

УДК 574.522:591.1 (268)

## РОСТ И АДАПТИВНАЯ ЗНАЧИМОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ У МОРСКИХ РЫБ АРКТИКИ

© 2025 г. Л. И. Карамушко\*, О. В. Карамушко

Представлено академиком РАН Г.Г. Матишовым

Поступило 15.10.2024 г.

После доработки 10.11.2024 г.

Принято к публикации 15.11.2024 г.

На основании экспедиционных и экспериментальных исследований проведена количественная оценка энергетических характеристик, лежащих в основе взаимодействия процессов обмена энергией у рыб, обитающих в Арктике. Впервые исследован линейный и весовой рост немигрирующего вида – полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) Карского моря. Установлено, что у морских холодноводных видов рыб замедление процессов биосинтеза приводит к относительному уменьшению доли энтропии, генерируемой метаболическими процессами, при этом процесс роста при низких температурах становится более эффективным.

**Ключевые слова:** энергия, энтропия, эффективность роста, метаболизм, адаптации, рыбы Арктики  
**DOI:** 10.31857/S2686738925010242, **EDN:** swduic

### ВВЕДЕНИЕ

“Все в мире является энергией. Энергия лежит в основе всего и является функцией состояния любой системы” (Альберт Эйнштейн).

Процесс роста включает в себя два потока энергии: химическую энергию промежуточных веществ, используемых для биосинтеза макромолекул, из которых состоят ткани организма (нуклеиновые кислоты, белки, липиды и углеводы), и метаболическую энергию, используемую для создания этих макромолекул, и именно с этим переносом энергии сопряжено образование АТФ [1, 2]. Основные принципы организации клеточного метаболизма таковы, что скорости реакций всегда находятся в строгом соответствии с жизненными функциями организма, и, в первую очередь, энергия используется для процессов биосинтеза. Таким образом, если живые системы получают из окружающей среды стабильный поток высококачественной энергии, то особые молекулярные структуры могут использовать эту энергию на поддержание и даже усиление своей упорядоченной формы. При этом энергию они

“сбрасывают” в более рассеянном и менее доступном виде обратно в окружающую среду [2, 3].

Внутренняя энергия организма – это динамическая функция одного термодинамического параметра – температуры. Небольшое приращение внутренней энергии определяется только приращением температуры, являясь так называемым “полным дифференциалом” этой функции. Поэтому температура является одним из важнейших абиотических факторов экосистем, в том числе морских, из-за ее большого влияния на все биологические процессы. Температура изменяет скорость химических и ферментативных реакций, скорость диффузии, текучесть мембран и структуру белка [1, 4]. При воздействии холода эктотермным организмам приходится компенсировать замедляющее влияние температуры на эти процессы и поддерживать функциональный баланс между образованием АТФ и потребностью в АТФ [5, 6].

В основе чувствительности пойкилотермных водных организмов к температуре лежит влияние изменений тепловой энергии окружающей среды на биохимические и, следовательно, физиологические процессы [7–9]. Влияние температуры на большинство биохимических реакций, включая те, которые лежат в основе метаболизма, выражено в простом уравнении, выведенном Сванте Аррениусом в 80-х годах девятнадцатого века:  $k = A \times e^{-Ea/(RT)}$ , в котором константа скорости

Мурманский морской биологический институт Российской академии наук (ММБИ РАН), Мурманск, Россия

\*e-mail: karamushkol@mmbi.info

реакции  $k$  увеличивается экспоненциально с температурой  $T$  (где  $R$  – универсальная газовая постоянная,  $A$  – предэкспоненциальная константа, специфичная для реакции, а  $Ea$  представляет собой энергию активации реакции Аррениуса). С точки зрения влияния температуры на скорость реакции энергия активации представляет собой энтальпию активации, т.е. энергию, доступную для преобразования в теплоту. В зависимости от значения  $Ea$  скорость большинства метаболических процессов увеличивается примерно в 2–3 раза при повышении температуры окружающей среды на 10 °С, что приводит к возникновению знакомого соотношения “ $Q_{10}$ ” тепловой физиологии. И действительно, когда фермент анализируется *in vitro* в диапазоне температур, охватывающем нормальные физиологические температуры организма, он обычно демонстрирует ожидаемое экспоненциальное увеличение скорости реакции, по крайней мере, до тех пор, пока не будет достигнута “точка перелома» и активность не начнет снижаться из-за потери нативной структуры белка [1, 2].

Специфика жизнедеятельности полярных морских организмов заключается в том, что они обитают при крайних значениях температурного диапазона (при низких и даже отрицательных температурах). До сих пор принято считать, что низкие температуры среды являются неблагоприятными условиями обитания (по сравнению с условиями умеренных и тропических широт). Однако, как известно [10], полярные моря – высокопродуктивные области Мирового океана, что указывает на существование у гидробионтов специфических биологических механизмов, способствующих не только возможности выживания, но и их относительному процветанию. В связи с этим в настоящем сообщении на основании анализа материалов экспедиционных и экспериментальных исследований предпринята попытка количественной оценки энергетических характеристик, лежащих в основе взаимодействия процессов обмена энергией у рыб, обитающих в полярных областях Мирового океана.

#### *Количественные аспекты роста при низких температурах*

В качестве модельного объекта мы использовали полярную камбалу *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776). Это преимущественно арктический вид, обитает в арктических морях и в северной части Тихого океана, один из самых холодноводных видов камбал, проводящий значительную часть года при отрицательных придонных температурах [11]. Следует отметить, что полярная камбала малоподвижна, дальних миграций не совершает, является практически немигрирующей, поэтому важность

исследования этого вида велика в связи с глобальными изменениями климатических процессов, наиболее интенсивно проявляющихся в арктическом регионе [12].

Основой для исследования послужили материалы, собранные в юго-восточной части Баренцева моря в 2019–2022 гг. и в юго-западной части Карского моря в 2019 г. во время научно-исследовательских рейсов. Биологическому анализу подвергли 535 экз. полярной камбалы из Баренцева моря и 87 – из Карского моря.

За исследуемый период сборы полярной камбалы были представлены особями длиной  $TL$  8.0–31.5 см и массой 10.0–370.0 г в возрасте от 2+ до 9+ в Баренцевом море и особями длиной  $TL$  9.5–27.0 см и массой 16.0–245.0 г в возрасте от 2+ до 7+ в Карском море. Наиболее крупный экземпляр полярной камбалы  $TL$  31.5 см, массой 370.0 г в возрасте 8 лет был обнаружен в ЮВ части Баренцева моря.

Структура уловов полярной камбалы в разных районах значительно различалась. В Баренцевом море преобладали особи в возрасте 5–6 лет (до 58%) длиной 11.9–26.0 см и массой 15.7–210.0 г. Доля младших возрастных групп (2+ и 3+) не превышала 13.3 %, хотя в 2022 году отмечалась относительно высокая частота встречаемости рыб в возрасте 3+ – 34,6%. В возрастном составе полярной камбалы Карского моря преобладали особи в возрасте 2+ (27,6%) и 3+ (48,3%), максимальный возраст составил 7+.

При пониженных температурах среды и сезонной ограниченности кормовых ресурсов полярная камбала растет очень медленно и в Баренцевом, и в Карском морях. Однако в Карском море этот вид характеризуется самым медленным темпом роста (рис. 1), а зависимость удельной скорости роста  $C_w$  от массы тела  $W$  описывается следующими уравнениями: для самок –  $C_w = 6.184 W^{-1.312}$ ,  $R^2 = 0.55$ , и для самцов –  $C_w = 4.824 W^{-1.185}$ ,  $R^2 = 0.45$ .

#### *Эффективность метаболических процессов, специфическое динамическое действие пищи (СДД) и энтропия*

Таким образом, при низких температурах обитания и сезонной ограниченности кормовых ресурсов арктические виды рыб, обитающие в высоких широтах, растут значительно медленнее по сравнению с умеренными и тропическими видами. И поскольку рост всех живых организмов поддерживается процессами, протекающими с потреблением большого количества энергии, то усиление метаболических затрат на переваривание пищи и связанных с ним постабсорбционных функций вызывает увеличение скорости синтеза и оборота белка и тем самым отражает энергетические расходы, связанные с ростом.

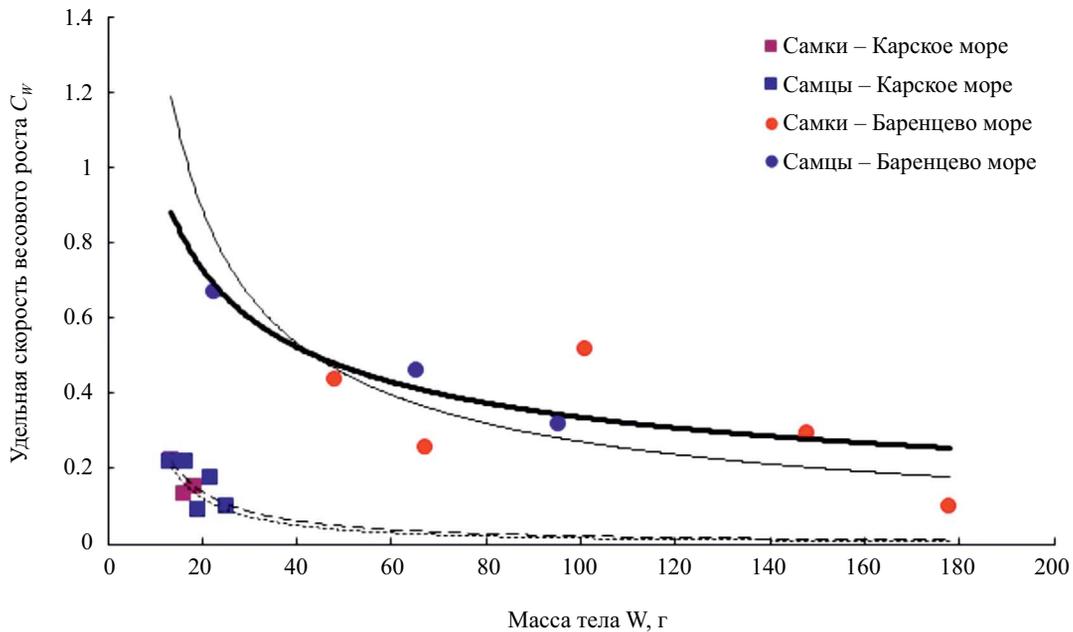


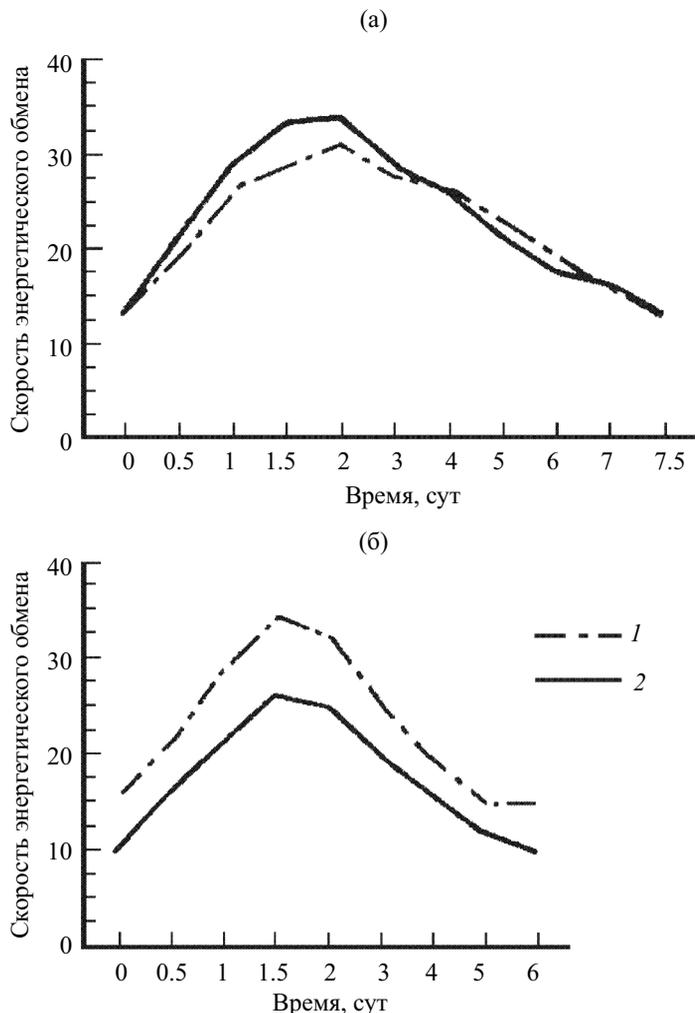
Рис. 1. Изменение скорости роста  $C_w$  с массой тела  $W$  у полярной камбалы из Баренцева моря: (—) — самки, (---) — самцы, и из Карского моря: (----) — самки, (---) — самцы.

Эту связь можно объяснить, основываясь на свойствах и взаимодействиях двух процессов — энергетического обмена и роста, и предположить, что у рыб усиление интенсивности синтеза белка “оправдывает” большую часть специфического динамического действия (СДД) пищи (теплообразующего эффекта). Общеизвестно, что СДД состоит из физических затрат на переработку пищи, а также анаболических и катаболических процессов, связанных с питанием. У пойкилотермных организмов этот эффект, проявляющийся в увеличении потребления кислорода после кормления, составляет весомую часть энергетических затрат. Скорость метаболизма животных повышается после кормления в течение некоторого периода времени, прежде чем вернуться к уровню до кормления. Как правило, сообщают о двух основных компонентах СДД: максимуме (или “пике”) и продолжительности ответа на этот эффект. Пиковую высоту измеряют как факториальное (пропускная способность повышает скорость биологического процесса выше минимального поддерживающего уровня) увеличение скорости метаболизма после приема пищи, а продолжительность — это время от первого повышения метаболизма после кормления до возвращения к уровням, наблюдавшимся до приема пищи (рис. 2). Площадь под кривой является мерой общей энергии, используемой в пищеварительных и постабсорбционных процессах, связанных с приемом пищи [8, 13–15].

Для выявления механизмов повышения скорости пищевого метаболизма у эктотермных животных рассмотрим полученные нами ранее

экспериментальные материалы по морской камбале *Pleuronectes platessa* [13] (рис. 2). Анализ этих данных показывает, что процесс СДД протекает медленнее при низких температурах (продолжительность эффекта выше для всех значений рационов), но максимальная скорость метаболизма, достигнутая на “пике” факториала СДД, остается такой же, что и при высоких температурах. Это означает, что процессы специфического динамического действия пищи могут быть завершены быстрее при более высокой температуре, что приводит к увеличению скорости процессов обработки и переваривания пищи, а также постабсорбционных функций, включая синтез, деградацию и рост белка, распределение абсорбированных материалов [4, 8]. Аналогичные закономерности обнаружены нами и для атлантической трески *Gadus morhua*, и для полосатой зубатки *Anarhichas lupus* [13]. Таким образом, анализ влияния температуры на пиковое (абсолютное) значение СДД пищи показывает, что у морских беспозвоночных и рыб факториальный аэробный размах (aerobic factorial score), связанный с питанием, практически не изменяется с температурой обитания от тропиков до полюсов [13–15]. При более низких температурах высота “пика” факториала остается прежней, но увеличивается продолжительность СДД (рис. 2).

В целом величина максимальной скорости пищевого обмена никогда не достигает предела метаболической активности (aerobic maximum metabolism), поскольку процесс СДД пищи имеет фундаментальное постпрандиальное ограничение



**Рис. 2.** Изменение скорости энергетического обмена ( $\text{мг O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$ ) у баренцевоморской камбалы *Pleuronectes platessa*, связанное со специфическим действием пищи после разового кормления: а – при низких температурах; б – при высоких температурах; 1 –  $R = 3\%$ ; 2 –  $R = 6\%$  массы тела особи.

в способности активировать важные клеточные процессы во время специфического динамического действия пищи, при этом синтез, деградация и рост белка составляют значительную часть ответа СДД [4, 16]. И это ограничение, установленное аэробной системой доставки, достигается за счет сочетания нескольких процессов, протекающих в тандеме. После того, как пиковые скорости пищевого метаболизма остаются повышенными в течение некоторого времени, при котором рост продолжается до конца специфического действия, даже несмотря на то, что пищеварительные процессы прекратились. То есть элементы роста и синтеза белка в процессе повышения метаболизма составляют только часть пика СДД, но составляют большую часть общего коэффициента СДД [4, 14].

Как отмечено выше, максимальное превышение метаболизма накормленных рыб, достигнутое на

“пике” СДД, является факториальным показателем, связанным с предварительным стандартным потреблением кислорода (базовым метаболизмом), и эта связь не меняется с температурой окружающей среды. А поскольку скорость стандартного метаболизма эктотермных животных снижается вместе с температурой по широте обитания, то максимальное количество энергии, вырабатываемой на “пике” удельного динамического действия пищи, всегда будет меньше при более низких температурах, несмотря на то что факториальное пиковое повышение СДД является постоянным (рис. 2). Это означает, что холодноводные эктотермные организмы высвобождают значительно меньше энергии на единицу продукции, генерируемой их метаболическими процессами и ежедневной деятельностью, что и приводит к снижению энтропии. В этом и заключается эффективная стратегия использования низкоэнтропийной энергии

и “сбрасывания” высокоэнтропийной теплоты при низких температурах у пойкилотермных животных.

Таким образом, анализ влияния температуры на абсолютное количество мощности, доступной на “пике” удельного динамического действия пищи, показывает, что процессы СДД могут завершаться значительно быстрее при более высокой температуре, что приводит к увеличению продолжительности СДД при понижении температуры и тем самым к снижению удельной скорости потребления пищи. Анализ рассчитанных нами годовых рационов морских видов рыб в природных условиях подтверждает, что потребление пищи у рыб высоких широт ниже, чем у видов с умеренным климатом [3]. Такая минимизация потребления энергетических ресурсов в течение года с существенным уменьшением затрат на метаболизм в состоянии покоя оказывается полезной для повышения избыточной аэробной энергии, доступной для всех видов синтеза, способствующих росту. Это и может иметь решающее значение для осуществления ключевого компромисса между эффективностью роста, температурой и потребностями в энергии и являться одним из механизмов адаптации к жизни у всех морских эктотермных животных Арктики по сравнению с видами умеренных широт.

И в заключение следует отметить, что энтропия и температура вместе определяют, какая часть общей энергии недоступна для использования. Оставшаяся энергия, свободная энергия активации, — это то, что система (организм, популяция, сообщество) может использовать для выполнения работы и, следовательно, для поддержания всех функций [2].

### ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена по теме “Экология рыб и биоразнообразие рыбной части сообществ арктических морей» (№ государственной регистрации 124013000725-9) в рамках государственного задания ММБИ РАН.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ И СТАНДАРТОВ

Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям Комиссии по биоэтике Мурманского морского биологического института Российской академии наук (Протокол № 8 от 21.11.2024 г).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Hochachka P.W., Somero G.N.* Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. Oxford; N.Y.: Oxford Univ. Press, 2002. 466 p.
2. *Clarke A.* Energy flow in growth and production // *TREE*. 2019. V. 34, iss. 6. P. 502–509.
3. *Karamushko L.I.* Entropy and efficiency of growth in marine fish species of the Arctic // *Doklady Biological Sciences*. 2022. V. 507, № 6. P. 277–280.
4. *Fraser K.P.P., Peck L.S., Clark M.S., et al.* Life in the freezer: protein metabolism in Antarctic fish // *R. Soc. Open Sci*. 2022. V. 9, iss. 3: 211272.
5. *Lucassen M., Schmidt A., Eckerle L.G., et al.* Mitochondrial proliferation in the permanent vs. temporary cold: enzyme activities and mRNA levels in Antarctic and temperate zoarcid fish // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiology*. 2003. V. 285, iss. 6. P. R1410–R1420.
6. *Somero G.* Temporal patterning of thermal acclimation: from behavior to membrane biophysics // *J. Exp. Biology*. 2015. V. 218, iss. 2. P. 167–169.
7. *Fields P.A., Dong Y., Meng X., et al.* Adaptations of protein structure and function to temperature: there is more than one way to “skin a cat” // *J. Exp. Biol*. 2015. V. 218, iss. 12. P. 1801–1811.
8. *Peck, L.S.* A Cold Limit to Adaptation in the Sea. *Trends Ecol. Evol*. 2016. V. 31, iss. 1. P. 13–26.
9. *Pörtner H.-O.* Climate impacts on organisms, ecosystems and human societies: integrating OCLTT into a wider context // *J. Exp. Biology*. 2021. V. 224, iss. 1. Special Issue: Predicting the Future: Species Survival in a Changing World.
10. *Мусеев П.А.* Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Изд-во Пищевая промышленность, 1969. 339 с.
11. *Андрияшев А.П.* Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 556 с.
12. *Graham R.M., Cohen L., Petty A.A., et al.* Increasing frequency and duration of Arctic winter warming events // *Geophys. Res. Lett*. 2017. V. 44. P. 1–10.
13. *Карамушко Л.И.* Влияние питания на скорость метаболизма и специфическое динамическое действие у трески *Gadus morhua morhua*, зубатки *Anarhichas lupus* и морской камбалы *Pleuronectes platessa* // *Зоол. журнал*. 1993. Т. 72, вып. 4. С. 106–115.
14. *Peck L.S.* Feeding, metabolism and metabolic scope in Antarctic marine ectotherms. In *Cold Ocean Physiology* (Pörtner H.O. and Playle R., Eds). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. P. 365–390. (Society of Experimental Biology, seminar series, 66).
15. *Secor S.M.* Specific dynamic action: a review of the post-prandial metabolic response // *J. Comp. Physiology B*. 2009. V. 179, iss. 1. P. 1–56.
16. *Jobling M.* The influence of feeding on the metabolic rate in fishes: a short review // *J. Fish Biol*. 1981. V. 18, № 4. P. 385–400.

## **GROWTH AND ADAPTIVE SIGNIFICANCE OF VARIOUS FORMS OF ENERGY PROCESSES IN MARINE FISHES OF ARCTIC**

**L. I. Karamushko\*, O. V. Karamushko**

*Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences (MMBI RAS), Murmansk, Russian Federation*

*\*e-mail: karamushkol@mmbi.info*

Presented by Academician of the RAS G.G. Matishov

Based on expeditions and experimental studies, a quantitative assessment of the energy characteristics underlying the interaction of energy exchange processes in fish living in the Arctic has been carried out. The linear and weight growth of non-migratory species, the Arctic flounder *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) of the Kara Sea, was studied for the first time. It has been established that in marine cold water fish species, the slowdown in biosynthesis processes leads to a relative decrease in the proportion of entropy generated by metabolic processes, while the growth process in fish at low temperatures becomes more efficient.

*Keywords:* energy, entropy, growth efficiency, metabolism, adaptations, fishes of Arctic