых *Nototheniidae* (Hureau et al., 1977): *Notothenia coriiceps* ($0,0861 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) – активный пелагический вид, *N. gibberifrons* ($0,0635 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) – пелагический вид, *N. nudifrons* ($0,0431 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) – менее активный вид (группировка авторов); масса тела особей всех трех видов 100 г, температура 0°C .

Аналогичных данных в литературе много, но, к сожалению, для сопоставления они мало согласуются между собой по той причине, что приводятся либо при различных температурах, либо при различных размерных характеристиках.

2.3.1. Скорость энергетического обмена у рыб разных экологических групп

На скорость энергетического обмена оказывает заметное влияние не только форма тела, плавательные способности рыб, но и глубина их обитания. Многие исследователи (Childress, 1971; Smith, Hessler, 1974; Torres et al., 1979; Childress et al., 1980; Smith, Laver, 1981) при работе с пелагическими и бентопелагическими видами рыб показали, что скорость энергетического обмена – убывающая функция глубины. Так, например, измерения скорости потребления кислорода, выполненные Чайлдрессом с колле-

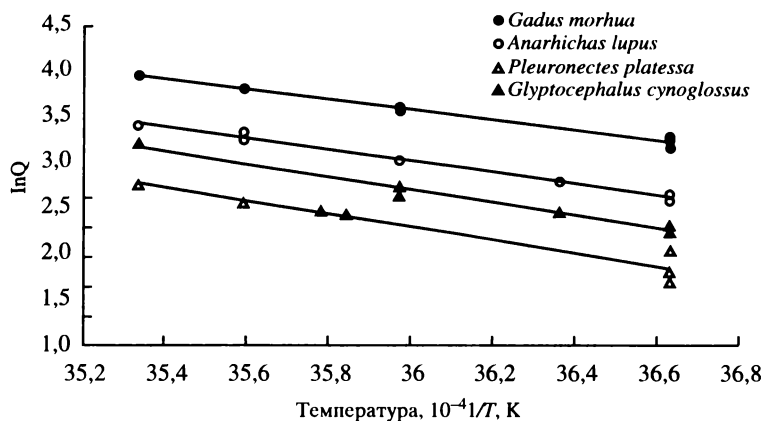


Рис. 9. Зависимость скорости энергетического обмена Q , $\text{мг O}_2 \text{ ч}^{-1}$, от температуры у различных по экологическим особенностям обитания видов рыб в полулогарифмической системе координат по Аррениусу

гами (1980) у девяти видов рыб, обитающих на различных глубинах, показали существенный разброс данных (температура была постоянной $0,5 \pm 0,1 \text{ } ^\circ\text{C}$). Для трех видов *Mystophidae*, относящихся к одной группе мезопелагических зоопланктофагов (*Electrona antarctica*, обитающего на глубине 50 м, *Gymnoscopelus braueri* и *G. opisthopterus*, обитающих на глубине 150 м), скорости энергетического обмена составили 0,042, 0,026 и 0,022 $\text{мл O}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) соответственно, т.е. при увеличении глубины в 3 раза, скорость потребления кислорода уменьшается примерно в 2 раза.

На рис. 9 представлены данные, полученные нами для различных по экологическим особенностям обитания видов: морской и длинной камбал, полосатой зубатки и трески. Возрастание скорости энергетического обмена в ряду *Pleuronectes platessa* – *Glyptocephalus cynoglossus* – *Anarhichas lupus* – *Gadus morhua*, по-видимому, в первую очередь связано с различиями в их образе жизни.

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), а основное их существование – это донный образ жизни, закапывание в грунт, приспособлявая при этом свою окраску к фону субстрата.

У зубаток же форма тела приближается к форме тела “обычных рыб” – торпедообразной, несколько сжатой с боков, но не-

смотря на это тип движения всех зубаток близок к угреобразному (Барсуков, 1959). Плавательная волна у трески – представителя торпедообразной формы тела и зубаток значительно различается. Большая гибкость зубаток свидетельствует о том, что скорость движения их в общем невелика. Ближе всего к истине, возможно, Ласепед, считавший, что зубатки плавают не очень быстро, но способны на короткие довольно быстрые рывки (Lacépède, 1801, цит. по: Барсуков, 1959). Плавают *A. 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). В наших экспериментах *A. lupus* вела себя очень мирно, свернувшись “клубочком”, лежала на дне респирометра.

И, наконец, самая высокая скорость энергетического обмена у трески. Треску, как и многих других рыб, добываемых главным образом донными орудиями лова, и называют обычно “донной” или “придонной” рыбой. В действительности же треска, в частности баренцевоморская, имеет слабую связь со дном (Маслов, 1952). В открытом море треска встречается преимущественно на глубинах 150–250 м, а в юго-восточных районах и у побережий – до 50 м и менее. Треска – типично стайная рыба и биологические процессы на всех этапах ее существования (питание, размножение, зимовка) происходят в пределах стай или скоплений разных размеров (Ярагина и др., 1996). Жизненный цикл баренцевоморской трески неотделим от ее миграций. Начиная с 3–4-летнего возраста треска совершает регулярные миграции, имеющие сезонный характер. Скорость кормовых и нерестовых миграций весьма различна. Наиболее высока скорость нерестовых миграций: как показывают данные мечения, она может достигать 15 км/сут при движении трески к Лофотенским островам (Маслов, 1944).

По сравнению с зубаткой и камбалами треска ведет более активный образ жизни, а высокоподвижные виды, как и виды с особенно высоким темпом роста, обладают повышенными скоростями стандартного и основного обменов (Винберг, 1976). Иными словами, наблюдается взаимосвязь скорости стандартного обмена с условиями обитания, и прежде всего, с уровнем плавательной активности. Относительно высокие энергетические затраты трески и сайки (табл. 7) теснейшим образом связаны с их функциональными особенностями, и здесь необходимо привести заключение Винберга (1976) о том, что активные виды имеют высокую скорость энергетического обмена не потому, что они высокоподвижны, а скорее наоборот, они высокоподвижны потому, что имеют высокую скорость энергетического обмена.

Т а б л и ц а 7

**Средние значения скорости энергетического обмена
у трески *Gadus morhua morhua*
и сайки *Boreogadus saida***

Параметр	Средние значения скорости энергетического обмена	
	<i>Boreogadus saida</i>	
	$t = 5,0\text{ }^{\circ}\text{C}$	$t = -5,0\text{ }^{\circ}\text{C}$
Масса рыб, г	$38,0 \pm 18,0$	$42,0 \pm 11,0$
Скорость стандартного метаболизма Q , мг $\text{O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$47,0 \pm 5,0$	$43,0 \pm 6,0$
Максимальная скорость обмена Q_{max} , мг $\text{O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$183,0 \pm 22,0$	$142,0 \pm 43,0$
Q_{max}/Q	$3,94 \pm 0,75$	$3,29 \pm 0,96$

Параметр	Средние значения скорости энергетического обмена	
	<i>Gadus morhua morhua</i>	
	$t = 5,0\text{ }^{\circ}\text{C}$	$t = -5,0\text{ }^{\circ}\text{C}$
Масса рыб, г	$115,0 \pm 60,0$	$53,0 \pm 21,0$
Скорость стандартного метаболизма Q , мг $\text{O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$58,0 \pm 6,0$	$33,0 \pm 5,0$
Максимальная скорость обмена Q_{max} , мг $\text{O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$181,0 \pm 27,0$	$121,0 \pm 42,0$
Q_{max}/Q	$3,12 \pm 1,09$	$3,70 \pm 1,15$

Дутти (Duthie, 1982), анализируя данные по скорости энергетического обмена различных видов рыб, представил эти данные в виде двух расположенных на разных уровнях параллельных прямых: верхняя – интерпретирует скорость энергетического обмена у камбаловых “flatfish”, нижняя – у “roundfish” (надо полагать, сюда вошли виды, имеющие торпедообразную форму тела). Уравнения регрессии для особи средней массой 250 г были следующими:

для “flatfish”

$$\log Q \text{ (мг } \text{O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}) = 0,036t\text{ }^{\circ}\text{C} + 0,600; r = 0,78, p < 0,001;$$

для “roundfish”

$$\log Q \text{ (мг } \text{O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}) = 0,038t\text{ }^{\circ}\text{C} + 0,743; r = 0,78, p < 0,001.$$

Судя по этим данным, скорость энергетического обмена у “roundfish” значительно выше, чем у камбаловых, т.е. активные виды даже в полном покое имеют почти вдвое более высокую скорость энергетического обмена (различия достоверны на 99,9%-ном доверительном уровне).

Значения температурного коэффициента Вант-Гоффа Q_{10} , рассчитанные нами по уравнениям Дутти, оказались постоянными для рыб в каждой из группировок: 2,29 – для камбаловых и 2,40 – для “roundfish”. Это постоянство объясняется свойствами этих уравнений, которые можно выразить в виде экспоненциальной функции $Q = Q_0 q^t$ (где q – коэффициент, показывающий, во сколько раз скорость процесса возрастает при повышении температуры на 1 °C) и $q = e^k$ (где k – константа, выражающая степень зависимости изучаемой скорости энергетического обмена Q от температуры). Экспоненциальную зависимость Q от температуры выражают и в других равнозначных формах, например, вместо e^k используют 10^β , где $\beta = 0,434 \cdot k$. Вышеуказанные уравнения приведены именно в этом виде, т.к. после их потенцирования получаем для “flatfish” $Q = 3,980 \cdot 10^{0,036t}$ и для “roundfish” $Q = 5,533 \cdot 10^{0,038t}$.

Разделив коэффициенты (0,036 и 0,038) на 0,4343, получаем экспоненциальную зависимость скорости энергетического обмена от температуры:

для “flatfish”

$$Q \text{ (мг } O_2 \text{ ч}^{-1}) = 3,98e^{0,083t} \text{ и } Q \text{ (мг } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}) = 0,0159e^{0,083t};$$

для “roundfish”

$$Q \text{ (мг } O_2 \text{ ч}^{-1}) = 5,53e^{0,087t} \text{ и } Q \text{ (мг } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}) = 0,0221e^{0,087t}$$

Во вторую группу, наряду с неркой, кумжей, стальноголовым лососем, палией, кижучем, сайдой, треской, пикшей, сайкой вошли и представители семейств Zoarcidae (бельдюговые), Cyclopteridae (пинагоровые) и Cottidae (керчаковые). Мы рассматриваем значения скоростей обмена для представителей этих семейств на уровне наших данных по зубатке, которые настолько отличаются от показателей для активных видов, как треска (уравнения (7), (9)), что их нельзя объединять. Для проверки этой гипотезы мы обработали имеющиеся данные по скорости стандартного обмена для представителей тресковых Gadidae (Липская и др., 1972; Чекунова, 1974; Holeton, 1974; Paul, 1986; Paul et al., 1988).

Используя экспоненциальное уравнение ($Q = Q_0 e^{kt}$) для формализации температурной зависимости, получаем для представителей тресковых: $Q \text{ (мг } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}) = 0,0474e^{0,0715t}$, $r = 0,92$,

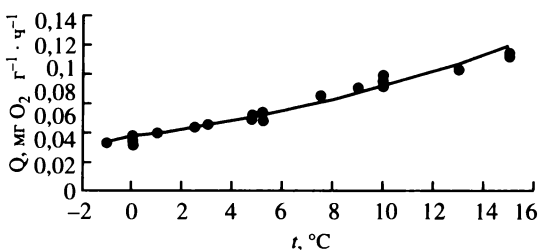


Рис. 10. Зависимость скорости энергетического обмена от температуры для представителей сем. Gadidae

$p < 0,001$ (полученные числовые параметры уравнения достоверны на 99,9%-ном доверительном уровне, рис. 10). Температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} во всем исследованном температурном диапазоне постоянен и равен 2,05.

Сравнение достоверности различий дисперсий двух уравнений (первое – для сем. Gadidae (рис. 10) и второе – полученное нами для баренцевоморской трески (уравнение (7)) с помощью критерия Фишера KF показало, что даже при уровне значимости 0,05 они не достоверны.

Кроме того, по критерию Стьюдента проверялась гипотеза о близости числовых параметров регрессий, что также показало недостоверность различий этих параметров, т. е. статистически эти два уравнения достоверно не различаются.

2.3.2. Скорости активного обмена у рыб

При исследовании энергетики водных организмов одной из ключевых и сложных задач является определение скоростей активного обмена, поскольку помимо энергетических потребностей на поддерживающий обмен (стандартный) основные энергетические затраты у животных связаны с такими видами активности, которые требуют движения, т.е. возникающие при внешней мышечной работе (Ивлев, 1962а). Особенно это актуальным становится при исследовании процессов метаболизма у полярных пойкилотермных животных, обитающих в относительно узком диапазоне низких температур и имеющих низкую скорость стандартного обмена и ограниченный аэробный метаболический размах (aerobic scope). А поскольку все виды сталкиваются с проблемой энергетического бюджета, то здесь в первую очередь возникает один из важнейших вопросов: как холодноводные эктотермные организмы могут справляться с тем, чтобы поддерживать максимальные аэробные скорости активного обмена и не могут

ли рассматриваться низкие температуры, как фактор “давления” на их энергетику?

Вероятно, первыми физиологами, которые и поставили этот вопрос, были, как это ни странно, сторонники теории метаболической компенсации Шоландер с коллегами (Scholander et al., 1953) и Волшлаг (Wohlschlag, 1960, 1964). Но наблюдаемая этими авторами компенсаторная, адаптивная реакция полярных видов, направленная на поддержание при низких температурах более высоких скоростей энергетического обмена, чем у видов из умеренных и тропических широт, имеет место быть только при определенном состоянии организма, возникающего при кратковременных наблюдениях в острых экспериментах (с резкой, быстрой сменой температуры). Очевидно, чтобы понять энергетику холодноводных морских эктотермов, необходимо определить зависимость между скоростью обмена покоя (resting metabolism) и максимальной скоростью активного обмена (maximum aerobic scope).

В последнее время появились интересные работы, посвященные исследованию морфо-физиологических и биохимических особенностей антарктических рыб (например, содержание и свойства гемоглобина, биохимическая структура антифризов, гематологические показатели, строение и функциональные особенности дыхательных структур, а также кинематика их плавания) (DeVries, 1982, 1983, 1988; DeVries, Lin, 1977; Johnston et al., 1988; Johnston, 1989; Zimmermann, Hubold, 1998; O'Brien, Sidell, 2000; Peck, 2002; Pörtner, 2002; O'Brien et al., 2003). И решение всех этих вопросов не может быть успешным без знания скоростей активного обмена 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 (Zimmermann, Hubold, 1998). Такая их особенность могла бы даже ограничивать и типы “жизненного стиля” в полярных морях (Clarke, Johnston, 1996). Полагают также, что полярные, особенно антарктические виды рыб и беспозвоночных, характеризуются умеренным (low-to-moderate) уровнем двигательной активности, а следовательно, и более низкими максимальными скоростями движения (Pörtner, 2002).

Однако детальные экологические исследования по результатам как экспериментальных наблюдений, проведенных на месте обитания и при длительной акклимации, так и полевых работ, показывают удивительно широкого размаха типы “жизненного стиля” и разнообразные модели поведения рыб полярных океанов (Андряшев, 1986, 2003; Андряшев и др., 1980; Clarke, 1983; Eastman, Clarke, 1998; и др.).

Ихтиофауна обеих полярных областей (Арктики и Антарктики) представлена почти всеми экотипами рыб, за исключением возможно только скумбриевидных форм тела (Андрияшев, 1986; Zimmermann, 1997; Zimmermann, Hubold, 1998). Это означает, что скорости активного обмена у рыб разной естественной подвижности будут различаться в значительной степени, в зависимости от экологических особенностей обитания вида. Поскольку именно экологические различия в первую очередь касаются активно обмена (Винберг, 1956).

Андрияшев (1986) отмечает также 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 (например, малый и большой широколобик, *Pagothenia brachysoma* и *P. borchgrevinki*). К представителям активно плавающих криопелагических видов рыб арктической фауны относятся широко известные *Boreogadus saida* и *Arctogadus glacialis*.

Количественный критерий для оценки активности должен был бы развиваться при преобладании простого субъективного взгляда на тип “жизненного стиля” (mode of life), а именно медлительные виды рыб или активные (Zimmermann, Hubold, 1998).

По уровню естественной подвижности Ю.С. Белокопытин (1978) классифицирует рыб по следующим группам: 1) подвижные рыбы – хорошие пловцы (ставрида, скумбрия, кефаль); 2) рыбы умеренной активности (смарида, морской карась, мерланг) и 3) донные – малоактивные рыбы (султанка, скорпена, камбалы).

По скоростной выносливости А.А. Яржомбек (1996) подразделяет рыб на очень быстрых (тунцы, макрели), быстрых (лососи, кефали) и умеренных (осетровые, угри, камбалы).

Анализ двигательной активности рыб в Баренцевом море. В естественных условиях рыбы движутся с различными скоростями, в зависимости от вида активности (миграции, преследования, избегание, поиск пищи, резкие броски). Так, например, по данным мечения (Маслов, 1944) скорость движения трески колебалась в значительной степени. При этом, чтобы уменьшить влияние различного рода ошибок при определении точек мечения и вылова, Н.А. Маслов вычислил средние скорости из всех наблюдений. Наиболее надежные результаты были получены при объединении данных для интервалов, не превышающих 2 мес между мечением и выловом. Средние скорости плавания трески на отдельных отрезках миграционных путей, помеченных в каждом месяце, для которых срок между временем мечения и вторичным выловом составляет не более 62 сут (Маслов, 1968), представлены в табл. 8.

Т а б л и ц а 8

**Скорости передвижения трески *Gadus morhua morhua*
на отдельных отрезках миграционных путей
по результатам мечения
(данные рассчитаны по: Маслов, 1968)**

Единицы измерения	Скорости передвижения трески в различные месяцы мечения					
	I	II	III	IV	V	VI
Длина рыб 40–60 см						
миль · сут ⁻¹	3,24	1,68	1,07	2,00	2,33	2,65
см · с ⁻¹	6,95	3,60	2,29	4,29	4,99	5,68
$L^* \cdot c^{-1}$	0,14	0,07	0,05	0,10	0,10	0,12
Длина рыб 60–80 см						
миль · сут ⁻¹	3,25	1,48	3,67	0,90	3,11	3,08
см · с ⁻¹	6,97	3,17	7,87	1,93	6,67	6,60
$L \cdot c^{-1}$	0,10	0,05	0,11	0,03	0,10	0,10

Единицы измерения	Скорости передвижения трески в различные месяцы мечения					
	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Длина рыб 40–60 см						
миль · сут ⁻¹	2,68	—	—	2,17	1,76	1,80
см · с ⁻¹	5,74	—	—	4,65	3,77	3,86
$L \cdot c^{-1}$	0,11	—	—	0,10	0,08	0,08
Длина рыб 60–80 см						
миль · сут ⁻¹	3,47	2,36	—	2,51	1,60	2,75
см · с ⁻¹	7,44	5,06	—	5,38	3,43	5,89
$L \cdot c^{-1}$	0,11	0,07	—	0,08	0,05	0,08
* L — длина тела особи.						

Наибольшие скорости движения наблюдаются при условии, когда эти сроки между датами мечения и вторичной поимки невелики (Константинов, 1961; Маслов, 1968). Расчетная средняя скорость передвижения трески, выловленной в том же месяце, когда она была помечена, всегда оказывалась больше (для рыб размером 40–60 см она составляла 9,7 см с⁻¹, а для рыб

Т а б л и ц а 9

Данные о путях трески *Gadus morhua morhua* из районов
осеннего откорма на нерестилища по результатам мечения
(данные рассчитаны по: Маслов, 1968)

Пройденное расстояние, миль	Время между мечением и поимкой, сут	Средняя скорость, миль · сут ⁻¹	Средняя скорость, см · с ⁻¹
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

60–80 см – 10,8 см · с⁻¹), чем при вторичной поимке меченой рыбы через 2 мес.

Результаты мечения показывают, что наиболее высока скорость движения трески в течение нерестовых миграций (Маслов, 1944). При движении меченой трески из различных районов Баренцева моря к местам нереста у Лофотенских островов скорость может достигать 17,6 см · с⁻¹ (табл. 9). Отметим, что эти значения могут быть и более высокими, поскольку, как отмечает Н.А. Маслов (1968), средние скорости (табл. 9) следует считать минимальными, т.к. 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). Этим автором показано, что в течение нерестовых миграций половозрелая треска длиной 80–90 см двигалась со средней скоростью 5 миль/сут или 10,7 см · с⁻¹, но поскольку пройденный рыбами путь принимался за прямой отрезок, а количество суток отражало лишь время между пометкой и выловом, то фактическая скорость движения трески несомненно должна превышать расчетную.

Мечение трески с целью изучения ее миграций у побережья Мурмана дало возможность выяснить скорость передвижения

Т а б л и ц а 10

**Среднесуточная скорость передвижения трески
Gadus morhua morhua во время ее нерестовых миграций
 в прибрежной зоне Мурмана по результатам мечения
 (данные рассчитаны по: Глебов, 1963)**

Пройденное расстояние, км	Время прохождения пути, сут	Средняя скорость, км · сут ⁻¹	Средняя скорость, см · с ⁻¹
Подходы нерестовой трески			
407	94	4,3	5,0
353	69	5,1	5,9
403	44	9,2	10,6
403	42	9,6	11,1
177	57	3,1	3,6
737	169	4,4	5,1
746	174	4,3	5,0
746	173	4,3	5,0
Отход нерестовой трески			
76	34	2,2	2,5
56	52	1,1	1,3
57	45	1,3	1,5
330	92	3,6	4,2
282	59	4,8	5,6
79	59	1,3	1,5
21	36	0,6	0,7
352	107	3,3	3,8
122	64	1,9	2,2

трески к берегам и в обратном направлении (Глебов, 1963). Показано, что треска движется к мурманским нерестилищам с более низкими скоростями, чем при движении ее на нерест из открытых частей моря к Лофотенским островам (табл. 10).

Таким образом, вблизи берегов треска движется медленнее, чем в открытых частях моря, в особенности это относится к миграционным путям на восток. Наибольшая скорость движения свойственна половозрелым рыбам, для мигрирующих на нерестилища в прибрежной зоне Мурмана она колебалась от 3,6 до 11,1 см · с⁻¹ (табл. 10). Движение отнерестовавших рыб в восточном направлении характеризуется наименьшей скоростью – от 0,7 до 5,6 см · с⁻¹ (Глебов, 1963).

Миграции “мойвенной” трески от берегов происходят в основном в восточном направлении, главным образом около берегов Мурмана, но некоторые меченые особи вылавливались и в

Т а б л и ц а 11

**Среднесуточная скорость передвижения трески
Gadus morhua morhua во время ее кормовых миграций
 в прибрежной зоне Мурмана по результатам мечения
 (данные рассчитаны по: Глебов, 1963)**

Пройденное расстояние, км	Время прохождения пути, сут	Средняя скорость, км сут ⁻¹	Средняя скорость, см с ⁻¹
Миграции "мойвенной" трески к берегам			
75	12	6,3	7,3
16	2	8,0	9,3
38	6	6,3	7,3
15	8	1,9	2,3
47	65	0,7	0,8
130	132	1,0	1,2
56	27	2,1	2,4
526	167	3,1	3,6
Миграции "мойвенной" трески от берегов			
31	13	2,4	2,8
204	61	3,3	3,8
113	112	1,0	1,2
236	132	1,8	2,1
555	81	6,9	8,0
206	103	2,0	2,3
232	109	2,1	2,4
555	56	9,9	11,4
138	67	2,1	2,4
320	142	2,3	2,7
340	97	3,5	4,1

открытом море (Глебов, 1963). Скорость неполовозрелых рыб несколько меньше при движении к берегам, чем в обратном направлении, что можно объяснить медленным передвижением стай 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 (табл. 11).

Таким образом, при погоне за мойвой (или сельдью и песчанкой) во время весенних подходов к берегам скорость движения трески также велика, но все же ее нельзя сравнить со скоростью рыб, плывущих 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

Т а б л и ц а 12

**Скорость движения трески *Gadus morhua morhua*
Баренцева моря на отдельных отрезках миграционных путей
летом во время движения на восток
(данные рассчитаны по: Маслов, 1968)**

Пройденное расстояние, миль	Время между мечением и поимкой, сут	Средняя скорость, миль сут ⁻¹	Средняя скорость, см с ⁻¹
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

(табл. 12). В это время рыба переходит из одного района в другой в поисках пищи или уходит из мест, которые делаются неблагоприятными для ее жизнеобеспечения (Маслов, 1960). Значительные колебания скорости движения трески во время нагульных миграций обусловлено поведением трески, которая или активно преследует пищевые объекты или же наоборот усиленно откармливается различными видами ракообразных и прочими малоподвижными гидробионтами.

По данным В.П. Пономаренко (1960), расчетная средняя скорость движения трески длиной 50–60 см во время зимовальных миграций составляет 2,7–3,0 миль/сут или 5,8–6,4 см с⁻¹.

Значительной может быть скорость миграции отнерестовавшей трески. Так, например, скорость движения рыб от Лофотенских островов после нереста достигала 38,5 см с⁻¹ (Dannevig, 1949) (табл. 15).

Г.А. Rose (цит. по Claireaux et al., 1995) наблюдал продвижение ньюфаундлендской трески во время весенних миграций в районы нагула, используя высокочувствительные гидролокаторы. Крейсерские скорости (наивыгоднейшая скорость движения, достигаемая при наименьшем расходе “топлива” и составляющая примерно 60–80% максимальной скорости) движения трески в течение этих миграций были обычно 10–20 см с⁻¹ и редко достигали 30–50 см с⁻¹. Интересно отметить, что по результатам экспериментальных работ этих исследователей (Claireaux et al., 1995)

треска при плавании в туннельных респирометрах всегда показывала скорость выше 30–50 см $\cdot$ 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 миль в сутки (Печеник и др., 1973). Скорость передвижения составит при этом 64,3 см $\cdot$ с $^{-1}$ (см. табл. 15). Следует отметить, поскольку в данном случае определялось расстояние и время прохождения его сайкой, то такие высокие скорости, возможно, являются следствием пребывания рыб время от времени в струе течения, сохраняя при этом статичное положение.

А вот помеченные особи синей зубатки *Anarhichas denticulatus* в Баренцевом море проходили расстояние от 120 до 610 км со средней скоростью 1,6–3,1 км в сутки (1,9–3,6 см $\cdot$ с $^{-1}$) (Шевелев, 1984).

Средняя скорость передвижения пятнистой зубатки *Anarhichas minor* во время нагульных и зимовальных миграций невелика и составляет в среднем около 1,5 км $\cdot$ сут $^{-1}$ (1,7 см $\cdot$ с $^{-1}$), при колебании ее у отдельных особей от 0,2 до 24,6 км $\cdot$ сут $^{-1}$ (0,2–28,5 см $\cdot$ с $^{-1}$), но в течение нерестовой миграции пятнистые зубатки передвигаются уже более равномерно и с более высокой средней скоростью 2,6 км $\cdot$ сут $^{-1}$ (3,0 см $\cdot$ 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 менее протяженны по сравнению с миграциями синей и пятнистой зубаток, максимальная протяженность ее миграций достигает у Исландии – 204–926 км, у острова Ньюфаундленд – 389–982 км, в Баренцевом море – 848 км (Шевелев, 1984). Средняя скорость передвижения полосатой зубатки составляет 2,2 км $\cdot$ сут $^{-1}$, а максимальная скорость – 19 км $\cdot$ сут $^{-1}$ (Барсуков, Шевелев, 1986).

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 $L \cdot$ с $^{-1}$ (где L – длина тела особи), в зависимости от температуры воды. Скорости передвижения морской камбалы во время миграций, наблюдаемых в Баренцевом море, составляли в среднем 1,2 $L \cdot$ с $^{-1}$ (при колебаниях от 0,54 до 2 $L \cdot$ с $^{-1}$), и оказались сходными с предска-

занными оптимальными скоростями. Это указывает на то, что морская камбала может адаптироваться к стратегии плавания с оптимальными скоростями во время миграций.

Длительные протяженные миграции совершает гренландский черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides hippoglossoides*. По результатам мечения выявлено, что черный палтус за 87 сут проделывает путь протяженностью 540 миль (Ковцова, 1990). Средняя скорость передвижения составила при этом 6,2 миль сут⁻¹ или 13,3 см с⁻¹.

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 ряда других параметров. Очень важно в экологическом, и конечно, в экономическом отношении знать действительные скорости плавания рыб. Наибольший интерес при энергетических расчетах представляет изгибательное плавание, при котором достигаются высокие скорости за счет больших затрат энергии (Яржомбек, 1996).

Выбираемая в эксперименте скорость плавания должна быть относительно высокой, чтобы наблюдались минимальные проявления спонтанной двигательной активности рыб, и при этом необходимо, чтобы такая скорость не приводила к накоплению кислородного долга (Кляшторин, 1982). Наивыгоднейшая скорость движения – это крейсерская скорость, достигаемая при наименьшем расходе топлива и составляющая примерно 60–80% максимальной скорости. Максимальная средняя скорость движения, при которой рыбы могут плавать достаточно длительное время, и определяется как “крейсерская” скорость (Яржомбек и др., 1977; Кляшторин, 1982; Яржомбек, 1996). Показано, что при движении с “крейсерской” скоростью у ставриды уровень активного обмена в 3–4 раза превышает затраты энергии на основной обмен (Белокопытин, 1976). Для черноморской ставриды при непрерывном ее движении в течение 13 ч с относительно высокой скоростью (80 см с⁻¹) получены скорости общего обмена по потреблению жира, превышающие скорости стандартного обмена в энергетическом эквиваленте (ккал) в 4,2 раза (Шульман и др., 1973).

Бретт (1964, 1965) 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. При этом максимальная скорость, с которой рыба может плыть в течение часа, была названа критической.

В ряде работ (Кляшторин, 1973, 1982; Яржомбек и др., 1977; 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, можно решить ряд вопросов об основных гидродинамических свойствах указанного выше изгибательного (ундуляционного) плавания (Кляшторин, 1982).

Здесь необходимо отметить, что почти во всех работах скорость плавания рыб выражается обычно в длинах тела в секунду ($L \text{ с}^{-1}$), а не в см с^{-1} , поскольку корреляционный анализ данных показал, что средние скорости плавания каждой рыбы, определенные в $L \text{ с}^{-1}$ не зависели от длины тела (коэффициент корреляции $r = 0,02$), но достоверно увеличивались с длиной тела, если были выражены в см с^{-1} (коэффициент корреляции $r = 0,73$) (Björnsson, 1993).

В табл. 13 представлены данные по критическим скоростям и наблюдаемому активному обмену при этих скоростях для рыб семейства Gadidae при различных температурах. Интересные данные (Jones, 1978) получены в экспериментах с пикшей, средняя скорость плавания которой составляла $0,21 L \text{ с}^{-1}$ при температуре 6°C и $0,34 L \text{ с}^{-1}$ при 10°C , но когда рыбы помещались на территорию, где находились пищевые объекты с низкой плотностью размещения, то скорость движения у нее возрастала до критической и ее значение достигало $1,3 L \text{ с}^{-1}$ (табл. 13), но в процессе питания скорость опять снижалась до $0,6 L \text{ с}^{-1}$.

Таким образом, максимально устойчивая или крейсерская, или критическая скорость представляет собой оптимальную скорость прохождения стайерских (буквально “выносливых”) дистанций (Яржомбек, 1996).

Данные о максимально устойчивых или критических скоростях плавания рыб семейства камбаловых Pleuronectidae при различных температурах представлены в табл. 14. По данным 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 (Pride, Holliday, 1980). Это указывает на то, что аэробный метаболический размах (aerobic scope) у камбал позволяет им плавать с наиболее экономичной скоростью и не слишком быстро. Грир-Волкер с коллегами (Greer-Walker et al., 1978) проводили работы по мечению отдельных особей морской камбалы акустическими метками. Регистрированные реальные скорости движения рыб в море составили в среднем $1,13 \pm 0,14 L \text{ с}^{-1}$, и оказались очень близкими с экспериментальными данными (табл. 14).

Т а б л и ц а 13

Критические скорости плавания и активный обмен у рыб семейства Gadidae при различных температурах

t, °C	Масса W, г	Длина тела особи L, см	Критическая скорость, $V_{кр}, L \cdot c^{-1}$	Скорость активного обмена, $mg O_2 \cdot kg^{-1} \cdot c^{-1}$	Источник данных
<i>Gadus morhua morhua</i>					
5	243,3±91,6	31,0	1,6±0,2	178,3±32,1	Schurmann, Steffensen, 1997
10	371,1±124,2	32,0	1,7±0,2	227,4±46,4	То же
15	298,4±96,1	33,0	1,9±0,2	248,5±36,6	Webb, 2002
15	126,5±20,1	25,0±1,4	2,3		Butler et al., 1989
10-12	520,0-667,0	37,9-40,7	1,1		Bushnel et al., 1994
4	152,0±14,0	25,8±0,6	2,2±0,2	157,5±10,4	Beamish, 1966
5	586,0±60,0	36,1±0,7	2,1		То же
8	520,0±39,0	35,0±0,8	2,6		Nelson et al., 1994
2	1100±110	47,4±2,1	1,0		He, 1991
0,8		36,0-43,0	1,0		То же
0,8		45,0-52,0	0,9		
<i>Gadus ogac</i>					
4	180,0±22,0	25,1±1,1	2,2±0,1	158,1±9,1	Bushnel et al., 1994
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>					
10		31,0	1,3	158,1	Jones, 1978
5		31,0	1,3	140,0	Jobling, 1994

Т а б л и ц а 14

**Критические скорости плавания и активный обмен у рыб семейства Pleuronectidae
при различных температурах**

$t, ^\circ\text{C}$	Масса W , г	Длина тела особи L , см	Критическая скорость, $V_{\text{кр}}, L \cdot \text{с}^{-1}$	Скорость ак- тивного обмена, $\text{мг } O_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	Источник данных
<i>Platichthys flesus</i>					
5	433,5±17,0	34,7±0,6	1,13		Duthie, 1982
15	395,0±53,1	29,5±1,4	1,50		
<i>Limanda limanda</i>					
5	399,9±0,9	33,0±0,3	1,23		То же
10	236,2	27,7	1,29		
15	395,8±23,4	31,3±0,8	1,30		
<i>Microstomus kitt</i>					
5	229,4±18,3	29,4±0,8	1,04		
10	248,7±0,8	29,6±0,2	1,10		
15	221,3±17,8	28,5±0,8	0,95		
<i>Pleuronectes platessa</i>					
15	96,6±10,7	22,1±0,9	2,08		Webb, 2002 Edwards, 1971 Pride, Holliday, 1980 То же То же
10	120,0		1,30	204,0	
5	288,6±38,2	30,8±1,7	1,18	94,2	
10	383,0±16,6	33,0±0,1	1,36	148,0	
15	281,2±29,9	30,6±1,0	1,53	180,0	

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.

В табл. 15 приводятся данные по максимальным скоростям движения морских видов рыб. Следует отметить, что необходимо различать максимальные рывковые (burst) скорости и максимальные длительные, спокойные (sustained) скорости (это, вероятно, максимально устойчивые или “крейсерские” скорости), а в режиме длительного плавания (prolonged swimming speed) 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 “бросковом” плавании осуществляется за счет анаэробного метаболизма, поскольку дыхательной системы и системы кровообращения уже недостаточно для обеспечения организма требуемым количеством кислорода (Jobling, 1994). Возникающая при таких бросках кислородная задолженность компенсируется путем последующей гипервентиляции (Бретт, Гроувс, 1983).

Анализ литературных данных по скоростям 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 (Hammer, 1995).

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

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*), 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 ско-

рости движения перед очередным броском происходит приблизительно за короткий промежуток времени, но при этом еще нельзя говорить об утомлении, т.к. проходит очень мало времени (Матюхин, 1973). 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 $L \cdot c^{-1}$) (Хочачка, Сомеро, 1988). А способность к аэробному плаванию в этих же единицах оказывается меньше у более крупных рыб. Различия в мощности гликолиза в белых мышцах Хочачка и Сомеро (1988) объясняют 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 (Childress et al., 1980).

Одним из основных факторов, влияющих на максимальную скорость плавания рыб, является окружающая температура, причем тренд этого влияния проявляется таким образом, что скорость 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 избираемых температур (КИТ) (Brett, 1971; Reynolds, Casterlin, 1979). Так, например, для трески *Gadus morhua morhua* КИТ равна (была определена) 13,9 °C (Schurmann, Steffensen, 1992). Можно ожидать, что температурный оптимум максимальной скорости плавания трески будет наблюдаться при КИТ.

В последние годы появились исследования особенностей движения антарктических рыб при экстремально низких температурах (Johnston et al., 1988; Johnston, 1989; Zimmermann, Hubold, 1998; O'Brien, Sidell, 2000; Peck, 2002; Pörtner, 2002; O'Brien et al., 2003).

К настоящему времени накоплен значительный опыт по изучению затрат энергии при плавании 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.

Известно, что существует в основном два главных способа движения рыб: первый – волнообразные изгибы тела путем последовательного сокращения мышечных волокон туловища и хвоста (рыба отталкивается от окружающей водной среды, изгибая

Т а б л и ц а 15

Максимальные скорости движения морских видов рыб

Вид рыб (температура воды, условия измерения скорости)	Длина тела особи L , см	Скорость движения, см с^{-1}	Относительная скорость, $L \cdot \text{с}^{-1}$	Источник данных
<i>Pollachius virens</i> (7 °C, <i>in situ</i>)	25,0–90,0	105,0±9,0	1,2–4,2	Pedersen, 2001
<i>Pollachius virens</i> (<i>in situ</i>)	25,0–35,0	75,0–105,0	3,0	Wyche, 1984
<i>Pollachius virens</i> (эксперимент)	25,0 50,0	90,0 110,0	3,6 2,2	He, Wardle, 1988
<i>Pollachius virens</i> (9,0–16,0 °C, эксперимент)	9,0 21,0	60,0 200,0	6,7 9,5	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Melanogrammus aeglefinus</i> (эксперимент)	10,0	200,0	20,0	Jobling, 1995
<i>Melanogrammus aeglefinus</i> (11,5–14,0 °C, эксперимент)	25,0 42,0	75,0 180,0	3,0 4,3	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Boreogadus saida</i> (<i>in situ</i>)		64,3		Печеник и др., 1973
<i>Gadus morhua morhua</i> (9,5–12,0 °C, эксперимент)	12,0 56,0	75,0 210,0	6,2 3,7	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Gadus morhua morhua</i> (<i>in situ</i>)	89,0–102,0	25,5	0,3	Hjort, 1914

<i>Gadus morhua morhua</i> (in situ)			38,6		Dannevig, 1949
<i>Merlangius merlangus</i> (9,0–17,0 °C, эксперимент)	14,0 20,0		75,0 160,0	5,3 8,0	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Anarhichas minor</i> (in situ)	81,0–115,0		28,5	0,3	Барсуков, Шевелев, 1986
<i>Anarhichas lupus</i> (in situ)			22,0		Барсуков, Шевелев, 1986
<i>Zoarces viviparus</i> (10,0–15,0 °C, эксперимент)	6,4		18,0–21,0	2,8–3,3	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Pholis gunnelis</i> (15,0 °C, эксперимент)	10,0		30,0	3,0	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Platichthys flesus flesus</i> (10,0 °C, эксперимент)	27,5		105,0	3,8	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Microstomus kitt</i> (15,0 °C, эксперимент)	8,0		15,0	1,9	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Limanda limanda</i> (10,0–15,0 °C, эксперимент)	7,0		9,0	1,3	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Pleuronectes platessa</i> (10,0–15,0 °C, эксперимент)	6,0–8,0 15,0		6,0–30,0 75,0–90,0	1,0–3,7 5,0–6,0	Blaxter, Dickson, 1959
<i>Pseudopleuronectes americanus</i> (5,0 °C, эксперимент) (14,0 °C, эксперимент)	19,0±0,3 23,1±0,7		75,0 75,0	3,9 3,2	Beamish, 1966

свое тело наподобие змеи) и второй – с помощью плавников (Матюхин, 1973).

Для большинства придонных видов антарктических рыб (особенно представители нототениевых) свойственно медленное плавание над дном моря с использованием грудных веерообразных плавников, так называемое “губанообразное” (“labriform”) движение (Johnston, 1989). Такое продолжительное медленное плавание способствует более рациональному расходованию энергетических ресурсов (Андряшев, 2003). Максимальные скорости при таком способе плавания у *Notothenia neglecta* длиной 31 см составляют всего лишь $0,8 \text{ L} \cdot \text{c}^{-1}$ (табл. 16). Миотомы *Notothenia neglecta* состоят из очень большого диаметра (80-450 мкм) сократительных волокон, что ограничивает быстрое “рывковое” движение до нескольких относительно резких хвостовых движений (Johnston, 1989).

Пелагическая же молодежь 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 22,5 см была всего лишь $0,6 \text{ L} \cdot \text{c}^{-1}$ (Wohlschlag, 1964), то крейсерская достигала уже $2,15 \text{ L} \cdot \text{c}^{-1}$ (Forster et al., 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 (арктические и антарктические) и у рыб 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 максимальным длительно-спокойным скоростям плавания антарктических рыб показал, что их значения находятся в пределах от $0,8$ до $2,5 \text{ L} \cdot \text{c}^{-1}$ (табл. 16). Такой вид скорости называют еще неустойчивой скоростью плавания, и именно при таких режимах мышечной работы происходят длительные миграции рыб, как, например, лососевые рыбы могут значительное количество дней плыть с такой скоростью в $1-2 \text{ L} \cdot \text{c}^{-1}$ (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).

Длительно-спокойное плавание у рыб обеспечивают сокращения тонких боковых полосок из красных мышечных волокон тонического типа (Хочачка, Сомеро, 1988), обладающих выраженной способностью к аэробному метаболизму. В периоды бы-

Т а б л и ц а 16
Максимальные скорости движения антарктических рыб

Вид рыб (их экологический статус, температура воды)	Масса W, г	Длина тела особи L, см	Скорость движения, см · с ⁻¹	Относительная скорость, L · с ⁻¹	Источник данных
<i>Notothenia neglecta</i> (придонный, 1–2 °С)	–	31		0,8	Johnston, 1989
<i>Notothenia neglecta</i> (придонный, 0–1 °С)	190,0±26,2	20,7±1,8		1,0	Johnston et al., 1991
<i>Pagothenia borchgrevinki</i> (криопелагический, 0 °С)	20,0	14,0	35,0	2,5	Forster et al., 1987
<i>Pagothenia borchgrevinki</i> (криопелагический, 0 °С)	100,0	23,0	41,4	1,8	
		22,5	40,0	1,8	Montgomery, Macdonald, 1984

строго передвижения при “рывках” используется масса мускулатуры, представленная белыми волокнами и 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 (Pesc, 2002). Таким образом, аэробные и анаэробные возможности плавания у антарктических рыб ограничены, но успешная компенсация может достигаться в случае низкой и умеренной активности (Pesc, 2002).

Результаты экспериментов показывают, что как у рыб, так 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 (Хочачка, Сомеро, 1988). 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 длительно-спокойного плавания у антарктических рыб достигается за счет увеличения числа митохондрий в мышцах (Johnston, 1988).

Низкие скорости потребления кислорода и активности АТФ-генерирующих ферментов у глубоководных пелагических организмов могут отражать также пониженную двигательную активность (Childress et al., 1980; Torres, Somero, 1988). Этими авторами показано, что связь между концентрацией протеинов в белых мышцах и скоростью потребления кислорода была очень высокая.

При созревании гонад содержание липидов в печени и мышцах нототениевых рыб снижается, и 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 пониженных скоростей метаболизма (Wöhrmann, 1998). 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 бентопелагические 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 системы 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 Фрай (Fry, 1947) называет размахом активности ($\text{metabolic score} = Q_{\text{max}} - Q_{\text{stand}}$), т.е. то, что представители советской школы определяют как активный обмен. Как справедливо отмечает 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” и ссылается на исследователей нашей школы. Тем более 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 и с диапазоном аэробного метаболизма. 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.

Ивлев (1959) отмечал, что основной мерой оценки эволюционной значимости активного обмена является не его абсолютная величина, а соотношение основного и активного обмена. Таким образом, более важным являются количественные данные, характеризующие, во сколько раз скорость активного обмена может превышать скорость основного.

По мнению Ивлева (1959), относительная величина активного обмена, связанная с двигательной способностью животного,

Т а б л и ц а 17

Скорости активного обмена морских рыб при различных скоростях движения и при различных температурах

Вид рыб (их экологический статус)	$t, ^\circ\text{C}$	Масса W , г	Длина тела особи L , см
1	2	3	4
<i>Gadus morhua morhua</i> (придонно-пелагический)	10,0 15,0 8,0 8,0 8,0 5,0 5,0 10,0 15,0 5,0 5,0 5,0 10,0 10,0 10,0 2,0 2,0	188,1 151,5 1530,0 1530,0 1530,0 243,3±91,6 371,1±124,2 298,4±96,1 1000,0 1000,0 1000,0 1000,0 1000,0 1000,0 1100,0±110,0 1100,0±110,0	 55,0 55,0 55,0 60,0 31,0 32,0 33,0 47,4±2,1 47,4±2,1
<i>Melanogrammus aeglefinus</i> (придонно-пелагический)	6,0 13,0		55,0 55,0
<i>Melanostigma gelatinosum</i> (мезопелагический)	0,5	47,2	
<i>Platichthys flesus</i> (донный)	10 15		25,0 25,0
<i>Limanda limanda</i> (донный)	5 15		25,0 25,0
<i>Trematomus hansonii</i> (придонный)	3	50,0	
<i>Notothenia rosii</i> (juv. – придонные, взрослые – придонно-пелагические)	3	100,0	
<i>Notothenia angustifrons</i> (придонный)	3	30,0	
<i>Notothenia nudifrons</i> (придонный)	3	30,0	
<i>Notothenia neglecta</i> (придонный)	0–1	190,0±26,2	20,7±1,8

Скорость движения		Скорость активного обмена, мг	Источник данных
$V, \text{см} \cdot \text{с}^{-1}$	$V, L \cdot \text{с}^{-1}$	$\text{O}_2 \text{ кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	
5	6	7	8
	1,95	182,9	Soofiani, Priede, 1985
	1,44	322,1	То же
20,0	0,36	88,0±24,0	Blaikie, Kerr, 1996
30,0	0,55	106,0±21,0	То же
40,0	0,73	136,0±29,0	
57,0	0,95	82,6	Claireaux et al., 1995
		146,6±32,9	Schurmann, Steffensen, 1997
		197,9±34,4	То же
		206,4±33,0	
30,0		82,9	Webber et al., 1998
40,0		104,0	То же
50,0		130,6	
30,0		107,0	
40,0		125,1	
50,0		146,4	
20,0	0,42	63,0±6,1	Nelson et al., 1994
40,0	0,84	109,3±9,6	То же
11,5	0,21	69,1	Jones, 1978
19,0	0,34	76,2	То же
	0,6	55,0	Torres et al., 1979
20,0	0,8	89,1	Jobling, 1994
20,0	0,8	137,4	То же
20,0	0,8	86,7	Jobling, 1994
20,0	0,8	134,3	То же
	0,6	32,0	Morris, North, 1984
	0,6	63,9	То же
	0,6	107,7	
	0,6	77,2	
21,0	1,0	65,4	Johnston et al., 1991

Таблица 17 (окончание)

Вид рыб (их экологический статус)	t , °C	Масса W , г	Длина тела особи L , см
1	2	3	4
<i>Harpagifer georgianus</i> (донный)	3	8,0	
<i>Clupea harengus</i> (нерито-пелагический)	9,3	128±3,6	25,5–31,0
<i>Scomber scombrus</i> (нерито-пелагический)	11,1	332,0–372,0	31,0–35,4
<i>Centropomus undecimalis</i>	23,0±1	20,0	112,2
	23,0±1	20,0	112,2

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 Спура (Spoor, 1946) и Фрая (Fry, 1947). Данные Фрая показывают, что при максимальной скорости движения золотых рыбок со средней массой 3,8 г скорость активного обмена превышала скорость обмена покоя не более чем в 2 раза.

Активный обмен у лососевых превышает основной в 4–8 раз, а у малоподвижной золотой рыбки – в 2 раза (Винберг, 1956).

В табл. 17 приводятся данные по активному обмену у морских рыб при различных скоростях движения и при различных температурах.

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 более медленно. Для кратковременных, но быстрых движений тоже требуется больше энергии, чем для более спокойных движений. 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; Шульман и др., 1990). Возникающая при этом кислородная задолженность компенсируется за счет последующей гипервентиляции (Бретт, Гроувс, 1983).

Скорость движения		Скорость активного обмена, мг $O_2 \text{ кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	Источник данных
$V, \text{см} \cdot \text{с}^{-1}$	$V, L \cdot \text{с}^{-1}$		
5	6	7	8
7,7–9,3	0,6 0,3	53,6 93,0	Morris, North, 1984 Johnstone et al., 1993
18,6–21,2	0,6	118,0	То же
20,0 40,0	1,0 2,0	158,7 303,6	Tolley, Torres, 2002 То же

Зависимость между скоростью потребления кислорода и максимальной активностью морской камбалы при различных температурах представлена на рис. 11. Скорость плавания морской камбалы была критической, т.е. оптимальной скоростью прохождения стайерских дистанций (Яржомбек, 1996), и находилась в пределах $1,2\text{--}1,5 L \cdot \text{с}^{-1}$. Эти значения скоростей близки к оптимальным скоростям ($1,1\text{--}1,4 L \cdot \text{с}^{-1}$) для камбаловых. Следует отметить, что для представителей камбаловых неэкономично плавать с постоянно низкой скоростью: ей гораздо выгодней использовать стратегию “плавание–отдых”, что подтверждается и полевыми наблюдениями (Greer–Walker et al., 1978).

Максимальный аэробный размах активности у медленноплавающего криопелагического вида *Pagothenia borchgrevinki* и придонной *Notothenia neglecta* находится в пределах от 4 до 7 (Johnston et al., 1991), что соответствует и камбалам, обитающим в высоких широтах (рис. 11) и в умеренной зоне, и тропическим видам, которые используют так называемый “губанообразный” тип плавания с длительно-спокойными скоростями. Таким образом, нет подтверждения тому, что максимальный аэробный размах активности у рыб сходной экологии будет различаться при разных температурах обитания. Поскольку рыбы, обитающие 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,

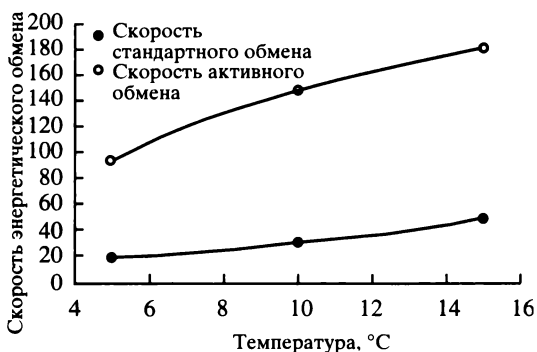


Рис. 11. Изменение скоростей стандартного и активного обменов ($\text{мг O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$) с температурой у морской камбалы *Pleuronectes platessa* массой 300 г: По скорости стандартного обмена — наши данные, по скорости активного — Pride, Holliday, 1980

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 рыб (Johnston, 1989).

На основании данных по активному обмену, представленных в табл. 17, нами рассчитаны затраты энергии у морских видов рыб при плавании с различными скоростями (табл. 18). Траты на движение могут составлять разную часть от общего обмена у рыб различных экологических группировок.

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

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 разности между полезной энергией пищи и энергетической стоимостью поиска и поедания пищевых организмов ко време-

Затраты энергии у морских видов рыб при плавании с различными скоростями

Вид рыб (их экологический статус)	$t, ^\circ\text{C}$	Длина тела особи L , см	Скорость движения, $V, L \cdot \text{с}^{-1}$	Энерготраты, ккал $\text{кг}^{-1} \text{ч}^{-1}$
1	2	3	4	5
<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
<i>Melanogrammus aeglefinus</i> (придонно-пелагический) <i>Melanostigma gelatinosum</i> (мезопелагический)	5,0			0,35
	5,0			0,44
	10,0			0,36
	10,0			0,42
	10,0			0,49
	2,0	47,4±2,1	0,42	0,21
	2,0	47,4±2,1	0,84	0,37
	6,0	55,0	0,21	0,23
	13,0	55,0	0,34	0,26
	0,5		0,6	0,19

Т а б л и ц а 18 (окончание)

Вид рыб (их экологический статус)	$t, ^\circ\text{C}$	Длина тела особи L , см	Скорость движения, $V, L \cdot \text{с}^{-1}$	Энерготраты, ккал $\cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$
1	2	3	4	5
<i>Platichthys flesus</i> (донный)	10	25,0	0,8	0,30
<i>Limanda limanda</i> (донный)	15	25,0	0,8	0,46
<i>Trematomus hansonii</i> (придонный)	5	25,0	0,8	0,29
<i>Notothenia rosii</i> (juv. – придонные, взрослые – придонно-пелагические)	15	25,0	0,8	0,45
	3		0,6	0,11
	3		0,6	0,22
<i>Notothenia angustifrons</i> (придонный)	3		0,6	0,36
<i>Notothenia nudifrons</i> (придонный)	3		0,6	0,26
<i>Notothenia neglecta</i> (придонный)	0–1	20,7±1,8	1,0	0,22
<i>Haemragifer georgianus</i> (донный)	3		0,6	0,18
<i>Clupea harengus</i> (нерито-пелагический)	9,3	25,5–31,0	0,3	0,31
<i>Scomber scombrus</i> (нерито-пелагический)	11,1	31,0–35,4	0,6	0,40
<i>Centropomus undecimalis</i>	23,0±1,0	112,2	1,0	0,54
	23,0±1,0	112,2	2,0	1,0

ни, необходимому для поиска и поедания. 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 должен быть ареал ее поиска, чтобы соотношение между поступлением энергии и ее расходом было экономным (оптимальным).

При благоприятных пищевых условиях скорость активного метаболизма у планктоноядных рыб (планктофагов) размером 10–60 см может превышать скорость стандартного почти в 4 раза, а оптимальные скорости плавания при поиске пищи снижаются от 3 до $0,8 L \text{ с}^{-1}$ при увеличении длины тела с 10 до 60 см (Ware, 1978).

И в заключение еще раз отметим, что в неразрывной связи между низкой и умеренно высокой мышечной активностью полярные виды рыб развивают свои особенности аэробного метаболизма, которые будут эквивалентны таковым у рыб, обитающих в теплых водах (Pörtner, 2002). Присутствие в экосистемах Антарктики пелагических рыб, плавающих с “крейсерской” скоростью (Johnston et al., 1991), показывает, что какие бы ограничения ни существовали для обитания при низких температурах морской воды, эти ограничения не препятствуют экологическому успеху для широкого ряда полярных морских организмов. Очевидно, чтобы понять энергетику холодноводных пойкилотермных организмов, необходимо в первую очередь выяснить зависимость между расходом энергии при активной работе и в покое.

2.3.3. Закономерности изменения скоростей энергетического обмена у мойвы *Mallotus villosus villosus* (Müller, 1776), находящейся в различных физиологических состояниях

Мойва *Mallotus villosus villosus* (Müller, 1776) – один из важнейших видов рыб арктической и субарктической пелагиали, колебания численности которой оказывают заметное влияние на функционирование экосистемы и общие объемы уловов в Баренц-регионе, поскольку этот вид – ключевой пищевой объект для атлантической трески (*Gadus morhua*) и гренландского тюленя (*Phoca groenlandica*) в Баренцевом море (Nilssen et al., 2000).

Баренцевоморская мойва большую часть своей жизни проводит в открытой части моря, а в половозрелом состоянии рыбы мигрируют ранней весной на нерест вдоль российского и норвежского побережий. Мойва Баренцева моря нерестится в возрасте 2–4 года, и предполагается, что большинство рыб откладывают икру один раз в жизни (Gjøsæter, Loeng, 1987). Но как показали результаты последних экспериментальных исследований, определенная часть самок мойвы выживает и на следующий год нерестится второй раз (Christiansen, Siikavuorio, 1998).

Наблюдения за поведением половозрелых особей мойвы показали, что внешний раздражитель (например, влияние экспериментальных условий (хэндлинг-стресс), вследствие которого и наблюдается повышенная возбудимость) не оказывал заметного влияния в такой критический для рыб период, как период размножения. Данные по скоростям энергетического обмена мойвы: базального, стандартного, обмена покоя (resting metabolism), рутинного (routine metabolism), пищевого, активного, в литературе отсутствуют. В связи с этим в качестве части количественных исследований биоэнергетических характеристик мойвы, были исследованы скорости энергетического обмена рыб во время нереста и после него.

Половозрелые особи баренцевоморской мойвы были пойманы в весенний период в районе ее нерестилищ. В конце марта все самцы и основная часть самок начали нереститься, и большое количество оплодотворенной икры было отложено на дно бассейнов. В начале апреля при температуре 3,5–4,0 °C были проведены эксперименты по определению скорости обмена покоя “resting metabolism” [хотя по Фраю (Fry, 1957) эти значения приравниваются к стандартному метаболизму] с тремя группами половозрелых рыб:

- 1) нерестящиеся самцы и самки мойвы массой 21,0–35,1 г;
- 2) посленерестовые самки мойвы массой 12,6–22,5 г, полностью отметавшие икру;
- 3) посленерестовые самцы мойвы массой 24,1–54,0 г.

Продолжительность опыта в среднем составляла 40 мин (рис. 12), поскольку именно за это время содержание растворенного кислорода снижалось до 80% от исходного уровня, после чего проток воды снова включался с умеренной скоростью около 500 мл мин⁻¹.

Регулярные наблюдения за поведением рыб проводили как в течение эксперимента, так и между ними. В конце респирационных измерений взвешивали рыб, их гонады и определяли коэффициент зрелости или гонадо-соматический индекс (*GSI*), представляющий собой отношение массы гонад к массе тела рыбы в процентах.

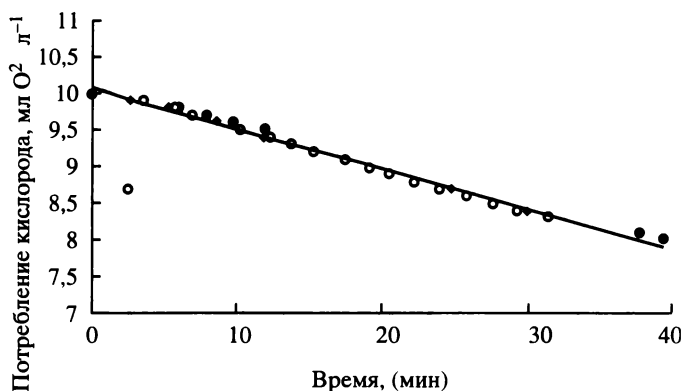


Рис. 12. Снижение концентрации кислорода в респирометре при определении интенсивности дыхания у мойвы, находящейся в состоянии нереста ($W = 35,1$ г): Символы показывают два измерения, сделанные в разное время одного дня (◆ = начало ~10 00 ч; ● = начало ~13 00 ч) и одно измерение, выполненное двумя днями позже (○ = начало ~13 00 ч). Общая регрессия для этих данных: концентрация $O_2 = -0,0263 \times \text{время} + 0,9914$; $r^2 = 0,991$

Влияние массы тела рыб на скорость потребления кислорода описывалось аллометрическим уравнением $Q = aW^b$, где Q – скорость потребления кислорода, мл O_2 ч⁻¹, W – масса тела, г, a – безотносительный к размерам уровень потребления кислорода и численно равный Q при массе организма, равной единице, b – экспонента массы, т.е. коэффициент изменения Q с изменением W . Величины a и b были рассчитаны методом наименьших квадратов линейной регрессии $\log Q$ против $\log W$. Для сравнения уравнений регрессии с двойной логарифмической системой координат был применен анализ ковариантности ANCOVA, позволяющий рассчитать числовую характеристику совместного распределения двух случайных величин, равную математическому ожиданию произведения отклонений этих случайных величин от их математических ожиданий. Средние значения отношений потребления кислорода и массы тела для каждой рыбы были рассчитаны как $[(\sum Q \cdot W^{-1}) \cdot (\text{количество измерений с одной особью})^{-1}]$. Чтобы сравнить полученные данные для каждой рыбы по всем трем группам, была использована программа ANOVA. Статистическая обработка осуществлялась с использованием SYSTAT, и все различия считали достоверными при превышении 95%-ного доверительного уровня ($p < 0,05$) (Zar, 1984).

Во время измерений скоростей энергетического обмена мойвы концентрация кислорода в камерах-респирометрах снижалась с постоянной скоростью, коэффициент детерминации (R^2) линейной регрессии был почти равен 1 (рис. 12). Стабильное и линей-

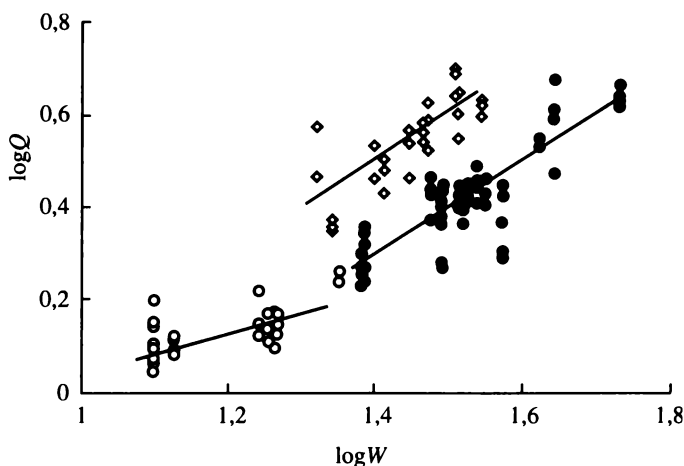


Рис. 13. Зависимость скорости энергетического обмена Q , $\text{мг O}_2 \text{ ч}^{-1}$, от массы тела W , г, для особей, находящихся в нерестовом состоянии ($\diamond$), а также посленерестовых самок ($\circ$) и самцов ($\bullet$) мойвы при температуре $3,5\text{--}4,0^\circ\text{C}$

ное уменьшение скорости насыщения кислорода независимо от времени суток показало, что эндогенные ритмы в потреблении кислорода были незначительны и мойва не проявляла спонтанной активности в течение эксперимента. И это подтверждается наблюдениями за поведением рыб, которые в ограниченном пространстве находились в состоянии покоя в течение обоих периодов эксперимента, как при закрытой системе респирометров, т.е. при измерении, так и в проточном режиме.

На рис. 13 представлены изменения скорости энергетического обмена самцов и самок мойвы в зависимости от массы тела. Скорость потребления кислорода увеличивалась достоверно с увеличением массы тела ($p < 0,001$) для половозрелых рыб, но коэффициент a и экспонента b в уравнениях зависимости скорости потребления кислорода от массы тела различались (табл. 19). Линии регрессий для нерестящихся и посленерестовых самцов были параллельными с углом наклона, близким к единице, т.е. экспонента $b \sim 1$, но значение коэффициента a для нерестящихся самцов было достоверно выше ($p < 0,001$). Вычисленное значение b для отнерестившихся самок оказалось достоверно ниже ($b = 0,430$, $p < 0,001$) значений, определенных для двух других групп рыб. Средние удельные скорости энергетического обмена достоверно ($p < 0,001$) различались и самые высокие были у рыб, находящихся в состоянии нереста ($125 \text{ мл O}_2 \text{ кг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) и меньше у отнерестившихся самок ($87 \text{ мл O}_2 \text{ кг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) и самцов ($79 \text{ мл O}_2 \text{ кг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) (табл. 19). Таким образом, скорости энергетического обмена (обмена покоя, resting

Т а б л и ц а 19

**Средние скорости энергетического обмена
и соответствующие энергетические потребности
для половозрелой мойвы**

Состояние рыб	Масса рыб, г	Коэффициент a	Экспонента b	Коэффициент корреляции r
Нерестящиеся особи (самцы и самки)	21,0–35,1	0,106	1,049	0,779
Отнерестившиеся особи				
самки	12,6–22,5	0,411	0,430	0,692
самцы	24,1–54,0	0,075	1,012	0,864

Состояние рыб	Доверительный уровень p	Средняя скорость энергетического обмена, мл O_2 г ⁻¹ ч ⁻¹	Энергетические потребности, кДж кг ⁻¹ сут ⁻¹
Нерестящиеся особи (самцы и самки)	<0,001	0,125±0,003	59,9
Отнерестившиеся особи			
самки	<0,001	0,087 ± 0,002	41,7
самцы	<0,001	0,079 ± 0,001	37,8

Пр и м е ч а н и е: В таблицу включены также параметры a и b из уравнений зависимости скорости энергетического обмена мойвы от массы тела, соответствующих линиям регрессий на рис. 12. Энергетические потребности были рассчитаны с использованием переводного коэффициента 19,97 Дж мл O_2^{-1} (Винберг, 1956).

metabolism) у мойвы, находящейся в состоянии нереста, были на 30% выше, чем у самок, уже выметавших икру. Гонадосоматический индекс мойвы изменялся от 28,7% до 36,1%.

В течение полового созревания и нереста рыбы претерпевают заметные физиологические изменения, которые могут влиять на их скорость метаболизма. Это особенно заметно у мойвы, у которой ярко выражен половой диморфизм, и, кроме того, большинство рыб, в основном самцы, погибают после первого нереста (Christiansen, Siikavuorio, 1998). Вероятно, причинами отмеченных высоких скоростей метаболизма нерестящейся мойвы (рис. 12) являются синтез и накопление желтка в ооцитах в фазе

их быстрого роста – вителлогенеза (Шатуновский, 1980), метаболически активная икра или гормональное состояние, связанное с репродукцией. Икра у рыб, находящихся в нерестовом состоянии, была зрелая, на стадии V. Хотя нет данных для мойвы и для других видов рыб, но по-видимому, аэробный метаболизм неоплодотворенной икры будет незначительным и только после формирования зиготы резко повышается скорость потребления кислорода (Blaxter, 1969). Тем не менее, вителлогенез *per se* и потребление кислорода икрой, вероятно, и объясняют высокую скорость покоя, наблюдаемую скорость обмена у рыб, находящихся в состоянии нереста.

Полагают, что существует связь между деятельной активностью щитовидной железы и репродуктивным циклом у мойвы (Зензеров, 1982) и что тиреоидные гормоны стимулируют овуляцию и ускоряют рост и белковый обмен до нереста (Суг, Eales, 1996). Однако четко выраженных зависимостей между теплообразующим эффектом тиреоидных гормонов и сопутствующим этому увеличением энергетического обмена для рыб еще не установлено (Matty, 1985).

Стайность – фундаментальная поведенческая особенность, свойственная некоторым видам рыб, принадлежащим к таким семействам, как *Osmeridae* (например, мойва), *Clupeidae* и *Scombridae*. Прямые измерения обмена покоя (*resting metabolism*) у стайных видов рыб затруднены из-за их агрегированности и естественной активности. Поэтому обычно обмен покоя определяется экстраполяцией данных по респирометрии для плавающих рыб при нулевой активности (Webb, 1971). В наших экспериментах мойва была удивительно спокойна, находясь в респирометре, стабильное и линейное снижение концентрации кислорода относительно времени в течение одного дня или между днями (рис. 12) подтверждает, что вариабельность потребления кислорода из-за эндогенных ритмов (Fry, 1957) и спонтанной активности весьма незначительна.

Обсуждению причин, лежащих в основе аллометрической, т.е. эмпирически установленной зависимости между размерами тела и минимальными скоростями метаболизма у животных, посвящено много исследований (Ивлев, 1954, 1959; Винберг, 1956; Zeuthen, 1953; Дольник, 1978, 1982, 2001; Peters, 1993; Озернюк, 1985; Озернюк, Булгакова, 1997; Riisgård, 1998; Зотин и др., 2000 и др.). Распределение 293 значений экспоненты *b*, показывающей степень редукции доли тканей в общем весе тела при увеличении размеров особи, в аллометрической зависимости метаболизма от массы тела почти для всех групп животных дает три максимума: 0,67; 0,75 и 0,83 (Дольник, 1978). Предполагается, что значения *b*

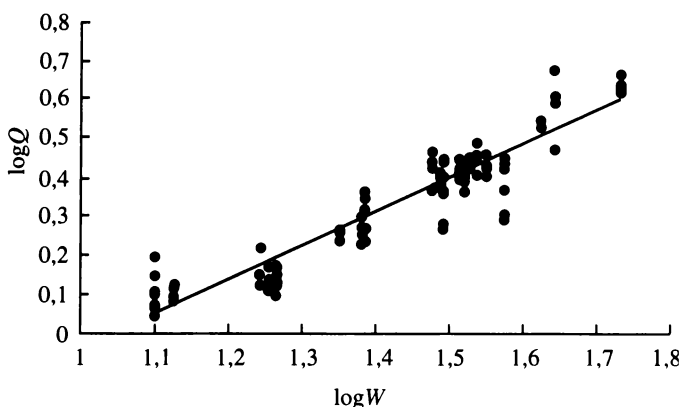


Рис. 14. Зависимость скорости энергетического обмена Q , мг O_2 $ч^{-1}$, от массы тела W , г, для мойвы *Mallotus villosus villosus* (Müller) при температуре 3,5–4,0 °C

контролируются двумя физическими требованиями: при изменении веса тела метаболизм должен изменяться в соответствии с изменениями необходимой для движения мощности ($b = 5/6$) и в соответствии с изменением площади обменных поверхностей ($b = 2/3$). Экспериментальные значения b у разных видов будут распределяться между этими двумя отношениями в зависимости от того, влияние какого физического фактора преобладает. Чем больше видов с разными адаптациями объединяются в уравнение, тем более экспонента b будет стремиться к промежуточному значению, т.е. к 0,75 (Дольник, 1982).

Распределение значений скоростей энергетического обмена (обмена покоя, resting metabolism) самцов и самок мойвы (учитывались данные для особей, находящихся в одинаковом физиологическом состоянии, после нереста) разного размера достоверно показало, что скорости обмена более значительно связаны с размером рыб, чем с полом. Общая аллометрическая регрессия скорости энергетического обмена (Q , мл O_2 $ч^{-1}$) как функция массы тела W , г, баренцевоморской мойвы (рис. 14) описывалась уравнением

$$Q = 0,123W^{0,872} \quad (r = 0,95, p < 0,001).$$

Константа b в приведенном выше уравнении для мойвы ближе к значению 0,83, приводимому В.Р. Дольником (1978). В одном из последних исследований (Clarke, Johnston, 1999), где обобщаются данные о 69 видах костистых рыб, показано, что значения экспоненты b в уравнениях зависимости метаболизма от массы рыб колеблются от 0,4 до 1,3.

Скорость обмена покоя отражает ту минимальную скорость расхода энергии, которая поддерживает в оптимальных условиях

самые необходимые процессы (дыхание, экскреция, кровообращение, замена вещества, тонус и т.п.), т.е. чем интенсивнее протекают в организме основные физиологические процессы и чем они разнообразнее, тем более высока скорость энергетического обмена (Дольник, 1968). Необходимо отметить, что в соответствии с представлениями А.Н. Северцова (1939) об ароморфных изменениях, результатом морфофизиологического прогресса животных служит повышение уровня их энергетического обмена. Но само по себе повышение стандартного обмена в эволюции не дает животному никаких преимуществ, оно лишь отражает усложнение организации. Вследствие этого скорость энергетического обмена отражает фундаментальную сложность организации животного и потенциальную способность его развиваться на базе этой организации тот или иной уровень активности. Прогрессивная эволюция и состоит в увеличении скорости энергетического обмена животных, измеряемого по скорости потребления кислорода в состоянии покоя (Зотин и др., 2000).

Количественной характеристикой скорости энергетического обмена является параметр a в общей аллометрической зависимости $Q-W$, который отражает постоянство скорости энергетического обмена на единицу веса, участвующих в продуцировании энергии тканей. Поскольку коэффициент a возрастает с прогрессивной эволюцией, то он отражает все большую сложность фундаментальной организации животных (Дольник, 1978). Наши полученные данные показывают, что параметр a для мойвы был найден как 0,123, при очень высоком коэффициенте корреляции между $\log Q$ и $\log W$, равном 0,95 (рис. 14).

Сопоставить уровни энергетического обмена у мойвы с данными для других стайных видов рыб очень сложно, поскольку, во-первых, исследований по энергетическому обмену покоя стайных пелагических видов рыб очень мало и, во-вторых, условия эксперимента очень сильно различаются.

Так, например, приводятся абсолютные значения рутинных скоростей энергетического обмена для скумбрии *Scomber scombrus* и атлантической сельди *Clupea harengus* (Johnstone et al., 1993), которые составили 118 и 93 мг O_2 кг $ч^{-1}$ соответственно, при температуре 9–11 °С, но при этом масса рыб была значительно выше: у скумбрии – $372,1 \pm 19,5$ г, у сельди – $128,0 \pm 3,64$ г. Кроме того, эти виды рыб содержались группами, по 6–13 особей в экспериментах, хотя считается, что групповые условия содержания стайных видов являются более выгодными для рыб, поскольку обладают свойством сохранения энергии стаи (Herskin, Steffensen, 1998).

Данные для других пелагических морских видов рыб, таких как балтийская сельдь *Clupea harengus membras* (Чекунова, 1974)

и сингиль *Mugil auratus* (Белокопытин, 1968) были представлены при более высокой температуре (10 и 20 °С соответственно). Однако на основе этих данных, используя температурный коэффициент Вант Гоффа Q_{10} 2,0 для морских рыб, мы смогли рассчитать значения a для 5 °С. Для *S. harengus membras* $a = 0,362$, а для *M. auratus* $a = 0,202$. Винберг (1956) для всех морских рыб приводит $a = 0,362$, но опять при 20 °С. После наших вычислений с использованием температурной поправки $a = 0,114$, полученные значения показывают, что несмотря на сходный образ жизни на определенных стадиях развития, некоторые виды рыб имеют достоверно более высокую скорость минимального энергетического обмена. Тем более убедительно мнение о связи уровня метаболизма с различиями в экологии близких видов, подвидов, рас, популяций. Поэтому очень важны экспериментально полученные данные для каждого определенного вида.

Глава 3

ВЛИЯНИЕ ПИТАНИЯ ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ РЫБ НА СКОРОСТЬ ИХ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА И СПЕЦИФИЧЕСКОЕ ДИНАМИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ (СДД) ПИЩИ

Значительное влияние на скорость энергетического обмена оказывает уровень накормленности животных. Впервые явление, проявляющееся в выделении тепла после кормления, обнаружено для гомойотермных животных и названо специфическим динамическим эффектом (СДЭ) (Rubner, 1902, приводится по: Kleiber, 1961). Впоследствии этот термин стал больше известен как специфическое динамическое действие (СДД) пищи или теплообразующий эффект (Garrow, 1974). В литературе названия этого явления могут появляться под видом: “теплообразующий или тепловой эффект” (calorigenic or thermic effect), “приращение теплоты” (heat increment) или “индуцированный рационом термогенез” (dietary induced thermogenesis) (Jobling, 1993). Все эти термины используются для описания подобных реакций биохимических и физиологических процессов у различных групп животных.

У пойкилотермных животных этот эффект, проявляющийся в увеличении скорости потребления кислорода после кормления, составляет весомую часть энергетических затрат. Винберг (1956) обращал внимание на метаболический эффект после кормления (СДД пищи), указывая, что в природных условиях скорость обмена веществ у активно питающихся и интенсивно растущих рыб в 2 раза или более превышает скорости стандартного обмена. Повышение скорости потребления кислорода после кормления связано с дополнительной энергией, продуцируемой на процесс прохождения пищи по пищевари-



Рис. 15. Схема, отражающая специфическое динамическое действие (СДД) пищи на энергетический обмен (по Jobling, 1981a)

тельному тракту, ее переваривание, абсорбцию и биохимические превращения (Nerphel, 1988).

Определение СДД пищи в экспериментальных условиях дало самые неожиданные результаты – отношение F/S (F – скорость пищевого обмена, S – скорость стандартного обмена) составило от 1,1 (Kausch, 1969; скорость стандартного обмена определяли на молоди карпа при нулевой активности) до 4,7 (Edwards et al., 1972; скорость стандартного обмена определяли у слабо анестезированной трески). Влияние различных уровней кормления на величину и продолжительность СДД пищи у рыб количественно оценивали и другие исследователи (Muir, Niimi, 1972; Hamada, Ida, 1973; Brett, 1976; Miura et al., 1976; Tandler, Beamish, 1979; Flowerdew, Grove, 1980; Яржомбек и др., 1983; Смирнов, Кляшторин, 1986; Carter, Brafield, 1992; Boyce, Clarke, 1997).

Джоблинг (Jobling, 1981a) в обзоре, посвященном этому вопросу, выделяет три основных параметра СДД пищи (рис. 15):

- 1) максимум (или пик) потребления кислорода (peak level);
- 2) продолжительность эффекта (duration);
- 3) величина эффекта, мл (мг) O_2 (magnitude).

Два первых параметра ясно обозначены на рис. 15, а третий – величина эффекта определяется интегрированием всех данных, ограниченных самой этой кривой и уровнем стандартного обмена, т.е. характеризуется величиной суммарного превышения над стандартным потреблением кислорода и количественно выражается обычно в молях, единицах массы или объема.

Данная глава посвящена анализу количественных изменений энергетического обмена, связанных с СДД пищи, у рыб.

3.1. АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК СДД ПИЩИ ПРИ ОДНОКРАТНОМ КОРМЛЕНИИ РЫБ ПОСЛЕ ГОЛОДАНИЯ

Продолжительность СДД пищи у рыб довольно сильно различается в зависимости от ряда факторов, а именно от продолжительности СДД пищи будет зависеть определение периода голодания рыб перед кормлением в экспериментах. Для достижения постабсорбционного состояния у рыб, многие исследователи используют период голодания, в 2–4 раза превышающий продолжительность СДД пищи (Paul et al., 1988; Brown, Cameron, 1991a; Lyndon et al., 1992; Sims, Davies, 1994), и в большей степени продолжительность СДД пищи будет варьировать в зависимости от температуры, при которой проводятся эксперименты. Например, при низких температурах у антарктического вида *Harpagifer antarcticus* продолжительность СДД пищи достигала 12–15 сут, поэтому период голодания, предшествующий эксперименту, был определен как 28 сут (Boyce, Clarke, 1997). Такая долгая продолжительность СДД пищи, возможно, объясняется очень низкими скоростями стандартного обмена у антарктических рыб. В наших экспериментах период голодания для всех видов рыб был равен удвоенному количеству суток, соответствующих продолжительности СДД пищи.

При кормлении трески рыбным кормом максимум потребления O_2 (скорость пищевого обмена F) превышал скорость стандартного обмена S в 1,5–2,4 раза (рис. 16,а,б). Уровень обмена накормленных рыб возрастал с увеличением массы рациона R (разовое количество пищи, поглощенной особью), выраженной в процентах массы тела особи. При низких температурах (0,8–2,0 °C) отношение максимальной скорости пищевого обмена F к скорости стандартного обмена S составило 2,40 после разового приема пищи в количестве 6–8% массы тела особи, при количествах пищи 4 и 2% массы тела особи это отношение уменьшилось соответственно до 1,74 и 1,57 (рис. 16,а). После достижения максимальных значений скорость пищевого обмена F снижается по мере усвоения пищи. Продолжительность СДД пищи зависит от величины рациона R и при низких температурах составляет 7–8 сут.

При температуре 7 °C отношение F/S составило 2,29 при массе рациона $R = 6–8\%$; 1,55 – при $R = 4\%$ и 1,40 – при $R = 2\%$ массы тела особи. Продолжительность СДД пищи – около 5–6 сут.

В опытах с зубаткой, проведенных в аналогичных условиях, максимальные значения пищевого обмена F превышали скорость стандартного обмена S в 1,7–2,5 раза (рис. 17,а,б). Хотя мы

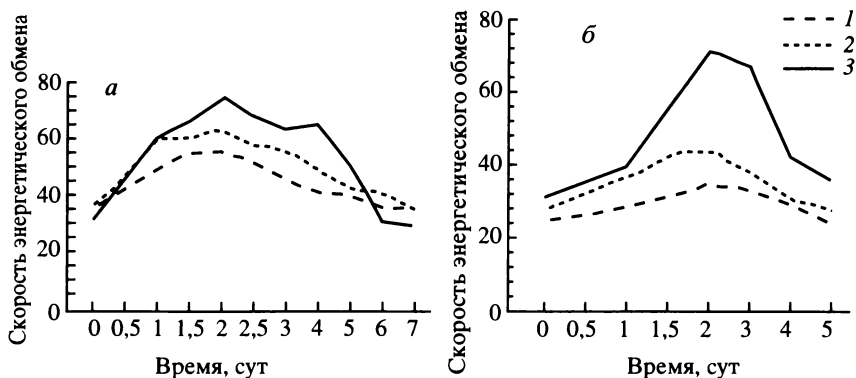


Рис. 16. Изменение скорости энергетического обмена ($\text{мг O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$) трески, связанное со специфическим динамическим действием пищи после разового кормления:

а – при низких температурах; *б* – при высоких температурах; 1 – $R = 2\%$; 2 – $R = 4\%$; 3 – $R = 6-8\%$ массы тела особи

наблюдаем реакцию, отличную от реакции предыдущего вида, тем не менее действуют те же функциональные зависимости скорости пищевого обмена F (скорости потребления O_2 после разового кормления) от рациона R (массы съеденной пищи), температуры окружающей среды. На рис. 16, *а* видно, что при температуре 2–4 °C отношение F/S увеличивается с 1,15 при рационе $R = 1\%$ до 2,18 при $R = 4\%$ и 2,5 при $R = 6\%$ массы тела особи. Продолжительность СДД пищи при указанных температурах составляет 5–6 сут.

При температуре 8–10 °C (рис. 17, *б*) продолжительность СДД пищи снижается до 4–4,5 сут, а максимальные значения скорости пищевого обмена F превышают скорость стандартного обмена в 1,85 раза при рационе $R = 2\%$, в 2,20–2,23 – при $R = 4\%$ и в 2,40 – при $R = 6\%$ массы тела особи.

Для морской камбалы при температуре 2–3 °C наблюдалось увеличение скорости потребления кислорода F после разового кормления рыбы в 2,54 раза при рационе $R = 6\%$ и в 2,31 раза – при $R = 3\%$ массы тела особи (рис. 18, *а*), продолжительность СДД пищи составила 7–8 сут. При высоких температурах (7–8 °C) скорость пищевого обмена достигала минимальных значений за 5–6 сут, а отношение F/S составило 2,6 при рационе $R = 6\%$ и 2,3 – при $R = 3\%$ массы тела особи (рис. 18, *б*).

Таким образом, сразу же после приема пищи у рыб начинает повышаться скорость потребления кислорода (скорость пищевого обмена F), причем время, необходимое для достижения максимальных значений этой скорости, может изменяться в за-

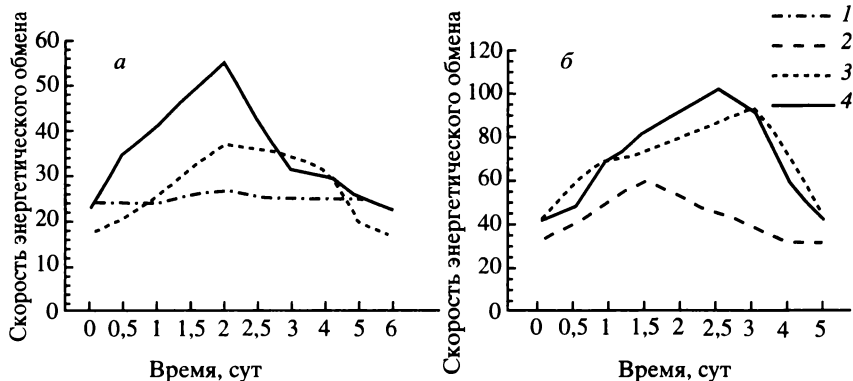


Рис. 17. Изменение скорости энергетического обмена (мг О₂ ч⁻¹ экз⁻¹) зубатки, связанное со специфическим динамическим действием пищи после разового кормления:

а – при низких температурах; б – при высоких температурах; 1 – R = 2%; 2 – R = 1%; 3 – R = 4%; 4 – R = 6% массы тела особи

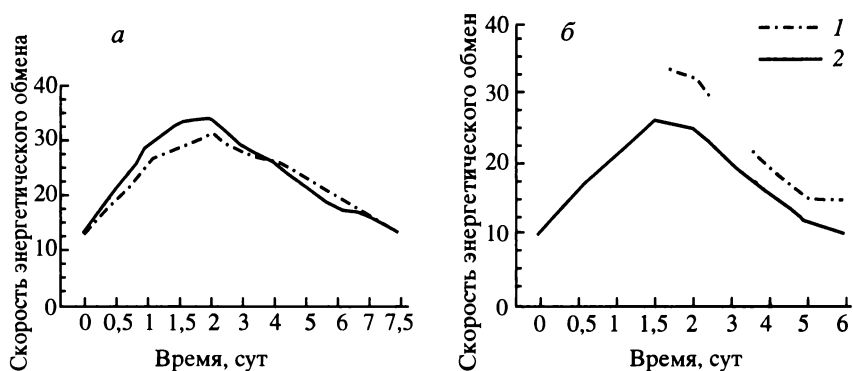


Рис. 18. Изменение скорости энергетического обмена (мг О₂ ч⁻¹ экз⁻¹) морской камбалы, связанное со специфическим динамическим действием пищи после разового кормления:

а – при низких температурах; б – при высоких температурах; 1 – R = 3%; 2 – R = 6% массы тела особи

висимости от массы рациона R , от условий кормления (Beamish, 1974; Jobling, Davies, 1980; наши данные, см. рис. 2–4). Хотя по мнению Муира и Ниими (Muir, Niimi, 1972), работавших с рифовой рыбой кулией *Kuhlia sandvicensis*, и Вахла и Давенпорта (Vahl, Davenport, 1979), работавших с морской собачкой *Blennius pholis*, зависимости между максимальными значениями скорости пищевого обмена и количеством съеденной пищи рыбами

не наблюдалось. Возможно, это связано с высокими температурами, при которых переваривание пищи происходит гораздо быстрее, и уловить различие в величинах изменения скорости переваривания в единицу времени, т.е. в ускорении, бывает очень сложно. Логичнее предположить, что величина ускорения переваривания пищи под действием ряда факторов не остается постоянной, и, следовательно, время наступления максимальной скорости потребления кислорода должно быть различным. Так, для нильской теляпии *Oreochromis niloticus* (Ross, McKinney, 1988) этот временной интервал изменялся от 3,7 до 21,4 ч при увеличении рациона R от 0,5 до 3,5% массы тела, причем функциональная зависимость между этими показателями была линейной. Мачида (Machida, 1981) в своих исследованиях показывает, как сильно может колебаться время достижения максимальных значений скоростей пищевого обмена F у различных видов рыб в зависимости от морфологических и функциональных свойств пищеварительной системы и, следовательно, их пищевой специализации.

Как уже отмечалось, отношение максимума потребления O_2 , т.е. максимальной скорости пищевого обмена F , и скорости стандартного обмена S увеличивается с увеличением рациона и, по нашим данным, составляет 1,4–2,6. Максимальная скорость потребления кислорода после кормления рыб (скорость пищевого обмена F), называемая также “факториальным размахом СДД пищи” (SDA factorial scope, post-prandial factorial scope), не обязательно приближается по значению к скорости потребления кислорода при активном плавании рыб, поскольку пищевой обмен ограничивается некоторыми аспектами клеточного метаболизма, а не свойствами респираторных возможностей у рыб (Jobling, Davies, 1980; Jobling, 1981).

Влияние температурного фактора на максимальное отношение F/S не обнаружено, так как с изменением температуры одновременно меняются скорости пищевого обмена и стандартного. В наших экспериментах величина максимума потребления O_2 растет с увеличением рациона, но до определенного уровня, и у трески максимальное значение отношения F/S достигает 2,40; у зубатки – 2,50; морской камбалы – 2,60. При дальнейшем увеличении разового потребления пищи рыбами, вплоть до максимально возможных значений (так, например, в наших экспериментах морская камбала после длительного голодания могла потребить разовую массу рациона R в размере 9,1% массы тела), величины отношения F/S уже не поднимаются выше этих пределов. Аналогичная зависимость получена для карпа (Chakraborty et al., 1992), для карпа и радужной форели (Huisman, 1976) и морской

камбалы массой 16–50 г при температуре выше 10 °С (Jobling, Davies, 1980).

Однако есть и противоположное мнение, что зависимость скорости пищевого обмена F (мг O_2 кг⁻¹ ч⁻¹) от величины рациона R (% от массы тела) выражается возрастающей линейной функцией во всем диапазоне значений рационов вплоть до максимального, например, у кулии $F = 23,5R + 90,4$ (Muir, Niimi, 1972) и большеротого окуня $F = 15,61R + 164,5$ (Beamish, 1974). Но при этом величина максимума потребления O_2 никогда не достигает предела метаболической активности (maximum aerobic metabolism), т.е. ограничение все-таки есть. Исследования Бимиша (1974) по большеротому окуню включают в себя измерения метаболических потерь и у активно плавающих особей рыб. У окуня массой $64,5 \pm 48,5$ г при $R = 2\%$ величина максимума потребления O_2 составила 80,9% активного обмена, при $R = 6\% - 96,5\%$, а при $R = 8\% - 100\%$. Конечно, интересно было бы проследить, как дальше пойдет кривая на графике, если окунь съест разовый рацион $R = 9-10\%$ своей массы, что вполне возможно для таких мелких рыб.

Анализ наших и литературных данных показал, что максимальные скорости потребления кислорода (скорости пищевого обмена), обусловленные СДД пищи, превышают в 1,6–4,0 раза скорость стандартного обмена (согласно некоторым зарубежным авторам: “low routine metabolism” – низкую скорость рутинного обмена). Другими словами, максимальная скорость потребления кислорода равна

у <i>Gadus morhua</i>	1,6 × скорость рутинного обмена (Saunders, 1963);
у <i>Pleuronectes platessa</i>	2,0 × скорость рутинного обмена (Jobling, Davies, 1980);
у <i>Micropterus salmoides</i>	1,78 × скорость стандартного обмена (Beamish, 1974);
у <i>Blennius pholis</i>	1,75 × скорость рутинного обмена (Vahl, Davenport, 1979);
у <i>Kuhlia sandvicensis</i>	2,60 × скорость стандартного обмена (Muir, Niimi, 1972);
у <i>Cyprinus carpio</i>	2,53 × скорость стандартного обмена (Huisman, 1976);
у <i>Salmo gairdneri</i>	2,32 × скорость стандартного обмена (Huisman, 1976);
у <i>Gadus morhua</i>	2,40 × скорость стандартного обмена (наши данные);
у <i>Anarhichas lupus</i>	2,50 × скорость стандартного обмена (наши данные);
у <i>Pleuronectes platessa</i>	2,60 × скорость стандартного обмена (наши данные);
у <i>Myoxocephalus scorpius</i>	3,48 × скорость стандартного обмена (Johnston, Battram, 1993);

у <i>Notothenia neglecta</i>	2,34 × скорость стандартного обмена (Johnston, Battram, 1993);
у <i>Cirrhitichys bleekeri</i>	1,97 × скорость стандартного обмена (Johnston, Battram, 1993);
у <i>Harpagifer antarcticus</i>	2,5 × скорость стандартного обмена (Boyce, Clarke, 1997);
у молоди лососевых	(2–4) × скорость стандартного обмена (Смирнов, Кляшторин, 1986).

Продолжительность СДД пищи, как показано для многих видов рыб, – динамичная величина, изменяющаяся под действием таких факторов, как количество съеденной пищи, температура окружающей среды. Как правило, продолжительность СДД пищи возрастает с увеличением рациона и понижением температуры, например, у трески в зависимости от рациона продолжительность СДД пищи была 7–8 сут при 2 °С (рис. 16,а) и 5–6 сут при 7 °С (рис. 16,б). Объяснение этому можно найти в тесной функциональной зависимости между продолжительностью СДД пищи и скоростью переваривания пищи, которая в свою очередь скоррелирована с рационом и температурой. Анализ этой зависимости для морской камбалы показал, что продолжительность СДД пищи (7 сут, при максимальном рационе, $t = 3$ °С, рис. 18,а) превышает время эвакуации пищи из желудка (3–4 сут, при максимальном рационе, $t = 3$ °С; Карамушко, Орлова, 1990). Вероятно, с этим превышением, выявляемым на некотором временном интервале, связаны процессы кишечного переваривания, всасывания питательных веществ через слизистую оболочку.

Наши исследования по энергетике питания морской камбалы выявили зависимости времени переваривания различных видов пищи от температуры. Так, для рыбного корма было получено следующее уравнение: $\lg$ (время эвакуации пищи из желудка) = $1,9809 - 0,4134 \lg t$ °С (Карамушко, Шатуновский, 1994). На основании этих данных, а также данных по продолжительности СДД пищи определена связь между временем эвакуации пищи из желудка и продолжительностью СДД пищи при однократном кормлении морской камбалы при температуре 2,0–7,4 °С (рис. 19).

Джоблинг и Дэвис (1980) для 16–50-граммовой морской камбалы эту зависимость выразили также линейной функцией: продолжительность СДД пищи (ч) = $0,87 \times$ время эвакуации пищи из желудка (ч) + 14,62, но эксперименты ученые проводили при более высоких температурах (15–20 °С). На основании сочетаний наших исследований с данными этих авторов мы получили новую зависимость (рис. 20), но уже в более широком температурном диапазоне (от 2 до 20 °С), соответствующем экологической ва-

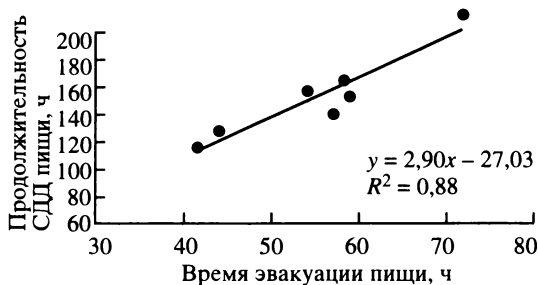


Рис. 19. Зависимость между временем эвакуации пищи из желудка и продолжительностью специфического динамического действия (СДД) пищи после разового кормления морской камбалы *Pleuronectes platessa* при температуре 2,0–7,4 °C

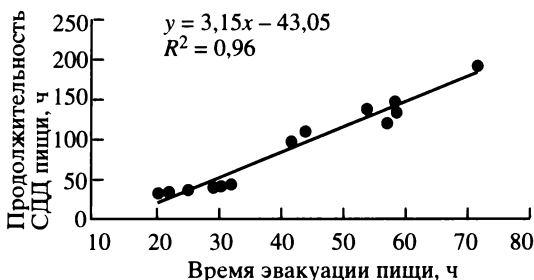


Рис. 20. Зависимость между временем эвакуации пищи из желудка и продолжительностью специфического динамического действия (СДД) пищи после разового кормления морской камбалы *Pleuronectes platessa* при температуре 2,0–20,0 °C

лентности этого вида. Таким образом, продолжительность СДД пищи во всем толерантном температурном диапазоне значительно дольше времени, необходимого для переваривания пищи, поскольку с этим превышением, выражаемом в энергетическом эквиваленте, связаны как синтез и секреция пищеварительных ферментов, так и активный перенос вещества через слизистую оболочку кишечника в кровяное русло (Jobling, 1993).

Серия экспериментальных работ с рыбами (Brown, Cameron, 1991a, 1991b) также дает доказательства, что инфузия аминокислот непосредственно в кровяное русло ведет к заметному увеличению скорости метаболизма.

Абсолютная величина (magnitude) СДД пищи выражается в миллилитрах (миллиграммах) O_2 или, при использовании энергетического эквивалента кислорода (оксикалорийного коэффициента) 4,83 кал/мл O_2 (3,38 кал/мг O_2) (Ivlev, 1934), переводится в энергетические единицы.

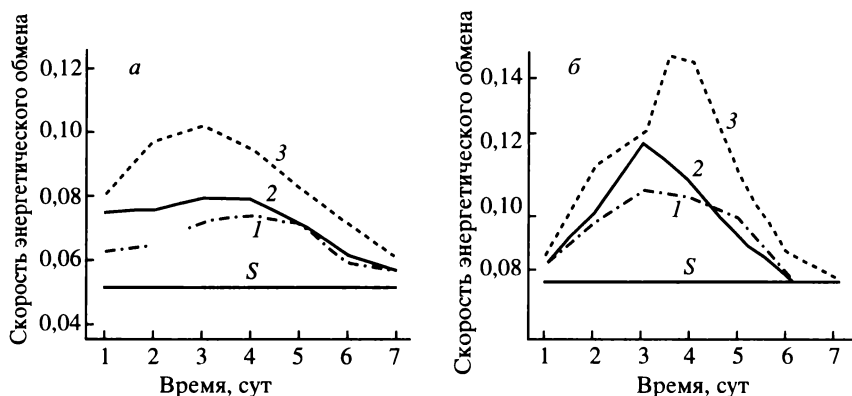


Рис. 21. Изменение скорости энергетического обмена ($\text{мг O}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) трески средней массой 400 г после разового кормления при температуре 2 °C (а) и 7 °C (б): 1 – рацион $R = 2\%$; 2 – $R = 4\%$; 3 – $R = 6\%$; S – скорость стандартного обмена

Анализируя влияния температуры на абсолютную величину СДД пищи, мы выявили интересную закономерность, названную нами “эффект площадей”. На рис. 21 показано изменение процесса СДД пищи во времени у трески, накормленной различными количествами пищи, при низких (рис. 21,а) и высоких (рис. 21,б) температурах. Несмотря на то, что процесс СДД протекает медленнее при низких температурах (продолжительность эффекта выше для всех значений рационов), и вид кривых, отражающих изменения скорости обмена в результате СДД пищи, сильно различается (при высоких температурах наклон графиков более крутой), тем не менее площади, ограниченные кривыми при одном и том же значении рациона, но при разных температурах, оказываются одинаковыми, т.е. при высоких и при низких температурах абсолютные величины СДД, определяемые как интегральное превышение пищевого обмена над стандартным, эквивалентны. Аналогичные закономерности обнаружены для зубатки и для морской камбалы.

Как мы отметили выше, зависимости максимального отношения F/S от температуры не обнаружено, т.е., например, при низких температурах скорости максимального пищевого обмена F (“факториального размаха СДД пищи”) будут поддерживать на определенном уровне, в то время как продолжительность СДД пищи будет значительно увеличиваться. А поскольку скорость основного стандартного обмена S , измеренная у рыб до кормления, и скорость пищевого обмена в большей степени зависит от температуры (и при низких температурах обе скорости будут снижаться), то абсолютная величина (magnitude) СДД пищи будет одинаковой при различных температурах.

Таким образом, можно сформулировать следующее правило: общее количество энергии, затрачиваемое организмом на биохимическое превращение равных количеств пищи при низких и высоких температурах, практически одинаково.

Абсолютная величина СДД пищи у всех исследуемых нами рыб возрастала с увеличением рациона R (количества пищи при разовом кормлении рыб после их голодания) (табл. 20). Для ряда видов рыб зависимость между абсолютной величиной СДД пищи и рационом R описывается линейной функцией (причем и аргумент и функция выражаются в энергетических единицах), например для *Cyprinus carpio* (Hamada, Ida, 1973), *Micropterus salmoides* (Beamish, 1974), *Oncorhynchus nerka* (Brett, 1976), *Lepomis macrochirus* (Schalles, Wissing, 1976), juv. *Gadus morhua* (Soofiani, Hawkins, 1982), *Ctenopharyngodon idella* (Carter, Brafield, 1992), хотя Тандлер и Бимиш (Tandler, Beamish, 1979) приводят для большеротого окуня и экспоненциальную зависимость.

Наши исследования показали, что зависимость между абсолютной величиной СДД пищи (Y) и рационом (R) для трески, зубатки и камбалы была линейной (рис. 22):

для *Gadus morhua morhua*

$$Y = 0,240R + 0,246, \quad r = 0,96, \quad p < 0,01;$$

для *Anarhichas lupus*

$$Y = 0,232R - 1,417, \quad r = 0,96, \quad p < 0,05;$$

для *Pleuronectes platessa*

$$Y = 0,095R + 1,545, \quad r = 0,88, \quad p < 0,05.$$

При этом угол наклона прямой (коэффициент при аргументе) отражает ту часть энергии, которая расходуется на СДД пищи. Этот показатель, названный Ветерли (Weatherley, 1976) коэффициентом СДД пищи, для трески составил 0,240, зубатки – 0,232 и камбалы – 0,095. По мнению Ветерли, максимальные величины коэффициента СДД пищи приближаются к 0,3 R (где R – рацион), т.е. могут составлять до 30% энергии потребленной пищи. Хотя в работе по энергетике молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Averett, 1969) приводятся и более высокие значения этого коэффициента (4–45%) энергосодержания пищи. Но обычно для рыб значения коэффициента СДД пищи составляют от 5% до 20% (Jobling, 1981; Tytler, Calow, 1985; Pandian, 1987; Beamish, Trippel, 1990). Джонстон и Баттрам (Johnston, Battрам, 1993) определили, что у экологически близких видов рыб, обитающих в различных географических широ-

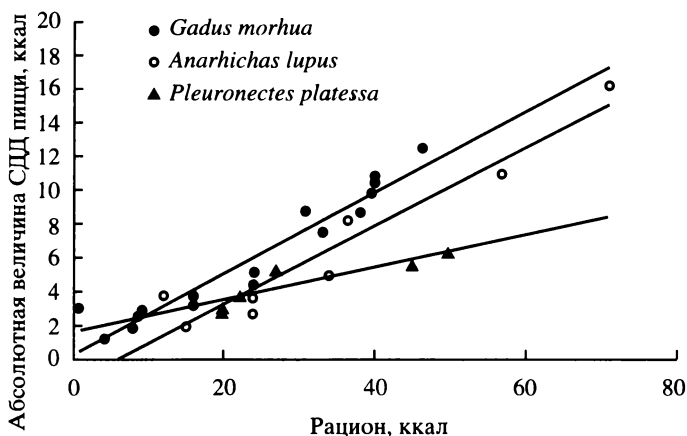


Рис. 22. Зависимость абсолютной величины специфического динамического действия (СДД) пищи от рациона (количество пищи при разовом кормлении) рыб после голодания

тах (полярного *Notothenia neglecta*, бореального *Myoxocephalus scorpius* и тропического *Cirrhitichys bleekeri*), коэффициент СДД пищи при кормлении креветкой *Crangon crangon* изменялся в пределах от 14,9% до 23,3%. Таким образом, анализ литературных и полученных нами данных показал, что у гомойотермных животных максимальная величина СДД пищи может быть очень высокой и достигать 80% энергосодержания пищи (Kleiber, 1961), тогда как у эктотермных организмов она может составить 45% от энергии потребленной пищи, но это при рационах, значительно превосходящих поддерживающий.

3.2. АНАЛИЗ СДД ПИЩИ У РЫБ, НАХОДЯЩИХСЯ В РЕЖИМЕ ПОСТОЯННОГО КОРМЛЕНИЯ

Абсолютная величина СДД пищи, рассчитанная по интегральному превышению скорости пищевого обмена F (скорость потребления кислорода) после однократного кормления рыб над скоростью стандартного обмена S , имеет очевидное теоретическое значение. Однако для практических целей необходимы сведения об ежесуточных затратах энергии СДД при естественном режиме кормления, свойственном данному виду. Многие виды рыб потребляют повторное количество пищи, в то время как скорость потребления кислорода еще продолжает расти выше

**Основные характеристики специфического динамического действия (СДД) пищи
в экспериментах при постоянном кормлении рыб**

Масса рыбы, г	t, °C	Рацион, R		Отношение скоростей пищевого обмена и стандартного F/S	Абсолютная величина СДД пищи		
		% массы тела особи	кал		мг O ₂	кал	% R
<i>Gadus morhua morhua</i>							
1125	1,3	2,0	22500	1,89	960,0	3232	14,4
40	5,0	3,0	1200	2,00	83,5	281	23,0
40	5,0	4,0	1600	2,00	85,0	287	17,9
<i>Anarhichas lupus</i>							
730	2,5	1,0	7300	1,76	336	1136	15,5
1155	4,3	1,0	11500	1,12	312	1055	9,1
1429	10,0	1,5	21000	1,66	896	3030	14,4
1170	10,0	2,0	23400	2,04	1200	4056	17,3
730	2,5	2,0	15000	2,25	480	1622	10,8
593	4,0	2,0	12000	2,07	360	1217	10,4
702	9,0	2,2	15000	2,50	1128	3813	25,4
845	3,5	1,3	11000	2,43	480	1620	14,7
<i>Pleuronectes platessa</i>							
960	4,0	1,5	14400	2,20	384	1298	9,0
384	2,2	2,0	7680	2,27	161	545	7,1
384	8,0	4,0	15900	2,23	467	1578	9,9
384	2,0	3,0	11520	2,18	264	892	7,8

скорости стандартного обмена (из-за влияния предшествующего кормления) (Muir, Niimi, 1972). Таким образом, действие приемов пищи продолжается, и превышение скорости пищевого обмена F над скоростью стандартного обмена S постоянно поддерживается на определенном уровне, зависящем от ряда факторов. После достижения максимальных значений скорость пищевого обмена остается на этом же уровне при последующих приемах пищи (Staples, Nomura, 1976; Soofiani, Hawkins, 1982; Carter, Brafield, 1992; наши данные – табл. 21).

При рассмотрении вопроса о влиянии рациона на скорость пищевого обмена F при постоянном кормлении воспользуемся полученным экспериментальным материалом по *Anarhichas lupus*. Анализ этих данных показывает, что между указанными величинами существует прямая зависимость. Так, результат СДД различных количеств пищи на скорость пищевого обмена при температуре 1,5–4,0 °C оказался следующим: при рационе $R = 1\%$ массы тела особи отношение F/S составило 1,76; при $R = 1,5\%$ – 2,07 и при $R = 2\%$ – 2,25. При высокой температуре 10 °C рацион, составляющий 2,2% массы тела, вызвал увеличение скорости стандартного обмена в 2,5 раза.

Рассчитав скорость потребления кислорода за каждые сутки при ежедневном кормлении и зная скорости стандартного обмена, определяем абсолютные величины СДД пищи, которые с помощью оксикалорийного коэффициента переводим в энергетические единицы – калории (табл. 21). Полученные данные для всех исследуемых видов позволили выразить зависимость абсолютной величины СДД (Y , ккал) от рациона (R , ккал) линейной функцией:

для *Gadus morhua morhua*

$$Y = 0,140 R + 0,089, p < 0,01, r = 0,99;$$

для *Anarhichas lupus*

$$Y = 0,166 R - 0,175, p < 0,001, r = 0,87;$$

для *Pleuronectes platessa*

$$Y = 0,100 R - 0,093, p < 0,01, r = 0,98.$$

Коэффициент СДД пищи (коэффициент при аргументе R) отражает ту часть энергии, которая идет непосредственно на пищевой обмен, у трески он равен 0,140, у зубатки – 0,166 и у камбалы – 0,100. Этот коэффициент показывает, какую часть энергии потребленной пищи организм расходует на ее биохимическое превращение. Хотя, по классическому определению Рубнера

Т а б л и ц а 20

**Основные характеристики специфического динамического действия (СДД) пищи в экспериментах
при однократном кормлении рыб после голодания**

Масса рыбы, г	t, °C	Рацион R		Отношение скоростей пищевого обмена и стандартного F/S	Абсолютная величина СДД пищи		
		% массы тела особей	кал		мг O ₂	кал	% R
<i>Gadus morhua morhua</i>							
464	7,4	8,0	38 000	2,29	2550	8619	22,7
630	1,0	6,5	40 000	2,40	3076	10 398	26,0
110	2,0	8,2	9 000	2,32	739	2498	27,7
663	0,8	7,0	46 410	2,39	3707	12 531	27,0
663	2,2	6,0	40 000	2,40	3195	10 800	27,0
610	4,0	5,0	31 000	2,26	2568	8680	28,0
464	1,0	2,1	1000	1,57	888	3000	30,0
464	7,4	2,0	9300	1,63	825	2790	30,0
400	2,0	2,0	8000	1,42	537	1817	23,0
400	2,0	4,0	16 000	1,53	1065	3600	22,5
400	2,0	6,0	24 000	1,98	1491	5040	21,0
400	7,0	2,0	8000	1,40	521	1760	22,0
400	7,0	4,0	16 000	1,55	947	3200	20,0
400	7,0	6,0	24 000	1,94	1278	4320	18,0

72	0,2	6,0	4320	1,87	336	1135	26,0
815	1,0	4,0	33 000	1,74	2208	7463	23,0
663	1,4	6,0	39 780	2,4	2880	9734	24,0
<i>Anarhichas lupus</i>							
610	4,2	6,0	36 600	2,5	2400	8112	22,0
1429	10,0	5,0	71 000	2,4	4800	16 224	22,8
1429	10,0	4,0	57 000	2,2	3240	10 951	19,2
185	5,0	8,0	15 000	2,43	576	1945	13,0
610	8,0	4,0	24 000	2,23	768	2596	10,8
845	3,0	4,0	34 000	2,36	1440	4867	14,3
593	4,5	4,0	24 000	2,18	1080	3650	15,2
610	10,0	2,0	12 200	1,85	1102	3724	30,0
<i>Pleuronectes platessa</i>							
385	7,4	4,3	20 000	2,4	888	3000	15,0
403	7,4	6,0	24 000	2,6	1307	4418	18,4
555	3,5	4,0	22 200	2,29	1080	3636	16,0
908	2,0	3,0	27 000	2,31	1536	5171	19,0
830	3,5	6,0	49 800	2,54	1848	6246	12,5
754	3,3	6,0	45 000	2,54	1632	5516	12,3
403	4,0	5,0	20 000	2,6	792	2677	13,4

(Rubner, 1902, приводится по: Brody, 1945), в сумму энергетических затрат, связанных с питанием, составной частью входят затраты не только на биохимические превращения поглощенной пищи, но и на механическую работу (например, перистальтика желудочно-кишечного тракта). По мнению других исследователей (Coulson et al., 1978; Tandler, Beamish, 1979), механическая работа, если и приводит к увеличению скорости метаболизма после кормления, то это относительно небольшая часть от абсолютной величины СДД пищи.

Как мы уже указывали выше, чем большее количество пищи потребляет организм, тем большее количество энергии расходуется на СДД пищи. Но несмотря на это, повышение скорости энергетического обмена, связанное с питанием, не рассматривается как расточительный процесс, а скорее как неизбежная “цена роста”. Абсолютная величина СДД пищи рассматривается как следствие энергетических затрат на биохимические превращения поглощенной пищи (Jobling, 1983, 1985), либо в виде катаболических процессов, таких как дезаминирование аминокислот (Krebs, 1964; Beamish, Trippel, 1990), либо анаболических, таких как синтез протеина (Ashworth, 1969; Garrow, 1973; Houlihan et al., 1995a,b).

Для некоторых видов рыб была установлена тесная зависимость между скоростью пищевого обмена F и скоростью роста (Jobling, 1981a, 1985, 1988; Cui, Liu, 1990). Джоблинг (1988) показал, что СДД пищи у рыб вызывает повышение скорости синтеза и оборота белка и тем самым отражает энергетические расходы, связанные с ростом: (абсолютная величина СДД пищи в энергетическом выражении) $R_F = rP$ (энергетические затраты на рост), где r – количество энергии, приходящееся на единицу роста. Как видно из зависимости, оба процесса – СДД пищи и рост взаимосвязаны. Таким образом, можно предположить, что у рыб увеличенный синтез белка объясняет большую часть СДД пищи (Houlihan et al., 1988; Brown, Cameron, 1991; Houlihan, 1991; Lyndon et al., 1992). Браун и Камерон (Brown, Cameron, 1991), исследуя влияние экстракта аминокислот на скорость потребления кислорода и синтез протеина у канального сомика (*Ictalurus punctatus*), определили, что повышение скорости потребления кислорода F , вызванное этим экстрактом, почти полностью объясняется синтезом протеина. Такой же результат был получен Линдоном с коллегами (Lyndon et al., 1992) при определении видимого вклада синтеза белка в процесс СДД пищи у трески. Проводя эксперименты с молодью трески (средняя масса рыб была $177,2 \pm 6,37$ г, температура воды $9-10$ °C) ученые обнаружили, что повышение скорости пищевого обмена F после кормления сопровождается

увеличением скоростей синтеза протеина в течение 18 ч после кормления и в некоторых случаях их превышение достигало 4-кратного значения скорости синтеза протеина, измеренной у голодных рыб. Расчет минимума теоретического потребления кислорода показал, что обнаруженные скорости синтеза белка объясняют, по меньшей мере, от 42% (Houlihan et al., 1988) до 44% СДД пищи (Lyndon et al., 1992).

Таким образом, существенная часть СДД пищи отражает неизбежные расходы на рост, которые связаны с биосинтезом новых макромолекул.

Глава 4

СКОРОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА И МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ У РЫБ РАЗНЫХ ШИРОТ

4.1. ЭВОЛЮЦИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ СКОРОСТЕЙ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА ПРИ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУРАХ. АНАЛИЗ ГИПОТЕЗЫ МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ КОМПЕНСАЦИИ

Основа гипотезы метаболической компенсации заключается в том, что физиологические процессы в организме протекают с одинаковой скоростью у полярных (арктические и антарктические), бореальных и тропических видов. 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, и пересаженных в низкотемпературные условия.

Большинство экспериментальных работ по определению скорости потребления кислорода полярными морскими пойкилотермными организмами и основываются именно на гипотезе “метаболической адаптации к холоду” Зачатки этой концепции можно было обнаружить еще в работах датского физиолога Августа Крога, который одним из первых исследователей попытался по-новому оценить влияние температуры на скорость энергетического обмена животных. Именно А. Круг с сотрудниками (Krogh, 1914; 1916; Ege, Krogh, 1914) доказали, что зависимость скорости стандартного обмена от температуры подчиняется общей количественной закономерности, графически выражающейся в виде плавно нарастающей кривой, которая была названа “нормальной кривой Крога” В области низких температур этой кривой ускорение обмена было в несколько раз выше, чем при средних и высоких температурах, что означало наличие определенной формы компенсации действия температуры, т.е. на “неблагоприятное” действие низких температур организму приходится повышать скорость энергетического обмена. Температур-

Т а б л и ц а 22

**Температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10}
для пятиградусных интервалов температуры
(по Krogh, 1914; 1916; Ege, Krogh, 1914)**

Вид	Коэффициент Q_{10} для различных интервалов температуры, °C					
	0–5	5–10	10–15	15–20	20–25	25–30
"Нормальная кривая Крюга"						
Обобщенные данные	10,9	3,5	2,9	2,5	2,2	2,2
Данные для золотой рыбки	9,8	3,8	2,9	2,45	2,35	2,2

ный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} для интервала температур 0–5 °C был очень высоким и для золотой рыбки составил 9,8 (табл. 22). в дальнейшем “нормальной кривой Крюга” придавали все большее значение, и ее широко использовали при интерпретации экспериментальных результатов. Однако сам А. Круг высказывал сомнения по поводу полученных им данных именно в области низких температур, принимая их как следствие ошибки (“obviously erroneous”) (Ege, Krogh, 1914), поскольку эти данные были основаны на небольшом количестве наблюдений. Вот почему и значения температурного коэффициента Q_{10} в этом интервале температур были очень высокими.

В более поздних работах Торсон (Thorson, 1952, 1957) несмотря на поразивший его факт чрезвычайно низкой, едва уловимой скорости, с которой дышали арктические моллюски в опытах при 0 °C, рассматривал величины, измеренные в острых опытах, как свидетельство необычайно высокой скорости метаболических процессов арктических видов, у которых при температуре 0 °C скорость потребления кислорода была такой же, как у бореальных мидий при 7 °C и тропических – при 17 °C. Мидии имели относительно высокие скорости потребления кислорода для двустворчатых моллюсков, но возможно это повышение было обусловлено а) нормальной активностью животных или же б) процессом питания, т.е. измерялся вовсе не стандартный метаболизм. Тем не менее, вслед за Кругом это явление Торсон назвал “метаболической адаптацией”, считая его свойством, присущим исключительно холодноводным видам.

Различия между скоростью стандартного обмена и скоростью активного обмена (энергии, расходуемой организмом на

мышечную работу, движение) были показаны Фоксом (Fox, 1936) при проведении серии сравнительных исследований на морских беспозвоночных арктическо-бореальной фауны Кристинеберга (Шведское побережье) и из более теплых условий Английского канала (Плимут). Графики зависимости “масса тела—удельная скорость потребления кислорода” от температуры показали, что не наблюдалось очевидного сдвига влево $Q-t$ кривой (скорость энергетического обмена—температура) и повышения ее уровня у арктических видов, полярные организмы потребляли меньше кислорода по сравнению с умеренными видами, причем все эксперименты проводили при температуре обитания животных. При одинаковых условиях (10 °C) показания холодноводных и тепловодных групп совпадали, образуя общую кривую. Однако активный обмен у арктических и умеренных видов был одинаковым при соответствующих температурах окружающей среды. Иначе говоря, активный метаболизм был компенсирован от температуры (для скафогагатид наблюдался сдвиг кривой $Q-t$ (скорость энергетического обмена—температура)), но не базальный (основной) метаболизм (Fox, 1936, 1939, 1940; Fox, Wingfield, 1937; Wingfield, 1939). К сожалению, зависимость между скоростью потребления кислорода и массой тела не определялась и не были применены поправки на массу тела животных. Когда такие корректировки были применены, очевидное повышение (сдвиг влево) $Q-t$ кривой проявилось у полярных видов. Это было отмечено К. Бергом (Berg, 1953), который пересмотрел данные Фокса, Вингфилда и Торсона с учетом размерных различий экспериментальных организмов и подтвердил противоречивость полученных данных. Была отмечена более высокая скорость стандартного обмена у видов из холодных вод, когда скорости потребления кислорода измерялись в острых опытах.

Но в основном представление о способности эктотермных животных повышать скорость метаболизма при адаптации к низким температурам (“метаболической адаптации к холоду”) утвердилось под влиянием работы Scholander, Flagg, Walters и Irving (1953), которые сравнивали скорости потребления кислорода у различных морских пойкилотермных организмов (рыб, ракообразных, моллюсков), обитающих в арктических условиях (Аляска) и тропиках (Панама). Скорость энергетического обмена у представителей обеих групп была изучена при разных температурах, охватывающих весь интервал биокинетических температур. Этими авторами было обнаружено, что как для рыб, так и для ракообразных тропических видов скорость потребления кислорода при 30 °C была выше, чем для полярных видов при 0 °C. Эти результаты оказались сходными с данными Фокса и Винг-

филда, но графически представленными в иной форме (зависимость скорости потребления кислорода от массы тела для тропических и полярных видов у Шоландера и зависимость скорости потребления кислорода от температуры для видов различных масс у Фокса и Вингфилда). Шоландером с коллегами были получены важные данные, показывающие, что скорость энергетического обмена арктических видов при температуре 0 °С примерно в 10 раз ниже скорости энергетического обмена тропических организмов при 30 °С. Таким образом, полученные результаты явились подтверждением температурной закономерности как Аррениуса, так и Вант-Гоффа, поскольку именно на эту величину, согласно значениям μ и Q_{10} , следовало ожидать снижения скоростей процессов при изменении температуры от 30 до 0 °С.

Однако авторы, экстраполируя расчеты по “нормальной кривой” Крога, полагали, что при снижении температуры от 30 до 0 °С скорость энергетического обмена должна снижаться в 30–40 раз. Поэтому они объяснили данное различие способностью эктотермных животных регулировать скорость метаболизма, поддерживая его на высоком уровне при низкой температуре.

Аналогичные результаты, показывающие более высокие скорости энергетического обмена, чем можно было бы ожидать при экстраполяции данных, согласно “нормальной кривой” Крога, были получены в обширной серии исследований антарктических рыб Волшлагом (Wohlschlag, 1960, 1962, 1963, 1964). Волшлагом (1960) были получены средние значения скорости энергетического обмена для антарктического вида *Rhigophila dearborni* (сем. Zoarcidae), которые составили 0,0204 мг O_2 г⁻¹ ч⁻¹ для особи массой 100 г при температуре – 1 °С, и (0,0168 ± 0,0039) мг O_2 г⁻¹ ч⁻¹ (масса тела около 40 г) при температуре –1,5 °С. Эти результаты измерений, полученные непосредственно при температуре обитания животных, показали, что уровни энергетического обмена все-таки ниже тех значений, которые должны отражать концепцию “метаболической адаптации”. Но именно эти две серии исследований Шоландера и Волшлага и оказались инструментом в установлении концепции повышения скорости потребления кислорода у полярных морских пойкилотермных организмов, обычно называемой “метаболической адаптацией к холоду”

Чтобы перейти к анализу основных механизмов регулирования скорости энергетического обмена под влиянием температуры при различных типах температурных реакций, таких как акклимация, акклиматизация и адаптация, нам хотелось бы дать краткие определения этих реакций.

Акклимация как одна из форм фенотипических адаптаций (Озернюк, 2000б) – это процесс приспособления организма к но-

вой температуре в лабораторных условиях. Весь комплекс изменений, происходящих при этом в организме до установления определенных стабильных скоростей процессов, характерных для данной температуры, и принято называть акклимацией. Продолжительность периода акклимации при каждой данной температуре в большой степени изменчива и зависит как от физиологических особенностей вида, так и от предшествующих условий обитания. При высоких температурах период акклимации значительно короче (обычно несколько часов), при низких же температурах процесс затягивается на несколько суток (Ивлева, 1981), т.к. в этих условиях все жизненные функции пойкилотермного организма совершаются с более низкой скоростью. Акклимацию еще иногда называют термином “экспериментальная адаптация”

Функциональное различие “адаптации” и “акклимации” состоит в том, что под акклимацией понимается более короткий период приспособления организма рыб к абиотическим факторам водной среды, в то время как адаптация – заверченный процесс перестройки обмена веществ на стабильный уровень (Романенко и др., 1991).

Акклиматизация – сезонное приспособление функций организма к изменению окружающей температуры.

4.2. Адаптации у рыб северных морей в свете гипотезы о метаболической компенсации

Несмотря на методологическую и теоретическую критику концепции “метаболической адаптации” для полярных морских беспозвоночных и рыб (Ивлева, 1981; Holeyton, 1974; Clarke, 1983, 1991b, 1998) до сих пор является дискуссионным вопрос, действительно ли жизнь в полярных условиях оказалась возможной благодаря способности пойкилотермных животных функционировать с более высокой скоростью метаболизма, чем можно было бы ожидать, исходя из закона Вант-Гоффа и Аррениуса? Поскольку это положение имеет принципиальное значение при решении проблемы количественной оценки продукционных процессов у рыб северных морей, нам представлялось необходимым на широком экспериментальном материале выявить основные механизмы регулирования скорости метаболизма при изменении температуры при различных типах реакций (острой реакции, акклимации, акклиматизации) и провести сравнительный анализ скорости метаболизма у видов из разных термических зон Мирового океана.

Основой для анализа послужили результаты экспериментальных исследований закономерностей количественных изменений скоростей энергетического обмена морских видов рыб,

представленных в гл. 1. Кроме того, нами проанализированы имеющиеся в литературе данные по скорости энергетического обмена морских рыб – представителей отрядов *Pleuronectiformes*, *Gadiformes*, *Perciformes* и *Scorpaeniformes* (табл. 23, 24 и 25). Все расчеты, выполненные в наших исследованиях, отнесены к массе тела рыб 100 г, что позволило более строго сопоставлять скорости энергетического обмена. Данные других авторов, привлекаемые для анализа, подверглись преобразованиям для перевода в соответствующие единицы, т.е. Q , мг O_2 г⁻¹ ч⁻¹ экз⁻¹, W – масса тела особи, г. При этом были использованы следующие эквивалентные единицы потребления кислорода (Bartels et al., 1973):

$$1 \text{ ммоль } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1} = 22,4 \text{ мл } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1};$$

$$1 \text{ мл } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1} = 1,43 \text{ мг } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1};$$

$$1 \text{ мг } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1} = 0,70 \text{ мл } O_2 \text{ г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}.$$

Зависимости скорости энергетического обмена от температуры (табл. 26) получены нами на материале, охватывающем широкий диапазон размеров и масс тела рыб, причем в экспериментах, исключаящих “острые опыты”, т.е. при нормальном физиологическом состоянии. Эти зависимости показывают закономерное ускорение энергетического обмена с повышением температуры и не дают достоверных доказательств в пользу теории метаболической адаптации полярных видов к низким температурам. Температурный коэффициент Q_{10} , показывающий ускоряющее влияние температуры, постоянен во всем толерантном диапазоне и для сайки равен 2,0, трески – 2,06, зубатки – 2,14, морской и длинной камбал – 2,57. Во всех случаях коэффициент Q_{10} изменялся в пределах 2–3.

Писс и Файлд (Peiss, Field 1950), проводя эксперименты *in vitro* с изолированными клетками отдельных органов (головного мозга, печени) арктического вида – сайки *Boreogadus saida*, показали, что изолированные клетки рыб, акклиматизированные к каждой из температур, потребляли кислорода при 0 °С в 2 раза меньше, чем при 10 °С. Эти результаты подтвердили закономерности Вант-Гоффа и Аррениуса, поскольку зависимость “энергетический обмен–температура” ($Q - t$) достоверно описывалась как экспоненциальным уравнением ($Q = \exp(-1,3592 + 0,0737t \text{ °С})$, $R^2 = 0,997$, $p < 0,001$), так и уравнением Аррениуса ($Q = \exp\left(20,409 \pm 5949,2 \frac{1}{T}\right)$, где T – абсолютная температура, К;

$R^2 = 0,996$, $p < 0,001$), хотя авторы и не обратили внимания на этот очевидный факт. Рассчитанные нами коэффициенты – k (экспонента) и μ , передающие ускоряющее влияние температуры на

Т а б л и ц а 23 (окончание)

1	2	3	4
	50,0–2000,0 155,1±27,9 100,0 152,0±14,0 1100,0±110,0 1000,0±110,0 124,1±9,9 157,7±40,2 166,9±43,7 1910,0 1910,0	–0,5–10,0 4,5 4,5 4,0 2,0 2,0 5,0 10,0 15,0 5,0 10,0	$\text{мг O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ $\text{мг O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же " $\mu\text{моль O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же $\text{мг O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же "
<i>Gadus macrocephalus</i> (бореальный)	17,0–2400,0 180,0–220,0 180,0–220,0	6,5 3,5–7,0 8,0–12,0	$\text{мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ $\mu\text{л O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же
<i>Gadus morhua callarias</i> (бореальный)	70,0–2000,0 100,0–1660,0 100,0–1000,0 280,0 1750,0	10,0–11,0 4,0–5,0 11,0 8,7–10,7 8,7–10,7	$\text{мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ То же $\text{мг O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же
<i>Pollachius virens</i> (бореальный)	500,0	9,0	$\text{мг O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$
<i>Theragra chalcogramma</i> (бореальный)	3,9 6,0–300,0 40,0–90,0 40,0–90,0 345,0–750,0 6,0–650,0	12,5 5,5 1,0–7,5 7,5–12,0 1,6–7,1 5,5	$\mu\text{л O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же
<i>Ciliata mustela</i> (бореальный)	51,0±7,0	13,0±0,5	$\mu\text{моль O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$
<i>Genypterus blacodes</i> (нотальный)	85,0–250,0	15,0	$\text{мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$

5	6	7	8
$Q = 0,1676W^{0,783}e^{0,072t^{\circ}}$ 61,0±5,6 66,3±4,7 66,2±5,3 0,85±1,05 1,15±1,47 35,5±4,8 57,0±10,9 78,2±9,2 42,3±3,8 67,3±2,3	76,1±3,1	Океаническая популяция трески Треска из солоноватых озер	Наши данные Steffensen et al., 1994 То же Bushnel et al., 1994 Nelson et al., 1994 То же Schurmann, Steffensen, 1997 То же Webber et al., 1998 То же
$Q = 0,158W^{0,787}$ $Q = 23,45 + 4,789t^{\circ}$ 49,0–52,0			Paul et al., 1988 То же
	$Q = 0,361W^{0,728}$ $Q = 0,269W^{0,725}$ $Q = 0,388W^{0,716}$ 73,9 51,7		Чекунова, 1974 То же Липская и др., 1972 Sundnes, 1957 То же
	50,4		Sundnes, 1957
156,0 $Q = 165,38W^{-0,25}$ $Q = 12,617 + 7,961t^{\circ}$ 66,0–75,0 $Q = 19,845 + 1,558t^{\circ}$ $Q = 173W^{-0,26}$			Fukuchi, 1976 Paul, 1986 То же Smith et al., 1988 То же
	4,39±0,17		Nonnotte, Kirsch, 1978
	$Q = 0,032W^{1,180}$		Чекунова, 1978

Т а б л и ц а 24

Скорости энергетического обмена для различных видов рыб отрядов
Perciformes и Scorpaeniformes

Вид рыб	Масса W, г	t, °C	Единица измерения
			4
1	2	3	4
<i>Anarhichas lupus</i>	500,0–6000,0 500,0–6000,0 100,0–4000,0	7,0 12,0 –05±10,0	мг O ₂ · ч ⁻¹ То же
<i>Ammodytes hexapterus</i>	3,0	5,0	мл O ₂ · г ⁻¹ · ч ⁻¹
<i>Helcogramma medium</i>	3,0 3,0–6,0	12,0 15,0±0,1	То же мл O ₂ · ч ⁻¹
<i>Anoplarchus purpureus</i>	5,7±1,0	13,0–14,0	мл O ₂ · г ⁻¹ · ч ⁻¹
<i>Xiphister atropurpureus</i>	10,0	11,0–13,0	То же
<i>Blennius pholis</i>	13,1–34,5 18,0±2,0	12,5 13,0±0,5	μмоль O ₂ · г ⁻¹ · ч ⁻¹ То же
<i>Pholis gunnelis</i>	14,0	13,0±0,5	То же
Family Cottidae	0,102–577,0	–1,5	мг O ₂ · ч ⁻¹
Family Zoarcidae	0,096–147,0	–1,5	То же
Family Cyclopteridae	0,56–2,01	–1,5	
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	95,4±14,9	5,0	
	74,5±11,3 59,0	15,0 10,0	
	98,4 128,±21,5	10,0 4,5	мг O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹
	100,0 50,0	4,5 7,0	То же мг O ₂ · ч ⁻¹
<i>Clinocottus globiceps</i>	8,1±0,5	13,0–14,0	мл O ₂ · г ⁻¹ · ч ⁻¹
<i>Oligocottus snyderi</i>	8,0±0,3	13,0–14,0	То же
<i>Ascelichthys rhodorus</i>	7,3±0,7	13,0–14,0	
<i>Oligocottus maculosus</i>	6,6±0,5	13,0–14,0	

Т а б л и ц а 24 (продолжение)

1	2	3	4
<i>Clinocottus recalvus</i>	8,0	15,6	
<i>Clinocottus analis</i>	8,0	15,0	
<i>Agonus cataphractus</i>	50,0	4,0	мг O ₂ · ч ⁻¹
<i>Ophiodon elongatus</i>	3400,0	10,0	мл O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹
<i>Lumpenus lampretaeformis</i>	4,7–14,3	15,0	μмоль O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹
<i>Cebidichthys violaceus</i>	0,46–7,05	15,0	мг O ₂ · ч ⁻¹
<i>Parapercis chilensis</i>	27,0–805,0	15,0	мл O ₂ · ч ⁻¹
<i>Helicolenus lengerichi</i>	7,4–1410,0	15,0	То же
<i>Notothenia tesellata</i>	10,0–200,0	15,0	
<i>Notothenia neglecta</i>	30,0–2500,0	–1,5–+1,7	мг O ₂ · ч ⁻¹
	1,6–1850,0	0 (лето)	То же
	0,9–1850,0	0 (зима)	
<i>Notothenia rossii</i>	267,0–830,0	–0,5– +1,7	
	1,42–708,4	3,0	мл O ₂ · ч ⁻¹
	720,0–2010,0	1,5	То же
<i>Notothenia angustifrons</i>	0,12–44,7	3,0	
<i>Notothenia nudifrons</i>	0,18–35,7	3,0	
	45,0–102,0	–1,0	мл O ₂ · г ⁻¹ · ч ⁻¹
<i>Notothenia coriiceps</i>	145,0–283,0	–1,0	То же
<i>Notothenia gibberifrons</i>	103,0–282,0	–1,0	
	100,0–1025,0	2,4	мл O ₂ · ч ⁻¹
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	19,3–184,0	0	То же
	108,3±8,1	–1,8	мг O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹
	1000,0	–1,74	То же
<i>Trematomus hansonii</i>	0,07–90,1	3,0	мл O ₂ · ч ⁻¹
	145,4±27,7	–1,8	мг O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹

5	6	7	8
	78,0–138,0		Wright, Raymond, 1978
	85,0±8,0		Martin, 1991
2,1±0,6			Johnston et al., 1991
22,8±0,6			Farrell, Daxboeck, 1981
	2,66±0,41		Pelster et al., 19886
	$\log Q = -0,58 + 0,63 \log W$		Edwards, Cech, 1990
	$Q = 0,196W^{0,870}$		Чекунова, 1978
	$Q = 0,284W^{0,725}$	То же	То же
	$Q = 0,318W^{0,791}$		
	$\lg Q = 0,785 \lg W - 0,629$	Антаркти- ческий	Ralph, Everson, 1968
$\lg Q = 0,821 \lg W - 1,20$			Johnston et al., 1991
$\lg Q = 0,761 \lg W - 1,15$			То же
	$\lg Q = 0,958 \lg W - 1,293$	То же	Ralph, Everson, 1968
$Q = 0,2313W^{0,6062}$	$Q = 0,2623W^{0,6156}$		Morris, North, 1984
	$Q = 0,152W^{0,831}$		Чекунова, Наумов, 1982a
$Q = 0,0950W^{0,8375}$	$Q = 0,1206W^{0,8613}$		Morris, North, 1984
$Q = 0,0684W^{0,9016}$	$Q = 0,0788W^{0,8884}$		То же
	0,022–0,037		Hemmingsen et al., 1969
	0,057–0,066		То же
	0,042–0,049		
	$Q = 0,037W^{0,978}$		Чекунова, Наумов, 1982b
	$\lg Q = 0,8251 \lg W - 1,104$		Forster et al., 1987
	48,4±5,9		Wells, 1987
	56,4		Wohlschlag, 1964
$Q = 0,0637W^{0,7272}$	$Q = 0,0745W^{0,6932}$		Morris, North, 1984
	65,1±7,2		Wells, 1987

Скорости стандартного обмена для различных видов рыб отряда Pleuronectiformes

Виды рыб	Масса W , г	t , °C	Скорость стандартного обмена, Q		Источник данных
			Единица измерения	Q или $Q = aW^b$	
1	2	3	4	5	6
<i>Pleuronectes platessa</i> L.	0,1–10,0 1,4–5,0 110,0–322,0 288,6 383,0 281,2 4,0–50,0 572,0±74,0 30,0–2 000,0	10,0 5,0–20,0 10,0 5,0 10,0 15,0 10,0 10,0 –0,5–+10,0	мл $O_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ То же мг $O_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же мл $O_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ мг $O_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ мг $O_2 \cdot \text{ч}^{-1}$	$Q = 0,2138W^{0,721}$ $Q_{10} = 2,6–5,6$ $Q = 0,03396W^{0,967}$ 19,51±3,85 31,76 ±3,65 50,91±4,56 $Q = 0,2168W^{0,626}$ 22,5±3,9 $Q = 0,0438W^{0,7704}e^{0,0945t^{\circ}}$	Edwards et al., 1969 То же Edwards, 1971 Pride, Holliday, 1980 То же Jobling, 1982 Steffensen et al., 1982 Наши данные
<i>Platichthys flesus flesus</i> (L.)	7,0–800,0 7,0–800,0 150,0–550,0 500,0 494,0±68,0 225,0±22,0	5,0 15,0 8,0–10,0 10,0 ±0,5 10,0±1,0 13,0±0,5	мг $O_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ То же мг $O_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же μмоль $O_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же	$Q = 0,0548W^{0,827}$ $Q = 0,1145W^{0,812}$ 27,0 23,0±1,6 31,08±4,74 1,50±0,06	Duthie, 1982 То же Kerstens et al., 1979 Jørgensen, Mustafa, 1980 Steffensen et al., 1982 Nonnotte, Kirsch, 1978
<i>Platichthys stellatus</i> Pallas	1340,5±120,0 1340,5±120,0	9,0–12,3 16,6–21,0	мл $O_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же	23,46±6,24 51,06±6,03	Walters, Smith, 1973 То же

	10,0 10,0 683,5±80,7	10,0 15,0 7,5–10,5	мл $O_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ То же мл $O_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	0,40 0,77 27,48±1,68	Hickman, 1959 То же Wood et al., 1979
<i>Limanda limanda</i> (L.)	3,0–500,0 3,0–500,0 3,0–500,0	5,0 10,0 15,0	мг $O_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ То же "	$Q = 0,1384 W^{0,634}$ $Q = 0,0968 W^{0,782}$ $Q = 0,1633 W^{0,772}$	Duthie, 1982 То же
<i>Limanda ferruginea</i> (Storer)	270,0–380,0	2,0	мг $O_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	40,0±19,0 (рутинный)	MacIsaac et al., 1997
<i>Limanda aspera</i> (Pallas)	3,0–603,0 40,0–70,0	5,5 1,5–10,0	мл $O_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ мл $O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$Q = 0,014 W^{+0,33}$ $Q = 3,875 r^{\circ} + 4,023$	Paul et al., 1990 То же
<i>Microstomus kitt</i> (Walbaum)	4,0–500,0 4,0–500,0 4,0–500,0 788,0	5,0 10,0 15,0 10,0	мг $O_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ То же мл $O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$Q = 0,1059 W^{0,680}$ $Q = 0,1570 W^{0,717}$ $Q = 0,1683 W^{0,783}$ $0,073 \pm 0,028$	Duthie, 1982 То же Davenport et al., 1990
<i>Scophthalmus maximus</i> (L.)	4,0–1000,0 4,0–1000,0 4,0–1000,0 4,0–1000,0 4,0–1000,0 100,0 100,0 100,0 100,0 100,0 200,0–300,0 200,0–300,0 200,0–300,0	7,0–8,0 9,0–10,0 11,0–12,0 13,0–14,0 15,0–16,0 8,1 11,9 15,6 16,5 18,6 11,0 14,0 17,0	мг $O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же " мг $O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же " μмоль $O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ То же "	$Q = 0,1395 W^{0,1837}$ $Q = 0,2554 W^{0,2509}$ $Q = 0,3530 W^{0,2567}$ $Q = 0,4727 W^{0,2742}$ $Q = 0,7157 W^{0,2891}$ $0,033 \pm 0,0019$ $0,046 \pm 0,0064$ $0,056 \pm 0,0035$ $0,065 \pm 0,0073$ $0,068 \pm 0,0095$ 1,7 2,5 3,0	Brown et al., 1984 То же Waller, 1992 То же Burel et al., 1996 То же

Т а б л и ц а 25 (окончание)

1	2	3	4	5	6
<i>Pseudopleuronectes americanus</i> (Walbaum)	1,0–50,0 1,0–50,0 696,0±33,0 716,0±34,0 634,0±37,0 568,0±26,0 170,0–240,0	10,0 20,0 5,0 10,0 15,0 20,0 2,0	мг O ₂ · ч ⁻¹ То же мл O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹ То же " мл O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹	$Q = 0,1049W^{0,720}$ $Q = 0,1963W^{0,792}$ 14,4±1,2 24,0±1,2 31,8±1,8 58,2±3,0 63,0±30,0 (рутинный)	Voyer, Morrison, 1971 То же Sech et al., 1976 То же MacIsaac et al., 1997
<i>Hippoglossoides platessoides</i> (Fabricius)	30,0–1000,0 160,0–170,0	1,0–6,0 2,0	мг O ₂ · ч ⁻¹ мл O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹	$Q = 0,0593W^{0,794}$ 73,0±25,0 (рутинный)	MacKinnon, 1973 MacIsaac et al., 1997
<i>Hippoglossus hippoglossus</i> (L.)	1369,0	10,0	мл O ₂ · г ⁻¹ · ч ⁻¹	0,074±0,036	Davenport et al., 1990
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i> (L.)	100,0–800,0	-0,5+ –10,0	мг O ₂ · ч ⁻¹	$Q = 0,0529W^{0,8103}e^{0,0945t^{\circ}}$	Наши данные

<i>Solea solea</i> (L.)	150,0	4,0	мг O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹ То же	17,5	Lefrançois, Claireaux, 2003 То же
<i>Paralichthys adspersus</i> (Steindachner)	150,0	24,0	мл O ₂ · ч ⁻¹ мл O ₂ · ч ⁻¹	52,5 $Q = 0,150W^{0,831}$	Чекунова, 1978
<i>Cynoglossus brevis</i>	6,7–13,1	15,0–30,0	То же	$Q_{10} = 1,9–3,6$	Edwards et al., 1971
<i>Cynoglossus puncticeps</i> (Richardson)	10,5–32,9	15,0–30,0		$Q_{10} = 2,2–3,2$	Edwards et al., 1971
<i>Cynoglossus spp.</i>	1,0–100,0	28,0	мг O ₂ · ч ⁻¹	$Q = 0,372W^{0,734}$	То же
<i>Brachirus</i> and <i>Synaptura</i>	1,0–100,0	28,0	То же	$Q = 0,362W^{0,682}$	
<i>Buglossidium luteum</i> (Risso)	0,066–2,105 0,066–2,105	11,0 19,0	мл O ₂ · ч ⁻¹ То же	$Q = 0,047W^{0,152}$ $Q = 0,124W^{0,680}$	De Morais, 1985 То же
<i>Arnoglossus thori</i> Kyle	0,241–3,594 0,241–3,594	11,0 19,0		$Q = 0,087W^{0,771}$ $Q = 0,122W^{0,700}$	De Morais, 1985 То же

Т а б л и ц а 25 (окончание)

1	2	3	4	5	6
<i>Pseudopleuronectes americanus</i> (Walbaum)	1,0–50,0 1,0–50,0 696,0±33,0 716,0±34,0 634,0±37,0 568,0±26,0 170,0–240,0	10,0 20,0 5,0 10,0 15,0 20,0 2,0	мг O ₂ · ч ⁻¹ То же мл O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹ То же " мл O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹	$Q = 0,1049W^{0,720}$ $Q = 0,1963W^{0,792}$ 14,4±1,2 24,0±1,2 31,8±1,8 58,2±3,0 63,0±30,0 (рутинный)	Voyer, Morrison, 1971 То же Cech et al., 1976 То же MacIsaac et al., 1997
<i>Hippoglossoides platessoides</i> (Fabricius)	30,0–1000,0 160,0–170,0	1,0–6,0 2,0	мг O ₂ · ч ⁻¹ мл O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹	$Q = 0,0593W^{0,794}$ 73,0±25,0 (рутинный)	MacKinnon, 1973 MacIsaac et al., 1997
<i>Hippoglossus hippoglossus</i> (L.)	1369,0	10,0	мл O ₂ · г ⁻¹ · ч ⁻¹	0,074±0,036	Davenport et al., 1990
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i> (L.)	100,0–800,0	–0,5+ –10,0	мл O ₂ · ч ⁻¹	$Q = 0,0529W^{0,8103}$, 0,0945г°	Наши данные

<i>Solea solea</i> (L.)	150,0	4,0	мг O ₂ · кг ⁻¹ · ч ⁻¹	17,5	Lefrançois, Claireaux, 2003 То же
<i>Paralichthys adspersus</i> (Steindachner)	150,0	24,0	То же	52,5	То же
	14,7–150,0	15,0	мл O ₂ · ч ⁻¹	$Q = 0,150W^{0,831}$	Чекунова, 1978
<i>Cynoglossus brevis</i>	6,7–13,1	15,0–30,0	То же	$Q_{10} = 1,9–3,6$	Edwards et al., 1971
<i>Cynoglossus puncticeps</i> (Richardson)	10,5–32,9	15,0–30,0		$Q_{10} = 2,2–3,2$	Edwards et al., 1971
<i>Cynoglossus</i> spp.	1,0–100,0	28,0	мг O ₂ · ч ⁻¹	$Q = 0,372W^{0,734}$	То же
<i>Brachirus</i> and <i>Synaptura</i>	1,0–100,0	28,0	То же	$Q = 0,362W^{0,682}$	
<i>Buglossidium luteum</i> (Risso)	0,066–2,105 0,066–2,105	11,0 19,0	мл O ₂ · ч ⁻¹ То же	$Q = 0,047W^{0,152}$ $Q = 0,124W^{0,680}$	De Morais, 1985 То же
<i>Arnoglossus thori</i> Kyle	0,241–3,594 0,241–3,594	11,0 19,0		$Q = 0,087W^{0,771}$ $Q = 0,122W^{0,700}$	De Morais, 1985 То же

скорость энергетического обмена у сайки, оказались практически тождественны с величинами, полученными в наших опытах на треске. Температурный коэффициент Q_{10} при этом изменялся от 2,0 до 2,3 в температурном диапазоне от 0 до 20 °С.

Таким образом, клетки, сохраняя свойства температурной зависимости метаболизма целого организма, показывают закономерное ускорение энергетического обмена с повышением температуры и подтверждают, что полярные организмы имеют низкую скорость энергетического обмена по сравнению с таковыми из умеренных широт.

Если в процессе адаптации к жизни в условиях холода эктотермы приобрели способность повышать скорость энергетического обмена, т.е. показывают адаптацию к холоду (“cold adaptation”), то, как справедливо отметил Кларк (Clarke, 1998), пойкилотермные животные, живущие в тропиках, должны показывать адаптацию к теплу (“warm adaptation”), но почему-то адаптация к холоду всегда выделяется во что-то особенное, хотя это не более чем специфический пример более общей “метаболической адаптации”, представляющей собой свойство всех эктотермов.

Мнение о способности водных пойкилотермных организмов активно регулировать скорость энергетического обмена и проявлять независимость от температуры сложилось при проведении строго определенных экспериментов, а именно при кратковременных наблюдениях в острых (при резкой, быстрой смене температуры) опытах, когда скорость функций измеряется непосредственно после перемещения опытных животных из одних температурных условий в другие. И именно в острых опытах температуры могут вызывать резкие изменения скоростей физиологических процессов. Терминология различных типов реакций, которые проявляют организмы при таких условиях, была впервые предложена Прехтом, Христоферсеном и Гензелем (Precht, Christophersen, Hensel, 1955). Впоследствии все реакции наблюдаемых факторов были классифицированы Прехтом (Precht, 1958) и Проссером (Prosser, 1958; Prosser, Brown, 1962) в четыре основных типа физиологической компенсации (названной ими также “метаболической адаптацией”):

отсутствие компенсации (no compensation, тип I) – скорости энергетического обмена или другой функции изменяются вслед за изменением температуры;

полная или совершенная компенсация (perfect or complete compensation, тип II) – несмотря на изменения температуры скорости функционирования остаются на исходном уровне;

частичная компенсация (partial compensation, тип III) – физиологические скорости изменяются с изменением температуры, но при этом $Q_{10} < 2$;

Т а б л и ц а 26
Скорость энергетического обмена ($\text{мг O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$) у рыб
при адаптации к температурным условиям мест обитания

Вид рыб	Масса тела W , г	Температура воды t , °C	Скорость энергетического обмена, $\bar{Q}$
Треска	50,0–2000,0	–0,5 – +10,0	$\bar{Q} = 0,1676W^{0,7834}e^{0,0723t^{\circ}\text{C}}$
Сайка	11,0–138,0	–0,5 – +8,0	$\bar{Q} = 0,1273W^{0,7653}e^{0,0697t^{\circ}\text{C}}$
Зубатка	100,0–4000,0	–0,5 – +10,0	$\bar{Q} = 0,1068W^{0,7726}e^{0,0762t^{\circ}\text{C}}$
Морская камбала	30,0–2000,0	–0,5 – +10,0	$\bar{Q} = 0,0438W^{0,7704}e^{0,0945t^{\circ}\text{C}}$
Длинная камбала	100–800	–0,5 – +10,0	$\bar{Q} = 0,0529W^{0,8103}e^{0,0945t^{\circ}\text{C}}$

сверхкомпенсация (over compensation, тип IV) – с повышением температуры скорость процесса снижается относительно исходной скорости. Эти же авторы привели и пятый тип компенсации – обратную акклимацию (inverse acclimation), но такая реакция проявляется очень редко, поэтому не включена в основные типы.

При детальном изучении различных свойств и функций в связи с их биологической значимостью Б.П. Ушаков (1963) отметил, что описанные типы реакций не могут рассматриваться как адаптации, поскольку важная черта адаптации, которая отличает ее от всех других реакций, протекающих в живой системе, – ее целесообразность: она направлена на поддержание целостности этой живой системы в условиях переменной среды. А отдельные молекулярные реакции, участвующие в адаптации, могут иметь приспособительное значение только в определенном сочетании с другими реакциями и, следовательно, являются не адаптацией, а ее механизмами.

По нашему мнению, классификация “метаболической адаптации” может быть использована лишь для описания кратковременных физиологических реакций, длящихся часы, сутки, а возможно и недели, но не может быть применима к компенсации функций в процессе эволюции у видов, обитающих при низких температурах (Clarke, 1991b). Автор поддерживает точку зрения И.В. Ивлевой (1981), утверждавшей, что феномены “метаболическая адаптация” и “компенсация” возможны лишь для описания строго определенного состояния, возникающего при кратковременных наблюдениях в острых экспериментах, а не для характеристики реальных свойств водных пойкилотермных животных. Компенсаторные изменения скорости энергетического обмена при более длительном воздействии низких или высоких температур и определяют собственно акклимацию. Поэтому очевидно, что при изучении влияния температуры на скорость функционирования пойкилотермных организмов очень важным становится именно анализ механизмов температурной акклимации.

Акклимация, акклиматизация и эволюционная адаптация включают в себя некоторые формы компенсации при влиянии температуры на метаболизм. Но эта компенсация у эвритермных рыб, приспосабливающихся к новой окружающей температуре, несомненно отличается от эволюционной адаптации рыб полярных морей. К сожалению, эти различия не всегда ясно изложены как в отечественной, так и зарубежной литературе. Как правило, почти все исследования по влиянию температуры на активность ферментов проводятся с эвритермными рыбами, акклимированными в лабораторных условиях (Озернюк, 2000).

Поскольку основное различие между эволюционной адаптацией к температуре и либо акклимацией, либо акклиматизацией

к новой температуре обусловлено шкалой времени, то продолжительность приспособления к новым условиям и возвращения скорости функций к стационарному состоянию имеет особо важное значение. Это обстоятельство и подчеркивает необходимость изучить процесс температурных адаптаций пойкилотермных организмов.

Компенсаторные явления, проявляясь лишь в стрессовых ситуациях при кратковременных явлениях в острых экспериментах, могут иметь большое экологическое значение для пойкилотермных организмов, обитающих в умеренных широтах, поскольку в ответ на периодические и непериодические изменения внешней температуры эти эвритермные организмы показывают почти все типы “метаболической адаптации”. Исследования теплоустойчивости организмов на клеточном уровне выявляют значительные различия между эври- и стенотермными видами животных. Изменение температуры среды вызывает изменение теплоустойчивости клеток только у эвритермных видов, и только когда животные реально встречаются с наиболее резкими (в течение малого времени) сменами температуры, при этом акклимационный сдвиг устойчивости имеет временный характер, т.е. является реакцией на температурный скачок, а не на новую температуру (Ушаков, 1973). Эти данные еще раз подтверждают, что изменения теплоустойчивости пойкилотермных организмов в процессе акклимации существенно отличаются от уровня изменения теплоустойчивости в процессе эволюции.

Таким образом, значительное увеличение скоростей метаболизма (при резком повышении температуры) либо снижение (при ее падении) связано с температурными условиями предшествующей адаптации и тепловой устойчивостью вида. Общебиологическое значение отмеченной закономерности состоит в том, что изменения температуры, выходящие за пределы оптимума, вызывают значительные отклонения в конформационной стабильности белковых макромолекул, нуклеиновых и жирных кислот (Ушаков, 1982).

На основании привлечения литературных данных о морских рыбах отрядов *Pleuronectiformes*, *Gadiformes*, *Perciformes* и *Scorpaeniformes* (см. табл. 23, 24, 25), представители которых обитают в высоких широтах (арктических и антарктических), умеренной зоне и в тропиках, а также собственных выполненных по результатам непосредственных измерений наблюдений за рыбами при температуре среды обитания, нами проведен детальный анализ количественных изменений скорости энергетического обмена под влиянием температуры. Графический анализ всех имеющихся данных по энергетическому обмену морских рыб выше-

перечисленных отрядов показал, что зависимость “метаболизм–температура” достоверно описывалась как экспоненциальным уравнением, так и уравнением Аррениуса. Экспоненциальная зависимость скорости энергетического обмена Q от температуры выражена следующими уравнениями:

для *Pleuronectiformes*

$$Q = \exp(0,5669 + 0,0721 t \text{ } ^\circ\text{C}), R^2 = 0,97, p < 0,001;$$

для *Gadiformes*

$$Q = \exp(1,7514 + 0,0697 t \text{ } ^\circ\text{C}), R^2 = 0,86, p < 0,001;$$

для *Perciformes*

$$Q = \exp(1,1336 + 0,0892 t \text{ } ^\circ\text{C}), R^2 = 0,90, p < 0,001;$$

для *Scorpaeniformes*

$$Q = \exp(1,2946 + 0,0762 t \text{ } ^\circ\text{C}), R^2 = 0,96, p < 0,001.$$

Полученные зависимости указывают на высокую корреляцию между скоростью энергетического обмена и температурой среды обитания и закономерное ускорение обмена с повышением температуры в пределах биокинетической зоны. Температурный коэффициент Q_{10} во всем исследованном температурном диапазоне был постоянен и равен 2,06, 2,13, 2,50 и 2,14 соответственно.

Функциональная связь между скоростью энергетического обмена и температурой (рис. 23) в соответствии с законом Аррениуса была аппроксимирована следующими уравнениями:

для *Pleuronectiformes*

$$Q = \exp\left(22,344 \pm 5955,3 \frac{1}{T}\right), R^2 = 0,98, p < 0,001;$$

для *Gadiformes*

$$Q = \exp\left(21,803 \pm 5476,6 \frac{1}{T}\right), R^2 = 0,86, p < 0,01;$$

для *Perciformes*

$$Q = \exp\left(27,228 \pm 7127,1 \frac{1}{T}\right), R^2 = 0,91, p < 0,01;$$

для *Scorpaeniformes*

$$Q = \exp\left(23,789 - 6146,0 \frac{1}{T}\right), R^2 = 0,96, p < 0,001.$$

где T – температура по шкале Кельвина, К.

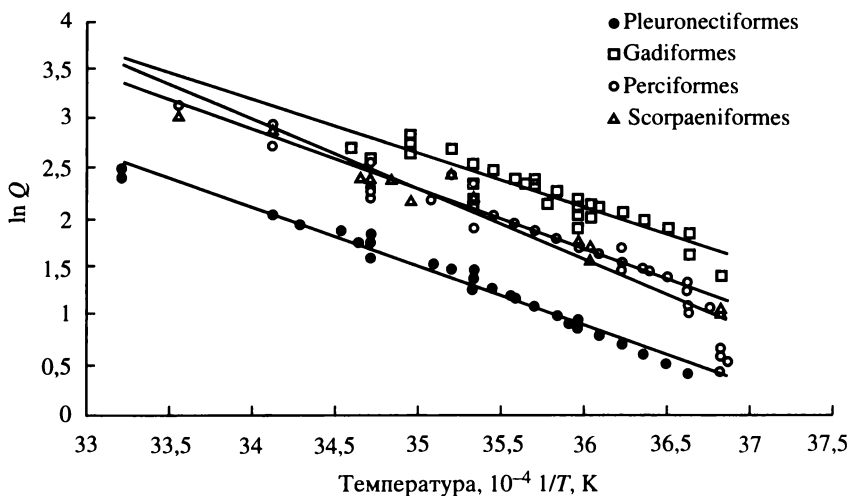


Рис. 23. Зависимость скорости энергетического обмена Q , $\text{мг O}_2 \text{ ч}^{-1}$, от температуры T , K у разных видов рыб представителей четырех отрядов в полулогарифмической системе координат по Аррениусу

Полученные в этих уравнениях значения μ послужили основой для количественной оценки температурного коэффициента Q_{10} . Как неизбежный результат применения уравнения Аррениуса наблюдаем снижение коэффициента Q_{10} от низких температур к более высоким (табл. 27).

Предельно высокие величины коэффициентов детерминации (r^2) убеждают нас в наличии весьма тесной зависимости между скоростью обмена и температурой среды обитания рыб и доказывают, что в процессе адаптации к низкотемпературным условиям жизни у пойкилотермных организмов не развилась способность проявлять температурную независимость функционирования.

Таким образом, полученные результаты для морских рыб показали отсутствие эволюционной метаболической адаптации к низким температурам и позволяют утверждать, что адаптация к жизни при низких температурах заключается не в повышении скорости энергетического обмена, а в более эффективном использовании потребленной пищи на продукционные процессы (соматический и генеративный рост).

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

Т а б л и ц а 27

**Значения температурных коэффициентов Вант-Гоффа Q_{10} ,
рассчитанные для различных интервалов температур
по величинам коэффициента μ**

Отряд	Коэффициенты Q_{10} для различных интервалов температур, °С			
	0–5	5–10	10–15	15–20
Pleuronectiformes	2,19	2,13	2,08	2,02
Gadiformes	2,06	2,01	1,96	1,91
Perciformes	2,56	2,47	2,40	2,33
Scorpaeniformes	2,25	2,18	2,13	2,07

Для типичных полярных морских видов беспозвоночных показано, что а) рост у них замедлен и сезонен, б) стандартный метаболизм низкий, в) годовой репродуктивный вклад уменьшенный, г) и только уровень активности (активный метаболизм – энергия, расходуемая организмом на мышечную работу, движение) одинаков при сравнении с близкими бореальными видами (Clarke, 1983, 1998; Ikeda, 1985; Ikeda et al., 2001 и др.). Используя данные И.В. Ивлевой (1981) и Икеды (Ikeda, 1985) о скорости метаболизма представителей ряда групп морских организмов, обитающих в холодных, умеренных и тропических районах, нами показано, что скорость энергетического обмена низкая в полярных районах и высокая – в тропических (рис. 24). Линии регрессии “температура–метаболизм” для всех групп морских организмов обнаруживают экспоненциальную зависимость.

Аналогичные данные получены и при сравнении полярных и бореальных видов рыб (Simpson, 1951; Steele, 1965; Bagenal, 1966; Шатуновский, 1980; Кошелев, 1985; Андрияшев, 1986, 1987, 2003; Johnston, Battram, 1993). Показан ряд особенностей в процессе размножения у видов рыб высоких широт по сравнению с низкоширотными родственными видами и популяциями. В водоемах высоких широт сроки и продолжительность накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках протекают медленно и иногда могут длиться несколько лет (Кошелев, 1985). Так например, в отличие от рыб бореальных и субтропических, по данным Л.А. Лисовенко (1982), трофоплазматический рост ооцитов у рыб Антарктики продолжается более года, а обособление порции ооцитов ближайшего нерестового сезона происходит не на стадии перехода ооцитов к трофоплазматическому

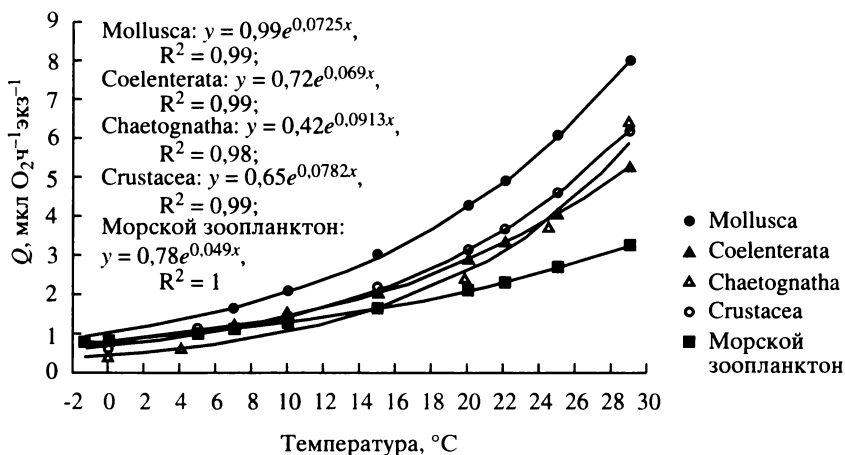


Рис. 24. Зависимости скорости энергетического обмена Q , мкл O_2 ч⁻¹ экз.⁻¹, от температуры, определенные для различных групп морских организмов

По группам Crustacea, Chaetognatha, Mollusca, Coelenterata были использованы данные И.В. Ивлевой (1981), по морскому зоопланктону – данные Т. Ikeda (1985). Все расчеты проведены на 1 мг сухого веса организмов

росту, как у большинства нотальных и бореальных рыб, а значительно позднее (Лисовенко, 1987).

А.П. Андрияшев (1986, 1987, 2003), обобщив исследования по специфическим адаптациям антарктических видов и сходным морфофизиологическим и поведенческим особенностям у антарктических и арктических видов, отметил пониженную скорость энергетического обмена у рыб полярных морей обоих полушарий, низкий темп и сравнительно большую длительность роста.

Сходные модели энергетического бюджета наблюдаются и у арктических видов рыб. Так, низкая скорость потребления пищи R сайкой в естественных условиях возможно является результатом недостаточной кормовой базы (Welch et al., 1993; Nor et al., 1997), однако низкие суточные рационы R у рыб, которых кормили до насыщения в экспериментальных условиях (наши данные), показывают, что замедленная скорость эвакуации пищи из желудка может ограничивать потребление пищи, даже когда количество пищи в избытке.

Таким образом, анализ наших и литературных материалов позволил заключить, что пониженное годовое потребление энергии полярными организмами можно считать адаптацией к низким температурам. Если рассматривать температуры 0 °C и 10 °C, как типичные для вод соответственно высоких и умеренных широт, то:

– активный метаболизм у сходных резидентных видов этих широт будет близок;

– скорость стандартного обмена при изменении температуры от 10 до 0 °С снижается, в соответствии с величиной температурного коэффициента Вант-Гоффа Q_{10} ;

– темп роста у полярных организмов на 30–40%, а годовой индивидуальный репродуктивный вклад на 20–25% ниже, чем у бореальных видов;

– доля использования энергии ассимилированной пищи на рост (K_2) у полярных видов при низкой температуре выше.

Полярные организмы в течение года потребляют достоверно меньше энергии на единицу массы тела по сравнению с обитателями умеренных вод, но отличаются более высоким коэффициентом K_2 (эффективностью продуцирования вещества).

Глава 5

ИЗБИРАЕМЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ПОВЕДЕНИЕ ПОЛЯРНЫХ РЫБ В ТЕРМОГРАДИЕНТНЫХ УСЛОВИЯХ

В последнее время много внимания уделяется разработке математических моделей, оценивающих потенциальное влияние глобальных изменений климата на состояние морской среды и биоты Арктики (Johannessen et al., 1995; Fortier et al., 1996; Кляшторин, Сидоренков, 1996; Смирнов, Смирнов, 1998; Кляшторин, Любушин, 2003). Для моделей такого типа необходима информация, касающаяся основных биологических процессов, происходящих в Арктике, и о том, как на эти процессы влияют окружающая среда и антропогенные факторы. Температура рассматривается как фактор среды, ограничивающий пространственное и временное распределение морских рыб и других водных экотермных организмов и определяющий их миграционное поведение (Берг, 1953; Harden Jones, 1968; Neill, 1979; Coutant, 1987). В настоящей главе приводится анализ абиотических и биотических факторов (онтогенеза, пола и наступления половозрелости, накормленности, внутри- и межвидовых взаимоотношений и др.), которые могут быть связаны с выбором рыбами температур. На примере мойвы (*Mallotus villosus villosus*) и сайки (*Boreogadus saida*) описаны целесообразность и назначение исследований по биологическим взаимосвязям избираемых температур. А поскольку оба этих вида играют ключевую роль в морских экосистемах Арктики, то какие-либо изменения в их распределении и миграционном поведении могут привести к глубоким экологическим последствиям и тем самым повлиять на рыболовство в высоких широтах.

5.1. РЕАКЦИИ РЫБ НА ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ

Подавляющее количество исследований относится к анализу различных аспектов избирательности (предпочтения, выбора, преферендума) температуры рыбами. Информация по изучению избираемых рыбами температур была обобщена В.С. Ивлевым и Х.А. Лейзеровичем (1960), Коутэнтон (Coutant, 1977) и Джоблингом (Jobling, 1981b).

Температуру, являющуюся одновременно и избираемой рыбами, и адаптационной, точнее, совпадение этих температур, Фрай (Fry, 1947) предлагает называть “финальным термальным преферендумом” (“final thermal preferendum”), и именно ее он считает важным экологическим признаком вида. В.С. Ивлев (1960) полагает, что в русской экологической литературе следует пользоваться наиболее объективным термином “конечная избираемая температура”, который и применяется в настоящей монографии (КИТ).

За некоторым исключением, рыбы не обладают физиологическими или биохимическими механизмами, поддерживающими температуру тела, температура рыб задается окружающей средой. И хотя температура тела рыб изменяется в довольно близком соответствии с температурой окружающей среды, рыбы способны реагировать на температурный режим, поскольку им свойственны выраженные терморегуляторные поведенческие реакции (Stevens, Fry F.E.J., 1974; Cossins, Bowler, 1987; Christiansen et al., 1991).

Рыбы воспринимают малейшие изменения температуры, даже разность температур в 0,03 °С. По Баллу (Bull, 1936), температурный порог чувствительности рыб лежит в пределах 0,03–0,10 °С. Поэтому в термальном градиенте рыбы оказываются в ситуации свободного выбора и стремятся скапливаться в пределах узкой термальной зоны, изменяя даже свою обычную схему распределения и миграций. Другими словами, рыбы проявляют терморегуляторные поведенческие свойства через реакции предпочтения и избегания. При “остром” (быстром, резком) выборе (избирании) температуры (при изменении температуры в очень короткий отрезок времени) на рыб оказывают влияние температурные условия, при которых рыбы были акклиматизированы (выдерживались до опытов) (Clarke, 1991a). Эту предшествующую опыту температуру называют адаптационной температурой. Анализ влияния, оказываемого температурными условиями, в которых рыбы выдерживались до опытов, на характер их распределения при “острых” (быстрых, резких) изменениях температуры показал, что очень часто наблюдается нелинейная зависимость, вплоть до обратной пропорциональности (Татьянкин,

1974; Hutchison, Maness, 1979; Kelsch, Neill, 1990). Экспериментальные работы Дудорова (Doudoroff, 1938) с морским видом *Girella nigricans* показали, что после 3–4-месячного выдерживания рыб при 10 °С избираемая рыбами температура была 15,7 °С, а выдерживание этих же рыб при 20 °С увеличивало избираемую рыбами температуру до 22,5 °С.

Н.В. Европейцева (1944) отмечала, что после выдерживания молоди налима при 3,5 °С в течение месяца величина избираемой рыбами температуры (оптимум) равна 5,9 °С, а трехдневное выдерживание при 10 °С увеличивало эту температуру до 6,5 °С. Опыты с более старшими особями показали соответственно: после выдерживания при температуре 7 °С оптимум равен 12,4 °С, при снижении температуры выдерживания до 4,4 °С оптимум понижался до 7,2 °С.

В противоположность “острому” (быстрому, резкому) избиранию температур (ОИТ), на величины длительных или конечных избираемых рыбами температур (КИТ) (обычно избираемых после 24-часового выдерживания рыб в термальном градиент-приборе) не оказывают влияния температуры, при которых рыб предварительно выдерживали до опытов. Нами в экспериментах с сайкой и мойвой показано, что КИТ очень тесно коррелируют с температурой, при которой оптимизируются жизненно важные физиологические характеристики, например, такие как рост, питание.

Таким образом, КИТ может быть видоспецифичной характеристикой, которая отражает, например, зоогеографическое и временное распределение, т.е. парадигму “финальный термальный преферендум” (Fry, 1947; Reynolds, Casterlin, 1978). Очевидно, что очень важно определить продолжительность температурной акклимации (процесса приспособления организма к новой температуре в лабораторных условиях). Кроме того, нет работ, в которых исследовались бы внутривидовые изменения величин КИТ в группах рыб, которые испытывают различные температурные режимы на протяжении всего жизненного цикла.

5.2. ТОЛЕРАНТНОСТЬ ПОЛЯРНЫХ РЫБ К ВЫСОКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Одним из самых заметных и хорошо изученных свойств полярных рыб является их способность выдерживать температуры, близкие к точке замерзания морской воды (DeVries, Lin, 1977; Morris et al., 1978; Cheng, DeVries, 1991; Fletcher et al., 1982; O’Grady et al., 1982; DeVries, 1982, 1983, 1988; Chen et al., 1997; Deng et al., 1997; Cheng, 1998 и др.). С использованием биохимиче-

ских анализов установлено наличие в крови полярных рыб особых веществ – биологических антифризов, которые понижают температуру замерзания крови рыб, расшифрована молекулярная структура этих соединений и показана их принадлежность к различным по молекулярному весу гликопротеинам, объяснена и защитная функция гликопротеинов, адсорбированные молекулы которых препятствуют росту кристаллов льда в тканях рыб.

Исследования, рассматривающие вопрос о толерантности полярных рыб к высоким температурам, редки и их результаты часто противоречивы, особенно на организменном уровне.

Организмы, живущие при колеблющейся температуре окружающей среды, обычно обладают многими регуляторными возможностями и могут подстраиваться к высоким температурам, по сравнению с животными, обитающими в более стабильных условиях (Hoffmann, 1995). Действительно, некоторые из антарктических нототениевых видов, постоянно подвергаясь отрицательным температурам, проявляют экстремальную стенотермию (Clarke, Johnston, 1996; Somero, 1991; Somero et al., 1998) и при резкой (“острой”) смене температуры они погибают (род: *Trematomus*) при 6 °C (Somero, DeVries, 1967). С другой стороны, испытывая постепенное увеличение температуры (от 0 до 10 °C, 1 °C/ч), нототениевые проявляли поведенческие, респираторные изменения, но не погибали, и более того, все исследуемые виды восстанавливали свои функции при возвращении температуры 0 °C (Fanta et al., 1989). И хотя антарктические виды рыб эволюционировали в экстремально холодных и термостабильных условиях, эти виды рыб, по-видимому, могут нейтрализовать действие высоких температур, вырабатывая теплошочковые протеины (Maresca et al., 1988; Coleman et al., 1995). Кроме того, при помещении этих видов рыб в термоградиент-прибор (прибор для определения избираемой температуры, называемый ранее “температурный орган” (Temperaturörgel), но в современной литературе этот аппарат называется “термоградиент-прибор”) они обнаруживают разность температур (Crawshaw, Hammel, 1971; Macdonald et al., 1987) и проявляют устойчивое предпочтение к морской воде, близкой к замерзанию (*Pagothenia borchgrevinki*, $t = -1,8$ °C).

Арктические виды рыб, например сайка, обитают большую часть года в воде, покрытой льдом, с отрицательной температурой (Пономаренко, 1968б; Christiansen, 1995). Но наши эксперименты показали, что в противоположность антарктическим видам, сайка, помещенная в термоградиент-прибор, держится при температуре до 14 °C несколько недель без признаков угнетения. А это температура, которую сайка никогда не испытывает в естественных условиях (Пономаренко, 1968б;

Schurmann, Christiansen, 1995). Кроме того, при содержании в лабораторных условиях сайка избирала температуры выше тех, при которых обитает в природе. Полученные в опытах КИТ, часто оказываются выше температурного режима, наблюдаемого у рыб в естественных условиях (Reynolds, 1977). Подобные противоречия между основополагающими и реализуемыми температурными нишами (Magnuson et al., 1979) возможны из-за влияния разного рода факторов, не связанных с температурой. Таким образом, по-видимому, концепция стенотермии у полярных рыб, особенно на организменном уровне, требует анализа влияния нетермальных факторов на конечные избираемые рыбами температуры (КИТ).

Нами представлен обширный литературный обзор по влиянию нетермальных факторов на конечные избираемые рыбами температуры (табл. 28). Это биотические факторы (внутри- и межвидовые взаимоотношения, размерно-возрастная структура, пищевая обеспеченность и степень накормленности, пол и половозрелость, гибридизация) и абиотические (соленость, гипоксия, сезон и освещение).

Основные факторы выбора температур. Полагают, что температурная зона, избираемая рыбами в естественных условиях, определяется акклиматизационным (сезонным приспособлением функций организма к изменению температуры окружающей среды) статусом рыб (Clarke, 1991a), являющимся результирующей взаимодействия экологических и физиологических переменных (Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Reynolds, Casterlin, 1979). Информация по ряду нетермальных факторов, которые могут оказывать влияние на выбор температур рыбами, собрана в табл. 28. Наибольшее количество работ в этом направлении посвящено определению конечной избираемой рыбами температуры (КИТ) при возможности свободного выбора оптимальной температурной зоны (Ивлев, 1960, 1963б).

Изучению вопроса о температурах, избираемых пресноводными видами рыб, посвящено много работ (Лапкин и др., 1981; Свирский, Лапкин, 1987; Голованов, 1996; Свирский, Голованов, 1999 и др.). Показано, что конечная избираемая рыбами температура (КИТ) является критерием жизнедеятельности и отражает экологические и эволюционные особенности пресноводных рыб (Голованов, 1996). Исследование причин изменчивости терморегуляционного поведения ряда пресноводных видов рыб показало, что выбор в термоградиентной среде какой-либо одной предпочитаемой температуры зависит от комплексного воздействия нескольких факторов: предшествующей температуры обитания, наличия в среде пищи (экзогенная компонента), количества

Т а б л и ц а 28

**Влияние биотических и абиотических факторов
на конечные избираемые рыбами температуры**

Фактор	Вид рыб	Среда обитания*	Избираемая рыбами температура
1	2	3	4
Биотические факторы			
Социальные взаимоотношения	<i>Pomadasys commersonnii</i>	М ¹ – Атлантический и Индийский океаны	Не влияет
	<i>Lepomis macrochirus</i>	П – Северная Америка	Влияет
	<i>Gambusia nobilis</i> и <i>Cyprinodon elegans</i>	П – Америка	Влияет
Размеры тела	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	АНА – Северное полушарие	Более низкие у крупных рыб
	<i>Lepomis macrochirus</i>	П – Северная Америка	Не влияет
Возраст	<i>Gadus morhua</i>	М – Северная Атлантика	Более низкие у старших рыб
	<i>Pollachius virens</i>	То же	Более низкие у старших рыб
	<i>Parasalmo mykiss</i>	АНА – Северное полушарие	Более низкие у старших рыб
	<i>Ictalurus natalis</i>	П – Северная Америка	Более низкие у старших рыб
	<i>Morone saxatilis</i>	П – Северная Америка, Европа, Северная Африка	Более низкие у старших рыб
	<i>Cymatogaster aggregata</i>	М – северная часть Тихого океана	Более низкие у только что родившихся рыб
Доступность пищи и степень насыщения	<i>Gadus morhua</i>	М – Северная Атлантика	Более низкие при низких рационах (R)
	<i>Salvelinus namaycush</i>	П – Северное полушарие	Более низкие у голодных рыб

Методология	Примечание	Источник данных
5	6	7
КИТ ² – горизонтальный термогр.-прибор ³	Разноразмерные группы	Deacon, Hecht, 1995
КИТ – "шатл-бокс"	Молодь со взрослыми и без них	Beitinger, Magnuson, 1975
Горизонтальный термогр.-прибор	Оба вида вместе и отдельно	Gehlbach et al., 1978
Вертикальный термогр.-прибор	Различная длина тела	Hurley, Woodall, 1968
КИТ – "шатл-бокс"	Различная длина тела	Beitinger, Magnuson, 1975
Горизонтальный термогр.-прибор То же	1–2-х годовики 1–2-х годовики	Татьянкин, 1972 То же
ОИТ – вертикальный термогр.-прибор	Возраст 1–12 месяцев	Kwain, McCauley, 1978
КИТ – "шатл-бокс"	Молодь против взрослых	Reynolds, Casterlin, 1978
Радиопередатчик в природных условиях		Coutant, 1987
ОИТ – горизонтальный термогр.-прибор в природных условиях		Shrode et al., 1983
Горизонтальный термогр.-прибор	Высокие, средние низкие рационы (<i>R</i>)	Despatie et al., 2001
КИТ – "шатл-бокс"	Молодь	Mac, 1985

Т а б л и ц а 28 (продолжение)

1	2	3	4
	<i>Salvelinus fontinalis</i> <i>Parasalmo mykiss</i> <i>Oncorhynchus nerka</i> <i>Salmo salar</i> <i>Oreochromis mossambicus</i> <i>Hippoglossoides platessoides</i> <i>Cottus extensus</i> <i>Pomatomus saltatrix</i>	АНА – Северное полушарие То же П – Африка М – Арктика, Атлантика П – Северное полушарие М – Атлантика	Более низкие у голодных рыб Не влияет Более низкие у питавшихся рыб Более высокие у голодных рыб Более высокие у голодных рыб Более низкие у голодных рыб Более высокие у питавшихся рыб Влияет
Пол	<i>Salmo trutta</i> <i>Salmo trutta</i> <i>Poecilia reticulata</i> <i>Poecilia reticulata</i>	АНА – Северное полушарие То же П – Америка П – Америка	Более высокие у самок Более высокие у самцов Более низкие у самцов Одинаковые для самцов и самок
Половозрелость	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> <i>Anguilla anguilla rostrata</i> <i>Mallotus villosus</i>	АНА – Северное полушарие КАТ – Северная Америка, Гренландия М – Северное полушарие	Более высокие Не влияет Более высокие
Гибридизация	<i>Salmo</i> и <i>Salvelinus</i>	АНА – Северное полушарие	Влияет
Бактериальные эндотоксины	<i>Lepomis macrochirus</i>	П – Северная Америка	Более высокие

5	6	7
КИТ – горизонтальный термогр.-прибор КИТ – "шатл-бокс" Полевые наблюдения КИТ – горизонтальный термогр.-прибор ОИТ – горизонтальный термогр.-прибор КИТ – горизонтальный термогр.-прибор Полевые и экспериментальные исследования ОИТ – вертикальный термогр.-прибор	Сеголетки Ограниченные пищевые ресурсы Сеголетки Смертность среди голодных рыб Кормление <i>ad libitum</i> Молодь	Javaid, Anderson, 1967 Schurmann et al., 1991 Brett, 1971 Javaid, Anderson, 1967 Boltz et al., 1987 Morgan, 1993 Wurtsbaugh, Neverman, 1988 Olla et al., 1985
Радиопередатчик в природных условиях То же ОТИ – горизонтальный термогр.-прибор ОИТ – горизонтальный термогр.-прибор	Взрослые особи поздним летом Взрослые особи в октябре Только самцы Самцы и самки вместе	Spigarelli et al., 1983 То же Johansen, 1985 Johansen, 1985
Радиопередатчик в природных условиях КИТ – горизонтальный термогр.-прибор Полевые наблюдения	Термические убежища Конечная избираемая температура весьма изменчива	Berman, Quinn, 1991 Haro, 1991 Shackell et al., 1994
ОИТ – горизонтальный/вертикальный термогр.-прибор	Молодь	Peterson et al., 1979
КИТ – "шатл-бокс"		Reynolds, Casterlin, 1979

Т а б л и ц а 28 (продолжение)

1	2	3	4
Абиотические факторы			
Соленость	<i>Cichlasoma urophthalmus</i> <i>Pomadasys commersonnii</i>	П – Центральная и Южная Америка М – Атлантический и Индийский океаны	Высокие при 15‰, низкие при 30‰ Не влияет
Гипоксия	<i>Gadus morhua</i> <i>Parasalmo mykiss</i> <i>Hybognathus placitus</i>	М – Северная Атлантика АНА – Северное полушарие П – Северная Америка	Более низкие Более низкие Более низкие
Ксенобиотики	<i>Salmo salar</i> <i>Oreochromis mossambicus</i>	АНА – Северное полушарие П – Африка	Высокие Низкие
Сезон и освещенность	<i>Boreogadus saida</i> <i>Gadus morhua</i> <i>Gadus morhua</i> <i>Gadus morhua</i> <i>Gadus morhua</i> <i>Gadus morhua</i> <i>Pollachius virens</i> <i>Pollachius virens</i> <i>Melanogrammus aeglefinus</i> <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	М – Арктика М – Северная Атлантика То же	Низкие в течение ночи Низкие Низкие в течение дня Низкие Низкие Высокие Высокие Низкие Высокие Низкие

5	6	7
ОИТ – горизонтальный термогр.-прибор	Эвригалинный (0, 15, 30‰)	Stauffer, Boltz, 1994
КИТ – горизонтальный термогр.-прибор	Эвригалинный	Deacon, Hecht, 1995
ОИТ – "шатл-бокс"		Schurmann, Steffensen, 1992
КИТ – "шатл-бокс"		Schurmann et al., 1991
ОИТ – горизонтальный термогр.-прибор		Bryan et al., 1984
ОИТ – горизонтальный термогр.-прибор	ДДТ в воде в течение 24 ч	Ogilvie, Anderson, 1965
ОИТ – горизонтальный термогр.-прибор	Ионы меди в воде в течение 8 сут	Welch et al., 1989
КИТ – "шатл-бокс"	Молодь летом	Schurmann, Christiansen, 1994
КИТ – горизонтальный термогр.-прибор	Молодь весной	Clark, Green, 1991
Радиопередатчик в природных условиях	Молодь летом	Clark, Green, 1991
Полевые наблюдения	Взрослые летом	Woodhead, Woodhead, 1965
Горизонтальный термогр.-прибор	Сеголетки летом	Татьянкин, 1972
То же	Годовики осенью и зимой	Татьянкин, 1972
	Сеголетки и годовики осенью	Татьянкин, 1972
	2-х годовики зимой	Татьянкин, 1972
	1–2-х годовики летом	Татьянкин, 1972
	1–2-х годовики зимой	Татьянкин, 1972

Т а б л и ц а 28 (окончание)

1	2	3	4
	<i>Pomatomus saltatrix</i>	М – Атлантика	Низкие
	<i>Morone saxatilis</i>	П – Северная Америка, Европа, Северная Африка	Низкие
	<i>Petromyzon marinus</i>	АНА – Северная Америка, Европа	Влияет
	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	МП – Северное полушарие	Не влияет

П р и м е ч а н и е: *По: Nelson, 1984; Решетников и др., 1989; Черешнев, 1996.

¹ М – морская, П – пресноводная, АНА – анадромная, КАТ – катадромная среда обитания.

резервных веществ в организме, способности рыб к размножению (эндогенная компонента) (Свирский, Голованов, 1999).

Существует несколько методов определения температуры, избираемой водными животными (Ивлев, 1962б) и различные виды экспериментального оборудования, что хорошо видно в табл. 28.

Во всех указанных исследованиях (табл. 28) КИТ определялась либо а) по “острому” (быстрому, резкому – в пределах нескольких часов) избиранию температуры (ОИТ) рыбами, акклимированными в сериях опытов с различными температурами, с целью определить зависимость между ОИТ и КИТ, либо б) рыбы имели возможность стремиться к КИТ в длительные периоды (обычно в пределах 2–3 сут). Однако, надо полагать, что различия в экспериментальной методологии будут иметь второстепенное значение, по сравнению с влиянием нетермальных факторов (McCauley, 1977; Reynolds, Casterlin, 1979).

5.3. ИЗБИРАЕМЫЕ АРКТИЧЕСКИМИ И БОРЕАЛЬНЫМИ ВИДАМИ РЫБ ТЕМПЕРАТУРЫ

Полярные морские виды рыб (антарктические и арктические) играют исключительную роль в морских экосистемах, и произошедшие под влиянием температуры какие-либо изменения в распределении рыб, их миграционном поведении могут иметь глубокие экологические последствия. Но по сравнению с

5	6	7
ОИТ – вертикальный термогр.-прибор Радиопередатчик в природных условиях	Молодь осенью Взрослые летом, термические убежища	Olla et al., 1985 Moss, 1985
ОИТ – горизонтальный термогр.-прибор	Взрослые в темноте	McCauley et al., 1977
ОИТ – вертикальный термогр.-прибор	Разные сезоны	Røed, 1979
² КИТ – конечная избираемая рыбами температура; ОИТ – "острое" избирание рыбами температуры. ³ термогр.-прибор – термоградиент-прибор.		

термостабильными Антарктическими прибрежными водами, температура вод Арктического океана проявляет сезонные, хотя и с малой амплитудой, колебания. Водные массы Атлантического океана встречаются с водами с отрицательной температурой Арктического бассейна в Баренцевом море, в результате чего образуется термоградиент, изменяющийся в пространстве и во времени: температура в Баренцевом море обычно колеблется от $-1,9$ до $+5$ °С.

С экологических позиций мойва и сайка рассматриваются как ключевые виды, обитающие соответственно в Атлантических и Арктических водных массах. Географическое распределение этих двух видов в некоторой степени захватывает и регион Полярной фронтальной зоны. Прогнозы, касающиеся Арктического морского климата, предполагают понижение температуры в Баренцевом море (Anon, 1996). По данному сценарию можно ожидать перемен в миграционном поведении и географическом распределении этих двух видов. Это может иметь место в водах Западной Гренландии, где сайка в последнее время становится все более и более многочисленной (Pedersen, 1995). Таким образом, и в центральной части Баренцева моря сайка может стать более обычным видом. В свою очередь, могут произойти глубокие изменения и в жизни других рыб, морских птиц и млекопитающих, для которых сайка и мойва – основной объект питания (Печеник и др., 1973; Боркин и др., 1987; Finley et al., 1990; Тимошенко, 1992; Haug et al., 1995).

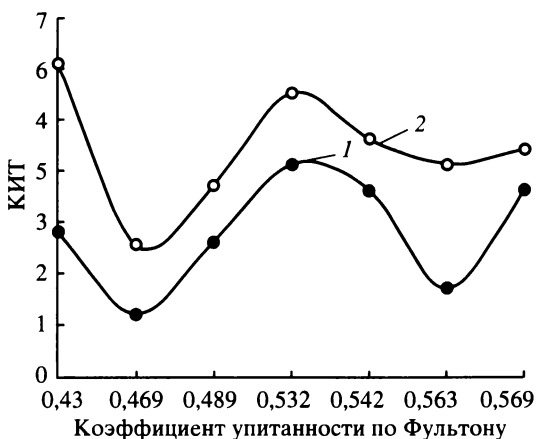


Рис. 25. Конечная избираемая молодью сайки температура (КИТ) в зависимости от упитанности этих рыб в летний период

Каждая особь представлена значениями КИТ в ночное (1) и дневное (2) время

Хотя влияние температуры на распределение рыб в термоградиентных условиях исследовано довольно широко, но основные факторы, определяющие КИТ рыбами, еще слабо изучены. Более того, всего в нескольких работах исследована КИТ арктическими морскими рыбами (Schurmann, Christiansen, 1994), хотя можно ожидать, что полярные виды рыб должны быть более восприимчивы к изменениям окружающей температуры по сравнению с видами, обитающими в умеренных широтах (Somero, DeVries, 1967; Hoffmann, 1995). Основываясь на вышеупомянутых предположениях и идеях, по нашему мнению, при анализе факторов, влияющих на КИТ арктическими морскими рыбами, необходимо:

(1) выбрать несколько, но основных биотических факторов (онтогенез, пол и наступление половозрелости, накормленность, внутри- и межвидовые взаимоотношения) и определить, как они влияют на КИТ сайкой и мойвой.

(2) протестировать КИТ дикой сайкой из естественной популяции и искусственно выращенной (которая никогда не испытывала отрицательных температур), проверить парадигму Фрая “финальный термальный преферендум” (Fry, 1947; Reynolds, Casterlin, 1979).

Полученные экспериментальные результаты. Определение КИТ сайкой проводили, используя контролируемый компьютером и оснащенный видеокамерой термоградиент-прибор, называемый “Преферендум-камерой” (“Preferendum-Chamber-System”) (Schurmann, Christiansen, 1994) (см. гл. 1).

Рыбы избирали температуру, плавая между тремя секциями. Один из компьютеров конвертировал сигналы, поступающие с видеокамеры, и фиксировал положение рыб. Затем положение рыб передавалось на другой компьютер, программа которого включала насос либо с теплой, либо с холодной водой, либо выключала оба насоса, в зависимости от положения рыб. Перемешивающие насосы включались всякий раз, когда разность между температурами “холодной” и “теплой” секций превышала 0,5 °С.

У молоди сайки массой 10–30 г КИТ определяли, используя электронную систему “шатл-бокс” и горизонтальную двустороннюю термоградиентную камеру в сочетании с видеосистемой. Опыты проводили в летний период при постоянном освещении (70° с.ш.). Для характеристики биологического состояния была использована степень упитанности рыб. Результаты экспериментов (рис. 25) показали значительные суточные колебания значений КИТ. Сайка последовательно избирала более низкие температуры в ночное время (03–09 ч) по сравнению с дневным (15–21 ч) независимо от степени упитанности. Суточная динамика значений КИТ может отражать гетеротермальные свойства Арктических вод в летний период.

Отметим, что подобных колебаний значений конечной избираемой рыбами температуры (КИТ) не следует ожидать во время гомотермальной зимней ситуации, когда преобладают отрицательные температуры.

Глава 6

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБ ВЫСОКИХ ШИРОТ

6.1. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ВЗАИМОСВЯЗИ РАЗМЕРА ИКРИНОК, ПЛОДОВИТОСТИ И ОБЪЕМА ГЕНЕРАТИВНОЙ ПРОДУКЦИИ МОРСКИХ РЫБ С ТИПОМ ИКРОМЕТАНИЯ И ХАРАКТЕРОМ ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО АРЕАЛА

Репродуктивная стратегия вида, направленная на достижение максимального успеха воспроизводства, осуществляется через комплекс адаптаций, связанных с размножением (Овен, 1985).

Полярные морские виды рыб по отношению к близким им бореальным видам проявляют тенденцию к продуцированию в меньшем количестве, но более крупной и богатой желтком икры, т.е. величина яиц (икринок) тем крупнее, чем ближе к полюсу располагается ареал вида (правило Теодора Расса) (Расс, 1941). Период инкубации икры (т.е. время между оплодотворением икры и вылуплением личинок) не скоррелирован с размерами икринок у рыб в пределах вида при какой-то определенной температуре (Blaxter, 1988), но из крупных икринок и с более высоким содержанием желтка выклеваются и крупные личинки (Анохина, 1969; Никольский, 1974; Blaxter, 1988; Kock, 1992), которые могут существовать более длительный период за счет эндогенных запасов питательных веществ и тем самым будут в меньшей степени испытывать влияние недостатка экзогенных пищевых ресурсов, что даст в результате более жизнеспособное потомство. Для рыб Антарктики на эти закономерности указывал А.П. Андрияшев (1964). Полагают, что механизмы, регулирующие дефинитивные размеры ооцитов у рыб различных популяций, состоят в том, что более крупные размеры ооцитов у рыб, обитающих в высоких широтах, связаны с более длительным прохождением отдельных фаз созревания (Лапин и др., 1985).

А более низкие величины относительной плодовитости у самок северных популяций рыб определяются как меньшей массой продуцируемой генеративной ткани, так и более крупными дефинитивными размерами их зрелых ооцитов (Лапин и др., 1985).

Адаптивное значение продуцируемой рыбами относительно крупной икры и тем самым выклева крупных и продвинутых в развитии личинок с кратковременной личиночной стадией, фактически мальков, особенно имеет значение в районах обитания, характеризующихся низкими концентрациями пищи, а именно в глубоководных и открытых океанических водах (Marshall, 1953; Расс, 1985, 1992; Андрияшев, 1986, 2003). Например, А.П. Андрияшев (2003) отметил, что у антарктического вида *Careproctus georgianus* эмбрионы размером (SL) 12 мм при наибольшей длине самок 94 мм уже имели полностью сформированную вентральную присоску и полностью окостеневший позвоночник, а также лучи всех плавников, жаберные лучи и др. Полярные виды рыб также подвергаются влиянию сезонности массового размножения кормовых организмов личинок соответствующих видов рыб, поскольку за коротким периодом высокой продуктивности планктонных организмов следуют длительные периоды с небольшим количеством или отсутствием пищевых объектов в водной толще.

Полярные рыбы продуцируют относительно небольшое количество, но крупной икры, хотя размер икры и плодовитость у рыб в большой степени связана с типом икрометания (Никольский, 1974; Расс, 1977, 1992; Лисовенко, 1987). Виды рыб, выметывающие неприкрепленную к субстрату икру (т.е. пелагическую), обычно продуцируют более мелкую икру, но имеют большую плодовитость, по сравнению с видами рыб, откладывающих демерсальную икру (Овен, 1976; Решетников, 1985; Tyler, Sumpter, 1996).

Нами предпринята попытка в свете новой информации и собственных данных сформулировать основные принципы взаимосвязи размера икринок, плодовитости, и, следовательно, объема генеративной продукции морских костистых видов рыб, с а) типом икрометания (т.е. пелагической икры либо демерсальной) и б) по характеру географического ареала видов рыб (полярных либо бореальных).

Проведен анализ собственных данных и литературных сведений о репродуктивных характеристиках 59 морских видов рыб, которые были сгруппированы по способу икрометания и по характеру их географического ареала (табл. 29). И хотя эволюционные истории полярных областей Мирового океана (Арктики и Антарктики) различны, мы подразделили рыб на две крупные

Репродуктивные характеристики морских видов рыб

Вид рыб	Длина тела, мм	Средний диаметр икринки, мм	Средний объем икринки V , мм ³	Индивиду- альная пло- довитость, среднее ко- личество икринок	Объем генеративной продукции особи, $V \times$ количество икринок, мм ³	Источник
1	2	3	4	5	6	7
Виды рыб, выметывающих пелагическую икру						
Бореальные виды						
<i>Trisopterus luscus</i>	150	0,97	0,48	207 479	99 187	Расс, 1941
<i>Trisopterus luscus</i>	200	1,23	0,97	835 997	814 865	То же
<i>Trisopterus esmarki</i>	150	1,00	0,52	61 686	32 311	
<i>Trisopterus esmarki</i>	250	1,13	0,76	384 190	290 367	
<i>Odontogadus merlangus</i>	300	0,97	0,48	109 358	52 279	
<i>Odontogadus merlangus</i>	550	1,32	1,20	131 712	158 677	
<i>Merlangius merlangus</i>	300	1,16	0,82	—	—	Hislop, 1984
<i>Pollachius virens</i>	600	1,03	0,57	5 000 000	2 861 852	Расс, 1941
<i>Pollachius virens</i>	900	1,22	0,95	8 260 000	7 856 426	То же
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	500	1,19	0,88	170 000	150 057	"
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	750	1,67	2,44	1 800 000	4 391 242	
<i>Gadus morhua morhua</i>	500	1,13	0,76	2 700 000	2 040 632	

<i>Gadus morhua morhua</i>	800	1,65	2,35	9 100 000	21 412 073	Цееб, Поздняков, 1975
<i>Gadus morhua kildinensis</i>	525	1,00	0,52	—	—	То же
<i>Gadus morhua kildinensis</i>	628	1,75	2,81	—	—	Влахтер, 1969
<i>Molva molva</i>	1000	1,05	0,61	—	—	Мажирина, 1984
<i>Micromesistius poulassou</i>	303	0,72	0,20	122 000	23 852	Расс, 1992
<i>Hippoglossoides platessoides limandoides</i>	520	2,64	9,64	380 000	3 662 359	То же
<i>Pleuronectes platessa</i>	1000	2,17	5,35	552 000	2 954 498	
<i>Limanda limanda</i>	420	1,20	0,91	141 000	127 623	
<i>Platichthys flesus</i>	500	1,13	0,76	2 000 000	1 511 579	
Полярные виды (Антарктика)						
<i>Notothernia rossii</i>	510	4,50	47,73	19 271	919 829	Коск, Kellermann, 1991
<i>Notothernia rossii</i>	780	5,00	65,48	99 330	6 503 632	То же
<i>Notothernia coriiceps</i>	340	4,30	41,65	6897	287 231	
<i>Notothernia coriiceps</i>	550	4,70	54,38	41 024	2 230 987	
<i>Dissostichus eleginoides</i>	930	4,30	41,65	238 314	9 924 769	
<i>Dissostichus eleginoides</i>	1310	4,70	54,38	545 665	29 674 620	
<i>Champsoccephalus gunnari</i>	340	3,50	22,46	3094	69 485	
<i>Champsoccephalus gunnari</i>	500	4,10	36,10	11 664	421 080	
Полярные виды (Арктика)						
<i>Boreogadus saida</i>	237	1,57	2,03	16 625	33 700	Собственные данные
<i>Boreogadus saida</i>	120	1,55	1,95	30 000	58 517	То же
<i>Boreogadus saida</i>	160	1,84	3,26	67 000	218 622	
<i>Liopsetta glacialis</i>	350	1,40	1,44	125 000	179	Расс, 1992

Т а б л и ц а 29 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
Виды рыб, откладывающих демерсальную икру						
Бореальные виды						
<i>Mallotus villosus villosus</i>	153	1,20	0,91	11 874	10 747	Поздняков, 1957
<i>Anarchichas lupus lupus</i>	1250	6,00	113,14	12 740	1 441 414	Расс, 1941
<i>Anarchichas minor</i>	630	2,70	10,31	4200	43 302	Гусев, 1997
<i>Anarchichas minor</i>	1200	4,00	33,52	35 200	1 180 017	То же
<i>Anarchichas denticulatus</i>	1250	6,00	113,14	46 500	5 261 047	Расс, 1941
<i>Myoxocephalus scorpius scorpius</i>	250	2,51	8,28	2742	22 712	То же
<i>Artediellus camphractus</i>	160	3,40	20,59	370	7617	Токранов, 1988
<i>Artediellus atlanticus</i>	59	—	—	79	—	Dorigen, 1996
<i>Artediellus atlanticus</i>	75,5	—	—	77	—	То же
<i>Artediellus atlanticus</i>	97,5	—	—	156	—	"
<i>Triglops murrayi</i>	122	2,00	4,19	450	1886	Долгов, 1995
<i>Agonus cataphractus</i>	200	2,23	5,81	2400	13 941	Расс, 1941
<i>Liparis liparis</i>	275	1,67	2,44	—	—	То же
<i>Liparis montagui</i>	125	1,19	0,88	793	700	"
<i>Paraliparis abyssorum</i>	130	3,00	14,14	—	—	Андряшев, Чернова, 1997
<i>Lycodes esmarkii</i>	560	5,50	87,15	1888	164 534	Долгов, 1995
<i>Lycodes vahlii gracilis</i>	254	5,00	65,48	100	6548	То же
<i>Cyclopterus lumpus</i>	600	2,60	9,21	194 112	1 787 055	Расс, 1941
<i>Lumpenus lampretaeformis lampretaeformis</i>	258	0,80	0,27	700	188	Долгов, 1995
<i>Leptoclinus maculatus maculatus</i>	128	1,50	1,77	920	1626	То же
Полярные виды (Антарктика)						
<i>Pleurogramma antarcticum</i>	154	1,80	3,05	4315	13 181	Герасимчук, 1987
<i>Pleurogramma antarcticum</i>	256	2,00	4,19	17 774	74 480	То же

<i>Dissostichus mawsoni</i>	1200	4,00	33,52	471 900	15 819 598	Kock, Kellermann, 1991
<i>Dissostichus mawsoni</i>	1800	4,30	41,65	1 343 380	55 946 090	То же
<i>Harpagifer antarcticus</i>	110	2,50	8,18	400	3274	"
<i>Harpagifer antarcticus</i>	110	2,50	8,18	1000	8184	
<i>Nototheniops nudifrons</i>	115	2,00	4,19	544	2280	
<i>Nototheniops nudifrons</i>	191	2,50	8,18	3110	25 453	
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	165	2,40	7,24	1500	10 862	
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	235	—	—	3000	—	
<i>Trematomus bernacchii</i>	200	3,60	24,44	1200	29 326	Vacchi et al., 1996
<i>Trematomus bernacchii</i>	288	3,80	28,74	—	—	Hubold, 1992; Vacchi et al., 1996
<i>Trematomus hansonii</i>	320	3,10	15,60	9 600	149 803	То же
<i>Trematomus hansonii</i>	440	3,60	24,44	9 600	234 609	
Полярные виды (Арктика)						
<i>Eleginus navaga</i>	180	1,50	1,77	20 000	35 357	Расс, 1941
<i>Eleginus navaga</i>	200	1,90	3,59	62 000	222 750	То же
<i>Triglops pingeli</i>	140	2,25	5,97	430	2566	Долгов, 1995
<i>Icelus spatula</i>	90	2,00	4,19	190	796	То же
<i>Gymnancanthus tricuspidis</i>	137	1,00	0,52	4710	2467	"
<i>Leptagonus decagonus</i>	165	1,50	1,77	627	1108	
<i>Liparis gibbus</i>	135	1,13	0,76	4000	3023	Чернова, 1987
<i>Liparis gibbus</i>	180	1,70	2,57	12 000	30 881	То же
<i>Liparis fabricii</i>	90	0,85	0,32	300	97	Долгов, 1995
<i>Careproctus reinhardtii</i>	170	4,50	47,73	154	7351	То же
<i>Careproctus micropus</i>	69	3,00	14,14	—	—	Чернова, 1991
<i>Careproctus ranula</i>	54	3,50	2,46	—	—	То же
<i>Rhodichthys regina</i>	310	7,00	179,66	—	—	"
<i>Lycodes rossii</i>	280	2,50	8,18	387	3167	Долгов, 1995
<i>Lycodes pallidus pallidus</i>	179	4,00	33,52	42	1408	То же
<i>Lycodes reticulatus</i>	260	2,00	4,19	242	1014	"
<i>Cotunculus microps</i>	175	5,00	65,48	145	9494	
<i>Eumicrotremus spinosus</i>	102	3,00	14,14	1187	16 787	

Т а б л и ц а 30

Анализ влияния размеров тела рыб и характера их географического ареала (бореального и полярного) на репродуктивные параметры

Репродуктивный параметр	Длина тела		Географический ареал	
	Критерий Фишера <i>KF</i>	Доверительный уровень <i>p</i>	Критерий Фишера <i>KF</i>	Доверительный уровень <i>p</i>
Виды рыб, откладывающих пелагическую икру				
Диаметр икринок	14,75	0,0006	60,48	0,0001
Плодовитость	17,44	0,0003	35,51	0,0001
Объем генеративной продукции	61,93	0,0001	0,05	Не достоверны
Виды рыб, откладывающих демерсальную икру				
Диаметр икринок	16,09	0,0002	0,11	Не достоверны
Плодовитость	46,46	0,0001	2,75	То же
Объем генеративной продукции	91,96	0,0001	1,11	

зоогеографические категории, а именно полярные (арктические и антарктические виды) и бореальные виды. Мы также приняли, что антарктические виды рыб относятся к одному зоогеографическому региону, т.е. они обитают в пределах границ антарктической конвергенции (полосы схождения и перемешивания антарктических и субтропических водных масс), хотя некоторые исследователи (Kock, 1992; Kock, Kellermann, 1991) выделяют экологические различия между видами, живущими в высокоантарктической зоне и в зоне сезонных льдов.

База данных включала в себя также информацию о длине тела рыб (мм), диаметре икринок (мм) и плодовитости половозрелых рыб (см. табл. 29). Эти данные были собраны в основном из работ Расса (1941, 1992), Маршалла (Marshall, 1953), Кока (Kock, 1992), Кока и Келлерманна (Kock, Kellermann, 1991), Губольда (Hubold, 1992) и Долгова (1995).

Объем генеративной продукции самок рыб зависит главным образом от двух ключевых показателей – размера икринок и плодовитости. Мы определяли объем генеративной продукции (общий объем икринок, мм³), как средний объем икринки (мм³), умноженный на индивидуальную плодовитость (количество икри-

нок). Зависимость репродуктивных показателей (размера икринок, плодовитости и объема генеративной продукции) от длины тела рыб и их зоогеографии была протестирована с помощью дисперсионного анализа, используя географический статус рыб, как фиксированный класс переменных, а длину тела рыб, как непрерывную переменную (табл. 30). Сравнивая данные признаки друг с другом посредством критерия Фишера KF , определяли, какую долю общей вариации учитываемого признака обуславливает действие на него как регулируемых, так и нерегулируемых факторов. Оценка критерия Фишера и доверительных уровней (p) проводилась с использованием методики GLM (general linear models) SAS's. Для обеспечения необходимого условия нормальности значения плодовитости рыб и их объема генеративной продукции были представлены в логарифмическом выражении. Различия в величинах объема генеративной продукции у видов рыб, откладывающих пелагическую или демерсальную икру, анализировались с помощью t -критерия Стьюдента для всей базы данных и для рыб, выбранных произвольно, которые имели длину тела больше или меньше 300 мм.

6.2. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПРИЗНАКОВ У БОРЕАЛЬНЫХ И ПОЛЯРНЫХ ВИДОВ МОРСКИХ РЫБ

Размеры икринок. По-видимому, размеры икринок являются характеристикой как географического статуса (зоогеографии) рыб, так и типа откладываемой ими икры (пелагическая или демерсальная) (рис. 26; табл. 30). Внутри группы видов рыб, имеющих пелагическую икру, полярные виды продуцируют более крупные икринки, чем бореальные (различия достоверны на самом высоком доверительном уровне, $p < 0,0001$). И наоборот, размеры демерсальных икринок не различаются у видов разных географических регионов. И хотя размеры икринок, как правило, увеличиваются с длиной тела рыбы, независимо от широты обитания и типа откладываемой икры, бореальные виды с пелагической икрой составляют исключение. Для этой группы видов размеры икринок были последовательно мелкие для всех длин тела.

Таким образом, 1) размеры икринок обычно увеличиваются с увеличением длины тела рыб, и 2) размеры икринок у видов рыб, откладывающих пелагическую икру, увеличиваются по направлению к полюсам (величина яиц тем крупнее, чем ближе к полюсу располагается ареал распространения вида), в то время как

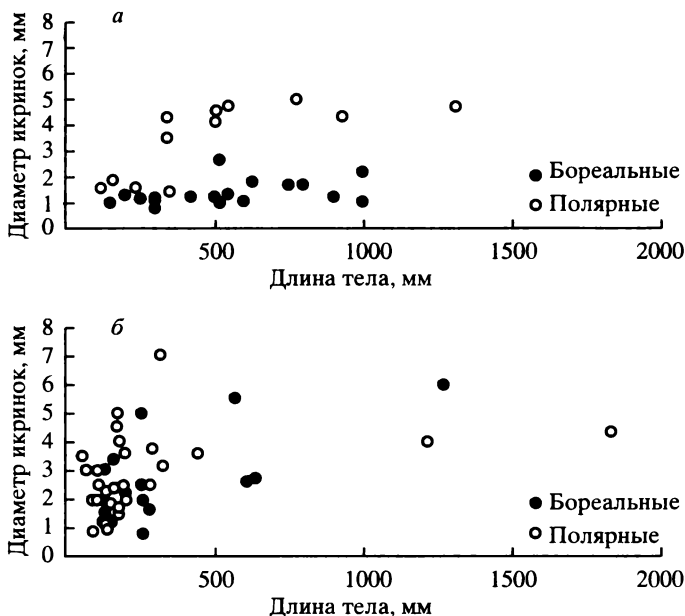


Рис. 26. Зависимость между диаметром икринок и длиной тела бореальных и полярных видов рыб, откладывающих пелагическую (а) и демерсальную икру (б)

3) виды рыб, нерест которых связан с субстратом, продуцируют икринки сходных размеров, независимо от широты обитания.

Плодовитость. Плодовитость увеличивается с длиной тела рыб, независимо от их географического распространения и типа откладываемой икры (рис. 27; табл. 30). Хотя внутри группы рыб с пелагической икрой полярные виды рыб, имеющих одинаковую длину с бореальными, характеризуются меньшей плодовитостью (различия достоверны, $p < 0,0001$). Для рыб, нерест которых связан с субстратом, мы наблюдаем противоположное: плодовитость у полярных и бореальных видов не различается между собой (различия не достоверны, табл. 30).

Объем генеративной продукции. Объем генеративной продукции, т.е. произведение индивидуальной плодовитости (среднего количества икринок от особи) и объема икринки, увеличивается с длиной тела рыб, независимо от географического распространения и способа икрометания (рис. 28; табл. 30). И более того, не обнаружено зоогеографических различий репродуктивного вклада среди рыб, откладывающих либо пелагическую, либо демерсальную икру.

Однако, если мы сравниваем величины объемов генеративной продукции между видами рыб, откладывающих пелагическую и демерсальную икру (рис. 29; табл. 30), то отмечаем, что “пелагиче-

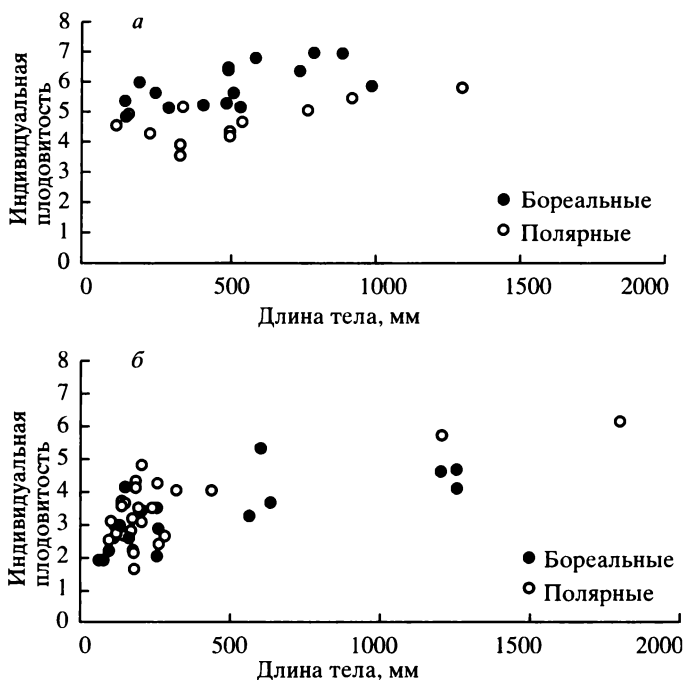


Рис. 27. Зависимость между индивидуальной плодовитостью и длиной тела бореальных и полярных видов рыб, откладывающих пелагическую (а) и демерсальную икру (б):

Данные представлены в полулогарифмической системе координат

ская икра” имеет достоверно больший объем генеративной продукции, чем “демерсальная икра” ($p < 0,0001$), хотя это различие проявляется только у мелких рыб, длиной около 300 мм (для рыб, имеющих длину тела более 300 мм, различия не достоверны).

Отметим, что сведения о способах икрометания рыб арктических видов крайне редки, однако можно предположить, что большинство арктических рыб относятся к субстратно нерестующим видам. Доступная информация имеется только для двух арктических видов рыб, которые откладывают пелагическую икру, *Boreogadus saida* и *Liopsetta glacialis* (Расс, 1941, 1992; собственные данные). Икринки *Boreogadus saida*, пойманные в самом верхнем слое воды (собственные неопубликованные данные), очень часто развиваются в непосредственной близости с арктическим морским льдом. Аналогичные особенности нереста могут быть характерны и для другого арктического вида, представителя тресковых (*Gadidae*) *Arctogadus glacialis* и возможно также и для *Arctogadus borisovi*.

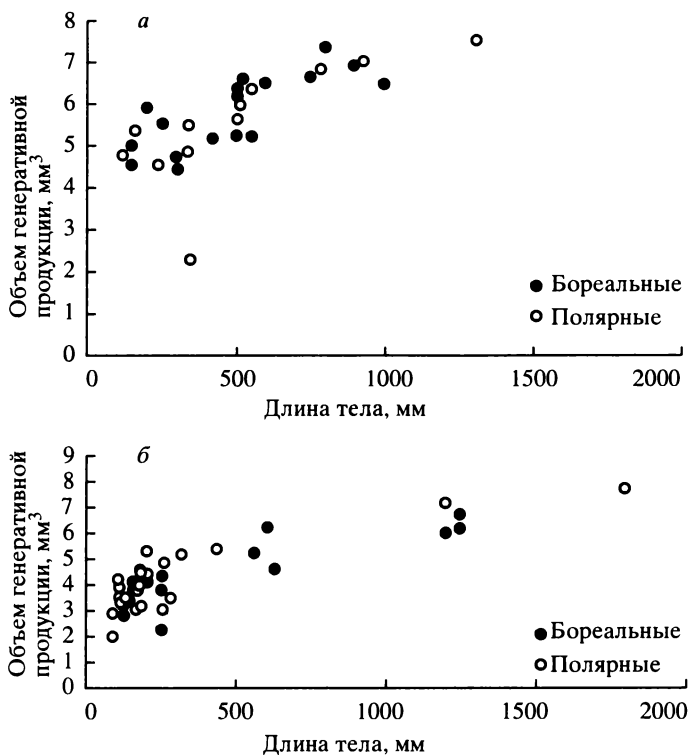


Рис. 28. Зависимость объема генеративной продукции, определенного как произведение объема икринки на среднее количество икринок особи рыбы, от длины тела бореальных и полярных видов рыб, откладывающих пелагическую (а) и демерсальную икру (б):

Данные представлены в полулогарифмической системе координат

Таким образом, для полярных и бореальных морских видов рыб можно сформулировать следующие основные репродуктивные закономерности:

Рыбы полярных видов продуцируют относительно небольшое количество крупной икры по сравнению с бореальными, но эта черта, по-видимому, присуща только видам рыб, выметывающих пелагическую икру.

Виды рыб, у которых нерест связан с субстратом, продуцируют относительно небольшое количество крупной икры независимо от географического региона.

Для определенного типа откладываемой икры (пелагической или демерсальной) объемы генеративной продукции рыб у полярных и бореальных видов не различаются.

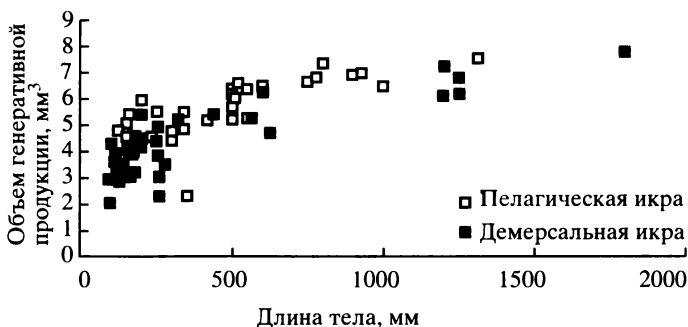


Рис. 29. Зависимость объема генеративной продукции, определенного как произведение объема икринки на среднее количество икринок особи рыбы, от длины тела рыб, откладывающих пелагическую и демерсальную икру (бореальные и полярные виды рыб объединены):

Данные представлены в полулогарифмической системе координат

Объем генеративной продукции у видов рыб (с длиной тела < 300 мм), выметывающих пелагическую икру, достоверно больше, чем у видов с демерсальной икрой. Отметим, что здесь не обязательно должна быть очевидная зависимость между объемом генеративной продукции и энергетическими расходами на размножение (Wootton, 1985). Объем генеративной продукции, как мы его определяем, отражает только объем отложенной икры без какого-либо рассмотрения расходов энергии на развитие гонад (очень длительное у антарктических видов), энергетическое содержание икринок (обычно высокое для демерсальной икры), поведение в нерестовом состоянии, а также (для некоторых видов рыб) энергетических расходов на заботу о потомстве. Однако можно утверждать, что высокие значения объема генеративной продукции будут соответствовать относительно большому количеству вложенной энергии на воспроизводство.

В заключение отметим, что объем генеративной продукции связан с типом икрометания филогенетически отдаленных видов и не имеет прямой связи с географической широтой (т.е. с бореальностью либо полярностью). Тем не менее объем генеративной продукции у рыб полярных видов может быть меньше, чем у рыб бореальных видов. По-видимому, это является не следствием низких температур обитания, а скорее всего результатом того, что многие полярные виды рыб имеют более мелкие размеры и демерсальную икру. Таким образом, поведенческие и экологические факторы – основные детерминанты, контролирующие репродуктивные признаки морских костистых рыб.

Глава 7

ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИКИ ПИТАНИЯ И РОСТА МОРСКИХ РЫБ, ОБИТАЮЩИХ В ВЫСОКИХ ШИРОТАХ

7.1. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ МОРСКИМИ РЫБАМИ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Потребление пищи, рост (соматических и генеративных тканей) и траты на энергетический обмен составляют балансовую “триаду”, на которой основывается функционирование гетеротрофных организмов и популяций (Шульман, Урденко, 1989). Потребление пищи зависит от возможностей самого потребителя, от физиологических механизмов, контролирующих аппетит, и корректируется внешними факторами, такими как доступность пищи, присутствие хищников, конкурентов, температура окружающей среды и др.

Количественный анализ закономерностей, определяющих величину рациона рыб, изложен во многих монографиях по экологии питания рыб (Арнольди, Фортунатова, 1941; Карзинкин, 1952; Шорыгин, 1952; Ивлев, 1955; Строганов, 1962; Фортунатова, Попова, 1973; Хоар, Рендолл, Бретт, 1983; Попова, Сьерра, 1985; Love, 1988 и др.). В природных условиях одним из основных факторов, влияющих на скорость потребления пищи, является ее доступная концентрация (биомасса).

В основу всех ранних математических интерпретаций этого процесса была положена схема Вольтерра (Volterra, 1933), дающая хорошее описание реальных процессов лишь в весьма узких пределах (Меншуткин, 1971). Согласно теории Вольтерра, при неограниченном повышении концентрации пищевых объектов также неограниченно должны возрастать величины рационов.

По мнению В.С. Ивлева (1955), это неограниченное возрастание является “биологическим абсурдом”, поскольку каждая особь в единицу времени может использовать “строго ограниченное количество пищи” Максимальная или предельно возможная

величина рациона хищника, которая ограничивает интенсивность охоты, определяется конституционными особенностями хищника: т.е. реальный рацион за некоторый отрезок времени с нарастанием благоприятных условий питания будет приближаться к некоторой предельной величине, выше которой он не поднимается ни при каких обстоятельствах и которая соответствует физиологическому состоянию полной насыщенности (Ивлев, 1955). Если величину максимального рациона обозначить $R_{\max}$, то связь между реальным рационом (R) и биомассой пищи (β) должна быть пропорциональна разности между реальным и максимальным рационами и выражаться уравнением $R = R_{\max}(1 - e^{-\xi\beta})$, где ξ – коэффициент пропорциональности (Ивлев, 1955). В соответствии с этой нелинейной зависимостью количество потребленной пищи (R) будет увеличиваться при улучшении условий питания, т.е. при возрастании биомассы пищи (концентрации популяции жертв).

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. Иными словами, при высокой концентрации пищи поведение рыб довольно скоро начинает определяться их внутренним состоянием, при низкой концентрации – внешними условиями (Виленкин, Чиняков, 1991). Такие модели потребления пищи в обстоятельствах эксперимента Холл (Hall, 1987) назвал “идеальными” при условии реализации их в естественных условиях. Рассматривая эти максимальные скорости потребления как физиологический максимум для вида, мы попытались выявить закономерности потребления пищи некоторыми морскими рыбами в экспериментальных условиях. И хотя кормление рыбы в экспериментальных условиях не соответствует полностью естественным, однако полученные данные по потреблению корма отражают внутренний физиологический ритм рыбы, а это особенно важно (Попова, Сьерра, 1985). Данные по таким возможным пределам являются базисом при анализе имеющегося полевого материала. В настоящей главе по результатам экспериментальных исследований мы попытались выявить количественные закономерности потребления пищи некоторыми видами морских рыб.

Атлантическая треска *Gadus morhua morhua* и сайка *Boreogadus saida* (сем. GADIDAE). Двумя основными факторами, контролирующими потребление пищи, являются температура окружающей среды и масса тела рыб. В гл. 2 об ареалах обитания

рыб указывалось, что исследуемые виды рыб принадлежат либо к арктическому, либо к бореальному фаунистическому комплексу, т.е. могут обитать и при отрицательных температурах. Треска, например, может выдерживать температуру от точки замерзания до 20 °С. Но в отличие от других видов (например, антарктических) она не “предвидит наступления холодной зимы”, и уровень антифриз-гликопротеина в плазме крови накапливает уже непосредственно тогда, когда появляется риск замерзнуть (Fletcher et al., 1987).

В пределах термотолерантной зоны треска предпочитает (при условии наличия выбора) воду с определенной температурой – “acute thermal preferendum”, которая будет зависеть от предшествующей температуры акклимации. Боле (Bohle, 1974) приводит зону конечных избираемых температур для трески в диапазоне 9–17 °С и считает, что основные функциональные характеристики организма – аппетит, скорость эвакуации пищи из желудка, скорость пищевого обмена, возможно, и другие физиологические процессы – максимизированы именно в этом диапазоне температур (рис. 30).

Выше мы упоминали, что в пределах своего ареала лопотено-баренцевоморская треска встречается при температуре от –1 до +6 °С. Наиболее теплый район температурного градиента избирает молодь трески. Так, температурные условия ее обитания в августе–сентябре могут составить 8,4–9,6 °С, а в январе–феврале избираемая температура может понизиться на 4–7 °С (Татьянкин, 1974). Таким образом, треска постоянно находится в пределах своего температурного оптимума 0,6–8,9 °С, и зона конечных избираемых температур на температурной шкале будет смещена значительно левее по сравнению с данными норвежского исследователя (Bohle, 1974).

В работах, использующих балансовый подход в моделировании роста животных, показано, что полученные эмпирические данные подтверждают степенную зависимость суточного рациона от массы тела (Заика, Макарова, 1971; Заика, 1972).

При кормлении трески до насыщения различными видами корма нами получены следующие зависимости от массы тела W , г, величины суточного рациона (скорости потребления пищи) (R , г сырой массы в сутки; % массы тела в сутки) при температуре 6–7 °С: для рыбного корма

$$\text{суточный рацион } R(\text{г/сут}) = 0,089W^{0,792 \pm 0,109}, \quad r = 0,91, \quad p < 0,01;$$

для ракообразных (креветка)

$$R(\text{г/сут}) = 0,171W^{0,596 \pm 0,093}, \quad r = 0,94, \quad p < 0,01;$$

для моллюсков (без створок)

$$R(\text{г/сут}) = 0,213W^{0,618 \pm 0,136}, \quad r = 0,89, \quad p < 0,01.$$

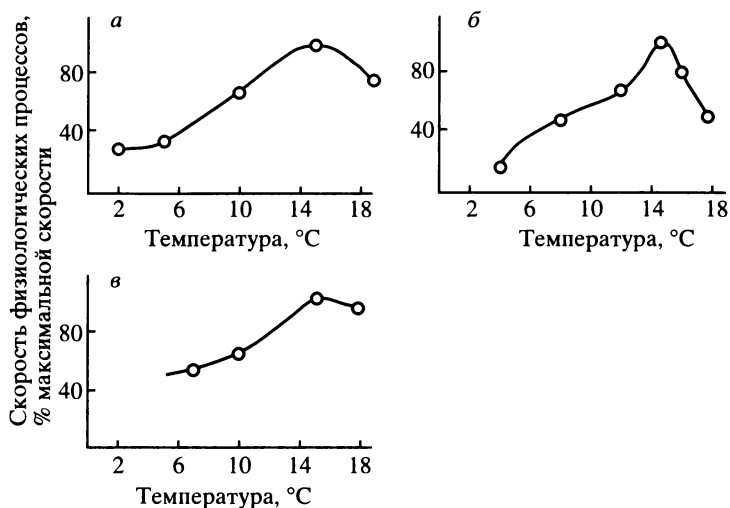


Рис. 30. Влияние температуры на физиологические процессы трески:

а – скорость эвакуации пищи из желудка (по: Tyler, 1970); б – аппетит (по: McKenzie, 1934); в – скорость пищевого обмена (по: Soofiani, Hawkins, 1982)

Показатель степени в уравнениях, связывающих скорость потребления пищи с массой тела рыб, более низкий (0,596–0,792), чем в уравнениях зависимости “скорость энергетического обмена Q –масса W ”, что свидетельствует о более медленном увеличении суточного рациона R по сравнению со скоростью энергетического обмена Q по мере роста рыб.

Все зависимости получены для трески в пределах ее экологического температурного оптимума, обеспечивающего нормальное течение физиологических процессов, и, как было сказано выше, при кормлении до насыщения. Поэтому можно полагать, что величины суточных рационов R , рассчитанные с помощью этих уравнений, будут приближаться к максимальным суточным рационам $R_{\max}$.

Пол с сотрудниками (Paul et al., 1990) получили в экспериментальных условиях при температуре 4,5–6,5 °C и кормлении также “*ad libitum*” рыбным кормом и креветкой суточные рационы $R = 0,9$ –1,3% массы тела для тихоокеанской трески *G. macrocephalus* в зависимости от массы тела (200–5000 г). В полевых условиях для этой же трески из Берингова моря суточные рационы были определены (Livingston et al., 1986) осенью в 1,3%, а весной в 0,3% массы тела. Для трески с массой тела 1700 г из залива Аляска рацион составлял 2,1–2,3% массы тела с мая по сентябрь (Albers, Anderson, 1985). Если выразить величины $R = 2,1$ –2,3% в энерге-

тических единицах, полагая, что калорийность жертв составляет 1214 ккал/г сырого вещества (Albers, Anderson, 1985), получим 44–48 ккал/экз. сут.

Всем животным в первую очередь необходимо некоторое количество пищи просто для поддержания жизнедеятельности. Используя основное уравнение метаболизма для трески (уравнение (7)), получаем количество энергии на поддержание основных жизненных функций (R_{maint}) трески массой 1700 г при 6,5 °C: 15 ккал/(экз. сут), учитывая при этом энергию на специфическое динамическое действие пищи (СДД). Таким образом, можно предположить, что потребленная за сутки пища дала энергию 44–48 ккал/экз. (рассчитанная по: Albers, Anderson, 1985) и может быть расходована не только на поддержание жизнедеятельности организма (R_{maint}) и активность, но и на продукцию (рост соматических и генеративных тканей).

Для трески Баренцева моря наблюдаются максимальные суточные рационы ($R_{\text{max}} = 2\text{--}5\%$ массы тела) только в зимне-весенний период (февраль–март) при ее интенсивном откорме нерестовой мойвой. В остальные месяцы суточные рационы составляют лишь $R = 0,5\text{--}1,9\%$ массы тела (Попова, 1988; Орлова и др., 1989). Близкие величины суточных и годовых рационов установлены и для трески Большой Ньюфаундлендской банки, но максимальные значения среднесуточного потребления пищи приходятся на летние месяцы, в остальное время года они значительно ниже (Попова, 1962, 1988).

Очень низкие годовые рационы, не превышающие 350% массы тела, приводят для беломорской трески, основной откорм которой осуществляется в июне–июле преимущественно полихетами и ракообразными (Попова, 1988).

Дан (Daan, 1973) определил суточные рационы R для атлантической трески *G. morhua* Северного моря массой 666–5320 г в пределах 0,6–1,2% массы тела. На этом же уровне было потребление пищи за сутки у молоди трески побережья Шотландии (Hawkins et al., 1985). Очевидно, что эти величины (0,6–1,2%) все-таки ближе к суточным поддерживающим рационам R_{maint} (количество пищи в сутки, необходимое рыбе для поддержания постоянной массы тела, которое определялось нами, главным образом, в “ $C_w\text{--}R$ ” (“удельная скорость роста массы тела (темп роста массы тела)–рацион”)–экспериментах с учетом количества съеденной пищи при удельной скорости роста $C_w = 0$).

Зависимость между суточным R_{maint} и массой трески в наших экспериментах при температуре 6–7 °C оказалась следующей:

$$R_{\text{maint}} = 0,021W^{0,838 \pm 0,147}, \quad r = 0,86, \quad p < 0,01.$$

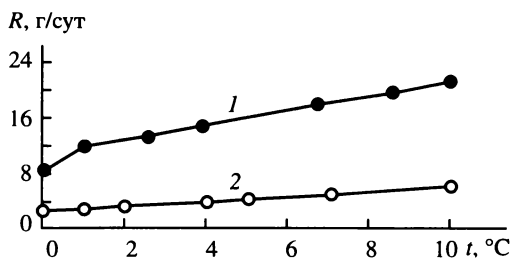


Рис. 31. Влияние температуры на величину суточного максимально возможного рациона $R_{\max}$ (1) и суточного поддерживающего R_{maint} (2) у трески массой 600 г при кормлении рыбой

В соответствии с этой зависимостью суточный R_{maint} трески при изменении массы ее тела от 100 до 1000 г изменялся от 0,99 до 0,69% массы тела.

Для трески значения экспоненты b' находятся в пределах 0,81–0,88 (Jobling, 1982, 1985) и близки к экспоненте (0,73–0,89) в уравнении связи размера рыбы с рутинной скоростью потребления кислорода (Sundnes, 1957; Saunders, 1963; Edwards et al., 1972; Карамушко, 1989).

Отмечено, что величина суточного R_{maint} изменяется более плавно при увеличении температуры, чем суточного $R_{\max}$ (рис. 31).

Суточный поддерживающий рацион увеличивался экспоненциально с возрастанием температуры: $R_{\text{maint}} = \alpha \exp(\beta t)$. Значение экспоненты β для трески равняется 0,070, а коэффициент α зависит от массы тела и равен суточному R_{maint} при 0 °C (или 2,70 г/сут). Для трески массой 600 г величина суточного R_{maint} при увеличении температуры от 0 до 7 °C увеличивалась от 0,45 до 0,73% массы тела.

Интересно отметить, что значение экспоненты β (0,070) близко к температурной экспоненте основного уравнения метаболизма для трески (0,072), отражающей степень влияния температуры на скорость потребления кислорода. Такое близкое соответствие степени влияния температуры, по-видимому, можно объяснить тем, что метаболизируемая энергия, расходуемая на поддержание жизнедеятельности, образуется в результате аэробного распада метаболитов (катаболизма) (Jobling, 1988).

По мнению Браатена (Braaten, 1984), треска способна приспосабливаться к уровню суточного R_{maint} , возможно, увеличивая эффективность конвертирования, когда ее содержат (или ей самой приходится быть по воле обстоятельств) при низком уровне кормления относительно длительный промежуток времени. Поэтому, по-видимому, приводятся такие низкие суточные рационы

Энергетическая характеристика основных кормовых организмов, используемых в экспериментах

Месяц	Доля влаги в сы- ром веществе, %	Калорийность сы- рого вещества, ккал/г	Среднее квадрати- ческое отклоне- ние, σ_{n-1}	Калорийность су- хого вещества, ккал/г	Среднее квадрати- ческое отклоне- ние, σ_{n-1}
Рыба					
<i>Mallotus villosus villosus</i> – Мойва					
Март	68,50	1,64	0,0620	5,20	0,2650
Август	69,33	1,54	0,0634	5,02	0,1912
Декабрь	66,80	1,70	0,1621	5,40	0,4536
<i>Sebastes</i> sp. – Морской окунь					
Март	72,98	1,07	0,0921	3,65	0,0552
Октябрь–ноябрь	76,14	0,76	0,0535	3,20	0,1807
<i>Boreogadus saida</i> – Сайка					
Март	76,75	0,86	0,0762	3,68	0,2828
<i>Sardinops sagax melanosticta</i> – Дальневосточная сардина					
Июль–август	74,38	1,19	0,0695	4,52	0,1378
Октябрь–ноябрь	73,73	1,21	0,0099	4,61	0,1572
<i>Trachurus trachurus</i> – Ставрида					
Октябрь–ноябрь	74,87	1,09	0,0280	4,34	0,1444
Ракообразные					
<i>Pandalus borealis</i> – Северная креветка					
Март	70,61	0,82	0,0337	2,78	0,1352
<i>Sabinea</i> sp. – Креветка-сабинеа					
Март	75,49	0,82	0,0092	3,34	0,0715

Таблица 32

Энергетическая характеристика исследуемых объектов

Месяц	Доля влаги в сы- ром ве- ществе, %	Калорий- ность сы- рого веще- ства, ккал/г	Среднее квадрати- ческое от- клонение, σ_{n-1}	Калорий- ность сухо- го вещест- ва, ккал/г	Среднее квадрати- ческое от- клонение, σ_{n-1}
<i>Gadus morhua morhua</i> – Атлантическая треска					
Март	80,1	0,961	0,018	4,779	0,033
Июль	79,2	0,978	0,012	4,702	0,057
Октябрь	79,5	0,914	0,036	4,458	0,029
<i>Pleuronectes platessa</i> – Морская камбала					
Март	78,4	1,069	0,011	4,949	0,030
Июль	76,0	1,199	0,009	4,996	0,056
Октябрь	75,2	1,240	0,009	5,002	0,056
<i>Anarhichas lupus lupus</i> – Полосатая зубатка					
Март	82,0	0,860	0,010	4,780	0,021
Июль	81,5	0,901	0,014	4,870	0,020
Октябрь	81,0	0,928	0,014	4,884	0,020

для атлантической трески (см. текст выше), причем не только взрослой, но и молоди (Hawkins et al., 1985).

Суточные R_{maint} , рассчитанные по основному уравнению метаболизма (т.е. косвенным методом по скорости потребления кислорода), оказались очень близкими по значению к рационам, определенным выше.

Зная калорийность кормовых организмов (табл. 31) и самой трески (табл. 32) (914–978 кал/г сырого вещества, в среднем 930 кал/г), можно выразить полученные скорости потребления пищи (R_{max} и R_{maint}) либо в процентах сырой массы тела трески, либо в процентах энергетического содержания этой массы. Но поскольку в сумму энергетических затрат, связанных с питанием, составной частью входят и затраты на биохимическое превращение пищи, необходимо учитывать и расход энергии на специфическое динамическое действие (СДД) пищи. Используя уравнение зависимости величины эффекта СДД от рациона (гл. 3, подраздел 3.2), определяем суточный рацион:

$$\begin{aligned} \text{При } 0^\circ\text{C} &\rightarrow 3,4 \text{ кал/г} \rightarrow (2040 \text{ кал на 1 особь} + 375 \text{ кал СДД}) \rightarrow \\ &\rightarrow 2415 \text{ кал/ (600 г } 930 \text{ кал/г)} \rightarrow 0,43\% \text{ массы тела.} \end{aligned}$$

А как было показано выше, для трески с массой тела 600 г суточный R_{maint} при увеличении температуры от 0 до 7 °С возрастал от 0,45 до 0,73% массы тела.

Таким образом, используя два различных метода, получаем очень близкие значения величины суточного R_{maint} .

Результаты экспериментов, проведенных с арктическим видом сайки (кормление рыбным кормом, энергетическое содержание которого определялось перед опытом), показали (табл. 33), что пищевое поведение сайки было активным как при низких (0–2,3 °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.

Основу питания сайки в Баренцевом море (в его центральных, северо-восточных и восточных районах) составляют (по частоте встречаемости, %) копеподы – 51,4%, заметную роль играют также рыбы – 17,2% (сайка и мойва), 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. 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% (при средней длине 11,5 см) массы тела (Тарвердиева и др., 1996).

Морская камбала *Pleuronectes platessa* и речная камбала *Platichthys flesus* (сем. PLEURONECTIDAE). Данные экспериментов позволили количественно оценить потребление пищи морской и речной камбалами. При высокой температуре воды (4–10 °С) камбалы питаются ежедневно. При кормлении морской камбалы предпочитаемыми ею видами пищи (мясом гребешка, рыбой и креветками) суточные рационы R достигают 2–3% массы тела. В то время как скорость потребления мидий и мелких ракообразных у морской камбалы несколько ниже ($R = 1,6–2,3\%$ массы тела). При снижении температуры воды количество потребляемого корма уменьшается в 2–3 раза, в некоторых случаях возникают интервалы между приемами пищи. Мелкие особи речной камбалы питаются более интенсивно, суточные рационы R могут достигать 5% массы тела при потреблении мяса гребешка, рыбы и креветок, либо 4% массы тела при потреблении мелких

Т а б л и ц а 33

**Суточные рационы *R* сайки *Boreogadus saida*
в экспериментальных условиях
при различных температурах воды**

Температура воды <i>t</i> , °С	Коли- чество рыб <i>n</i>	Средняя масса рыб <i>W</i> , г	Суточный рацион <i>R</i> , г/сут	Суточный рацион <i>R</i> , % массы тела/сут
8,0	6	52,3±2,09	2,4±0,14	4,6±0,26
7,2–7,5	10	87,4±2,80	3,0±0,13	3,4±0,25
2,3	10	94,8±2,77	2,4±0,10	2,5±0,05
1,3	10	90,2±2,93	2,0±0,05	2,2±0,06
0,4–0,5	10	103,1±3,03	1,6±0,04	1,6±0,04
0,4–0,5	8	57,9±2,03	1,3±0,05	2,2±0,18

ракообразных. При снижении температуры частота приема пищи у них также замедляется.

При температуре воды ниже 1 °С морская и речная камбалы в основном отказывались от пищи, только некоторые из них захватывали небольшие порции мяса морского гребешка (0,5–0,8% массы тела). При температуре ниже 0 °С камбалы не питались и находились большую часть времени в неподвижном состоянии. Наши наблюдения о снижении активности камбал при низкой температуре согласуются с данными других исследователей (Поздняков, 1967; Чинарина, Трошичева, 1982, 1983).

Кроме того, на активность потребления пищи камбалами влияет продолжительность предварительного голодания (явлению голодания, как мощному фактору, определяющему характер и интенсивность различных экологических реакций, В.С. Ивлев (1955) придавал большое значение). При этом довольно четко проявляются видовые особенности камбал по отношению к различным кормам. Так, при температуре 4–10 °С для морской камбалы первая после голодания порция мяса морского гребешка (независимо от сроков голодания) составляет в среднем 5% массы тела. Рыбный корм потребляется ею в меньших количествах (первые порции составляют 2–3% массы тела после голодания 1–2 сут и 3–5% массы тела после голодания 3–5 сут); примерно такой же уровень потребления характерен для креветок и эвфаузиид, мидии поедаются камбалой менее охотно и неравномерно. При снижении температуры до 1–3 °С первые после голодания порции кормов, съедаемых морской камбалой, заметно уменьшаются (в среднем в 2–3 раза).

Речная камбала отличается интенсивным поеданием всех видов корма, кроме мидий в створках. Характер потребления пищи при высоких и низких температурах близок к характеру потребления морской камбалой, за исключением мяса морского гребешка, когда величина первых порций после голодания 1–2 сут выше, чем после голодания 3–6 сут (10–11% против 7–8% массы тела).

Поскольку, по Н. Рашевскому, рацион есть скорость потребления пищи, усредненная за достаточно длительный отрезок времени (более 1 сут) (цит.: по Решетников и др., 1990), то нами на основании результатов опытов продолжительностью 5–7 сут при ежедневном индивидуальном кормлении камбал различными видами пищи были рассчитаны суточные рационы, т.е. R = скорость потребления пищи = общая масса пищи/количество суток. Отметим, что экстраполировать результаты вычисления суточного рациона за относительно малые отрезки времени на длительные периоды нельзя, так как питание – нестационарный процесс, а для такого процесса средняя скорость будет различна для разных отрезков времени, взятых в разные периоды от начала опыта (Виленкин, Чиняков, 1991).

Среднесуточные рационы достигали максимальных значений 4–5% массы тела у речной камбалы при кормлении всеми видами корма при высокой температуре. У морской камбалы при тех же условиях эти значения варьировали от 2–3% у мелких особей до 1–2% массы тела у более крупных. При снижении температуры суточные рационы рыб уменьшались в 2–3 раза.

При кормлении морской камбалы “*ad libitum*” различными видами корма нами получены следующие зависимости от массы тела W , г, величины суточного рациона (скорости потребления пищи) (R , г сырой массы в сутки, либо R , % массы тела W , г, в сутки) при температуре 6–7 °C:

для рыбного корма

$$\text{суточный рацион } R \text{ (г/сут)} = 0,076W^{0,719 \pm 0,117} \quad (r = 0,87,$$

$$p < 0,001);$$

для ракообразных (креветка)

$$R(\text{г/сут}) = 0,096W^{0,705 \pm 0,107} \quad (r = 0,94, \quad p < 0,001);$$

для моллюсков (без створок)

$$R(\text{г/сут}) = 0,1124W^{0,694 \pm 0,087} \quad (r = 0,92, \quad p < 0,001).$$

Очевидно, что полученные величины суточных R приближаются к максимально возможным для морской камбалы, поскольку рыб кормили до насыщения. Кроме того, анализ эксперимен-

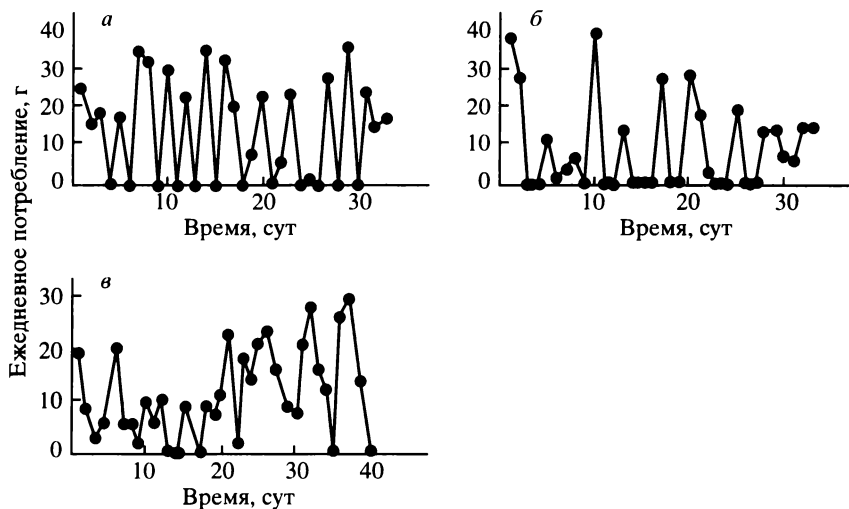


Рис. 32. Динамика ежедневного кормления морской камбалы при температуре 6–7 °С:

а – особей со средней массой 400 г кормили мясом моллюсков; б – особей со средней массой 800 г кормили рыбой; в – особей со средней массой 900 г кормили крилем

тальных данных по скорости эвакуации пищи из желудка морской камбалы позволяет сделать вывод, что и физически камбала не сможет эвакуировать из желудка в кишечник за сутки количество пищи, превышающее величину рассчитанного максимально возможного суточного рациона $R_{\max}$. Даже при учете того, что питание – постоянный во времени процесс, скорость эвакуации пищи из желудка будет выше скорости, наблюдавшейся после однократного кормления (Brett, 1971; Jones, 1974; Tyler, Dunn, 1976; Dos Santos, Jobling, 1988).

На рис. 32 представлены данные о потреблении различных видов пищи морской камбалой. Анализ данных показывает, что при кормлении “*ad libitum*” организм сам определяет для себя оптимальное количество потребленной пищи и регулирует периодичность потребления. После схватывания больших порций корма (пиковые значения) пищевая активность, как правило, резко снижается, и 2–3 дня камбала может вовсе не питаться. Поэтому величины суточных рационов, даже и максимально возможных, следует рассматривать не как беспредельно стремящиеся к максимуму, но в большей мере как показатель функционального состояния организма. Также и в природных условиях, если мы наблюдаем ситуацию, когда концентрация пищи значительно увеличивается, нет достаточных оснований считать, что прямо пропорционально и беспредельно будут увеличиваться суточные ра-

ционы R рыб (Ивлев, 1955). Поэтому ошибкой является заключение об обилии пищи на основании сопоставления численности или биомассы кормовых организмов без одновременного исследования состояния популяции питающихся рыб (Ивлев, 1955).

Таким образом, наиболее высокие суточные рационы R наблюдаются у мелких особей речной камбалы: при температуре 5–10 °С около 5% массы ее тела (при кормлении мясом гребешка, рыбой и креветками) и более 4% (при кормлении ракообразными). С понижением температуры до 1 °С суточные рационы R снижаются в 2–3 раза при кормлении мясом гребешка и рыбой. У особей морской камбалы меньших размеров (средняя масса особи < 400 г) при температуре 5–10 °С скорость потребления различается в меньшей степени: $R = 2\text{--}3\%$ массы тела при кормлении всеми видами пищи.

При снижении температуры суточные рационы падают так же резко, как и у речной камбалы (в 2–3 раза). У более крупных рыб суточные рационы несколько ниже, особенно это заметно при поедании ими ракообразных (1,2–1,6%), при снижении температуры наблюдается более плавное уменьшение.

В некоторых опытах удалось выявить тенденцию снижения суточных рационов камбал при увеличении продолжительности опытов (табл. 34), что также совпадает с результатами о снижении интенсивности питания американской камбалы *Pseudopleuronectes americanus* после нескольких суток умеренного кормления (Huebner, Langton, 1982). Наши данные о суточном рационе (2,4% массы тела) камбал в экспериментальных условиях оказались выше определенных указанными ранее авторами при питании американской камбалы кальмарами: при температуре 6–8 °С у рыб массой до 300 г и больше суточный рацион составил 1,8% массы тела.

Анализ многочисленных литературных данных показывает, что у различных представителей Pleuronectiformes, обитающих в разных условиях, наблюдаются близкие значения показателей потребления пищи. Так, Хатанака с коллегами (Hatanaka et al., 1956) приводят экспериментальные данные, полученные для *Limanda yokohamae* с максимальной массой 300 г при кормлении аннелидами – *Tyllorrhynchus heterochaetus* и мясом моллюсков *Venerupis japonica*. Эта работа интересна тем, что содержит первичный материал, который мы имели возможность обработать статистически и получить следующие зависимости (температурная градация по Hatanaka et al., 1956): при высоких температурах (16,7–21,2 °С) суточный рацион R (г/сут) = $0,445W^{0,454 \pm 0,077}$, при средних (10,9–15,2 °С) – R (г/сут) = $0,165W^{0,659 \pm 0,098}$, при низких (7,7–9,5 °С) – R (г/сут) = $0,036W^{0,962 \pm 0,111}$.

Таблица 34

**Суточные рационы морской камбалы
при разной продолжительности кормления**

Вид пищи	$t, ^\circ\text{C}$	Длина тела, см	Суточные рационы R , % массы тела/сут, при разной продолжительности кормления, сут				
			6	14	25	7	19
Рыба	7–8	32	4,3	3,7	2,8	–	–
	7–8	38	2,7	1,9	1,4	–	–
	7–8	45	2,5	–	1,8	–	–
Мясо гребешка	5–10	30–38	–	–	–	3,4	2,8

Отметим, что хотя температурный диапазон был велик (от 7,7 до 21,2 °C), размах значений рационов на трех указанных температурных уровнях оказался незначительным. Так, у камбалы массой 150 г суточный рацион $R = 2,8 - 3,0\%$ массы тела, и эти значения оказались очень близкими к нашим экспериментальным данным по максимально возможным суточным рационам $R_{\max}$ при температуре 6–7 °C.

В природе основная пища морской камбалы – моллюски и полихеты, гораздо реже рыба (Антипова, Ковцова, 1982; Basimi, Grove, 1985). К сожалению, для баренцевоморской *P. platessa* нет литературных данных по суточным рационам в естественных условиях. Максимально возможные суточные рационы $R_{\max}$ для морской камбалы восточного побережья Англии при кормлении основными объектами питания – моллюсками *Abra* sp. (весна, лето) и *Pectinaria* sp. (весна, осень) – составили 2,8% массы тела для камбалы с длиной тела $L = 30-35$ см и 3,0% – для камбалы с $L = 20-25$ см (Basimi, Grove, 1985). Поскольку зимой камбала питалась очень слабо, зимний период в расчетах не учитывался. Эти результаты дают возможность убедиться в достоверности полученных нами суточных $R_{\max}$ для морской камбалы.

Рассмотрение результатов экспериментов с систематически близкими видами показывает, что модели потребления пищи, как правило, очень близки. Так, например, для зимней камбалы *Pseudopleuronectes americanus* получены следующие значения суточных рационов: $R = 1,8-2,4\%$ массы тела (условия опыта: $W = 10-500$ г, $t = 5,5-7,0$ °C) при кормлении кальмарами (Huebner, Langton, 1982); 2,3% при кормлении мясом моллюсков *Mya arenaria* ($W = 40-100$ г, $t = 12-16$ °C) (Frame, 1974) и 2,0% при исполь-

Т а б л и ц а 35

**Продолжительность переваривания пищи камбаловыми рыбами
при различных температурах**

Вид пищи	$t, ^\circ\text{C}$	Продолжительность переваривания пищи, сут			
		морской камбалой		речной камбалой	
		Длина тела до 40 см	Длина тела более 40 см	Длина тела до 15 см	Длина тела более 15 см
Рыба	1–2	3	3	–	2
	7–9	1,5	2	1–2	1
Мясо морского гребешка	1–2	3	3	–	2,5
	6–9	1,5	2,5	Более 1	–
Мясо мидий	6–9	1,5	1,5		2
	2–4	1,5	3	1–1,5	2,5–3
Креветки	7–10	Более 1	Более 1	1	1,5
	8–10	1	1	1	1*
Гаммариды	8–10	1	1	1	1*
	6–9	1,5	1,5	–	1*
П р и м е ч а н и е: * Данные А.Ф. Карпевич, Е.Н. Боковой (1936, 1937).					

зовании смешанной диеты ($W = 400\text{--}600$ г, $t = 7^\circ\text{C}$) (Tyler, Dunn, 1976). Но полевые данные, полученные для этого же вида, ниже возможных суточных $R_{\max}$ в экспериментах. У зимней камбалы $L = 11\text{--}51$ см суточные рационы составляли от 1,9 до 1,3% массы тела (Edwards et al., 1972; Huebner, Langton, 1982; Macdonald, Waiwood, 1987). Во всех случаях основными объектами питания были Bivalvia, Amphipoda, Polychaeta, и, как видно по результатам, все величины суточных рационов до $R_{\max}$ не поднимались. Однако их нельзя определить и как поддерживающие энергетические уровни, поскольку они примерно в 2 раза превышают суточные поддерживающие рационы R_{maint} , определенные для морской камбалы.

При анализе влияния действия температурного фактора на максимально возможный суточный рацион $R_{\max}$ камбалы мы обнаружили те же функциональные зависимости, что и при действии температуры на продолжительность переваривания пищи (табл. 35).

Продолжительность переваривания пищи (ППП) определяли по выходу экскрементов (Методическое пособие..., 1974). Для на-

блюдения за процессом переваривания пищи были проведены опыты прямых вскрытий особей морской камбалы. Для опорожнения пищеварительного тракта рыб их переставали кормить за 3–4 сут до начала опытов. Эта процедура (голодание в течение 3–4 сут), по-видимому, не вызывает морфологических изменений в кишечнике (Windell, 1966; Elliott, 1972). В некоторых случаях в опытах был использован метод “прокладок” (Арнольди, Фортунатова, 1941).

Продолжительностью (очень часто во многих работах используется термин “скорость”) переваривания пищи обычно называют время, за которое пища полностью эвакуируется (в виде экскрементов) из пищеварительного тракта. Точно установить эту величину в опыте очень трудно, особенно в тех случаях, когда отчетливо выражены фазы эффективного и остаточного переваривания (Карпевич, Бокова, 1936, 1937). Поскольку в течение первой фазы переваривается основная масса пищи, а продолжительность второй очень сильно колеблется, правильнее считать ППП период, за который из пищеварительного тракта эвакуируется 90% исходной порции пищи. Этот интервал определяется еще и как время, необходимое для достижения V стадии переваривания, когда доля разрушенной пищи составляет 80–100% (Попова, Сьерра, 1985).

Как показали исследования, основными факторами, определяющими ППП у рыб, являются температура воды, масса порции пищи в желудке и масса тела рыбы. Кроме того, на величину ППП существенно влияют качество пищи и биохимические факторы, поскольку активность пищеварительных ферментов изменяется с температурой и зависит от общего физиологического состояния хищника (Попова, Сьерра, 1985).

Получен достаточно обширный материал, позволивший оценить влияние различных факторов на продолжительность переваривания разных видов пищи морской и речной камбалами (табл. 35). Взаимодействие указанных факторов при температуре 6–10 °C обуславливает ППП морской камбалой от 1–1,5 (креветки, мидии в створках) до 1,5–2,5 (рыба, мясо моллюсков) сут; у речной камбалы продолжительность переваривания рыбы и мяса моллюсков составляет 1–2 сут.

Характер расположения точек на графике с логарифмическими координатами позволил выразить зависимость времени опорожнения желудка от температуры уравнением линейной регрессии: $\lg h = \lg a + b \lg t$, где h – время опорожнения желудка, ч; t – температура, °C. Рассчитав значения $\lg a$ и b методом наименьших квадратов, получаем следующие уравнения:

для камбалы, получавшей рыбный корм:

$$y = 1,98 - 0,41x \ (n = 16), \ r = -0,70, \ p < 0,001;$$

для особей, питавшихся мясом морского гребешка:

$$y = 2,07 - 0,60x \ (n = 23), \ r = -0,78, \ p < 0,001;$$

для рыб, питавшихся креветками:

$$y = 2,13 - 0,68x \ (n = 17), \ r = -0,90, \ p < 0,001,$$

где y – $\lg h$; x – $\lg t$; n – количество опытов; r – коэффициент корреляции; p – уровень значимости, или вероятность ошибки, выраженная в долях единицы.

Из полученных данных следует, что для всех видов пищи характерна отрицательная корреляция между температурой воды и продолжительностью опорожнения желудка.

В ряде случаев при высокой температуре удалось выявить тенденцию замедления ППП с увеличением количества пищи. К подобным выводам относительно лиманды пришли и другие авторы (Jobling et al., 1977). Ими было показано, что большое количество пищи вызывает ускорение процесса прохождения ее через желудок, хотя сама ППП при этом увеличивается.

Для решения вопроса о том, какой уровень потребления необходим морской камбале для поддержания жизнедеятельности, следовало установить в “ C_w – R ”-экспериментах затраченное количество энергии при удельной скорости роста массы тела (темпе роста массы тела) $C_w = 0$. Удельная скорость роста массы тела C_w , период времени $(t_2 - t_1)$ при всех типах роста рассчитывается как

$$C_w = [(\ln W_2 - \ln W_1)/(t_2 - t_1)] \cdot 100 = \\ = [(\lg W_2 - \lg W_1)/0,4343(t_2 - t_1)] \cdot 100, \% \text{ (Винберг, 1966).}$$

Зависимость между суточным поддерживающим рационом R_{maint} и массой P *platessa* при температуре 6–7 °С была следующей: $R_{\text{maint}} = 0,016W^{0,850 \pm 0,127}$ ($r = 0,78$, $p < 0,01$). В соответствии с этой зависимостью суточный рацион морской камбалы при изменении массы ее тела от 100 до 1000 г изменялся от 0,80 до 0,57% массы тела.

Влияние температуры на R_{maint} камбалы было сильнее по сравнению с влиянием на R_{maint} трески. Хотя также с увеличением температуры наблюдалось экспоненциальное возрастание поддерживающего рациона: $R_{\text{maint}} = \alpha \exp(\beta t)$, но значение экспоненты β равнялось 0,092. В основном уравнении метаболизма (уравнение (10)) для камбалы экспонента влияния температуры на скорость энергетического обмена Q также выше по сравнению с треской.

Для камбалы с массой тела 600 г величина суточного R_{maint} при увеличении температуры от 0 до 7 °C увеличивалась от 0,08 до 0,16% массы тела. Так же, как в случае с треской, двумя разными методами были получены близкие величины суточных R_{maint} .

Суточный поддерживающий рацион R_{maint} морской камбалы, рассчитанный по основному уравнению метаболизма (уравнение (10)) (т.е. косвенным методом – по скорости энергетического обмена Q), оказался следующим: камбале массой 600 г при 0 °C необходимо 486,7; при 1 °C – 534,9; при 2 °C – 592,7; при 4 °C – 716,1 и при 7 °C – 950,9 кал/сут.

Используя, данные по калорийности пищевых объектов (табл. 31) и рыб (табл. 32), получаем величины либо в процентах массы тела камбалы (г), либо в процентах энергетического содержания массы тела камбалы (кал). При 0 °C суточный поддерживающий рацион R_{maint} составил 0,08% массы тела; при 1 °C – 0,09%; при 2 °C – 0,10%; при 4 °C – 0,12% и 7 °C – 0,16%.

Таким образом, найденные выше зависимости характеризуют количественную сторону питания камбалообразных рыб в экспериментальных условиях и которые возможно экстраполировать на естественные условия для выявления закономерностей питания рыб.

Полосатая зубатка *Anarhichas lupus lupus* и пятнистая зубатка *Anarhichas minor* (сем. ANARHICHADIDAE). Полосатая и пятнистая зубатки – типичные бентофаги, для них характерна специфическая зубная система, приспособленная к отрыванию от субстрата и перетиранию донных организмов с прочным панцирем (Барсуков, 1959). В природе питаются преимущественно моллюсками, раками-отшельниками, крабами и иглокожими, рыба в питании играет незначительную роль и скорее всего имеет случайный характер (Барсуков, Шевелев, 1986). По сравнению с пятнистой у полосатой зубатки спектр питания более узкий.

В экспериментальных условиях для пятнистой зубатки характерно потребление очень больших порций мяса гребешка с разными интервалами, от 3 до 7 сут, независимо от сроков предварительного голодания. Примерно с той же периодичностью при высоких температурах эта зубатка потребляла и рыбный корм, хотя и в меньшей степени. Следует отметить, что при низких температурах и пятнистая, и полосатая зубатки рыбу потребляют крайне неохотно и в очень малых количествах.

Зависимость суточного рациона R от массы тела полосатой зубатки получена лишь для рыбного корма и мяса морского гребешка. Различные виды представителей ракообразных потреб-

лялись ею слабо, вследствие чего выявить функциональные связи “суточный рацион R – масса особи – температура среды – рост” с этими видами корма не было возможности.

Для рыбного корма получена следующая зависимость от массы тела W , г, суточного рациона (R , г сырой массы в сутки, либо R , % массы тела) при температуре 6–7 °С:

$$R \text{ (г/сут)} = 1,065W^{0,305 \pm 0,094}, \quad r = 0,65, \quad p < 0,01.$$

При этом суточные R полосатой зубатки при изменении массы тела от 100 до 1000 г уменьшались с 4,44 до 0,91% массы тела.

Для мяса морского гребешка зависимость суточного R от массы тела была следующей:

$$R \text{ (г/сут)} = 0,60W^{0,440 \pm 0,071}, \quad r = 0,80, \quad p < 0,01.$$

При этом суточные рационы полосатой зубатки при изменении массы тела от 100 до 1000 г уменьшались с 4,55 до 1,25% массы тела.

Функциональная зависимость между удельной скоростью роста массы тела (темпом роста массы тела) C_w и суточным рационом R для полосатой зубатки была линейной и выражалась уравнением

$$C_w = 0,023 + 0,420R, \quad r = 0,86, \quad p < 0,01.$$

Таким образом, при экспериментальном кормлении морских рыб “*ad libitum*” были определены максимально возможные ($R_{\max}$) и поддерживающие (R_{maint}) суточные рационы зависимости от температуры и массы тела исследуемых рыб. В пределах экологического температурного оптимума суточные $R_{\max}$ не превышали 3,67% массы тела для трески; 4,99% – для сайки; 4,55% – для зубатки; 3,27% и 5,63% – для морской и речной камбал соответственно. При низких температурах величины суточных рационов $R_{\max}$ уменьшаются.

У трески при увеличении массы ее тела с 100 до 1000 г суточные R_{maint} снижались с 0,99 до 0,69%, у морской камбалы в этом же диапазоне массы тела они снижались с 0,80 до 0,57%, у зубатки – с 1,27 до 0,91% массы тела.

Зависимости между суточным R_{maint} и массой тела W при 6–7 °С для трески и морской камбалы определены соответственно: $R_{\text{maint}} = 0,021W^{0,838}$ и $R_{\text{maint}} = 0,016W^{0,850}$.

Величины суточных R_{maint} , рассчитанные для трески, морской камбалы и зубатки по основному уравнению метаболизма и по абсолютному потреблению пищи, оказались близкими.

7.2. ВЗАИМОЗАВИСИМОСТЬ РОСТА И СКОРОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА. ЭФФЕКТИВНОСТЬ РОСТА У РЫБ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ

Закономерные соотношения между показателями роста и обмена веществ 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 уравнение (6) (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), скорость ассимиляции ($P + Q = A$) и скорость энергетических затрат (Q), а также их взаимную связь (Заика, 1975).

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 ($A = Q + P$) (Хмелева, 1968). P , Q и A при этом выражаются в тех же единицах, что и масса тела W , но отнесены к единице времени.

При использовании энергетических единиц это уравнение будет иметь вид $R^E = P^E + Q^E + U$, где R^E – энергосодержание потребленной за определенное время пищи, кал/сут, ккал/год; P^E – энергосодержание прироста массы тела, кал/сут, ккал/год; Q^E – затраты энергии на обмен в сумме с энергосодержанием конечных продуктов азотного обмена (Винберг, 1986), кал/сут, ккал/год; U – энергосодержание неусвоенной пищи, кал/сут, ккал/год.

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 можно выразить в энергетических единицах, пользуясь соответствующими энергетическими эквивалентами единиц массы тела, половых продуктов, пищи и др. При этом были использованы следующие эквивалентные единицы потребления кислорода (Bartels et al., 1973):

$$1 \text{ ммоль } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1} = 22,4 \text{ мл } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1};$$

$$1 \text{ мл } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1} = 1,43 \text{ мг } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1};$$

$$1 \text{ мг } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1} = 0,70 \text{ мл } O_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}.$$

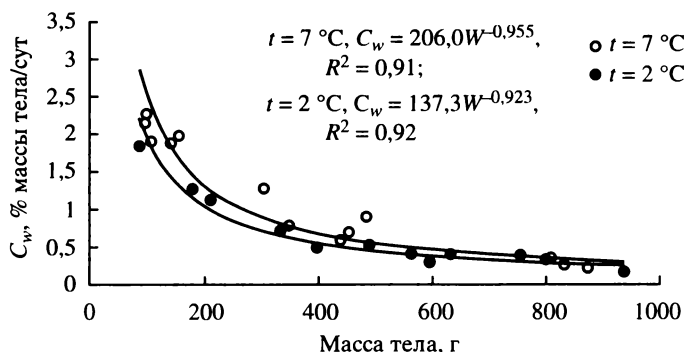


Рис. 33. Кривые зависимости удельной скорости роста C_w массы тела трески от массы ее тела при разных температурах при кормлении в режиме “*ad libitum*” в экспериментальных условиях

Был использован также оксикалорийный коэффициент (4,83 кал/мл O_2 или 3,38 кал/мг O_2) органического вещества тел водных животных, рассчитанный Ивлевым (Ivlev, 1934).

В течение целого года (чтобы охватить четыре сезона) нами проводились эксперименты по определению скорости роста, энергетического обмена и потребления пищи у исследуемых видов рыб при различных температурах, что и позволило провести расчеты энергетического баланса по уравнению (6). 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.

Анализ полученных экспериментальных данных по росту трески при кормлении в режиме “*ad libitum*” рыбным кормом (с определенным энергетическим содержанием в калориях) при разной температуре проведен по средним показаниям, 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 среднему весу за исследуемый период.

Скорость роста. Рассчитаны абсолютная скорость роста массы тела особи P , выражаемая уравнением $P = dW/dt$, г/сут, и удельная скорость роста C_w массы тела особи (темп роста массы особи) за период времени $(t_2 - t_1)$, которая при всех типах роста рассчитывается как

$C_w = [(\ln W_2 - \ln W_1)/(t_2 - t_1)] \cdot 100 = [(\lg W_2 - \lg W_1)/0,4343(t_2 - t_1)] \cdot 100$, % (Винберг, 1966). Иначе говоря, вычисление удельной

Т а б л и ц а 36

Баланс энергии (кал/сут) трески при разной температуре

Средняя масса тела, г	Энергосодержание потребленной пищи	Энергосодержание ассимилированной пищи	Затраты энергии на обмен	Затраты энергии на рост	K_2 , %
Температура 7 °С					
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	12 030,9	7735,8	3990,1	3745,7	48,4
348,0	8782,2	7030,0	4418,7	2611,3	37,1
440,0	10 936,1	7852,9	5310,1	2542,8	32,4
453,0	14 125,3	8435,2	5432,7	3002,5	35,6
484,5	15 148,7	9931,8	5726,4	4205,4	42,3
808,2	14 161,0	11 288,6	8550,2	2738,4	24,2
831,0	15 470,0	10 763,1	8738,6	2024,5	18,8
872,0	13 328,0	10 903,5	9074,6	1828,9	16,8
Температура 2 °С					
88,0	3094,0	2508,4	943,6	1564,8	62,4
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	10 115,0	7913,3	5077,1	2836,2	35,8
800,6	10 115,0	7961,9	5321,3	2640,6	33,2
936,0	11 186,0	7579,0	6014,2	1564,8	21,0

скорости роста массы особи сводится к получению разности логарифмов конечной и начальной масс особи, делению этой разности на количество суток периода между определением конечной и начальной масс и умножению на 100%.

Изменение удельной скорости роста C_w массы тела трески с изменением массы тела показано на рис. 33. 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. 36). 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 запасаания энергии. Это и объясняет почему $C_{\text{н}}$ стремится к нулю при увеличении массы тела.

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.

Зависимость $C_{\text{н}}$ трески от суточного рациона R при разных температурах показана на рис. 34. При температуре 2 °C из-за низких значений $C_{\text{н}}$ и значения R смещаются на графике влево. Такое расположение точек соответствует пониженной суточной потребности в пище и низкой $C_{\text{н}}$ трески. При возрастании температуры все значения суточных рационов увеличиваются с соответствующим этому повышением $C_{\text{н}}$.

На максимальный суточный рацион R_{max} значительное влияние оказывает масса тела рыб. При этом самые мелкие особи потребляют наибольшие относительные количества пищи в % массы тела (рис. 35).

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. 36).

Как мы уже указывали выше, результаты первоначально бывают выражены в единицах массы сырого или сухого вещества, которые легко выразить в энергетических единицах, пользуясь соответствующими энергетическими эквивалентами единиц массы тела, половых продуктов, пищи и др.

Особенности в распределении вещества и энергии ассимилированной пищи в условиях разных температур отражены также величинами коэффициента K_2 (Ивлев, 1938, 1939; Ивлев, Ивлева, 1948; Хмелева, 1968; Винберг, 1986), показывающего эффективность использования ассимилированной пищи на рост. 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”. Коэффициент K_2 является более содержательной величиной по

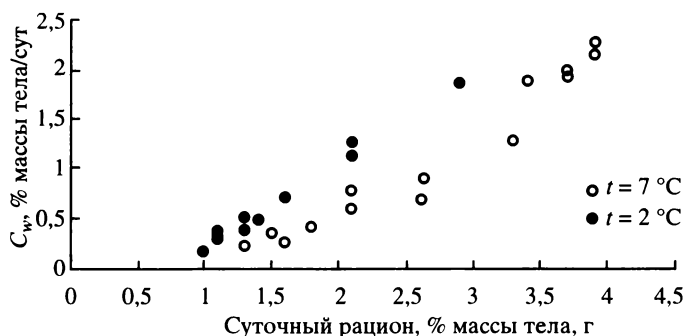


Рис. 34. Зависимость удельной скорости роста C_w массы тела трески от величины суточного рациона R при разных температурах при кормлении рыбным кормом в экспериментальных условиях

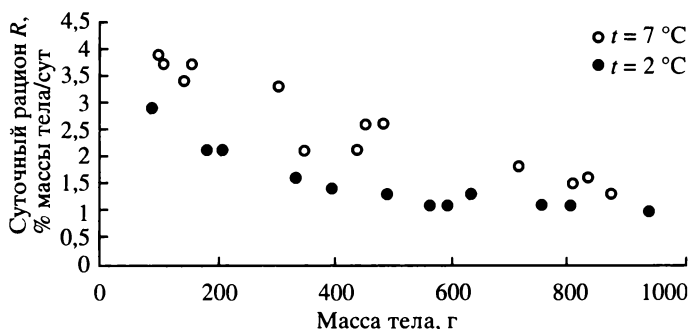


Рис. 35. Зависимость максимального суточного рациона $R_{\max}$ трески от массы тела трески W при кормлении "ad libitum" при разных температурах

сравнению с коэффициентом использования энергии первого порядка (K_1) (Винберг, 1956).

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 рассчитывают 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 гене-

ративного 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 трески, 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 .

Следует согласиться, что, хотя использование балансового равенства при исследовании изменчивости роста гораздо усложняет весь анализ, но “является единственно правильным и возможным способом выявления механизмов формирования изменчивости показателей роста” (Дгебуадзе, 2001).

Сопоставление значений коэффициента K_2 (табл. 36) 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.

Приведенные данные (рис. 36) характеризуют соотношение элементов балансового равенства при различных температурах. 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. Таким образом, степень использования пищи на рост, характеризуемая коэффициентом роста K_2 , была наибольшей при низкой температуре.

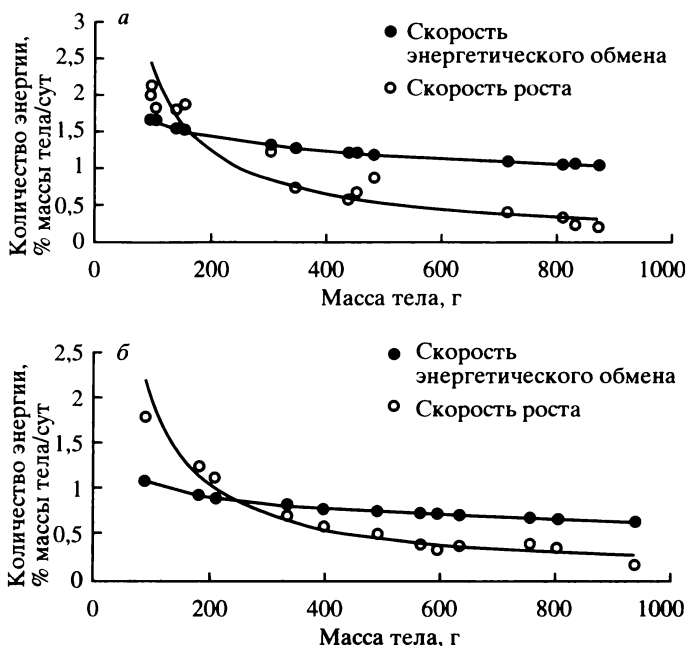


Рис. 36. Зависимость количества энергии, израсходованной на поддержание скорости роста и скорости энергетического обмена, от массы тела трески в экспериментальных условиях при температуре 7 °C (а) и 2 °C (б)

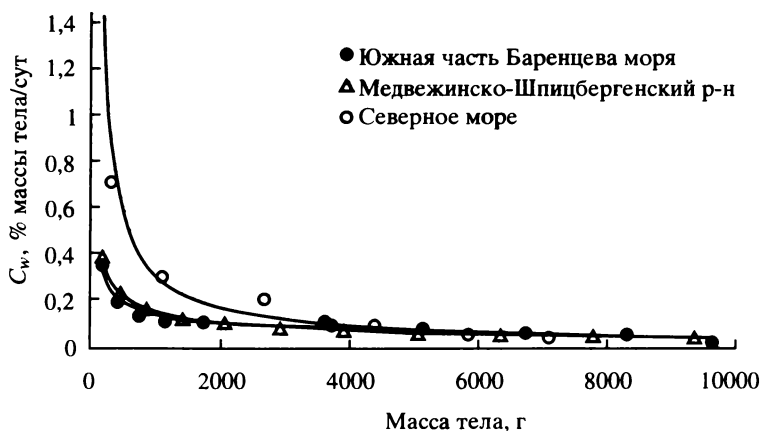


Рис. 37. Зависимость удельной скорости роста C_w от массы тела W у атлантической трески из разных частей ареала ее обитания

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 быстро растущих (Попова, 1968; Бенко, Пономаренко, 1972; Постолакий, 1978). Она растет значительно медленнее быстрорастущей трески Северного моря (рис. 37) и банки Джорджес, но несколько быстрее медленно растущих рыб Лабрадора, Большой Ньюфаундлендской банки и залива Св. Лаврентия (Попова, 1968; Ожигин и др., 1996).

Анализ данных о массе тела трески Баренцева моря в возрасте от 3 до 9 лет за многолетний период показал заметные межгодовые колебания этого показателя, выражающиеся в увеличении средней массы тела от начала рассматриваемого периода к его концу (Ожигин и др., 1996) (табл. 37). Это увеличение (тренд) объясняется как общим потеплением Северной Атлантики в период от 30-х к середине 50-х годов XX в. (Dementyeva, Mankevich, 1965; Дементьева, 1976), так и постепенным разрежением популяции вследствие промышленного промысла и как результат улучшением обеспеченности этой трески пищей (Пономаренко и др., 1985). Еще одна причина таких изменений, особенно у рыб младших возрастных групп, считают эти авторы, – неоднократная смена типов тралов.

В.К. Ожигин с соавторами (Ярагина, Третьяк, Ившин, 1996), анализируя многолетний материал по изменчивости длины и массы 3–9-летней трески, обнаружили квазициклические колебания с периодами около 6–8 и 11–14 лет. Для устранения столь значительной нестационарности временные ряды средней массы трески по математическому ожиданию ими были “приведены” к последнему периоду (1981–1993).

Таким образом, показатели роста массы тела трески Баренцева моря, представленные в табл. 38, рассчитаны нами на основании данных, “приведенных” к периоду 1981–1993 гг.

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 1 до 3 лет. 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. У рыб из южной части Баренцева моря абсолютные приросты массы тела и удельная скорость роста C_w массы особи в первые четыре года жизни несколько меньше, чем у особей из Медвежинско-Шпицбергенского района. Но в возрасте от 5 до 6 лет и старше показатели роста массы тела трески южной части Баренцева моря становятся уже выше. Средняя длина особей с

Т а б л и ц а 37.

**Средняя масса тела трески разного возраста в южной части
Баренцева моря (по: Ожигин и др., 1996)**

Год	Средняя масса тела трески, г, разного возраста, лет						
	3	4	5	6	7	8	9
1	2	3	4	5	6	7	8
1949	580	650	1130	1740	2480	3720	5540
1950	530	890	1150	1550	2340	3760	4920
1951	390	720	1040	1810	2410	3730	4870
1952	460	780	1140	1970	2590	3750	4850
1953	360	640	1140	1900	2740	4020	6720
1954	550	830	1270	2300	3230	3780	6470
1955	360	760	1170	1890	2980	3860	5210
1956	520	840	1080	1800	2720	4030	5370
1957	450	850	1300	2020	2750	4040	5770
1958	590	820	1200	2050	2970	3870	4700
1959	560	940	1300	1940	2720	3880	5090
1960	540	930	1420	2080	3070	4060	5760
1961	550	820	1380	2130	3240	4060	5010
1962	590	880	1230	1980	2960	4140	5200
1963	590	830	1180	1800	2780	3950	5690
1964	500	710	980	1730	2820	4500	5480
1965	540	820	1160	1770	2760	3950	6000
1966	630	920	1410	1930	2660	3890	5480
1967	540	1000	1550	2290	3190	4090	5320
1968	490	790	1320	2000	2790	3890	5090
1969	580	870	1230	1820	2790	3910	5010
1970	560	890	1330	1930	2820	4010	5230
1971	650	1110	1610	2230	3240	4230	5550
1972	710	1020	1530	2360	3120	4730	6110
1973	470	750	1460	2070	3100	4360	6220
1974	420	700	1170	1900	3130	3910	5210
1975	550	800	1330	1920	2940	4270	5220
1976	530	830	1360	2100	3020	4240	5630
1977	510	880	1380	2020	2930	4360	5790
1978	480	780	1420	2040	2820	3830	5200
1979	360	660	1170	1880	2930	3770	4900
1980	460	770	1240	1930	2840	4080	5760
1981	570	910	1330	2030	3080	1790	5920
1982	630	930	1600	2160	3100	1050	5450
1983	770	1320	2000	2760	3770	4780	7790
1984	750	1240	1920	2780	3970	5180	7440
1985	770	1220	1730	2690	4000	5420	6370

Т а б л и ц а 39

Показатели роста массы тела трески Северного моря
(рассчитанные по: Jones, 1978)

Возраст, лет	Средняя масса тела, г	Абсолютная скорость роста массы тела P , г	Относительный прирост массы тела, %	Удельная скорость роста массы тела $C_{и}$, %
1	42	523	1245,2	0,712
2	565	1121	198,4	0,299
3	1686	1946	115,4	0,211
4	3632			

ский обмен (Шатуновский, 1980). Таким образом, учитывается лишь вещество (и его калорийный эквивалент), накопленное в гонадах (Липская, 1967). Нами был также проанализирован большой объем литературного материала по плодовитости морских видов рыб (см. табл. 29).

При общем замедлении скоростей всех процессов, наблюдаемых при снижении температуры, треска из южной части Баренцева моря и Медвежинско-Шпицбергенского района 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 (P_s^E и P_g^E) у всех возрастных групп трески Северного моря были выше, чем у трески, обитающей при температуре 2 °С (Медвежинско-Шпицбергенский район, южная часть Баренцева моря) (табл. 40). Но коэффициент использования ассимилированной пищи на рост (K_2) был более высоким у трески Баренцева моря.

Как видно по данным, приведенным в табл. 41, 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.

Т а б л и ц а 40

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

Воз- раст, лет	Масса тела, г	Энергосодер- жание прироста массы тела P_s^E , ккал/год	Энергосодер- жание генера- тивного роста P_g^E , ккал/год	Затраты энер- гии на энерге- тический обмен Q^E , ккал/год	$K_2, \%$
1	2	3	4	5	6
Медвежинско-Шпицбергенский район ($t = 2^\circ \text{C}$)					
1	64				
	163	194,6	—	558,2	25,8
2	263				
	432	331,5	—	1197,9	21,7
3	602				
	842	470,4	206,3	2020,5	25,1
4	1083				
	1396	612,2	342,0	3002,5	24,1
5	1709				
	2094	754,0	513,0	4125,0	23,5
6	2480				
	2939	897,8	720,1	5379,7	23,1
7	3398				
	3931	1042,5	963,1	6756,3	22,9
8	4464				
	5071	1187,3	1242,4	8247,9	22,8
9	5678				
	6360	1334,0	1558,2	9849,2	22,7
10	7042				
	7799	1480,7	1910,8	11 555,8	22,7
11	8556				
	9388	1627,4	2300,1	13 362,5	22,7
12	10 220				
Южная часть Баренцева моря ($t = 2^\circ \text{C}$)					
1	71				
	165	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

Т а б л и ц а 40 (окончание)

1	2	3	4	5	6
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	10 307,3	23,7
10	7530				
	8345	1594,1	2044,5	12 184,9	23,0
11	9160				
	9640	938,9	2361,8	13 642,7	19,5
12	10 120				
Северное море ($t = 8\text{ }^{\circ}\text{C}$)					
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	12 705,1	16,0
5	5214				
	5855	1153,8	1317,4	15 827,2	13,5
6	6496				
	7106	1098,9	1598,9	18 419,9	12,8
7	7717				
Балтийское море ($t = 6\text{ }^{\circ}\text{C}$)					
2	431				
	612	354	—	2334,8	13,2
3	793				
	1023	448,9	250,6	3491,8	16,7
4	1252				
	1615	709,1	395,7	4993,4	18,1
5	1977				
	2507	1036,7	614,2	7047,2	18,9
6	3037				
П р и м е ч а н и я: Годовые балансы энергии составлены на основе данных собственных респирометрических экспериментов, энергосодержание приростов рассчитаны для трески Северного моря по: Jones, 1978; для трески Медвежинско-Шпицбергенского района и южной части Баренцева моря по: Ожигин и др., 1996; И. Пономаренко и др., 1996; для трески Балтийского моря по: Бирюков, 1970.					

Т а б л и ц а 41

**Соотношение элементов балансового равенства
у атлантической трески, обитающей
в различных частях ареала**

Возраст, лет	Медвежинско-Шпицбергенский район ($t = 2^{\circ}\text{C}$)	Северное море ($t = 8^{\circ}\text{C}$)
1–2	$100R^E = 21P^E + 59Q^E + 20U$	$100R^E = 19P^E + 61Q^E + 20U$
2–3	$100R^E = 19P^E + 61Q^E + 20U$	$100R^E = 15P^E + 65Q^E + 20U$
3–4	$100R^E = 20P^E + 60Q^E + 20U$	$100R^E = 17P^E + 63Q^E + 20U$
4–5	$100R^E = 19P^E + 61Q^E + 20U$	$100R^E = 13P^E + 67Q^E + 20U$
5–6	$100R^E = 19P^E + 61Q^E + 20U$	$100R^E = 11P^E + 69Q^E + 20U$
6–7	$100R^E = 19P^E + 61Q^E + 20U$	$100R^E = 10P^E + 70Q^E + 20U$
7–8	$100R^E = 19P^E + 61Q^E + 20U$	–
8–9	$100R^E = 19P^E + 61Q^E + 20U$	–
9–10	$100R^E = 19P^E + 61Q^E + 20U$	–
10–11	$100R^E = 19P^E + 61Q^E + 20U$	–
11–12	$100R^E = 18P^E + 62Q^E + 20U$	–

П р и м е ч а н и я: R^E – энергосодержание потребленной пищи (доли энергии); $P^E = P_s^E + P_g^E$ – энергосодержание прироста соматических и генеративных тканей (доли энергии); Q^E – затраты на энергетический обмен (доли энергии); U – энергосодержание неусвоенной пищи (доли энергии) (Винберг, 1956).

Результаты исследований, рассмотренных в разделе 2.3.1, 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 (на примере морской камбалы *Pleuronectes platessa* и полосатой зубатки *Anarhichas lupus lupus*).

Данные экспериментов при кормлении морской камбалы различными видами пищи (рыбой, креветками, мясом моллюсков) показали высокие значения коэффициента K_2 , отражающего эффективность использования ассимилированной пищи на рост.

Изменение удельной скорости роста C_w массы тела морской камбалы с изменением массы тела W при кормлении рыбой при различных температурах показано на рис. 38. Установлено, что

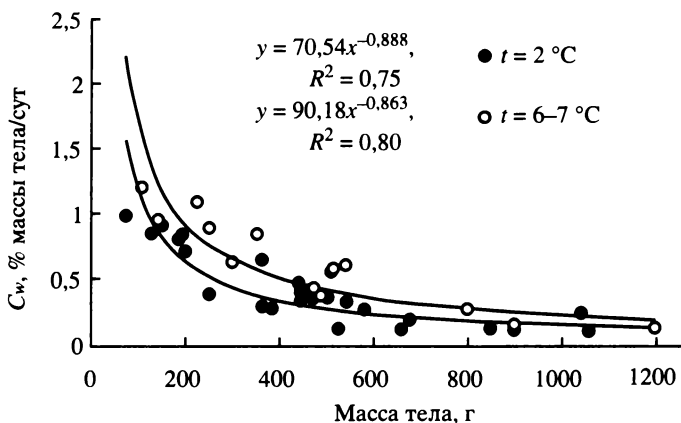


Рис. 38. Кривые зависимости удельной скорости роста C_w массы тела морской камбалы от массы тела W при разных температурах при кормлении в режиме “*ad libitum*” в экспериментальных условиях:

R^2 – коэффициент детерминации

C_w камбалы всех размерных групп были значительны при всех температурах, но при низких C_w закономерно были ниже.

С увеличением размеров тела C_w уменьшается. Как видно на рис. 38, C_w убывает с относительно постоянной скоростью, наклоны кривых, отражающих снижение C_w с увеличением размеров (показатель степени b в уравнении), сходны при всех температурах. Координата пересечения кривой с осью ординат a в зависимости от температуры принимает различные значения.

Зависимость C_w морской камбалы от суточного рациона R (скорости потребления пищи) при разных температурах была сходной с зависимостью, описанной для трески. При возрастании температуры все значения суточных рационов увеличивались с соответствующим этому повышением C_w .

Исследования суточного баланса энергии у морской камбалы в экспериментальных условиях при различных температурах показало, что коэффициент K_2 достигал более высоких значений при низких температурах (рис. 39). Так, при повышении температуры с 2 до 7 °C у морской камбалы средней массой 400 г средние значения коэффициента 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 (годовые P) в первые годы жизни незначительны и заметно увеличиваются

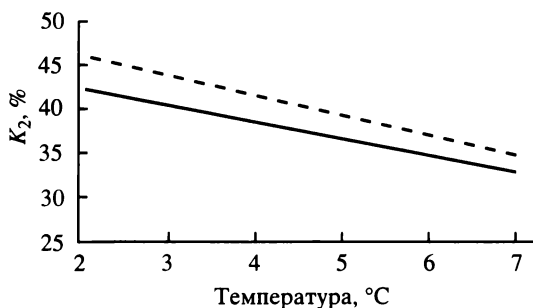


Рис. 39. Изменение средних значений коэффициента K_2 с температурой для морской камбалы средней массой 400 г при кормлении рыбой (— —) и креветкой (—)

сразу после наступления половой зрелости (табл. 42). По мере роста особей приросты массы тела P увеличиваются. Период преобладания P по отношению к приростам длины тела, когда происходит как бы “перекрест” этих величин, у морской камбалы наступает в возрасте 6–7 лет (Ковцова, 1976). Таким образом, приросты массы тела морской камбалы тем больше, чем старше рыба. По данным М.В. Ковцовой (1976) затухания роста массы тела морской камбалы не происходит.

Морской камбале присущи значительные колебания длины и массы у одновозрастных особей (Милинский, 1938; Ковцова, 1976). Уже в конце первого года жизни заметны различия в удельной скорости роста C_w массы тела особей, вследствие растянутости нереста и различных условий обитания молоди, поскольку личинки заносятся в различные губы, где неодинаковы кормовые и термические условия (Ковцова, 1990).

Возраст и размеры, при которых наступает половая зрелость морской камбалы Баренцева моря, значительно колеблются. Половозрелые самцы встречаются уже при длине 23 см в возрасте 4 года, а самки – при длине 25 см в возрасте 5 лет. Массовое созревание самцов происходит при длине 31–38 см в возрасте 6–9 лет, самок – при длине 36–46 см в возрасте 9–11 лет (Ковцова, 1990).

Зависимости C_w морской камбалы Баренцева моря от массы ее тела W описываются следующими уравнениями: для самок $C_w = 7,87W^{-0,796}$ ($R^2 = 0,60$) и для самцов $C_w = 3,60W^{-0,729}$ ($R^2 = 0,59$) (рис. 40).

Нами были рассчитаны годовые балансы энергии для отдельных возрастных групп морской камбалы Баренцева моря, при этом отдельно подсчитаны доли энергии, идущие соответственно на соматический рост P_s (увеличение массы тела), энергетический обмен и генеративный P_g (формирование и вымет половых продуктов) (табл. 43). Для сравнительного анализа были расчи-

Т а б л и ц а 42

**Средняя масса тела и удельная скорость роста C_w
массы тела морской камбалы Баренцева моря**

Возраст, лет	Средняя масса тела, г		Годовой прирост массы тела P , г		Удельная скорость роста C_w массы тела, %	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
По данным 1944–1945 гг. (рассчитанные по: Бергер, 1952)						
5	250,0	350,0	100,0	50,0	0,092	0,036
6	350,0	400,0	140,0	110,0	0,093	0,067
7	490,0	510,0	110,0	190,0	0,056	0,088
8	600,0	700,0	110,0	90,0	0,045	0,033
9	710,0	790,0	90,0	110,0	0,034	0,036
10	800,0	900,0	150,0	200,0	0,048	0,056
11	950,0	1100,0				
По данным 1969–1972 гг. (рассчитанные по: Ковцова, 1976)						
5	395,8	412,3	65,9	66,1	0,042	0,041
6	461,7	478,4	60,3	116,6	0,034	0,060
7	522,0	595,0	18,7	148,2	0,010	0,061
8	540,7	743,2	42,7	140,9	0,021	0,048
9	583,4	884,1	137,9	214,3	0,058	0,059
10	721,3	1098,4	28,7	243,8	0,011	0,055
11	750,0	1342,2	186,3	157,2	0,061	0,030
12	936,3	1499,4	80,3	149,2	0,022	0,026
13	1016,6	1648,6	235,1	10,8	0,057	0,002
14	1251,7	1659,4	–	145,0	–	0,023
15	–	1804,6	–	201,8	–	0,029
16	–	2006,4				

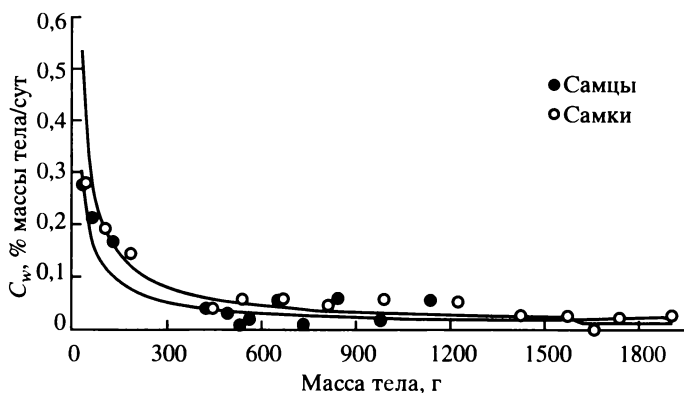


Рис. 40. Зависимость удельной скорости роста C_w массы тела от массы тела W морской камбалы Баренцева моря

таны также энергетические балансы камбалы калкана *Psetta maeotica* (Pallas, 1914), обитающей в Черном море (табл. 44).

Показатели роста массы тела были рассчитаны по полевым данным о динамике размерно-возрастного состава популяции морской камбалы Баренцева моря (Ковцова, 1976). Закономерности изменения удельной скорости роста C_w массы тела теплолюбивого вида — камбалы калкана *Psetta maeotica* (Pallas, 1914), обитающей в Черном море, были исследованы по данным В.П. Поповой (1954, 1966).

По возрастной динамике массы гонад (Ковцова, 1988) и их энергосодержанию определяли затраты энергии на генеративный рост P_g^E для морской камбалы.

Как видно из табл. 43 и 44, при общем замедлении скоростей всех процессов, наблюдаемых при снижении температуры, морская камбала Баренцева моря отличается повышенной эффективностью использования энергии ассимилированной пищи на рост, оцениваемой по коэффициенту K_2 .

Исследования особенностей в распределении вещества и энергии ассимилированной пищи (“физиологически полезной энергии”) у морской камбалы показали, что у младших возрастных групп коэффициент K_2 может достигать высоких значений (до 42,5% у самцов и 37,0% у самок).

Полученные результаты позволили проследить изменения параметров энергетического баланса у камбал (табл. 45). Несмотря на более низкий темп роста и полового созревания у морской камбалы (балансовое равенство приводится для самок), обитающей при низких температурах, степень утилизации энергии на прирост соматических и генеративных тканей у нее значительно

Т а б л и ц а 43

Годовые балансы энергий (ккал/год) для отдельных возрастных групп морской камбалы Баренцева моря

Возраст, лет	Масса тела, г		Энергосодержание прироста массы тела P_s^E , ккал/год		Энергосодержание генеративного ро- ста P_g^E , ккал/год		Затраты энергии на энергетический обмен Q^E , ккал/год		K_2 , %	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1	15,6	24,6								
2	29,1	46,9	32,3	53,4	—	—	63,1	91,1	33,9	37,0
3	42,5	69,1								
4	67,8	104,0	60,6	83,8	—	—	121,0	168,3	33,4	33,2
5	93,0	138,9								
6	132,1	188,0	93,7	117,7	—	—	202,3	265,5	31,7	30,7
7	171,1	237,0								
8	283,5	324,7	269,6	210,4	—	—	364,4	404,5	42,5	34,2
9	395,8	412,3								
10	428,8	445,4	79,1	79,3	40,0	52,0	501,1	516,0	19,2	20,3
11	461,7	478,4								
12	491,9	536,7	72,4	139,9	45,9	62,7	557,1	595,8	17,5	25,4
13	522,0	595,0								
14	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	51,3	169,1	52,5	95,3	617,4	820,9	14,4	24,4
9	562,1	813,7								
	583,4	884,1								
10	652,4	991,3	165,5	257,2	61,0	116,2	692,4	955,8	24,7	28,1
	721,3	1098,4								
11	735,7	1220,3	34,4	292,6	80,4	143,3	759,6	1121,7	12,0	28,0
	750,0	1342,2								
12	843,2	1420,8	223,6	188,6	79,0	167,0	843,8	1261,2	26,4	22,0
	936,3	1499,4								
13	976,5	1574,0	96,4	179,0	91,6	185,1	944,8	1364,7	16,6	21,1
	1016,6	1648,6								
14	1134,2	1654,0	282,1	13,0	106,5	194,5	1060,3	1417,9	26,8	12,8
	1251,7	1659,4								
15	–	1732,0	–	174,2	–	203,8	–	1469,1	–	20,5
		1804,6								
16	–	1905,2	–	242,2	–	224,3	–	1581,1	–	22,8
		2006,4								

Т а б л и ц а 44

**Годовые балансы энергии (ккал/год) для отдельных
возрастных групп камбалы калкана Черного моря**

Воз- раст, лет	Масса тела, г	Энергосодержа- ние прироста массы тела P_s^E , ккал/год	Энергосодер- жание генера- тивного роста P_g^E , ккал/год	Затраты энергии на энергетичес- кий обмен Q^E , ккал/год	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	10 918,3	14,4
10	5300				
	5600	720,0	619,3	12 394,6	9,7
11	5900				
	5950	120,0	658,2	12 987,3	5,6
12	6000				
	6050	120,0	669,3	13 155,1	5,7
13	6100				
	6650	1320,0	736,1	14 149,2	12,7
14	7200				
	7450	600,0	825,2	15 443,2	8,4
15	7700				

П р и м е ч а н и е: Приросты рассчитаны по: Поповой, 1954, 1966.

выше, и, следовательно, коэффициент K_2 достигает больших значений для всех возрастных групп.

Анализ соотношения соматического и энергетического обмена у морской камбалы в балансе энергии, рассчитанном по данным эксперимента, показал, что на соматический рост используется значительное количество усвоенной пищи. Так, для морской

Т а б л и ц а 45

Соотношение элементов баланса энергии
для различных видов камбал

Возраст, лет	Морская камбала <i>Pleuronectes platessa</i> (Баренцево море)	Камбала калкан <i>Psetta maotica</i> (Черное море)
1–2	$100R^E = 30P^E + 50Q^E + 20U$	$100R^E = 10P^E + 70Q^E + 20U$
2–3	$100R^E = 27P^E + 53Q^E + 20U$	$100R^E = 22P^E + 58Q^E + 20U$
3–4	$100R^E = 25P^E + 55Q^E + 20U$	$100R^E = 10P^E + 70Q^E + 20U$
4–5	$100R^E = 27P^E + 53Q^E + 20U$	$100R^E = 10P^E + 70Q^E + 20U$
5–6	$100R^E = 16P^E + 64Q^E + 20U$	$100R^E = 8P^E + 72Q^E + 20U$
6–7	$100R^E = 20P^E + 60Q^E + 20U$	$100R^E = 9P^E + 71Q^E + 20U$
7–8	$100R^E = 21P^E + 59Q^E + 20U$	$100R^E = 7P^E + 73Q^E + 20U$
8–9	$100R^E = 20P^E + 60Q^E + 20U$	$100R^E = 10P^E + 70Q^E + 20U$
9–10	$100R^E = 22P^E + 58Q^E + 20U$	$100R^E = 11P^E + 69Q^E + 20U$
10–11	$100R^E = 22P^E + 58Q^E + 20U$	$100R^E = 8P^E + 72Q^E + 20U$
11–12	$100R^E = 18P^E + 62Q^E + 20U$	$100R^E = 5P^E + 75Q^E + 20U$
12–13	$100R^E = 17P^E + 63Q^E + 20U$	$100R^E = 5P^E + 75Q^E + 20U$
13–14	$100R^E = 10P^E + 70Q^E + 20U$	$100R^E = 10P^E + 70Q^E + 20U$
14–15	$100R^E = 16P^E + 64Q^E + 20U$	$100R^E = 7P^E + 73Q^E + 20U$
15–16	$100R^E = 18P^E + 62Q^E + 20U$	—

О б о з н а ч е н и я: R^E – энергосодержание потребленной пищи; P^E – энергосодержание прироста соматических P_s^E и генеративных P_g^E тканей; Q^E – затраты на энергетический обмен; U – энергосодержание неусвоенной пищи (Винберг, 1956).

камбалы средней массой 400 г баланс энергии выражался при температуре 2 °С следующим уравнением: $100R^E = 49P^E + 31Q^E + 20U$; а при температуре 7 °С $100R^E = 39P^E + 41Q^E + 20U$. В связи с этим наблюдаются довольно высокие значения коэффициента K_2 при низких температурах.

Исследования скорости роста, потребления пищи в экспериментальных условиях проводились также и с полосатой зубаткой, являющейся донным видом. Полосатая зубатка встречается на глубинах от 2 до 540 м, совершает менее протяженные миграции по сравнению с другими зубатками и является типичным бентофагом.

Полосатая зубатка считается наиболее теплолюбивой и самой мелкой из всех видов зубаток, обитающих в Северной Атлантике. В Баренцевом море растет быстрее, чем в других регионах, ее обычная длина тела – 40–70 см при массе 500–4000 г (табл. 46). С продвижением к северу размеры полосатой зубатки увеличиваются, так, например, средний размер зубатки, вылавливаемой

Т а б л и ц а 46

Длина и масса тела баренцевоморских зубаток различного возраста
(по: Маслов, 1944)

Возраст	<i>Anarhichas lupus lupus</i>				
	n	Длина тела, см		Масса тела, кг	
		Пределы	Средняя	Пределы	Средняя
1	3	10,0–15,0	–	–	–
2	9	12,5–22,5	17,6	–	–
3	14	17,5–27,5	23,5	–	–
4	12	22,5–37,5	28,7	–	–
5	14	37,5–47,5	42,8	0,5–1,5	0,6
6	17	42,5–52,5	48,6	0,5–1,5	0,9
7	21	47,5–67,5	59,4	1,0–3,0	1,8
8	23	57,5–71,5	66,4	1,5–4,5	2,7
9	7	57,5–72,5	65,3	1,5–5,0	2,9
10	8	67,5–77,5	71,8	2,0–5,0	3,8
11	3	72,5–82,5	–	4,0–6,5	5,2
12	3	72,5–87,5	–	4,0–7,0	5,6
13	3	77,5–87,5	–	4,5–6,5	5,6
14	–	–	–	–	–
15	–	–	–	–	–
16	–	–	–	–	–
17	–	–	–	–	–
18	–	–	–	–	–
19	–	–	–	–	–
20	–	–	–	–	–
21	–	–	–	–	–

Возраст	<i>Anarhichas minor</i>				
	n	Длина тела, см		Масса тела, кг	
		Пределы	Средняя	Пределы	Средняя
1	3	15,0–20,0	–	–	–
2	2	22,5–27,5	–	–	–
3	4	20,0–30,0	–	–	–
4	2	32,5–37,5	–	–	–
5	4	42,5–57,5	–	1,5–2,0	–
6	4	52,5–67,5	–	1,5–3,5	–
7	14	62,5–72,5	67,5	1,5–4,5	2,9

Т а б л и ц а 46 (продолжение)

Возраст	<i>Anarhichas minor</i>				
	n	Длина тела, см		Масса тела, кг	
		Пределы	Средняя	Пределы	Средняя
8	17	67,5–87,5	74,2	2,6–6,0	4,0
9	21	67,5–92,5	79,1	3,0–8,0	4,6
10	33	72,5–97,5	86,9	3,5–10,5	7,0
11	38	77,5–112,5	92,8	4,5–13,0	8,0
12	51	82,5–112,5	99,6	6,0–16,5	10,7
13	89	92,5–118,5	105,0	6,5–17,5	12,2
14	94	92,5–122,5	109,8	9,0–19,0	14,6
15	61	97,5–122,5	112,9	11,0–20,0	16,6
16	33	107,5–127,5	115,5	12,5–20,0	–
17	15	112,5–127,5	118,5	14,0–20,0	–
18	4	117,5–127,5	–	18,0–20,0	–
19	2	117,0–127,0	–	18,5–20,0	–
20	2	122,0–127,0	–	–	–
21	2	122,0	–	–	–

Возраст	<i>Anarhichas denticulatus</i>				
	n	Длина тела, см		Масса тела, кг	
		Пределы	Средняя	Пределы	Средняя
1	–	–	–	–	–
2	–	–	–	–	–
3	–	–	–	–	–
4	13	72,0–82,0	79,0	4,5–9,5	6,9
5	22	72,0–92,0	82,0	4,0–11,5	7,8
6	8	77,0–102,0	87,0	5,5–12,5	10,1
7	28	77,0–107,0	92,3	5,0–16,0	10,5
8	24	87,0–112,0	102,1	9,5–18,5	13,5
9	28	92,0–117,0	107,3	10,5–20,0	15,4
10	21	97,0–122,0	111,5	11,5–20,0	17,8
11	27	102,0–127,0	113,8	13,0–20,0	19,0
12	19	107,0–127,0	115,0	–	–
13	1	115,0	–	–	–
14	4	117,0–127,5	–	–	–
15	–	–	–	–	–

Т а б л и ц а 46 (окончание)

Возраст	<i>Anarhichas denticulatus</i>				
	n	Длина тела, см		Масса тела, кг	
		Пределы	Средняя	Пределы	Средняя
16	—	—	—	—	—
17	—	—	—	—	—
18	—	—	—	—	—
19	—	—	—	—	—
20	—	—	—	—	—
21	—	—	—	—	—

в Северном море, составляет 62 см при массе 1700 г, а у Мурманского побережья – 73 см при массе 3000 г (Травин, 1952).

В табл. 47 приведены элементы баланса энергии, составленного на основе экспериментальных данных при кормлении полосатой зубатки рыбным кормом при различных температурах. Полученные данные показывают высокие значения K_2 у полосатой зубатки, особенно при низких температурах.

Т а б л и ц а 47

**Баланс энергии (кал/сут) полосатой зубатки
при разной температуре**

Средняя масса тела, г	Энергосодержание потребленной пищи	Энергосодержание ассимилированной пищи	Затраты энергии на энергетический обмен	Затраты энергии на рост	K_2 , %
Температура 2 °С					
207	4760,0	3582,3	1242,3	2340,0	65,3
1110	11 616,0	8327,0	4547,0	3780,0	45,4
1125	13 310,0	9814,4	4594,4	5220,0	53,2
1360	12 705,0	10 179,6	5319,6	4860,0	47,7
2165	16 214,0	12 838,7	7618,7	5220,0	40,6
Температура 8 °С					
237	5117,0	3528,7	2178,7	1350,0	38,2
1445	18 445,0	10 876,2	8806,2	2070,0	19,0
1620	21 420,0	13 710,3	9619,4	4090,9	29,8
1740	20 111,0	13 405,4	10 165,4	3240,0	24,2

Удельная скорость $C_{\text{н}}$ роста массы тела полосатой зубатки наиболее высока в первые годы жизни, затем резко снижается (табл. 48). У полосатой зубатки в Баренцевом море $C_{\text{н}}$ ниже, чем у пятнистой и синей зубаток. Половозрелости полосатая зубатка достигает на 5-м году жизни, при достижении длины тела около 45 см (Травин, 1952).

В табл. 49 приведены годовые балансы энергии для отдельных возрастных групп полосатой зубатки. Показатели роста массы тела были рассчитаны по полевым данным о динамике размерно-возрастного состава популяции полосатой зубатки Баренцева моря (Беляк, 1974).

Исследования распределения вещества (энергии) между разными формами обмена у полосатой зубатки показали, что наблюдаются большие различия в соотношении затрат энергии на соматический прирост P_s^E и генеративный P_g^E ($P_s^E + P_g^E = P^E$), с одной стороны, и энергетический обмен Q^E , с другой стороны, у рыб при разных температурах.

Ниже мы приводим количественное распределение элементов баланса энергии для зубатки различной массы в экспериментальных и в естественных условиях:

2 °C (эксперимент)	
$W_{\text{п}} = 200 \text{ г}$	$100R^E = 50P^E + 26Q^E + 24U$
$W_{\text{ср}} = 1000 \text{ г}$	$100R^E = 40P^E + 36Q^E + 24U$
$W_{\text{ср}} = 2000 \text{ г}$	$100R^E = 32P^E + 47Q^E + 21U$
8 °C (эксперимент)	
$W_{\text{ср}} = 200 \text{ г}$	$100R^E = 28P^E + 46Q^E + 26U$
$W_{\text{ср}} = 1500 \text{ г}$	$100R^E = 18P^E + 55Q^E + 27U$
$W_{\text{ср}} = 2000 \text{ г}$	$100R^E = 14P^E + 59Q^E + 27U$
3 °C (природные условия)	
$W_{\text{ср}} = 200 \text{ г}$	$100R^E = 26P^E + 54Q^E + 20U$
$W_{\text{ср}} = 1000 \text{ г}$	$100R^E = 29P^E + 51Q^E + 20U$

Как видим, энергетический баланс зубатки в эксперименте при низких температурах существенно отличается от баланса при высоких температурах, и также отличается от баланса, составленного нами для рыб, обитающих в естественных условиях.

Эти различия хорошо прослеживаются при анализе общей зависимости количества энергии, затраченной на рост, и суммарного количества энергии, израсходованной на обмен, от массы тела зубатки (рис. 41, 42). Соотношение в тратах энергии, вовлекаемых в оба процесса (рост и обмен) не остается постоянным и при низких температурах большая часть энергии пищи используется на рост.

Т а б л и ц а 48

**Показатели роста массы тела полосатой зубатки,
рассчитанные по: Беляк, 1974**

Возраст, лет	Средняя масса тела W , г	Приросты массы тела P , г	Удельная ско- рость роста C_w массы тела, %
1	2	3	4
1+	20		
2+	40	20	0,190
3+	100	60	0,251
4+	400	300	0,380
5+	600	200	0,111
6+	1500	900	0,251
7+	2000	500	0,079
8+	2400	400	0,050
9+	2500	100	0,011
10+	2900	400	0,041
11+	3200	300	0,027
12+	3800	600	0,047
13+	—		
14+	5800	2000	0,058

Пр и м е ч а н и е: Материал собран в 1971–1974 гг. в Баренцевом море. Возраст (1+) – 2-летки; (2+) – 3 -летки и т.д.

Полученные данные подтверждают мнение о том, что полосатая зубатка среди морских рыб – один из самых перспективных в хозяйственном отношении видов и наиболее “технологична” как объект марикультуры в районах Белого и Баренцева морей (Соин и др., 1983; Павлов, Новиков, 1983, 1986). Анализ особенностей биоэнергетических характеристик полосатой зубатки по-

Т а б л и ц а 49

Годовые балансы энергии для отдельных возрастных групп полосатой зубатки при температуре ее обитания

Воз- раст, лет	Масса тела, г	Энергосодержа- ние прироста массы тела P_s^E , ккал/год	Энергосодер- жание генера- тивного роста P_g^E , ккал/год	Затраты энергии на энергетичес- кий обмен Q^E , ккал/год	K_2 , %
1+	20				
	30	18,0	—	110,0	14,1
2+	40				
	70	54,0	—	211,7	20,3
3+	100				
	250	270,0	—	566,1	32,3
4+	400				
	500	180,0	—	967,2	15,7
5+	600				
	1050	810,0	141,8	1715,8	35,7
6+	1500				
	1750	450,0	236,2	2546,0	21,2
7+	2000				
	2200	360,0	297,0	3038,4	17,8
8+	2400				
	2450	90,0	330,7	3301,8	11,3
9+	2500				
	2700	360,0	364,5	3559,3	16,9
10+	2900				
	3050	270,0	411,7	3910,7	14,8
11+	3200				
	3500	540,0	472,5	4349,4	18,9
12+	3800				

П р и м е ч а н и е: Возраст (1+) – 2-летки; (2+) – 3-летки и т.д.

звolyет говорить о больших потенциальных возможностях названного вида в этом значении.

На основании сочетания исследований роста массы тела и возрастной динамики массы гонад, а также экспериментальных исследований скорости энергетического обмена Q мы вычислили годовые энергетические балансы для отдельных возрастных групп популяции сайки. 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.

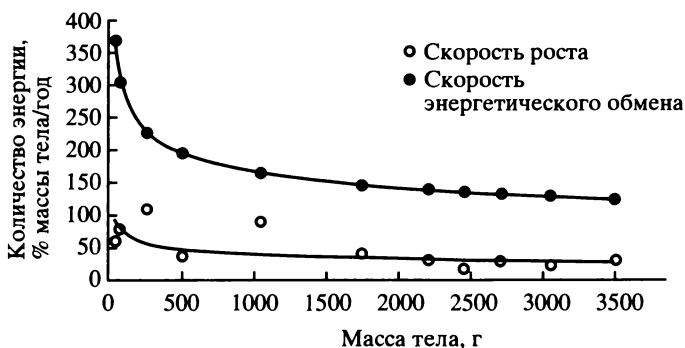


Рис. 41. Зависимость количества энергии, израсходованной на поддержание скорости роста и скорости энергетического обмена, от массы тела зубатки при температуре ее обитания

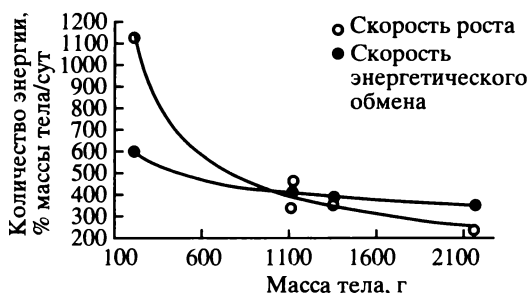


Рис. 42. Зависимость количества энергии, израсходованной на поддержание скорости роста и скорости энергетического обмена, от массы тела полосатой зубатки в экспериментальных условиях при температуре 2 °C

Для сайки характерны большие различия между линейным темпом роста и удельной скоростью роста C_w массы тела. Длина особей интенсивно увеличивается до 3-летнего возраста, ежегодный линейный прирост в это время составляет 40–50%, но к 5–7-летнему возрасту не превышает уже и 10% (Шлейник, Боркин, 1986). Иначе происходит увеличение массы тела сайки (табл. 50).

В первые два года прирост сайки незначительный, но после достижения половой зрелости C_w нарастает более интенсивно, составляя около 10% ежегодно, и на последних годах жизни прирост достигает 20% массы тела и более (Боркин и др., 1987а).

Основная масса сайки достигает половой зрелости при длине 17,4–19,5 см в возрасте трех лет (Христофоров, 1977).

В табл. 51 приведены элементы балансового равенства для сайки при температуре ее обитания.

Т а б л и ц а 50

**Средняя масса половозрелой сайки разного возраста
в Баренцевом море (по: Боркин и др., 1987а)**

Год промысла	Средняя масса сайки, г, разного возраста, лет						
	1	2	3	4	5	6	7
1969	15	29	39	58	71	92	123
1970	15	19	51	64	80	93	125
1971	13	22	37	49	63	88	134
1972	16	27	36	46	62	87	158
1973	18	25	40	51	62	85	213
1974	15	26	41	58	69	74	166
1975	16	27	39	56	77	94	161
1976	16	30	42	61	76	100	117
1977	21	29	46	58	78	100	161
1978	12	30	46	65	77	143	161
1979	18	27	41	59	77	94	161
1980	14	30	44	53	72	94	161
1981	12	29	42	65	89	94	152

Т а б л и ц а 51

**Годовые балансы энергии для отдельных возрастных
групп сайки при температуре ее обитания**

Воз- раст, лет	Масса тела, г	Энергосодержа- ние прироста массы тела P_s^E , ккал/год	Энергосодер- жание генера- тивного роста P_g^E , ккал/год	Затраты энергии на энергетичес- кий обмен Q^E , ккал/год	K_2 , %
1	15,5 21,2	11,4	—	70,2	14,0
2	26,9 34,3	14,9	7,4	101,5	18,0
3	41,8 49,5	15,4	10,6	134,4	16,2
4	57,2 65,2	16,1	14,0	165,9	15,4
5	73,3 84,2	21,9	18,1	202,1	16,5
6	95,2 124,2	58,1	26,7	271,7	23,8
7	153,3				

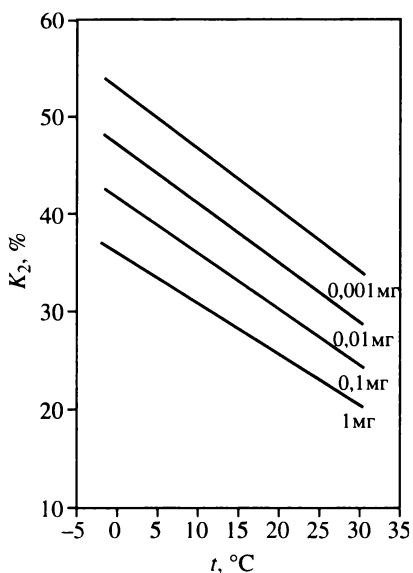


Рис. 43. Зависимость эффективности использования ассимилированной пищи на рост (K_2) от температуры для различных групп (0,001, 0,01, 0,1 и 1 мг органического углерода) морских эпипелагических копепод (по: Ikeda et al., 2001)

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

У пелагических видов рыб повышенные затраты энергии на энергетический обмен спо-

собствуют 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).

Однако энергетический баланс сайки при низких температурах существенно различается от баланса для пелагических рыб, обитающих при высоких температурах. Коэффициент K_2 достигает 11,6% у балтийской салаки (Шатуновский, 1978). Но эффективность использования ассимилированной пищи на рост была выше у сайки.

Количественная оценка взаимосвязи скорости роста и интенсивности обмена успешно проводилась и на многих представителях беспозвоночных (Ивлев, 1938; Винберг, 1966, 1986; Хмелева, 1968; Сущина, 1972; Ивлева, 1972; Заика, 1972; Clarke, 1983; Ikeda, 1985; Ikeda et al., 2001 и мн. др.). В этих работах на основе собственных измерений скорости обмена и роста показано, что к самым разным по систематическому положению организмам можно применить прием совместного рассмотрения скорости роста и обмена в экспериментальных условиях и “известные теоретические представления о взаимосвязи данных процессов у животных” (Винберг, 1975).

Прежде всего эти работы были проделаны по отношению ко многим видам ракообразных. Так, систематические и обширные

Т а б л и ц а 52

Годовые рационы рыб разных возрастных групп, рассчитанные по балансовому равенству

Возраст	Годовой рацион, % массы тела				
	Атлантическая треска (Северное море, $t = 8^{\circ}\text{C}$)	Атлантическая треска (Баренцево море, $t = 2^{\circ}\text{C}$)	Сайка (Арктика)	Ледяная треска (Арктика)	Морская камбала (Баренцево море)
1–2	758,9	524,8	400,9	–	409,6
2–3	540,8	402,3	330,7	–	334,8
3–4	464,9	364,0	337,5	–	280,1
4–5	388,6	322,1	313,1	–	279,5
5–6	355,1	292,6	276,4	269,8	181,7
6–7	337,7	270,6	276,0	238,1	178,8
7–8	328,4	253,3	–	–	167,8
8–9	319,5	239,3	–	219,1	163,6
9–10	310,3	227,7	–	207,9	159,6

П р и м е ч а н и е: Годовые рационы определены на основе данных собственных респирометрических экспериментов, приросты рассчитаны для трески Северного моря по: Jones, 1978; для трески Баренцева моря по: Ожигин и др., 1996; И.Пономаренко и др., 1996; для сайки по: Боркин и др., 1987; для ледяной трески по: Андрияшев и др. 1980; для морской камбалы по: Ковцова, 1976.

исследования и сопоставления скорости роста и скорости обмена на различных видах морских эпипелагических копепод выполнены Икеда с коллегами (Ikeda et al., 2001). Этими авторами также была выявлена закономерность повышения величины K_2 в условиях низких температур (рис. 43).

Таким образом, количественные закономерности соотношений соматического, генеративного и энергетического обмена, установленные для всех исследуемых рыб, показали, что несмотря на более высокую удельную скорость роста C_m массы тела и более раннее половое созревание у рыб средних и низких широт, эффективность использования ассимилированной пищи на рост (K_2) у рыб, обитающих в высоких широтах, выше для всех возрастных групп.

Анализ рассчитанных годовых рационов рыб в природных условиях показывает, что годовой рацион у рыб высоких широт ниже, чем у рыб, обитающих в средних и низких широтах (табл. 52). Таким образом, характер продукционных процессов позволяет утверждать, что полярные организмы в течение года потребляют

ют достоверно меньше энергии на единицу массы тела по сравнению с обитателями умеренных и теплых вод, но способны максимально использовать энергию пищи на процессы роста и размножения, тем самым отличаются бóльшим коэффициентом K_2 .

В заключение этого раздела отметим, что количественные закономерности роста и энергетического обмена обычно изучают раздельно, в то время как они неразрывно связаны друг с другом. Поэтому только систематическое параллельное изучение обоих явлений, проведенное на различных объектах, может выявить общие законы роста и специфические формы их проявления у животных, принадлежащих к разным систематическим или экологическим группам (Винберг, 1966).

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Проанализированы экспериментальные данные по влиянию температуры на скорость Q энергетического обмена у арктических и бореальных видов рыб северных морей. Данные получены непосредственно при температуре среды обитания. На основании анализа установлено, что температурная зависимость скорости стандартного обмена достоверно описывается экспоненциальным уравнением и уравнением Аррениуса. При экспоненциальной зависимости температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} постоянен во всем толерантном температурном диапазоне и составляет для трески 2,06, для сайки – 2,0, для полосатой зубатки – 2,14 и для морской и длинной камбал – 2,57.

2. Выявленные закономерности изменения скорости энергетического обмена с температурой в пределах биокинетической зоны для всех исследованных видов рыб показывают существование закономерного роста скорости энергетического обмена с повышением температуры и не подтверждают гипотезу компенсаторного увеличения скорости энергетического обмена у рыб северных морей при низких температурах.

3. Проведенное исследование показало, что абсолютное увеличение энергетических затрат на специфическое динамическое действие (СДД) пищи для рыб, обитающих при низких температурах, ниже, чем для рыб умеренных и тропических широт. Однако при этом увеличивается продолжительность СДД пищи. Подобное сочетание ограничивает скорость переваривания пищи и, следовательно, удельное ее потребление при низких температурах. Впервые определены линейные функциональные зависимости абсолютных значений СДД от величины рационов изученных видов рыб.

4. В ряду: камбалы → зубатки → треска → сайка → мойва, скорость стандартного обмена закономерно увеличивается, что связано с различиями в морфо-функциональной активности этих рыб. Исследованные виды отличаются также соотношением отдельных форм обмена в общем балансе энергии: у донных мало-подвижных видов рыб (камбал, зубаток) доля энергетического

обмена ниже, а доля пластического – выше, чем у более активных видов (трески, сайки, мойвы).

5. Выявлены количественные закономерности потребления различных кормовых объектов в экспериментальных условиях. Определены максимально возможные и поддерживающие суточные рационы R_{maint} в зависимости от температуры и массы тела исследуемых рыб. При увеличении массы тела рыб от 100 до 1000 г поддерживающие суточные рационы снижаются с 0,99 до 0,69% у трески, с 0,80 до 0,57% у морской камбалы и с 1,27 до 0,91% у полосатой зубатки. Величины R_{maint} , рассчитанные по основным уравнениям метаболизма и по абсолютному потреблению пищи, оказались близкими для всех исследованных видов.

6. Для всех исследованных видов рыб показано, что чем ниже температура, тем выше коэффициент использования ассимилированной пищи на рост (K_2), установленный в экспериментальных условиях.

7. В результате проведенных комплексных биоэнергетических исследований выявлен ряд адаптивных механизмов (обеспечивающих возможность существования при низких температурах рыб северных морей и отличающих этих рыб от видов умеренных и южных широт): пониженные скорости энергетического обмена, низкие значения энергетических затрат на биохимические превращения пищи, более высокая эффективность использования пищи на продукционные процессы (соматический и генеративный рост).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Положение о том, что эволюционная адаптация полярных (арктических и антарктических) видов рыб к низким температурам компенсирует как бы неблагоприятное воздействие этого фактора среды повышением скорости стандартного или рутинного обмена (концепция “метаболической адаптации к холоду”, применяемая исключительно к холодноводным видам), обеспечивало объяснение для широко наблюдаемых низких скоростей роста рыб.

Результаты наших экспериментальных исследований арктических и преимущественно бореальных видов рыб, а также систематизация обширного материала по влиянию температуры на скорость энергетического обмена морских рыб, обитающих в высоких широтах, умеренной зоне и в тропиках, позволяют утверждать, что адаптация к жизни при низких температурах заключается не в повышении скорости энергетического обмена, а в общем снижении годового потребления энергии. При потреблении пищи наблюдается сопутствующее этому увеличение скорости Q потребления кислорода и, следовательно, продукции теплоты и экскреции азота (специфическое динамическое действие пищи, СДД). Абсолютное увеличение скорости метаболизма (максимального пищевого обмена) для полярных видов рыб ниже, чем для рыб 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. Таким образом, энергетическое преимущество холодноводных морских эктотермов заключается в их физиологических возможностях увеличивать уровень синтеза белка (эффективность роста) при низких скоростях (самого) синтеза (замедленный рост), что подтверждает высокую эффективность роста и уменьшение потребления энергии на поддержание жизнедеятельности.

Таким образом, пониженное годовое потребление энергии полярными организмами можно считать адаптацией к низким температурам. Если рассматривать температуры 0 °C и 10 °C как

типичные для вод высоких и умеренных широт, то: а) скорости активного обмена соответственно у резидентных видов этих широт будут близки; б) скорость стандартного обмена при изменении температуры от 10 до 0 °С уменьшится в зависимости от величины температурного коэффициента Вант-Гоффа Q_{10} ; в) удельная скорость роста C_w массы тела снизится на 30–40%, а годовой индивидуальный репродуктивный вклад – на 25–30%; г) эффективность использования ассимилированной пищи на рост при низких температурах выше.

Таким образом, полярные организмы потребляют достоверно меньше энергии на единицу массы тела в год (по сравнению с обитателями умеренных широт), но отличаются более высокой эффективностью использования ассимилированной пищи на рост, что свидетельствует о их явном энергетическом преимуществе, по сравнению с обитателями более низких широт.

ЛИТЕРАТУРА

Аверинцев С.В. Материалы по познанию промысловых рыб и рыболовства Баренцева моря в связи с перспективами дальнейших исследований // Тр. ПИНРО. 1927. Т. 2, вып. 3. С. 3–24.

Аверинцев С.В. *Pleuronectes platessa* L. Баренцева моря // Работы Мурман. биол. станции. 1929. Т. 3. С. 1–7.

Азизова Н.А. Мойва – (*Mallotus villosus* (Müller)) Баренцева моря и ее промысел // Рыб. хоз-во. Сер. 1, Рыбохоз. использование ресурсов Мирового океана. 1971. № 3. С. 28–39.

Алтухов К.А. О размножении и развитии сайки *Boreogadus saida* (Lepechin) в Белом море // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, № 5(118). С. 874–882.

Алтухов К.А., Михайловская А.А., Мухомедияров Ф.Б. и др. Рыбы Белого моря. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1958. 162 с.

Альбиговская Л.К. Распространение и биомасса полосатой, пятнистой и синей зубаток в районе Ньюфаундленда // Численность и образ жизни промысловых рыб Северо-Западной Атлантики. Мурманск: ПИНРО, 1982. С. 68–79.

Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.

Андрияшев А.П. Обзор фауны рыб Антарктики // Исслед. фауны морей. 1964. Т. 1(9), вып. 1. С. 335–386.

Андрияшев А.П. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики // Морфология и распространение рыб Южного океана. Л., 1986. С. 9–45. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 153).

Андрияшев А.П. Развитие идей Л.С. Берга о биполярности морской фауны // Биология моря. 1987. № 2. С. 60–67.

Андрияшев А.П. Липаровые рыбы (Liparidae, Scorpaeniformes) Южного океана и сопредельных вод // Результаты биологических исследований советских антарктических экспедиций. СПб., 2003. (Исслед. фауны морей; Т. 53(61), вып. 9).

Андрияшев А.П., Мухомедияров Б.Ф., Павштикс 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.

Андрияшев А.П., Чернова Н.В. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, № 4. С. 435–456.

Андрияшев А.П., Чернова Н.В. Два новых вида липаровых рыб (Liparidae, Scorpaeniformes) с абиссальных глубин северо-восточной Атлантики // Там же. 1997. Т. 37, № 4. С. 437–443.

Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осенне-нерестующей салаки. М.: Наука, 1969. 291 с.

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: ПИНРО, 1982. С. 43–56.

Арнольди Л.В., Фортунатова К.Р. Результаты года работы по экспериментальному изучению питания рыб // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1941. Т. 7, вып. 2. С. 44–93.

Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М.: Наука, 1982. 270 с.

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

Барсуков В.В. Распределение зубаток (*Anarhichas lupus*, *A. minor* и *A. latifrons*) в Баренцевом море // Вопр. ихтиологии. 1957. № 8. С. 28–50.

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: Кол. фил. АН СССР, 1986. С. 34–40.

Белокопытин Ю.С. Уровень основного обмена у некоторых черноморских рыб // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, № 2. С. 382–385.

Белокопытин Ю.С. Затраты энергии на общий, основной и активный обмен при плавании морских рыб // Экологическая физиология рыб. Киев: Наук. думка, 1976.

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.

Белокопытин Ю.С. Биоэнергетика и суточные ритмы двигательной активности морских рыб // Биоэнергетика гидробионтов. Киев: Наук. думка, 1990. С. 149–160.

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

Берг Л.С. О периодичности в размножении и распространении рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 290–294.

Бергер Т.С. Морская камбала – *Platessa platessa* // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л., 1952. С. 216–220.

Бирюков Н.П. Балтийская треска. Калининград: АтлантНИРО, 1970. 168 с.

Бойцов В.Д. Структура гидрологических сезонов в прибрежной зоне Мурманского моря. Апатиты, 1980. С. 18–25.

Бойцов В.Д. Температура воды // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1985. С. 30–37.

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, 1987а. С. 227–243.

Боркин И.В., Пономаренко В.П., Третьяк В.Л., Шлейник В.Н. Сайка *Boreogadus saida* (Lereshin) – рыба полярных морей (запасы и использование) // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука, 1987б. С. 183–207.

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

Виленин Б.Я., Чиняков И.К. Экспериментальное изучение динамики потребления пищи молодью радужной форели *Salmo gairdneri* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 3. С. 46–51.

Вилер А. Определитель рыб морских и пресных вод Северо-Европейского бассейна. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. 432 с.

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

Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. 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. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Там же. 1983. Т. 44, № 1. С. 31–42.

Винберг Г.Г. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель: Гомел. ун-т, 1986. С. 20–61.

Во-Вань Лань, Пивоваров А.А. Расчет годового хода турбулентного обмена и температуры воды в море // Изв. АН СССР. Физика атмосферы и океана. 1974. Т. 10, № 9. С. 976–984.

Герасимчук В.В. К вопросу о плодовитости антарктической серебрянки *Pleurogramma antarcticum* // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, № 5. С. 858–860.

Гигиняк Ю.Г. Калорийность водных беспозвоночных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 43–57.

Глебов Т.И. Мойва – *Mallotus villosus villosus* // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л., 1952. С. 93–98.

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

Голованов В.К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение рыб: Тез. докл. 2-го Всерос. совещ. Борок, 1996. С. 16–17.

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

Гусев Е.В. Индивидуальная плодовитость зубаток р. *Anarhichas* в Баренцевом море // Проблемы рыбохозяйственной науки в творчестве молодых. Мурманск: ПИНРО, 1995. С. 252–270.

Дементьева Т.Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: Пищ. пром-сть, 1976. 239 с.

Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.

Добровольский А.Д., Залогин Б.С. Моря СССР. М.: Изд-во МГУ, 1982. 190 с.

Долгов А.В. Некоторые вопросы биологии непромысловых видов рыб Баренцева моря // Проблемы рыбохозяйственной науки в творчестве молодых. Мурманск: ПИНРО, 1995. С. 69–94.

Дольник В.Р. Энергетический обмен и эволюция животных // Успехи соврем. биологии. 1968. Т. 66, вып. 2(5). С. 276–293.

Дольник В.Р. Энергетический метаболизм и размеры животных: Физические основы соотношения между ними // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 6. С. 805–816.

Дольник В.Р. Аллометрия морфологии, функции и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль // Там же. 1982. Т. 43, № 4. С. 435–454.

Дольник В.Р. Аллометрия массы яйца, размера кладки и массы полной кладки у динозавров: Сравнение с современными пресмыкающимися и птицами // Там же. 2001. Т. 62, № 4. С. 275–285.

Европейцева Н.В. Предпочитаемые температуры у личинок рыб // ДАН СССР. 1944. Т. 42, № 3. С. 143–146.

Елаукова Р.Р. Мойва // Белое море: Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб., 1995. С. 77–78. (Исслед. фауны морей; Вып. 42(50), ч. 2).

Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наук. думка, 1972. 148 с.

Заика В.Е. Балансовые уравнения роста животных // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975. С. 25–36.

Заика В.Е., Макарова Н.П. Биологический смысл параметров, входящих в уравнение роста Берталанфи // ДАН СССР. 1971. Т. 199, № 1. С. 242–244.

Зензеров В.С. Морфофункциональные изменения щитовидной железы мойвы *Mallotus villosus villosus* (Müller) в экспериментальных условиях // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, № 1. С. 93–96.

Зотин А.А., Алексеева Т.А., Владимирова И.Г., Зотин А.И. Эволюционная биоэнергетическая ловушка и прогрессивная эволюция животных // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. № 1. С. 5–11.

Зотин Ф.И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. М.: Наука, 1974. 184 с.

Зубов Н.Н. Динамическая океанология. Л.: Гидрометеиздат, 1947. 430 с.

Иванова Е.И. Ихтиофауна и рыбный промысел Карской губы (по материалам Карской экспедиции 1945–1946 гг.) // Пробл. Севера. 1959. Вып. 3. С. 78–90.

Ивлев В.С. О превращении энергии при росте беспозвоночных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1938. Т. 47, вып. 4. С. 267–277.

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

Ивлев В.С. Зависимость интенсивности обмена от размеров рыб // Физиол. журн. СССР. 1954. Т. 40, № 6. С. 717–721.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.

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

Ивлев В.С. Анализ механизма распределения рыб в условиях температурного градиента // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 4. С. 494–499.

Ивлев В.С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося (*Salmo salar* L.) // Вопр. ихтиологии. 1962а. Т. 2, № 1(22). С. 158–168.

Ивлев В.С. Методы определения избираемой температуры // Руководство по методике исследования физиологии рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1962б. С. 344–353.

Ивлев В.С. О параметрах, характеризующих уровни энергетического обмена животных // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1963а. Т. 2. С. 146–151.

Ивлев В.С. Изучение распределения животных в градиентных условиях среды как метод эколого-физиологического анализа // Тр. Севастоп. биол. станции. 1963б. Т. 16. С. 277–281.

Ивлев В.С., Ивлева И.В. Превращение энергии при росте птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53. С. 23–37.

Ивлев В.С., Лейзерович Х.А. Экологический анализ распределения животных в градиентных температурных условиях // Тр. Мурм. мор. биол. ин-та АН СССР. 1960. Вып. 1(5). С. 3–27.

Ивлева И.В. Соотношение трат энергии на рост и дыхание у *Nereis diversicolor* O.F. Müller, выращиваемых при разной температуре // Биология моря. Киев, 1972. Вып. 26. С. 17–27.

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

Карамушко Л.И. Энергетический обмен трески *Gadus morhua morhua* L. Баренцева моря и факторы, определяющие его интенсивность // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. Апатиты: КолНЦ АН СССР, 1989. С. 45–50.

Карамушко Л.И., Орлова Э.Л. Некоторые особенности питания камбаловых рыб в экспериментальных условиях // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики. Мурманск: ПИНРО, 1990. С. 148–159.

Карамушко Л.И., Христиансен Й.Ш. Метаболизм и метаболическая адаптация у рыб высоких широт // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: КолНЦ РАН, 1999. С. 56–61.

Карамушко Л.И., Шатуновский М.И. Количественные закономерности влияния температуры на скорость энергетического обмена у *Gadus morhua morhua*, *Anahichas lupus* и *Pleuronectes platessa* // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, № 1. С. 111–120.

Карамушко Л.И., Шатуновский М.И. Энергетика питания трески *Gadus morhua morhua*, полосатой зубатки *Anahichas lupus* и морской камбалы *Pleuronectes platessa* // Там же. 1994. Т. 34, № 2. С. 260–265.

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, 2001. С. 238–247.

Карзинкин Г.С. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952. 341 с.

Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н. Темпы переваривания у морских рыб. Ч. I // Зоол. журн. 1936. Т. 15, вып. 1. С. 143–168.

Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н. Темпы переваривания у морских рыб. Ч. II // Там же. 1937. Т. 16, вып. 1. С. 728–744.

Кляшторин Л.Б. Энергетика плавания и гидродинамические характеристики активно плывущих рыб // Экспресс-информ. ЦНИИТЭИРХ, 1973. Вып. 6. С. 1–19.

Кляшторин Л.Б. Определение стандартного обмена у рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс, 1978. Ч. 3. С. 79–87.

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

Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. Связь циклических флюктуаций климата и рыбопродуктивности // Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: Тез. докл. Междунар. конф. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2003. С. 27–29.

Кляшторин Л.Б., Сидоренков Н.С. Долгопериодные климатические изменения и флюктуации численности пелагических рыб // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1996. Т. 119. С. 33–54.

Книпович Н.М. Список рыб Белого и Мурманского морей // Ежегодник Зоологического музея императорской Академии наук. СПб., 1897. № 2. С. 144–158.

Книпович Н.М. Определитель рыб морей Баренцова, Белого и Карского. М., 1926. 183 с., 126 рис. (Тр. НИИ по изуч. Севера; Вып. 27).

Кобелев Е.А. Камбалы // Белое море: Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб., 1995. С. 62–67. (Исслед. 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, № 1. С. 62–73.

Ковцова М.В. Морская камбала *Pleuronectes platessa* (L.) // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1986. С. 40–42.

Ковцова М.В. Некоторые особенности размножения и плодовитость морской камбалы Баренцева моря // Биология рыб в морях Европейского Севера. Мурманск: 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. (Биол. ресурсы гидросферы и их использование).

Коноплев Н.П. Опыт исследования многолетних колебаний теплового баланса по судовым наблюдениям в Баренцевом море // Тр. ГОИН. 1955. Вып. 22. С. 284–313.

Константинов К.Г. Мечение донных рыб в Баренцевом море // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, № 2(19) С. 275–280.

Константинов К.Г. Влияние температуры воды на сырьевую базу тралового лова в Баренцевом море // Там же. 1964. Т. 4, № 2(31). С. 255–269.

Константинов К.Г. Использование температуры воды для краткосрочного и долгосрочного прогнозирования траловых уловов в Баренцевом море // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та. 1967а. Вып. 15(19). С. 54–58.

Константинов К.Г. Прогнозирование распределения рыбных концентраций в Баренцевом море по температурному фактору // Тр. ПИНРО. 1967б. Вып. 20. С. 167–178.

Константинов К.Г. Арктоноргежская треска // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. М., 1977. Ч. 1. С. 272–283.

Константинов К.Г., Мухин А.И. О прогнозировании производительности тралового промысла в Баренцевом море // Рыб. хоз-во. 1965. № 2. С. 15–18.

Кошелев Б.В. Особенности воспроизводства рыб в различных водоемах // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985. С. 5–12.

Кудло Б.П. Многолетние изменения температуры воды у побережья Мурманска // Тр. ПИНРО. 1970. Вып. 16, ч. 1. С. 39–53.

Лапин В.И., Лапина Н.Н., Шатуновский М.И. Закономерности внутривидовой изменчивости обменных процессов и характера воспроизводства у рыб // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985. С. 65–77.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журн. 1981. Т. 9, вып. 12.

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

Липская Н.Я., Узарс Д.В., Чекунова В.И., Шатуновский М.И. Некоторые моменты энергетического обмена балтийской трески // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1972. Т. 85. С. 81–85.

Лисовенко Л.А. Некоторые особенности размножения шельфовых рыб Антарктики // Особенности размножения, распределения икры, личинок и молоди массовых видов нототениевых рыб. М.: ОНТИ ВНИРО, 1982. С. 3–16.

Лисовенко Л.А. Репродуктивная биология антарктических рыб в связи с условиями их обитания // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука, 1987. С. 337–357.

Лука Г.И., Ожигин В.К., Панасенко А.Д. Мойва *Mallotus villosus villosus* (Müller) // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1986. С. 7–12.

Мажирина Г.П. Некоторые особенности размножения путассу *Micromesistius poutassou* северо-восточной Атлантики // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, № 5. С. 659–663.

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

Маслов Н.А. Донные рыбы Баренцева моря и их промысел // Тр. ПИНРО. 1944. Вып. 8. С. 3–186.

Маслов Н.А. Семейство тресковых – Gadidae // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л., 1952. С. 100–162.

Маслов Н.А. Советские исследования по биологии трески и других донных рыб Баренцева моря // Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М.: ВНИРО-ПИНРО, 1960. С. 185–231.

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, 1973. 155 с.

Менишуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука, 1971. 196 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.

Милинский Г.И. Биология и промысел морской камбалы Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1938. Вып. 2. С. 59–91.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных: (Анализ на уровне организма). М.: Наука, 1976. 292 с.

Мухин А.И. Зависимость производительности тралового промысла от численности тресковых рыб и температуры воды в южной части Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1967. Вып. 20. С. 179–187.

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

Мухин А.И., Двинина Е.А. Многолетние колебания температуры и солёности воды в весенне-летний период на границе Норвежского и Баренцева морей // Там же. 1982. Вып. 35. С. 98–112.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. 2-е изд. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.

Новиков Г.Г. Зубатка // Белое море: Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб., 1995. С. 67–77. (Исслед. фауны морей; Вып. 42 (50), ч. 2).

Новиков Г.Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 296 с.

Овен Л.С. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наук. думка, 1976. 131 с.

Овен Л.С. Типы нереста рыб в морях низких широт // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985. С. 35–45.

Одум Ю. Экология: В 2 т. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.

Ожигин В.К., Лука Г.И. Некоторые особенности миграций мойвы в зависимости от тепловых условий в Баренцевом море // Биология и промысел мойвы Баренцева моря. Сб. докл. Второго Совет.-Норвеж. симпоз. Мурманск: ПИНРО, 1985. С. 153–168.

Ожигин В.К., Ярагина Н.А., Третьяк В.Л., Ившин В.А. Рост аркто-норвежской трески. Мурманск: ПИНРО, 1996. 60 с.

Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 175 с.

Озернюк Н.Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000а. 264 с.

Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во МГУ, 2000б. 205 с.

Озернюк Н.Д., Булгакова Ю.В. Стандартный метаболизм у рыб и круглоротых: Эволюционные и экологические закономерности // Изв. РАН. Сер. биол. 1997. № 5. С. 571–579.

Орлова Э.Л., Берестовский Е.Г., Попова О.А., Ярагина Н.А. Сезонная динамика интенсивности откорма трески Баренцева моря // Суточные ритмы и рационы питания промысловых рыб Мирового океана. М.: ВНИРО, 1989. С. 4–25.

Павлов Д.А., Новиков Г.Г. Зубатка – возможный объект марикультуры // Теоретические основы аквакультуры. М., 1983. С. 169–170.

Павлов Д.А., Новиков Г.Г. Зубатка – перспективный объект марикультуры в районах Белого и Баренцева морей // Проблемы изучения рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1986. С. 265–266.

Паленичко З.Г. Мойва (*Mallotus villosus*) // Рыбы Белого моря. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1958. С. 89–91.

Печеник Л.Н., Пономаренко В.П., Шепель Л.И. Биология и промысел сайки в Баренцевом море. М.: Пищ. пром-сть, 1973. 67 с.

Поздняков Ю.Ф. О плодовитости мойвы Баренцева моря // ДАН СССР. 1957. Т. 112, № 4. С. 777–778.

Поздняков Ю.Ф. Некоторые данные по биологии и промыслу мойвы Баренцева моря // Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана и их связь с биологическими, гидрологическими и гидрохимическими процессами. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 150–175.

Поздняков Ю.Ф. Материалы о развитии мойвы Баренцева моря // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та. 1960. Вып. 2, № 6. С. 211–225.

Поздняков Ю.Ф. Элективность питания камбал Баренцева моря в экспериментальных условиях // Там же. 1967. Вып. 15 (19). С. 90–96.

Пономарева Л.А. Проникновение арктобореальной фауны в Карское море // ДАН СССР. 1949. Т. 65, № 6. С. 907–909.

Пономаренко В.П. Особенности миграций трески в 1954–1958 гг. по данным мечения в связи с гидрологическими изменениями в южной части Баренцева моря // Там же. 1960. Т. 131, № 6. С. 1464–1467.

Пономаренко В.П. Осенне-зимнее распределение преднерестовых и нерестовых скоплений сайки в Баренцевом море // Тр. Поляр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1963. Вып. 15. С. 177–197.

Пономаренко В.П. Районы и условия нереста сайки в Баренцевом море // Материалы сессии Ученого совета ПИНРО по результатам исследований 1962–1963 гг. Мурманск, 1964. С. 220–226.

Пономаренко В.П. О влиянии промысла на темп роста и половое созревание трески Баренцева моря // Материалы рыбохоз. исслед. Северного бассейна. 1968а. Вып. 11. С. 120–139.

Пономаренко В.П. Миграции сайки в советском секторе Арктики // Тр. Поляр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1968б. Вып. 23. С. 500–512.

Пономаренко В.П., Бойцов В.Д., Ярагина Н.А., Терещенко В.В. Описание вида, его ареал и среда обитания // Треска Баренцева моря: (Биолого-промысловый очерк). Мурманск: ПИНРО, 1996. С. 17–25.

Пономаренко В.П., Пономаренко И.Я., Ярагина Н.А. Изменения роста и полового созревания трески Баренцева моря // Теория формирования численно-

сти и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1985. С. 73–82.

Пономаренко И.Я. Питание, биологические показатели и выживаемость молоди трески (*Gadus morhua morhua* L.) в Баренцевом море: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1973. 29 с.

Пономаренко И.Я. Выживаемость донной молоди трески Баренцева моря и факторы, ее определяющие // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тез. докл. Всесоюз. конф. Мурманск, 1974. С. 165–166.

Пономаренко И.Я. Влияние температурных условий гидрологической зимы на выживание молоди трески и пикши // Тр. Поляр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1978. Вып. 40. С. 125–132.

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.: 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: ПИНРО, 1996. С. 105–140.

Попова В.П. Распределение камбалы в Черном море // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1954. Т. 28. С. 151–159.

Попова В.П. Некоторые закономерности динамики численности камбалы-калкана Черного моря // Тр. Азово-Черномор. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1966. Вып. 24. С. 87–95.

Попова О.А. Некоторые данные по питанию трески в Ньюфаундлендском районе в Северо-Западной Атлантике // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М.: ВНИРО-ПИНРО, 1962. С. 235–253.

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.

Попова О.А. Ритмы откорма и рационы разных популяций атлантической трески // Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования: Тез. докл. Всесоюз. конф. Мурманск: ПИНРО, 1988. С. 47–48.

Попова О.А., Сьерра Л.М. Питание и пищевые взаимоотношения рыб кубинского шельфа // Экология рыб кубинского шельфа. М.: Наука, 1985. С. 64–139.

Постолакий А.И. Жизненный цикл и промысел лабладорской трески. Мурманск: Кн. изд-во, 1972. 118 с.

Проссер Л. Температура // Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. Т. 2. С. 84–209.

Прохоров В.С. Экология мойвы Баренцева моря (*Mallotus villosus villosus* (Müller)) и перспективы ее промыслового использования // Тр. ПИНРО. 1965. Вып. 19. С. 1–71.

Расс Т.С. Нерест мойвы (*Mallotus villosus* Müller) Баренцева моря // Тр. Гос. океаногр. ин-та. 1933. Т. 4, вып. 1. С. 3–34.

Расс Т.С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей М.: МОИП, 1941. 60 с.

Расс Т.С. Географические закономерности размножения и развития рыб в разных климатических поясах // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1977. Т. 109. С. 7–41.

Расс Т.С. Размеры яиц у пойкилотермных животных в разных широтных зонах // Морфологические исследования животных. М., Наука, 1985. С. 165–176.

Расс Т.С. Метамерия позвоночников, величина яиц (икринок) и размеры особей у рыб северных морей // Докл. РАН. 1992. Т. 324, № 5. С. 1131–1135.

Решетников Ю.С. Специфика размножения тропических рыб // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985. С. 12–35.

Решетников Ю.С., Богущая Н.Г., Васильева Е.Д. и др. Список рыбообразных и рыб пресных вод России // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 6. С. 723–771.

Решетников Ю.С., Котляр А.Н., Расс Т.С., Шатуновский М.И. Пятиязычный словарь названий животных: Рыбы. М.: Рус. яз., 1989. 735 с.

Решетников Ю.С., Суханов В.В., Стерлигов А.В. Математическая модель питомника молоди сиговых рыб. М.: Наука, 1990. 148 с.

Родин А.В. Влияние условий внешней среды и кормовой базы на поведение нагульной мойвы в Баренцевом море // Вопросы промысловой океанологии Мирового океана: Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысловой океанологии. Мурманск: ПИНРО, 1977. С. 112.

Родин А.В. Влияние температуры воды на сроки нереста мойвы // Состояние запасов и динамика численности пелагических рыб Мирового океана. Тез. докл. Всесоюз. конф. Калининград, 1979. С. 37–38.

Романенко В.Д., Арсан О.М., Соломатина В.Д. Механизмы температурной акклимации рыб. Киев: Наук. думка, 1991. 192 с.

Свирский А.М., Голованов В.К. Изменчивость терморегуляционного поведения рыб и ее вероятные причины // Успехи соврем. биологии. 1999. Т. 119, вып. 3. С. 259–264.

Свирский А.М., Лапкин В.В. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища. 1. Окунь (*Perca fluviatilis* L.) // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1987. № 76. С. 45–49.

Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.

Серяков Е.И. О годовом ходе температуры воды деятельного слоя незамерзающей части Баренцева моря // Тр. ЛГМИ. 1961. Вып. 10. С. 52–55.

Серяков Е.И. Долгосрочные прогнозы тепловых процессов в Северной Атлантике. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 166 с.

Серяков Е.И. Океанологические основы рыбопромысловых прогнозов // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука, 1987. С. 48–59.

Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высш. шк., 1971. 447 с.

Смирнов А.Н., Смирнов Н.П. Колебания климата и биота Северной Атлантики. СПб.: РГГМУ, 1998. 149 с.

Смирнов Б.П., Кляшторин Л.Б. Оценка физиологического состояния молоди рыб по интенсивности энергетического обмена: Метод. указания. М.: ВНИРО, 1986. 24 с.

Соин С.Г., Новиков Г.Г., Махотин В.В., Павлов Д.А. О некоторых биологических основах интенсификации рыбного хозяйства // Теоретические основы аквакультуры. М., 1983. С. 59–60.

Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1962. Т. 1. 444 с.

Сущенко Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наук. думка, 1972. 195 с.

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

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

Танцюра А.И. О течениях Баренцева моря // Тр. Поляр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1959. Вып. 11. С. 35–53.

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

Татьянkin Ю.В. Распределение молоди трески *Gadus morhua morhua* L., сайды *Pollachius virens* L. и пикши *Melanogrammus aeglefinus* L. в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, № 6(77). С. 1104–1113.

Татьянkin Ю.В. Влияние температуры предварительной адаптации на распределение молоди трески *Gadus morhua morhua* L. и сайды *Pollachius virens* (L.) в температурном градиенте // Там же. 1974. Т. 14, № 5(88). С. 869–874.

Терещенко В.В. Сезонные и межгодовые изменения температуры и солёности воды основных течений на разрезе “Кольский меридиан” в Баренцевом море. Мурманск: ПИНРО, 1997. 71 с.

Тимошенко Ю.К. Особенности распределения и миграции гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandica* Erxl.) в Белом море в 1987 г. // Экология. 1992. № 1. С. 26–33.

Токранов А.М. Некоторые вопросы биологии камчатского крючкороба *Arctedius catchaticus* восточного побережья Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, № 3. С. 415–420.

Травин В.И. Семейство зубатковых – Anarhichadidae // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л., 1952. С. 167–175.

Умнов А.А., Алимов А.Ф. Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 133–139.

Ушаков Б.П. О консервативности белков протоплазмы у видов пойкилотермных животных // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 5. С. 693–706.

Ушаков Б.П. О классификации приспособлений животных и растений и о роли цитозологии в разработке проблемы адаптации // Проблемы цитозологии животных. М.: Л., 1963. С. 5–20.

Ушаков Б.П. Лабильность и эволюционная консервативность теплоустойчивости организма, клеток и белков пойкилотермных животных при изменении температуры среды // Успехи соврем. биологии. 1973. Т. 76, вып. 2 (5). С. 264–278.

Ушаков Б.П. Эволюционное значение температурных адаптаций животных // Там же. 1982. Т. 93, вып. 2. С. 302–319.

Ушаков Н.Г., Ожигин В.К. Формирование численности поколений баренцевоморской мойвы и особенности распределения ее молоди под воздействием океанологических условий // Влияние океанологических факторов на распределение и динамику популяций промысловых рыб Баренцева моря. Мурманск, 1987. С. 215–226.

Фортулатова К.Р., Попова О.А. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 1973. 298 с.

Хмелева Н.Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* (L.) // Биология моря. Киев, 1968. Вып. 15. С. 71–98.

Хоар У., Рендолл Д., Бретт Дж. Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. 408 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.

Христофоров О.Л. Особенности функции воспроизводительной системы сайки // Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов. 1977. № 20. С. 18–27.

Цееб Р.Я., Поздняков Ю.Ф. Экология кильдинской трески: размножение // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука, 1975. С. 227–247.

Чекунова В.И. Скорость и уровень обмена у рыб разных экологических групп // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, № 2(85). С. 312–319.

Чекунова В.И. Энергетический обмен некоторых донных и придонных рыб юго-восточной части Тихого океана // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1978. Т. 120. С. 103–112.

Чекунова В.И., Наумов А.Г. Энергетический обмен и пищевые потребности мраморной нототении *Notothenia rossi marmorata* Fischer (Nototheniidae) // Вопр. ихтиологии. 1982а. Т. 22, № 2. С. 294–302.

Чекунова В.И., Наумов А.Г. Энергетический обмен зеленой нототении (*Notothenia gibberifrons* Lönnb.) района острова Южная Георгия // Характеристика пелагического сообщества моря Скотия и сопредельных вод. М.: ВНИРО, 1982б. С. 76–85.

Черешнев И.А. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, № 5. С. 597–608.

Чернова Н.В. О размножении горбатого липариса *Liparis gibbus* Bean (Scorpaeniformes, Liparidae) // Эколого-физиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. Л.: Наука, 1987. С. 87–94.

Чернова Н.В. Липаровые рыбы Евразийской Арктики. Апатиты: КолНЦ АН СССР, 1991. 112 с.

Чинарина А.Д., Трошичева Н.В. Питание и пищевое поведение морской камбалы при зрительной и обонятельной дерекцепции // Морфофизиологические аспекты изучения рыб и беспозвоночных Баренцева моря. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1982. С. 68–74.

Чинарина А.Д., Трошичева Н.В. Пищевое поведение баренцевоморской камбалы в экспериментальных и естественных условиях // Поведение рыб в связи с техникой рыболовства и организации марикультуры: Материалы Всесоюз. конф. М.: Ин-т эволюц. морфологии и экологии животных, 1983. С. 36–46.

Шатуновский М.И. Годовые балансы вещества и энергии у отдельных возрастных групп трески, пикши, салаки и камбалы // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1978. Т. 120. С. 13–19.

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

Шатуновский М.И., Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф., Масленникова Н.В. Исследования генеративного обмена балтийской трески // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1975. Т. 96, вып. 4. С. 57–62.

Шевелев М.С. Распределение пятнистой и синей зубаток в Баренцевом море в 1971–1975 гг. // Экология и промысел донных рыб Северо-Европейского бассейна. Мурманск: ПИНРО, 1982. С. 66–74.

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

Шевелев М.С. Биология и промысел пятнистой зубатки (*Anarhichas minor* Olafsen) Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 23 с.

Шлейник В.Н., Боркин И.В. Сайка *Boreogadus saida* (Lepechin) // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1986. С. 12–16.

Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. С. 1–86.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: Приспособление и среда. М.: Мир, 1982. Т. 1. 416 с.

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

Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 286 с.

Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1972. 368 с.

Шульман Г.Е., Сигаева Т.Г. Щепкин В.Я. Затраты жира как показатель уровня обмена ставриды во время плавания // ДАН СССР. 1973. Т. 211, № 6. С. 1482–1484.

Шульман Г.Е., Урденко С.Ю. Продуктивность рыб Черного моря. Киев: Наук. думка, 1989. 188 с.

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

Юданов И.Г. Зоогеография сайки (полярной тресочки) в Северном Ледовитом океане // Природа и хозяйство Севера. Мурманск, 1976. Вып. 4. С. 111–113.

Янковский А.Н. Искусственное оплодотворение и вывод мальков мойвы // Тр. Ленингр. научно-исслед. ихтиол. ин-та. 1931. Т. 2. С. 64–66.

Ярагина Н.А., Альбицкая Л.К., Лебедь Н.И., Лукманов Э.Г. Особенности распределения трески в Баренцевом море и основные тенденции развития отечественного промысла в 1989–1994 гг. // Атлантическая треска: Биология, экология, промысел. СПб.: Наука, 1996. С. 164–181.

Ярагина Н.А., Пономаренко В.П., Шевелев М.С. Миграции // Треска Баренцева моря: (Биолого-промысловый очерк). Мурманск: ПИНРО, 1996. С. 26–45.

Яржомбек А.А. Биологические ресурсы роста рыб. М.: ВНИРО, 1996. 168 с.

Яржомбек А.А., Кляшторин Л.Б., Подражанская С.Г. Активный обмен у рыб // Экология. 1977. № 1. С. 65–75.

Яржомбек А.А., Щербина Т.В., Шмаков Н.Ф., Гуссейнов А.Г. Специфическое динамическое действие пищи на обмен веществ у рыб // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, № 4. С. 639–645.

Albers W.D., Anderson P.J. Diet of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, and predation on the northern pink shrimp, *Pandalus borealis*, in Pavlof Bay, Alaska // Fish. Bull. U.S. 1985. Vol. 83. P. 601–610.

Anon. Miljørapport, 1996. Fisken og Havet, særnummer 2. Bergen: Havforskningsinstituttet, 1996. 120 p.

Ashworth A. Metabolic rates during recovery from protein-caloric malnutrition: the need for a new concept of specific dynamic action // Nature. 1969. Vol. 223. P. 407–409.

Averett R.C. The influence of temperature on energy and material utilisation by juvenile coho salmon: PhD thesis. Corvallis (Oregon), 1969.

Bagenal T.B. The ecological and geographical aspects of the fecundity of the plaice // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1966. Vol. 46, N 1. P. 161–186.

Bartels H., Dejours P., Kellogg R.H., Mead J. Glossary on respiration and gas exchange // J. Appl. Physiol. 1973. Vol. 34. P. 549–558.

Basimi R.A., Grove D.J. Studies on feeding, growth and production of a recruited inshore population of *Pleuronectes platessa* (L.) at East Anglesey, North Wales // J. Fish Biol. 1985. Vol. 27, N 6. P. 511–516.

Beamish F.W.H. Swimming endurance of some northwest Atlantic fishes // J. Fish. Res. Board Canada. 1966. Vol. 23, N 3. P. 341–347.

Beamish F.W.H. Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides* // Ibid. 1974. Vol. 31, N 11. P. 1763–1769.

Beamish F.W.H., Trippel E.A. Heat increment: A static or dynamic dimension in bioenergetic models? // Trans. Amer. Fish. Soc. 1990. Vol. 119. P. 649–661.

Beitinger T.L., Fitzpatrick L.C. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish // Amer. Zool. 1979. Vol. 19. P. 319–329.

Beitinger T.L., Magnuson J.J. Influence of social rank and size on thermoselection behaviour of bluegill (*Lepomis macrochirus*) // J. Fish. Res. Board Canada. 1975. Vol. 32. P. 2133–2136.

Berg K. The problem of respiratory acclimatization, illustrated by experiments with *Ancilus flaviatilis* // Hydrobiologia. 1953. Vol. 5, N 4. P. 331–350.

Berman C.H., Quinn T.P. Behavioural thermoregulation and homing by spring chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum), in the Yakima River // J. Fish Biol. 1991. Vol. 39. P. 301–312.

Björnsson B. Swimming speed and swimming metabolism of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to available food: A laboratory study // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. Vol. 50. P. 2542–2551.

Blaikie H.B., Kerr S.R. Effect of activity level on apparent heat increment in Atlantic cod, *Gadus morhua* // Ibid. 1996. Vol. 53. P. 2093–2099.

Blaxter J.H.S. Development: eggs and larvae // Fish physiology / Ed. W.S. Hoar, D.J. Randall. N.Y.: Acad. press, 1969. Vol. 3. P. 177–252.

Blaxter J.H.S. Pattern and variety in development // Fish physiology / Ed. W.S. Hoar, D.J. Randall. N.Y.: Acad. press, 1988. Vol. 11A. P. 1–58.

Blaxter J.H.S., Dickson W. Observations on the swimming speeds of fish // J. Cons. intern. explor. mer. 1959. Vol. 24, N 3. P. 472–479.

Bohle B. Temperaturpreferanse hos torsk (*Gadus morhua* L.) // Fisken og wavet. Ser. B. 1974. N 20. P. 1–28.

Boltz J.M., Siemen M.J., Stauffer J.R., Jr. Influence of starvation on the preferred temperature of *Oreochromis mossambicus* (Peters) // Arch. Hydrobiol. 1987. Vol. 110. P. 143–146.

Boyce S.J., Clarke A. Effect of body size and ration on specific dynamic action in the Antarctic plunderfish, *Harpagifer antarcticus* Nybelin. 1947 // Physiol. Zool. 1997. Vol. 70, N 6. P. 679–690.

Braaten B. Growth of cod in relation to fish size and ration level // Fodevigen rapp. 1984. N 1. P. 677–710.

Brett J.R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon // J. Fish. Res. Board Canada. 1964. Vol. 21. P. 1183–1226.

Brett J.R. The swimming energetics of salmon // Sci. Amer. 1965. Vol. 213. P. 80–85.

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. Canad. Fish. Mar. Serv. Res. Tech. Rep. 1976. N 675. P. 1–43.

Brody S. Bioenergetics and growth. N.Y.: Reinhold, 1945. 1023 p.

Brody S., Procter R.C., Ashworth U.S. Basal metabolism, endogenous nitrogen, creatinine and neutral sulphur excretions as function of body weight // Univ. Missouri Agr. Station. Res. Bull. 1934. Vol. 220. P. 1–40.

Brown C.R., Cameron J.N. The induction of specific dynamic action in channel catfish by infusion of essential amino acids // Physiol. Zool. 1991a. Vol. 64. P. 276–297.

Brown C.R., Cameron J.N. The relationship between specific dynamic action (SDA) and protein synthesis rates in the channel catfish // Ibid. 1991b. Vol. 64. P. 298–309.

Brown J.A.G., Jones A., Matty A.J. Oxygen metabolism of farmed turbot (*Scophthalmus maximus*). 1. The influence of fish size and water temperature on metabolic rate // Aquaculture. 1984. Vol. 36. P. 273–281.

Bryan J.D., Hill L.G., Neill W.H. Interdependence of acute temperature preference and respiration in the plains minnow // Trans. Amer. Fish. Soc. 1984. Vol. 113. P. 557–562.

Bull H.E. Studies on conditional responses in fishes. VII. Temperature perception in teleosts // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1936. Vol. 21. P. 1–27.

Bullock T.H. Homeostatic mechanisms in marine organisms // Perspectives in marine biology. (Calif.). Los Angeles: Univ. Calif. press, 1960. P. 199–210.

Burel C., Person-Le Ruyet J., Gaumet F. et al. Effects of temperature on growth and metabolism in juvenile turbot // J. Fish Biol. 1996. Vol. 49. P. 678–692.

Bushnell P.G., Steffensen J.F., Schurmann H., Jones D.R. Exercise metabolism in two species of cod in arctic waters // Polar Biol. 1994. Vol. 14. P. 43–48.

Butler P.J., Axelsson M., Ehrenström F. et al. Circulating catecholamines and swimming performance in the Atlantic cod, *Gadus morhua* // J. Exp. Biol. 1995. Vol. 141. P. 377–387.

Carter C.G., Brafield A.E. The relationship between specific dynamic action and growth in grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Val.) // J. Fish Biol. 1992. Vol. 40. P. 895–907.

Cech J.J., Jr., Bridges D.W., Rowell D.M., Balzer P.J. Cardiovascular responses of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum), to acute temperature increase // Canad. J. Zool. 1976. Vol. 54. P. 1383–1388.

Chakraborty S.C., Ross L.G., Ross B. Specific dynamic action and feeding metabolism in common carp, *Cyprinus carpio* L. // Comp. Biochem. Physiol. A. 1992. Vol. 103, N 4. P. 809–815.

Chen A., Mishima S. Oxygen consumption of saffron cod, *Eleginus gracilis* (Tilesius) // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1986. Vol. 37. P. 303–308.

Cheng C.-H.C. Origin and mechanism of evolution of antifreeze glycoproteins in polar fish // Fishes of Antarctica: A biological overview / Ed. G. di Prisco, E. Pisano, A. Clarke. Milano: Springer, 1998. P. 311–328.

Cheng C.-H.C., De Vries A.L. The role of antifreeze glycopeptides and peptides in the freezing avoidance of cold-water fish // Life under extreme conditions / Ed. G. di Prisco. B.; Heidelberg: Springer, 1991. P. 1–14.

Chen L., De Vries A.L., Cheng C.-H.C. Evolution of antifreeze glycoprotein gene from a trypsinogen gene in Antarctic notothenioid fish // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1997. Vol. 94. P. 3811–3816.

Chen L.E. The effects of water temperature on the seasonal distribution and growth of walleye pollack *Theragra chalcogramma* (Pallas), in the southeast Bering Sea: M. Sci. thesis. Fairbanks, 1983. 92 p.

Childress J.J. Respiratory rate and depth of occurrence of midwater animals // Limnol. Oceanol. 1971. Vol. 16, N 1. P. 104–106.

Childress J.J., Taylor S.M., Galliet G.M., Price M.H. Patterns of growth, energy utilization and reproduction in some meso- and bathypelagic fishes of Southern California // Mar. Biol. 1980. Vol. 61, N 1. P. 27–40.

Christiansen J.S. Food consumption and growth of rate variation in male and female polar cod (*Boreogadus saida*) // ICES C.M. 1995. Theme session P. N 9. 10 p.

Christiansen J.S. Unique Arctic environment in the Porsangerfjord: Possibly a separate stock of Polar cod // Fiskeriforskning info. 1999. N 8. P. 1–2.

Christiansen J.S., Johnsen H.K., Jobling M. The combined effect of ambient temperature and enforced swimming activity on body temperature of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) // J. Therm. Biol. 1991. Vol. 16. P. 351–355.

Christiansen J.S., Siikavuopio S.I. Survival and growth of post-spawning capelin (*Mallotus villosus*) – an introductory report from a laboratory study // ICES C.M. 1998. N 8. P. 1–11.

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

Clark D.S., Green J.M. Seasonal variations temperature preference of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*), with evidence supporting an energetic basis for their diel vertical migration // Canad. J. Zool. 1991. Vol. 69. P. 1302–1307.

Clarke A. Life in cold water: The physiological ecology of polar marine ectotherms // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1983. Vol. 21. P. 341–453.

Clarke A. Cold adaptation // J. Zool. 1991a. Vol. 225. P. 691–699.

Clarke A. What is cold adaptation and how should we measure it? // Amer. Zool. 1991b. Vol. 31. P. 81–92.

Clarke A. Temperature and extinction in the sea: A physiologist's view // Paleobiology. 1993. Vol. 19. P. 499–518.

Clarke A. Temperature and energetics: An introduction to cold ocean physiology // Cold ocean physiology / Ed. H.O. Pörtner, R.C. Playle. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1998. P. 3–30.

Clarke A., Johnston I.A. Evolution and adaptive radiation of Antarctic fishes // Trends Ecol. Evol. 1996. Vol. 11, N 5. P. 212–218.

Clarke A., Johnston N.M. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish // J. Anim. Ecol. 1999. Vol. 68. P. 893–905.

Coleman J.S., Heckathorn S.A., Hallberg R.L. Heat-shock proteins and thermotolerance: Linking molecular and ecological perspectives // Trends Ecol. Evol. 1995. Vol. 10, N 8. P. 305–306.

Cossins A.R., Bowler K. Temperature biology of animals. L.: Chapman and Hall, 1987.

Coulson R.A., Herbert J.D., Fernandez T. Energy for amino acid absorption, transport and protein synthesis in vivo // Comp. Biochem. Physiol. A. 1978. Vol. 60, N 1. P. 13–20.

Coutant C.C. Compilation of temperature preference data // J. Fish. Res. Board Canada. 1977. Vol. 34. P. 739–745.

Coutant C.C. Thermal preference: When does an asset become a liability? // Environ. Biol. Fish. 1987. Vol. 18. P. 161–172.

Crawshaw L.I., Hammel H.T. Behavioural thermoregulation in two species of Antarctic fish // Life Sci. 1971. Vol. 10. P. 1009–1020.

Cui Y., Liu J. Comparison of energy budget among six teleosts. II. Metabolic rates // Comp. Biochem. Physiol. A. 1990. Vol. 97. P. 169–174.

Cyr D.G., Eales J.G. Interrelationships between thyroidal and reproductive endocrine systems in fish // Rev. Fish. Biol. Fish. 1996. Vol. 6. P. 165–200.

Daan N. A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod, *Gadus morhua* // Netherl. J. Sea Res. 1973. Vol. 6. P. 479–517.

Dannevig G. Merking av torsk i Lofoten 1947–1949 // Fisk. Dir. Smaskr. 1949. Vol. 1. P. 1–22.

Davenport J., Kjorsvik E., Haug T. Appetite, gut transit, oxygen uptake and nitrogen excretion in captive Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L., and lemon sole, *Microstomus kitt* (Walbaum) // Aquaculture. 1990. Vol. 90. P. 267–277.

Daxboeck C., Heming T.A. Bimodal respiration in the intertidal fish, *Xiphister atropurpureus* (Kittlitz) // Mar. Behav. Physiol. 1982. Vol. 9. P. 23–33.

Deacon N., Hecht T. Observations on the thermoregulatory behaviour of juvenile spotted grunter, *Pomadourys commersonnii* (Haemulidae: Pisces) // J. Appl. Ichthyol. 1995. Vol. 11. P. 100–110.

Dementyeva T.F., Mankevich E.M. Changes in the growth rate of the Barents Sea cod as affected by environmental factors // ICNAF. 1965. Special publ., N 6. P. 571–577.

De Morais L.T. Growth and respiration of two pleuronectiform juveniles from a western Mediterranean Bay // *J. Fish Biol.* 1985. Vol. 27. P. 459–468.

Deng G., Andrews D.W., Laursen R.A. Amino acid sequence of a new type of antifreeze protein, from the longhorn sculpin, *Myoxocephalus octodecimspinosus* // *FEBS Lett.* 1997. Vol. 402. P. 17–20.

De Silva C. Development of the respiratory system in herring and plaice larvae // *Early life history of fish* / Ed. J.H.S. Blaxter. B.: Springer, 1974. P. 465–485.

Despatie S.-P., Castonguay M., Chabot D., Audet C. Final thermal preferendum of Atlantic cod: effect of food ration // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 2001. Vol. 130. P. 263–275.

De Vries A.L. Biological antifreeze agents in cold-water fishes // *Comp. Biochem. Physiol. A.* 1982. Vol. 73, N 4. P. 627–640.

De Vries A.L. Antifreeze peptides and glycopeptides in cold-water fishes // *Annu. Rev. Physiol.* 1983. Vol. 45. P. 245–260.

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

De Vries A.L., Lin Y. The role of glycopeptides antifreezes in the survival of Antarctic fishes // *Adaptations within Antarctic ecosystems* / Ed. A.L. Liano. Wash. (D.C.): Smithsonian Inst., 1977. P. 439–458.

Dickson R.R., Midttun L., Mukhin A.I. The hydrographic conditions in the Barents Sea in August–September 1965–1968 // *International 0-group fish surveys conditions in the Barents Sea, 1965–1968* / Ed. O. Dragesund. Copenhagen, 1970. P. 3–24. (Intern. Couns. Explor. Sea Cooperative Res. Rep. Ser. A; N 18).

Dorrien C.F. von. Reproduction and larval ecology of the Arctic fish species *Arctiellus atlanticus* (Cottidae) // *Polar Biol.* 1996. Vol. 16. P. 401–407.

Dos Santos J., Jobling M. Gastric emptying in cod, *Gadus morhua* L.: Effects of food particle size and dietary energy content // *J. Fish Biol.* 1988. Vol. 33, N 4. P. 511–516.

Doudoroff P. Reaction of marine fishes to temperature gradients // *Biol. Bull. Woods Hole.* 1938. Vol. 75, N 3. P. 494–509.

Drud Jordan A., Jungersen M., Steffensen J.F. Oxygen consumption of East Siberian cod: No support for the metabolic cold adaptation theory // *J. Fish Biol.* 2001. Vol. 59, N 4. P. 818–823.

Du Preez H.H., Strydom W., Winter P.E.D. Oxygen consumption of two marine teleosts, *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) and *Lithognathus lithognathus* (Cuvier, 1830) (Teleostei: Sparidae) // *Comp. Biochem. Physiol. A.* 1986. Vol. 85, N 2. P. 313–331.

Duthie G.G. Physiological responses of flatfish to temperature: A comparative study: Ph. D. Thesis. Aberdeen, 1980. 97 p.

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., Clarke A. A comparison of adaptive radiation of antarctic fish with those of nonantarctic fish // *Fishes of Antarctica: A biological overview* / Ed. G. di Prisco, E. Pisano, A. Clarke. Springer, 1998. P. 3–26.

Edwards D.G., Cech J.J., Jr. Aquatic and aerial metabolism of juvenile monkeyface prickleback, *Cebidichthys violaceus*, an intertidal fish of California // *Comp. Biochem. Physiol. A.* 1990. Vol. 96, N 1. P. 61–65.

Edwards R.R.C. An assessment of the energy cost of gill ventilation in the plaice (*Pleuronectes platessa* L.) // *Comp. Biochem. Physiol. A.* 1971. Vol. 40. P. 391–398.

Edwards R.R.C., Blaxter J.H.S., Gopalan U.K., Mathew C.V. A comparison of standard oxygen consumption of temperate and tropical bottom living marine fish // *Comp. Biochem. Physiol.* 1970. Vol. 34. P. 491–495.

Edwards R.R.C., Blaxter J.H.S., Gopalan U.K. et al. Feeding, metabolism, and growth of tropical flatfish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1971. Vol. 6. P. 279–300.

Edwards R.R.C., Finlayson D.M., Steele J.H. The ecology of 0-group plaice and common dabs in Loch Ewe. II. Experimental studies of metabolism // Ibid. 1969. Vol. 3. P. 1–17.

Edwards R.R.C., Finlayson D.M., Steele J.H. An experimental study of the oxygen consumption, growth and metabolism of the cod (*Gadus morhua* L.) // Ibid. 1972. Vol. 8, N 3. P. 299–309.

Ege K.A. On the relation between the temperature and the respiratory exchange in fishes // Intern. Rev. Gesamt. Hydrobiol. Hydrogr. 1914. Vol. 6. P. 48–55.

Elliott I.M. Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. // Freshwater Biol. 1972. Vol. 2. P. 1–18.

Fanta E., Lucchiari P.H., Bacila M. The effect of temperature increase on the behavior of Antarctic fish // Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 1989. Vol. 2. P. 123–130.

Farrell A.P., Daxboeck C. Oxygen uptake in the lingcod, *Ophiodon elongatus*, during progressive hypoxia // Canad. J. Zool. 1981. Vol. 59. P. 1272–1275.

Finley K.J., Bradstreet M.S.W., Miller G.W. Summer feeding ecology of harp seals (*Phoca groenlandica*) in relation to Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Canadian high Arctic // Polar Biol. 1990. Vol. 10. P. 609–618.

Fletcher G.L., Hew C.L., Joshi S.B. Isolation and characterization of antifreeze glycoproteins from the frostfish, *Microgadus tomcod* // Canad. J. Zool. 1982. Vol. 60. P. 348–355.

Fletcher G.L., King M.J., Kao M.H. Low temperature regulation of antifreeze glycopeptide levels in atlantic cod (*Gadus morhua*) // Ibid. 1987. Vol. 65. P. 227–233.

Flowerdew M.W., Grove D.J. An energy budget for juvenile thicklip mullet, *Crenimugil labrosus* (Risso) // J. Fish Biol. 1980. Vol. 17. P. 395–410.

Forberg K.G. Maturity classification and growth of capelin, *Mallotus villosus* (M), oocytes // Ibid. 1983. Vol. 22. P. 485–496.

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

Fortier L., Gilbert M., Ponton D. et al. Impact of freshwater on a subarctic coastal ecosystem under seasonal ice (Southeastern Bay, Canada). III. Feeding success of marine fish larvae // J. Mar. Syst. 1996. Vol. 7. P. 251–265.

Fox H.M. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes. IV // Proc. Zool. Soc. London A. 1936. Vol. 106. P. 945–955.

Fox H.M. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes. III // Ibid. 1939. Vol. 108. P. 501–505.

Fox H.M. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes. II // Ibid. 1940. Vol. 109. P. 141–156.

Fox H.M., Wingfield C.A. Activity of *Pandalus* from different latitudes // Ibid. 1937. Vol. 107. P. 275–282.

Frame D.W. Conversion efficiency and survival of young winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) under experimental conditions // Trans. Amer. Fish. Soc. 1974. Vol. 102. P. 614–617.

Fry F.E.J. Effect of the environment on animal activity // Univ. Toronto Biol. 1947. N 55. P. 1–62.

Fry F.E.J. The aquatic respiration of fish // The physiology of fishes / Ed. M.E. Brown. N.Y.: Acad. press, 1957. Vol. 1. P. 1–63.

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

Fry F.E.J. Responses of vertebrate poikilotherms to temperature // Thermobiology / Ed. A.H. Rose. N.Y.: Acad. press, 1967. P. 375–410.

Fry F.E.J. The effect of environmental factors on the physiology of fish // Fish physiology / Ed. W.S. Hoar, D.J. Randall. N.Y.: Acad. press, 1971. Vol. 6. P. 1–98.

Fukuchi M. Some aspects of bioenergetics of walleye pollock (*Theragra chalcogramma* Pallas) at early life stages: Ph.D. thesis. Hakodate, 1976. 60 p.

Garrow J.S. Specific dynamic action // Energy balance in man / Ed. M. Appelbaum. P.: Masson, 1973. P. 209–218.

Garrow J.S. Energy balance and obesity in man. Amsterdam; L.: North-Holland, 1974. 150 p.

Gärtner K. PC-baseret system for kontinuerlig registrering af data relateret til posisjonering av fisk ved hjelp av DSP-prosessoren WE DSP32 og en ekstern kontrollenhet. Diplomopgave i anvendt fysikk / Dep. of Appl. Phys., Univ. of Tromsø. Tromsø, 1996.

Gehlbach F.R., Bryan C.L., Reno H.A. Thermal ecological features of *Cyprinodon elegans* and *Gambusia nobilis*, endangered Texas fishes // Texas J. Sci. 1978. Vol. 30. P. 99–101.

Gjøsæter H. The population biology and exploitation of capelin (*Mallotus villosus*) in the Barents Sea // Sarsia. 1998. Vol. 83. P. 453–496.

Gjøsæter H., Loeng H. Growth of the Barents Sea capelin, *Mallotus villosus*, in relation to climate // Environ. Biol. Fishes. 1987. Vol. 20, N 4. P. 293–300.

Greer-Walker M., Harden-Jones F.R., Arnold G.P. The movements of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) tracked in the open sea // J. Cons. intern. explor. mer. 1978. Vol. 38, N 1. P. 58–86.

Hall S.I. Maximum daily ration and pattern of food consumption in haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.), and dab *Limanda limanda* (L.) // J. Fish Biol. 1987. Vol. 31. P. 479–491.

Hamada A., Ida T. Studies of specific dynamic action of fishes. I. Various conditions affecting values of measurement // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1973. Vol. 39. P. 1231–1235.

Hammer C. Fatigue and exercise tests with fish // Comp. Biochem. Physiol. A. 1995. Vol. 112. P. 1–20.

Hansen P.M. Grønlandske erhwry. I. Nyttfisk de grønlandske farvande. København, 1961. 84 s.

Harden-Jones F.R. Fish migrations. L.: Arnold, 1968.

Haro A.J. Thermal preferenda and behavior of Atlantic eels (genus *Anguilla*) in relation to their spawning migration // Environ. Biol. Fish. 1991. Vol. 31. P. 171–184.

Hatanaka M., Kosaka M., Sato J. Growth and food consumption in plaice. 1. *Limanda yokohamae* (Gunther) // Johoku J. Agr. Res. 1956. Vol. 7, N 2. P. 151–162.

Haug T., Nilssen K.T. Ecological implications of harp seal *Phoca groenlandica* invasions in Northern Norway // Whales, seals, fish and man / Ed. A.S. Blix, L. Walløe, Ø. Ulltang. Amsterdam: Elsevier, 1995. P. 545–556.

Hawkins A.D., Soofiani N.M., Smith G.W. Growth and feeding of juvenile cod, *Gadus morhua* L. // J. Cons. intern. explor. mer. 1985. Vol. 42. P. 11–32.

He P. Swimming endurance of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L., at low temperature // Fish. Res. 1991. Vol. 12. P. 65–73.

He P., Wardle C.S. Endurance at intermediate swimming speeds of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L., herring, *Clupea harengus* L., and saithe, *Pollachius virens* L. // J. Fish Biol. 1988. Vol. 33. P. 255–266.

Hemmingsen E.A., Douglas E.L., Grigg G.C. Oxygen consumption in an Antarctic hemoglobin-free fish, *Pagetopsis macropterus*, and in three species of *Notothenia* // Comp. Biochem. Physiol. 1969. Vol. 29. P. 467–470.

Hepher B. Nutrition of pond fishes. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1988.

Herskin J., Steffensen J.F. Energy savings in sea bass swimming in a school: Measurements of tail beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds // J. Fish Biol. 1998. Vol. 53. P. 366–376.

Hickman C.P. The osmoregulatory role of the thyroid gland in the starry flounder, *Platichthys stellatus* // Canad. J. Zool. 1959. Vol. 37. P. 997–1060.

Hislop J.R.G. A comparison of the reproductive tactics and strategies of cod, haddock, whiting and Norway pout in the North Sea // Fish reproduction: Strategies and tactics / Ed. G.W. Potts, R.J. Wootton. L.: Acad. press, 1984. P. 311–329.

Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe reviewed in the light of biological research // Rapp. et proc.-verb. rèun. Cons. intern. explor. mer. 1914. Vol. 20. P. 1–228.

Hoar W.S., Randall D.J., Brett J.R. Fish physiology. Vol. 8. Bioenergetics and growth. N.Y.: Acad. press, 1979. 786 p.

Hoffmann A.A. Acclimation: increasing survival at a cost // Trends Ecol. Evol. 1995. Vol. 10, N 1. P. 1–2.

Holeton G.F. Metabolic cold adaptation of polar fish: Fact or artefact? // Physiol. Zool. 1974. Vol. 47, N 3. P. 137–152.

Hop H., Graham M. Respiration of juvenile Arctic cod (*Boreogadus saida*): effects of acclimation, temperature, and food intake // Polar Biol. 1995. Vol. 15. P. 359–367.

Hop H., Welch H.E., Crawford R.E. Population structure and feeding ecology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools the Canadian High Arctic // Fish ecology in Arctic North America / Ed. J. Reynolds. Bethesda, Maryland, 1997. P. 68–80. (Amer. Fish. Soc. Symp.; N 19).

Houlihan D.F. Protein turnover in ectotherms and its relationships to energetics // Adv. Comp. Environ. Physiol. 1991. Vol. 1. P. 1–43.

Houlihan D.F., Carter C.G., McCarthy I.D. Protein turnover in animals // Nitrogen metabolism and excretion / Ed. P.J. Walsh, P. Wright. Boca Raton: CRC press, 1995a. P. 1–32.

Houlihan D.F., Hall S.J., Gray C., Noble B.S. Growth rates and protein turnover in Atlantic cod, *Gadus morhua* // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. P. 951–964.

Houlihan D.F., Pedersen B.H., Steffensen J.F., Brechin J. Protein synthesis, growth and energetics in larval herring (*Clupea harengus*) at different feeding regimes // Fish. Physiol. Biochem. 1995b. Vol. 14. P. 195–208.

Hsiao K.C., Cheng C.-H.C., Fernandes I.E. et al. An antifreeze glycopeptide gene from the Antarctic cod *Notothenia coriiceps neglecta* encodes a polypeptide of high peptide copy number // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1982. Vol. 87. P. 9265–9269.

Hubold G. Zur Ökologie der Fische im Weddellmeer // Ber. Polarforsch. 1992. Bd. 103. S. 1–157.

Huebner J.D., Langton R.W. Rate of gastric evacuation for winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. Vol. 39. P. 356–360.

Hughes G.M., Al-Kadhomy N.K. Changes in scaling of respiratory systems during the development of fishes // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1988. Vol. 68, N 3. P. 489–498.

Huisman A.E. Food conversion efficiencies at maintained and production levels for carp, *Cyprinus carpio* L., and rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // Aquaculture. 1976. Vol. 9. P. 259–273.

Hureau J.-C., Petit D., Fine J.M., Marneux M. New cytological, biochemical and physiological data on the colorless blood of the Channichthyidae (Pisces, Teleosteans, Perciformes) // Adaptations within Antarctic ecosystems / Ed. G.A. Llano. Wash. (D.C.): Smithsonian Inst., 1977. P. 459–477.

Hurley D.A., Woodall W.L. Responses of young pink salmon to vertical temperature and salinity gradients // Intern. Pacif. Salmon Fish. Commun. Progr. Rep. 1968. N 19. P. 1–67.

Hutchison V.H., Maness J.D. The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms // Amer. Zool. 1979. Vol. 19. P. 367–384.

Ikeda T.I. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature // Mar. Biol. 1985. Vol. 85. P. 1–11.

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

Innes A.J., Wells R.M.G. Respiration and oxygen transport functions of the blood from an intertidal fish, *Helcogramma medium* (Tripterygiidae) // *Environ. Biol. Fish.* 1985. Vol. 14, N 2/3. P. 213–226.

Ivlev V.S. Eine Mikromethode sur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen // *Biochem. Ztschr.* 1934. Bd. 275. S. 1–2.

Javard M.Y., Anderson J.M. Influence of starvation on selected temperature of some salmonids // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1967. Vol. 24. P. 1515–1519.

Jensen A.S. Concerning a change of climate during recent decades in the Arctic and Subarctic Regions, from Greenland in the west to Eurasia in the east, and contemporary biological and geophysical changes // *Det. Kgl. Danske. Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* 1939. Vol. 14, N 8. P. 3–76.

Jensen A.S. Contributions to the ichthyofauna of Greenland // *Spolia Zool. Mus. Hauniensis.* 1948. Vol. 5, N 15. P. 79–92.

Jobling M. The influence of feeding on the metabolic rate in fishes: A short review // *J. Fish Biol.* 1981a. Vol. 18. P. 385–400.

Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // *Ibid.* 1981b. Vol. 19. P. 439–455.

Jobling M. A study of some factors affecting rates of oxygen consumption of plaice, *Pleuronectes platessa* L. // *Ibid.* 1982. Vol. 20. P. 501–516.

Jobling M. Towards an explanation of specific dynamic action (SDA) // *Ibid.* 1983. Vol. 23. P. 549–555.

Jobling M. Growth // *Fish energetics: New perspectives* / Ed. P. Tytler, P. Calow. L.; Sydney: Croom Helm, 1985. P. 213–230.

Jobling M. A review of the physiological and nutritional energetics of cod, *Gadus morhua* L., with particular reference to growth under farmed condition // *Aquaculture.* 1988. Vol. 70. P. 1–19.

Jobling M. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning // *Fish ecophysiology*. L.: Chapman and Hall, 1993. P. 1–44. (Fish and Fisheries Ser.; Vol. 9).

Jobling M. Fish bioenergetics. L.: Chapman and Hall, 1994. 309 p.

Jobling M. Environmental biology of fishes. L.: Chapman and Hall, 1995. 455 p.

Jobling M. The influence of environmental temperature on growth and conversion efficiency in fish // *ICES C.M.* 1995. P. 4.

Jobling M., Davies P.S. Effects of feeding on the metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa* L. // *J. Fish Biol.* 1980. Vol. 16. P. 629–638.

Jobling M., Gwyther D., Grove D.I. The effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the *Limanda limanda* (L.) // *Ibid.* 1977. Vol. 10. P. 291–298.

Johannessen O.M., Miles M., Bjørge E. The Arctic's shrinking sea ice // *Nature.* 1995. Vol. 376. P. 126–127.

Johansen P.H. Female pheromone and the behaviour of male guppies (*Poecilia reticulata*) in a temperature gradient // *Canad. J. Zool.* 1985. Vol. 63. P. 1211–1213.

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., Battam J. Feeding energetics and metabolism in demersal fish species from Antarctic, temperate and tropical environments // *Mar. Biol.* 1993. Vol. 115. P. 7–14.

Johnston I.A., Camm J.P., White M.G. Specialisation of swimming muscles in the pelagic antarctic fish, *Pleurogramma antarcticum* // Ibid. 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 // Ibid. 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. The rate of elimination of food from the stomachs of haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, cod, *Gadus morhua* and whiting, *Merlangius merlangus* // J. Cons. intern. explor. mer. 1974. Vol. 35, N 3. P. 225–243.

Jones R. Estimates of food consumption of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and cod (*Gadus morhua*) // Ibid. 1978. Vol. 38, N 1. P. 18–27.

Jørgensen J.B., Mustafa T. The effect of hypoxia on carbohydrate metabolism in flounder (*Platichthys flesus* L.). I. Utilization of glycogen and accumulation of glycolytic end products in various tissues // Comp. Biochem. Physiol. B. 1980. Vol. 67. P. 243–248.

Kausch H. The influence of spontaneous activity on the metabolic rate of starved and fed young carp (*Cyprinus carpio* L.) // Verh. Verein. Limnol. 1969. Vol. 17. P. 669–679.

Kelsch S.W., Neill W.H. Temperature preference versus acclimation in fishes: selection for changing metabolic optima // Trans. Amer. Fish. Soc. 1990. Vol. 119. P. 601–610.

Kerstens A., Lomholt J.P., Johansen K. The ventilation, extraction and uptake of oxygen in indisturbed flounders, *Platichthys flesus*: responses to hypoxia acclimation // J. Exp. Biol. 1979. Vol. 83. P. 169–179.

Keys A. The measurements of the respiratory exchange of aquatic animals // Biol. Bull. 1930. Vol. 59. P. 187–198.

Kleiber M. The fire of life: An introduction to animal energetics. N.Y.; L.: Wiley, 1961. 454 p.

Kock K.-H. Antarctic fish and fisheries. Cambridge; N.Y.: Cambridge Univ. press, 1992.

Kock K.-H., Kellermann A. Reproduction of Antarctic notothenioid fish // Antarct. Sci. 1991. Vol. 3. P. 125–150.

Krebs H.A. The metabolic fate of amino acids // Mammalian protein metabolism / Ed. H.N. Munro, J.B. Allison. N.Y.: Acad. press, 1964. Vol. 1. P. 125–176.

Krogh A. The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals // Intern. Ztschr. phys.-chem. Biol. 1914. Vol. 1. P. 491–508.

Krogh A. The respiratory of exchange of animals and man. L.: Longmans, Green, 1916. 173 p.

Kwain W.-H., McCauley R.W. Effects of age and overhead illumination on temperatures preferred by underyearling rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in a vertical temperature gradient // J. Fish. Res. Board Canada. 1978. Vol. 35. P. 1430–1433.

Lefrançois C., Claireaux G. Influence of ambient oxygenation and temperature on metabolic scope for heart rate in the common sole *Solea solea* // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2003. Vol. 259. P. 273–284.

Livingston P.A., Dwyer D.A., Wenker D.L. et al. Trophic interactions of key fish species in the eastern Bering Sea // Intern. North Pasif. Fish. Commun. Bull. 1986. N 47. P. 49–65.

Loeng H. A review of the sea ice conditions of the Barents Sea and the area west of Spitsbergen // Fisken Hav. 1979. N 2. P. 29–75.

Loeng H., Vinje T.E. On the sea ice conditions in the Greenland and Barents Seas // Proc. of the Fifth Intern. conf. on port and ocean engineering and Arctic conditions. Trondheim: Norw. Inst. of Technology, 1979. P. 163–176.

Love R.M. The food fishes: Their intrinsic variation and practical implications. L.: Farrand press, 1988. 276 p.

Lyndon A.R., Houlihan D.F., Hall S.J. The effect of short-term fasting and single meal on protein synthesis and oxygen consumption in cod *Gadus morhua* // J. Comp. Physiol. B. 1992. Vol. 162. P. 209–215.

Mac M.J. Effects of ration size on preferred temperature of lake charr *Salvelinus namaycush* // Environ. Biol. Fish. 1985. Vol. 14. P. 227–231.

Macdonald J.S., Waiwood K.G., Green R.H. Rates of digestion of different prey in Atlantic cod (*Gadus morhua*), ocean pout (*Macrozoarces americanus*), winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) // Canad. J. Zool. 1982. Vol. 39. P. 651–659.

Macdonald J.S., Montgomery J.C., Wells R.M. Comparative physiology of Antarctic fishes // Adv. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1987. Vol. 24. P. 321–377.

Macdonald J.S., Waiwood K.G. Feeding chronology and daily ration calculations for winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*), American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) and ocean pout (*Macrozoarces americanus*) in Passamaguoddy Bay, New Brunswick // Canad. J. Zool. 1987. Vol. 65. P. 499–503.

Machida Y. Study of specific dynamic action on some freshwater fish // Rep. USA Mar. Biol. Inst. 1981. Vol. 3. P. 1–50.

MacIsaac P.F., Goff G.P., Speare D.J. Comparison of routine oxygen consumption rates of three species of pleuronectids at three temperatures // J. Appl. Ichthyol. 1997. Vol. 13. P. 171–176.

MacKinnon J.C. Metabolism and its relationship with growth rate of American plaice, *Hippoglossoides platessoides* Fabr. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1973. Vol. 11. P. 297–310.

Magnuson J.J., Crowder L.B., Medwick P.A. Temperature as an ecological resource // Amer. Zool. 1979. Vol. 19. P. 331–343.

Maresca B., Patriarca E., Goldenberg C., Sacco M. Heat shock and cold adaptation in Antarctic fishes: A molecular approach // Comp. Biochem. Physiol. B. 1988. Vol. 90, N 3. P. 623–629.

Marshall N.B. Egg size in Arctic, Antarctic and deep-sea fishes // Evolution. 1953. Vol. 7. P. 328–341.

Martin K.L.M. Facultative aerial in an intertidal sculpin, *Clinocottus analis* // Physiol. Zool. 1991. Vol. 64. P. 1341–1355.

Matty A.J. Fish endocrinology. Worcester: Croom Helm, 1985.

McCauley R.W. Laboratory methods for determining temperature preference // J. Fish. Res. Board Canada. 1977. Vol. 34. P. 749–752.

McCauley R.W., Reynolds W.W., Huggins N.H. Photokinesis and behavioural thermoregulation in adult sea lampreys (*Petromyzon marinus*) // J. Exp. Zool. 1977. Vol. 202. P. 431–437.

McKenzie R.A. The relation of the cod to water temperatures // Canad. Fisherman. 1934. Vol. 21, N 7. P. 11–14.

McMahon T. Size and shape in biology // Science. 1973. Vol. 179. P. 1201–1204.

Midttun L., Loeng H. Climatic variations in the Barents Sea // The effect of oceanographic conditions on distribution and population dynamics of commercial fish stocks in the Barents Sea / Ed. H. Loeng. Bergen: Inst. Mar. Res., 1987. P. 13–27.

Mikhail M.Y., Welch H.E. Biology of Greenland cod, *Gadus ogac*, at Saqvaquac, northwest coast of Hudson Bay // Environ. Biol. Fish. 1989. Vol. 26. P. 49–62.

Miura T., Suzaki N., Nagoshi M., Yamamura K. The rate of production and food consumption of the biwamasu, *Oncorhynchus rhodurus*, population in Lake Biwa // Res. Popul. Ecol. 1976. N 17. P. 135–154.

Montgomery J.C., Macdonald J.A. Performance of motor systems in Antarctic fishes // J. Comp. Physiol. B. 1984. Vol. 154. P. 363–368.

Morgan V.J. Ration level and temperature preference of American plaice // Mar. Behav. Physiol. 1993. Vol. 24. P. 117–122.

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.

Morris H.R., Thompson M.R., Osuga D.T. et al. Antifreeze glycoproteins from the blood of an Antarctic fish // J. Biol. Chem. 1978. Vol. 253. P. 5155–5162.

Moss J.L. Summer selection of thermal refuges by striped bass in Alabama reservoirs and tailwaters // Trans. Amer. Fish. Soc. 1985. Vol. 114. P. 77–83.

Muir B.S., Niimi A.J. Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (*Kuhlia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming and food consumption // J. Fish. Res. Board Canada. 1972. Vol. 29. P. 67–77.

Neill W.H. Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments // Amer. Zool. 1979. Vol. 19. P. 305–317.

Neill W.H., Magnuson J.J., Chipman G.G. Behavioral thermoregulation by fishes: A new experimental approach // Science. 1972. Vol. 176. P. 1443–1445.

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, N 2. P. 330–354.

Nelson J.S. Fishes of the world. 2nd ed. N.Y.: Wiley, 1984.

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

Nilssen K.T., Pettersen O.-P., Folkow L., Haug T. Food consumption estimates of Barents Sea harp seals // NAMMCO Sci. Publ. 2000. N 2. P. 9–27.

Nonnotte G., Kirsch R. Cutaneous respiration in seven sea-water teleosts // Respirat. Physiol. 1978. Vol. 35. P. 111–118.

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.

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

Ogilvie D.M., Anderson J.M. Effect of DDT on temperature selection by young Atlantic salmon *Salmo salar* // J. Fish. Res. Board Canada. 1965. Vol. 22. P. 503–512.

O'Grady S.M., Schrag J.D., Raymond J.A., De Vries A.L. Comparison of antifreeze glycoproteins from Arctic and Antarctic fishes // J. Exp. Zool. 1982. Vol. 224. P. 177–185.

Olla B.L., Studholme A.L., Bejda A.J. Behavior of juvenile bluefish *Pomatomus saltatrix* in vertical thermal gradients: Influence of season, temperature acclimation and food // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 23. P. 165–177.

Pandian T.J. Fish // Animal energetics. San Diego (Calif.): Acad. press, 1987. Vol. 2: Bivalvia through Reptilia / Ed. T.J. Pandian, F.J. Vernberg. P. 357–465.

Paul A.J. Respiration of juvenile pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), relative to body size and temperature // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1986. Vol. 97. P. 287–293.

Paul A.J., Paul J.M., Smith R.L. Respiratory energy requirements of the cod *Gadus macrocephalus* Tilesius relative to body size, food intake, and temperature // Ibid. 1988. Vol. 122. P. 83–89.

Paul A.J., Paul J.M., Smith R.L. Rates of oxygen consumption of yellowfin sole (*Limanda aspera* (Pallas)) relative to body size, food intake, and temperature // J. Cons. intern. explor. mer. 1990. Vol. 47. P. 205–207.

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

Pedersen J. Hydroacoustic measurement of swimming speed of North Sea saithe in the field // J. Fish Biol. 2001. Vol. 58, N 4. P. 1073–1085.

Pedersen S.A. Dødelighed på rejer (*Pandalus borealis*) og artsinteraktioner på de udenskeers vestgrønlandske rejefelter: Ph. D. thesis. Copenhagen, 1995. 105 p.

Peiss C.N., Field J. The respiratory metabolism of excised tissues of warm- and cold-adapted fishes // Biol. Bull. 1950. Vol. 5. P. 213–224.

Pelster B., Bridges C.R., Grieshaber M.K. Physiological adaptations of the intertidal rockpool teleost *Blennius pholis* L., to aerial exposure // Respirat. Physiol. 1988a. Vol. 71. P. 355–374.

Pelster B., Bridges C.R., Grieshaber M.K. Respiratory adaptations of the burrowing marine teleost *Lumpenus lampreaeformis* (Walbaum). II. Metabolic adaptations // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1988b. Vol. 124. P. 43–55.

Peters R.H. The ecological implications of body size. Cambridge (Mass.), 1993.

Peterson R.H., Sutterlin A.M., Metcalfe J.L. Temperature preference of several species of *Salmo* and *Salvelinus* and some of their hybrids // J. Fish. Res. Board Canada. 1979. Vol. 36. P. 1137–1140.

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.

Precht H. Concepts of the temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals // Physiological adaptation / Ed. C.L. Prosser. Wash. (D.C.): Amer. Physiol. Soc., 1958. P. 50–78.

Precht H. Der Einfluss "normaler" Temperaturen auf Lebensprozesse bei weichselwarmen Tieren unter Ausschluss der Wachstums- und Entwicklungsprozesse // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1968. Bd. 18, N 4. S. 487–548.

Precht H., Christophersen J., Hensel H. Temperatur und Leben. B.; Heidelberg; N.Y.: Springer, 1955. 514 S.

Pride I.G., Holliday F.G.T. The use of a new tilting respirometer to investigate aspects of metabolism and swimming activity of the plaice (*Pleuronectes platessa* L.) // J. Exp. Biol. 1980. Vol. 85. P. 295–309.

Prosser C.L. General summary: The nature of physiological adaptation // Physiological adaptation / Ed. C.L. Prosser. Wash. (D.C.): Amer. Physiol. Soc., 1958. P. 167–180.

Prosser C.L., Brown F.A. Comparative animal physiology. Philadelphia; L.: Saunders, 1962. 688 p.

Quinn T., Schneider D.E. Respiration on the teleost fish *Ammodytes hexapterus* in relation to its burrowing behavior // Comp. Biochem. Physiol. A. 1991. Vol. 98. P. 71–75.

Ralph R., Everson I. The respiratory metabolism of some Antarctic fish // Comp. Biochem. Physiol. 1968. Vol. 27. P. 299–307.

Reynolds W.W. Temperature as a proximate factor in orientation behavior // J. Fish. Res. Board Canada. 1977. Vol. 34. P. 734–739.

Reynolds W.W., Casterlin M.E. Ontogenetic change in preferred temperature and diel activity of the yellow bullhead, *Ictalurus natalis* // Comp. Biochem. Physiol. A. 1978. Vol. 59. P. 409–411.

Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and the "Final Preferendum" paradigm // Amer. Zool. 1979. Vol. 19. P. 211–224.

Riisgård H.U. No foundation of a "3/4 power scaling law" for respiration in biology // Ecol. Lett. 1998. Vol. 1, iss. 2. P. 71–73.

Riker W.E. Growth rates and models // Fish physiology. N.Y.: Acad. press, 1979. Vol. 8. P. 677–743.

Røed K.H. The temperature preference of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces), collected at different seasons // Sarsia. 1979. Vol. 64. P. 137–141.

Roff J.C. Oxygen consumption of *Limnocalanus macrurus* Sars (Calanoida, Copepoda) in relation to environmental conditions // Canad. J. Zool. 1973. Vol. 51, N 8. P. 877–885.

Ross L.G., McKinney R.W. Respiratory cycles in *Oreochromis niloticus* (L.), measured using a six-channel microcomputer-operated respirometer // Comp. Biochem. Physiol. A. 1988. Vol. 89, N 4. P. 637–643.

Saint-Paul U., Hubold G., Ekau W. Acclimation effects on routine oxygen consumption of the Antarctic fish *Pogonophryne scotti* (Arteidraconidae) // Polar Biol. 1988. Vol. 9. P. 125–128.

Saunders R.L. Respiration of the Atlantic cod // J. Fish. Res. Board Canada. 1963. Vol. 20. P. 373–386.

Schalles J.F., Wissing T.E. Effects of dry pellet diets on the metabolic rates of bluegill (*Lepomis macrochirus*) // Ibid. 1976. Vol. 23. P. 2443–2449.

Scholander P.F., Flagg W., Walters V., Irving L. Climatic adaptation in Arctic and tropical poikilotherms // Physiol. Zool. 1953. Vol. 26. P. 67–92.

Schurmann H., Christiansen J.S. Behavioral thermoregulation and swimming activity of two Arctic teleosts (subfamily Gadinae) – the polar cod (*Boreogadus saida*) and the navaga (*Eleginus navaga*) // J. Therm. Biol. 1994. Vol. 19, N 3. P. 207–213.

Schurmann H., Christiansen J.S. Behavioral responses to increasing temperature in the polar cod, *Boreogadus saida*, and the Atlantic cod, *Gadus morhua* // Schurmann H. Indflydelse af temperatur og ilt på fysiologi og adfærd hos fisk: Ph. D. thesis. Copenhagen, 1995.

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 // Ibid. 1997. Vol. 50. P. 1166–1180.

Schurmann H., Steffensen J.F., Lomholt J.P. The influence of hypoxia on the preferred temperature of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // J. Exp. Biol. 1991. Vol. 157. P. 75–86.

Shackell N.L., Carscadden J.E., Miller D.S. Migration of pre-spawning capelin (*Mallotus villosus*) as related to temperature on the northern Grand Bank, Newfoundland // ICES J. Mar. Sci. 1994. Vol. 51. P. 107–114.

Shrode J.B., Purcell L.J., Stephens J.S. Ontogeny of thermal preference in four species of viviparous fishes (Embiotocidae) // Environ. Biol. Fish. 1983. Vol. 9. P. 71–76.

Simpson A.C. The fecundity of the plaice // Fish. Invest. London. Ser. 2. 1951. Vol. 17, N 5. P. 1–27.

Sims D.W., Davies S.J. Does specific dynamic action (SDA) regulate return of appetite in the lesser spotted dogfish *Scyliorhinus canicula*? // J. Fish Biol. 1994. Vol. 45. P. 341–348.

Smith K.L.J., Hessler R.R. Respiration of benthopelagic fishes: In situ measures at 1230 meters // Science. 1974. Vol. 184, N 4132. P. 72–73.

Smith K.L.J., Laver M.B. Respiration of benthopelagic fish *Cyclothone acclimens* // Mar. Biol. 1981. Vol. 61, N 4. P. 261–266.

Smith R.L., Paul A.J., Paul J.M. Aspects of energetics of adult walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), from Alaska // J. Fish Biol. 1988. Vol. 33. P. 445–454.

Somero G.N. Biochemical mechanisms of cold adaptation and stenothermality in Antarctic fish // Biology of Antarctic fish / Ed. G. di Prisco, B. Maresca, B. Tota. B.; Heidelberg, Milano: Springer, 1991. P. 232–247.

Somero G.N., De Vries A.L. Temperature tolerance of some Antarctic fishes // Science. 1967. Vol. 156. P. 257–258.

- Somero G.N., Fields P.A., Hoffman G.E. et al. Cold adaptation and stenothermy in Antarctic Notothenioid fishes: What has been gained and what has been lost? // *Fishes of Antarctica: A biological overview* / Ed. G. di Prisco, E. Pisano, A. Clarke. Milano: Springer, 1998. P. 97–109.
- Soofiani N.M., Hawkins A.D. Energetic costs at different levels of feeding in juvenile cod, *Gadus morhua* L. // *J. Fish Biol.* 1982. Vol. 21. P. 577–592.
- Soofiani N.M., Priede I.G. Aerobic metabolic scope and swimming performance in juvenile cod, *Gadus morhua* L. // *Ibid.* 1985. Vol. 26. P. 127–138.
- Spigarelli S.A., Thommes M.M., Prepejchal W., Goldstein R.M. Selected temperatures and thermal experience of brown trout, *Salmo trutta*, in steep thermal gradient in nature // *Environ. Biol. Fish.* 1983. Vol. 8. P. 137–149.
- Spoor W.A. A quantitative study of the relationship between the activity and oxygen consumption of the goldfish, and its application to the measurements of respiratory metabolism in fishes // *Biol. Bull.* 1946. Vol. 91, N 3. P. 312–325.
- Staples D.J., Nomura M. Influence of body size and food ration on the energy budget of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // *J. Fish Biol.* 1976. Vol. 9. P. 29–43.
- Stauffer J.R., Jr., Boltz S.E. Effect of salinity on the temperature preference and tolerance of age-0 Mwan cichlids // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1994. Vol. 123. P. 101–107.
- Steele J.H. Some problems in the study of marine resources // *Intern. Commis. N. W. Atlantic Fish. Dartmouth. Spec. Publ.* 1965. N 6. P. 463–476.
- Steffensen J.F., Bushnell P.G., Schurmann H. Oxygen consumption in four species of teleosts from Greenland: No evidence of metabolic cold adaptation // *Polar Biol.* 1994. Vol. 14. P. 49–54.
- Steffensen J.F., Lomholt J.P., Johansen K. Gill ventilation and O₂ extraction during graded hypoxia in two ecologically distinct species of flatfish, the flounder (*Platichthys flesus*) and the plaice (*Pleuronectes platessa*) // *Environ. Biol. Fish.* 1982. Vol. 7, N 2. P. 157–163.
- Steinarsson A., Moksness E. Oxygen consumption and ammonia excretion of common wolffish *Anarhichas lupus* Linnaeus 1758 in an experimental-scale, seawater, land-based culture system // *Aquaculture Res.* 1996. Vol. 27. P. 925–929.
- Stevens E.D., Fry F.E.J. Heat transfer and body temperature in non-thermoregulatory teleosts // *Canad. J. Zool.* 1974. Vol. 52. P. 1137–1143.
- Sundnes G. Notes on the energy metabolism of the cod (*Gadus callarias* L.) and the coalfish (*Gadus virens* L.) in relation to body size // *Fisk dir. skr. Ser. havundersokelser.* 1957. Vol. 6. P. 1–10.
- Tandler A., Beamish F.W.H. Mechanical and biochemical components of apparent specific dynamic action in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacepede // *J. Fish Biol.* 1979. Vol. 14. P. 345–350.
- Thorson G. Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier Ökologie // *Verh. Dt. zool. Ges.* 1952. Bd. 16. S. 278–327.
- Thorson G. Bottom communities (Sublitoral or shallow shelf) // *Treatise on marine ecology and paleoecology.* Wash. (D.C.): Acad. press, 1957. Vol. 1: Ecology. P. 461–534.
- Tolley S.G., Torres J.J. Energetics of swimming in juvenile common snook, *Centropomus undecimalis* // *Environ. Biol. Fish.* 2002. Vol. 63. P. 427–433.
- 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. A.* 1979. Vol. 26. P. 185–197.
- Torres J.J., Somero G.N. Metabolism, enzymic activities and cold adaptation in Antarctic fishes // *Mar. Biol.* 1988. Vol. 98. P. 169–180.
- Tyler A.V. Rates of gastric emptying in young cod // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1970. Vol. 27. P. 1177–1189.

Tyler A.V., Dunn R.S. Rations, growth and measures of somatic and organ condition in relation to meal frequency in winter flounders, *Pseudopleuronectes americanus*, with hypotheses regarding population homeostasis // Ibid. 1976. Vol. 33. P. 63–75.

Tyler C.R., Sumpter J.P. Oocyte growth and development in teleosts // Rev. Fish Biol. Fisheries. 1996. Vol. 6. P. 287–318.

Tytler P., Calow P. Fish energetics: New perspectives. L.; Sydney: Croom Helm, 1985. 349 p.

Vacchi M., Williams R., La Mesa M. Reproduction in three species of fish from the Ross Sea and Mawson Sea // Antarct. Sci. 1996. Vol. 8. P. 185–192.

Vahl O., Davenport J. Apparent specific dynamic action of food in the fish, *Blennius pholis* // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1979. N 1. P. 109–113.

Vilhjálmsón H. The Icelanding capelin stock. Capelin *Mallotus villosus* (Müller) in the Iceland–Greenland–Jan Mayen area // Rit Fiskideildar = J. Mar. Res. Inst. Reykjavik. 1994. Vol. 13, N 1. P. 1–281.

Volterra V. Leçons sur la théorie mathématique de lutte pour la vie. P., 1933.

Voyer R.A., Morrison G.E. Factors affecting respiration rates of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) // J. Fish. Res. Board Canada. 1971. Vol. 28. P. 1907–1911.

Waller U. Factors influencing routine oxygen consumption in turbot, *Scophthalmus maximus* // J. Appl. Ichthyol. 1992. Vol. 8. P. 62–71.

Ware D.M. Bioenergetics of pelagic fish: Theoretical change in swimming speed and ration with body size // J. Fish. Res. Board Canada. 1978. Vol. 35. P. 220–228.

Watters K.W., Smith L.S. Respiratory dynamics of the starry flounder *Platichthys stellatus* in response to low oxygen and high temperature // Mar. Biol. 1973. Vol. 19. P. 133–148.

Weatherley A.H. Factors affecting maximization of fish growth // J. Fish. Res. Board Canada. 1976. Vol. 33. P. 1046–1058.

Webb P.W. The swimming energetics of trout. II. Oxygen consumption and swimming efficiency // J. Exp. Biol. 1971. Vol. 55. P. 521–540.

Webb P.W. Kinematics of plaice, *Pleuronectes platessa*, and cod, *Gadus morhua*, swimming near the bottom // Ibid. 2002. Vol. 205. P. 2125–2134.

Webber D.M., Boutlier R.G., Kerr S.R. Cardiac output as a predictor of metabolic rate in cod *Gadus morhua* // Ibid. 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. P. 331–339.

Welch T.J., Stauffer J.R., Jr., Morgan R.P. Temperature preference as an indicator of the chronic toxicity of cupric ions to Mozambique tilapia // Bull. Contam. Toxicol. 1989. Vol. 43. P. 761–768.

Wells R.M.G. Respiration of Antarctic fishes from McMurdo Sound // Comp. Biochem. Physiol. A. 1987. Vol. 88, N 3. P. 417–424.

Windell I.T. Rate of digestion in the bluegill sunfish investigations // Indiana Lakes Streams. 1966. N 7. P. 185–214.

Wingfield C.A. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes. V // Proc. Zool. Soc. London A. 1939. Vol. 109. P. 103–108.

Wohlschlag D.E. Metabolism of the Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation // Ecology. 1960. Vol. 41, N 2. P. 287–292.

Wohlschlag D.E. Antarctic fish growth and metabolic differences related to sex // Ibid. 1962. Vol. 43, N 4. P. 589–597.

Wohlschlag D.E. An Antarctic fish with unusually low metabolism // Ibid. 1963. Vol. 44, N 5. P. 557–564.

Wohlschlag D.E. Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica // Biology of the Antarctic seas. Wash. (D.C.): Amer. Geophysical Union, 1964. Vol. 1. P. 33–62. (Antarctic Res. Ser.).

Wöhrmann A.P.A. Aspects of eco-physiological adaptations in Antarctic fish // Fishes of Antarctica: A biological overview / Ed. G. di Prisco, E. Pisano, A. Clarke. Springer, 1998. P. 119–128.

Wood C.M., McMahon B.R., McDonald D.G. Respiratory gas exchange in the resting starry flounder, *Platichthys stellatus*: A comparison with other teleosts // J. Exp. Biol. 1979. Vol. 78. P. 167–179.

Woodhead P.M.J., Woodhead A.D. Seasonal changes in the physiology of the Barents Sea cod *Gadus morhua* L., in relation to its environment. II. Physiological reactions to low temperatures // ICNAF Spec. Publ. 1965. N 6. P. 717–734.

Wootton R.J. Energetics of reproduction // Fish energetics: New perspectives / Ed. P. Tytler, P. Calow. L.; Sydney: Croom Helm, 1985. P. 231–254.

Wright W.G., Raymond J.A. Air-breathing in a California sculpin // J. Exp. Zool. 1978. Vol. 203. P. 171–176.

Wurtsbaugh W.A., Neverman D. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in larval fish // Nature. 1988. Vol. 333. P. 846–848.

Wyche C.J. Observations on the behaviour of a saithe (*Pollachius virens* (L.)) school on a temperate reef // Progr. Underwater Sci. 1984. Vol. 9. P. 87–98.

Yoshiyama R.M., Cech J.J., Jr. Aerial respiration by rocky intertidal fishes of California and Oregon // Copeia. 1994. Vol. 1. P. 153–158.

Zar J.H. Biostatistical analysis. 2nd ed. N.Y.: Prentice-Hall, 1984.

Zeuthen E. Oxygen uptake as related to body size in organisms // Quart. Rev. Biol. 1953. Vol. 28. P. 1–12.

Zimmermann C. Zur Ökologie arktischer und antarktischer Fische: Aktivität, Sinnesleistungen und Verhalten // Ber. Polarforsch. 1998. Bd. 231. S. 1–137.

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 / Ed. G. di Prisco, E. Pisano, A. Clarke. Milano: Springer, 1998. P. 163–174.

Научное издание

Карамушко Лариса Ивановна

**БИОЭНЕРГЕТИКА РЫБ
СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ**

*Утверждено к печати
Ученым советом
Мурманского морского
биологического института
Кольского научного центра
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *С.С. Матвеев*

Художник *Ю.И. Духовская*

Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*

Технический редактор *В.В. Лебедева*

Корректоры *Г.В. Дубовицкая, Т.А. Печко*

Подписано к печати 09.01.2007

Формат 60 × 90¹/₁₆. Гарнитура Таймс

Печать офсетная

Усл.печ.л. 16,0. Усл.кр.-отт. 16,5. Уч.-изд.л. 16,0

Тираж 600 экз. (РФФИ – 400 экз.) Тип. зак. 3859

Издательство “Наука”

117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

Е-mail: secret@naukaran.ru

www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП “Типография “Наука”

199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА" РАН

Магазины "Книга-почтой"

121099 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52 www.LitRAS.ru E-mail:
info@litras.ru
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7«Б»; (код 812) 235-40-64

Магазины "Академкнига" с указанием букинистических отделов и "Книга-почтой"

690088 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга-почтой");
(код 4232) 45-27-91 antoli@mail.ru
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой");
(код 3433) 50-10-03 kniga@sky.ru
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 ("Книга-почтой");
(код 3952) 42-96-20 aknir@irlan.ru
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45;
(код 3912) 27-03-90 akademkniga@krasmail.ru
220012 Минск, просп. Независимости, 72;
(код 10375-17) 292-00-52, 292-46-52, 292-50-43 www.akademkniga.by
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00 akadkniga@nm.ru;
(Бук. отдел 125-30-38)
117192 Москва, Мичуринский проспект, 12; 932-74-79
127051 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96 (Бук. отдел)
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90; 334-72-98 akademkniga@naukaran.ru
101000 Москва, Б. Спасоглинищевский пер., 8 строение 4;
624-79-19 (Бук. отдел)
630091 Новосибирск, Красный проспект, 51;
(код 3832) 21-15-60 akademkniga@mail.ru
630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга-почтой");
(код 3833) 30-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru
142290 Пушино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой");
(код 277) 3-38-80
191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57;
(код 812) 272-36-65 ak@akbook.ru (Бук. отдел)
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4; (код 812) 297-91-86
199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16;
(код 812) 323-34-62
634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18;
(код 3822) 51-60-36 akademkniga@mail.tomsknet.ru
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой");
(код 3472) 24-47-62 akademkniga@ufacom.ru
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва

Телефон для оптовых покупателей: 241-03-09

www.LitRAS.ru

E-mail: info@litras.ru

zakaz@litras.ru

Склад, телефон 291-58-87

Факс 241-02-77

*По вопросам приобретения книг
государственные организации
просим обращаться также
в Издательство по адресу:
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. факс (495) 334-98-59
E-mail: [initsiat @ naukaran.ru](mailto:initsiat@naukaran.ru)
www.naukaran.ru*



Лариса Ивановна КАРАМУШКО – доктор биологических наук, специалист в области экологической физиологии рыб и, в частности, питания и биоэнергетики, температурных адаптаций, эволюционных аспектов метаболизма рыб. Опубликовала около 60 работ, в том числе монографию по питанию и биоэнергетике рыб Баренцева моря, статьи в высокорейтинговых отечественных и зарубежных периодических изданиях.



ISBN 5-02-034157-6



9 785020 341579 >

НАУКА