

УДК 574.22-24

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН РАКООБРАЗНЫХ (AMPHIRODA) ИЗ СЕВЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ (БАССЕЙН БЕЛОГО МОРЯ)

© 2023 г. Н. А. Березина*

Зоологический институт РАН, Россия 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 23.02.2021 г.

После доработки 04.08.2022 г.

Принята к публикации 23.08.2022 г.

Холодноводность и низкая продуктивность водоема создают энергетически особые условия для жизни гидробионтов, усугубляемые текущим изменением климата. Были изучены температурно-зависимые показатели энергетического обмена (скорость потребления кислорода) у представителей разных эколого-биогеографических групп амфипод — арктической (*Gammaracanthus loricatus*), палеарктической (*Gammarus zaddachi*) и голарктической (*G. lacustris*), из прибрежного озера и литорали Белого моря. Обнаружены межвидовые различия в уровне стандартного энергетического обмена и его 1.5–2-кратное увеличение в случае хищничества амфипод.

Ключевые слова: энергетический обмен, скорость потребления кислорода, метаболизм, температура, хищное питание

DOI: 10.31857/S036705972301002X, **EDN:** GYCFNR

Метаболическая теория экологии была предложена как фундамент для понимания скоростей различных биологических и экологических процессов [1]. Согласно этой теории, многие различия в скорости процессов объясняются разницей в размере тела организмов и температуре окружающей среды, опосредующей их скорость метаболизма. Таким образом, оценка скорости метаболизма необходима для понимания того, как организм функционирует на разных этапах онтогенеза, каковы его адаптивные возможности при изменении природных условий, в том числе климата.

У пресноводных эктотермов температура воды является основным регулятором скорости метаболизма [2]. Любой организм способен выполнять жизненно важные функции только в диапазоне между верхним и нижним пределами температурных окон жизнедеятельности, определяемыми температурно-зависимыми процессами на всех уровнях функционирования организма [3, 4]. Текущее изменение температурных режимов водоемов из-за изменений климата может привести к ситуации, когда эктотермы окажутся при температурах, близких к пределам или за пределами их термотолерантного окна (температурной зоны адаптации). Температурный режим водоема должен соответствовать термотолерантному окну эктотерма, поскольку длительное температурное ограничение ведет к гипоксемии (снижению уровня кисло-

рода в организме), переходу организма к анаэробному метаболизму или гибели [4, 5].

Считается, что потепление климата будет благоприятствовать видам с широкими окнами термотолерантности, т.е. эвритермам, а не видам с узкими окнами — стенотермам [6–9]. Однако при прогнозировании последствий климатических изменений важно учитывать метаболическую активность и чувствительность к температуре организма, которые могут различаться между видами. Показано [10], что адаптационные возможности при повышенных температурах у полярных и тропических видов ниже, чем у видов из умеренных широт. Например, для акклиматизации к повышенной температуре антарктическим видам требуется в 2–4 раза больше времени, чем видам из умеренных широт. В природе это может привести к снижению численности популяций или исчезновению арктобореальных стенотермов (реликтовых амфипод), размножающихся только при низких температурах [11].

Для эктотермов, обитающих в полярных регионах, данных о метаболических процессах и энергетическом обмене мало. В ряде работ [12, 13] на примере полярных моллюсков и рыб показано, что при низких температурах компенсация энергетических затрат эктотермов происходит не за счет повышения скорости метаболизма, а благодаря его высокой пластичности и действию таких механизмов, как увеличение общей аэробной

способности митохондрий и изменение кинетических свойств ферментов [14]. Организмы, живущие на холоде, способны к экономии энергии на физиологические процессы, для них характерны медленные темпы роста и развития, низкая аэробная активность [2]. В связи с открытием механизмов регулирования метаболизма на холоде в 2000-х гг. была отклонена основная гипотеза “концепции метаболической адаптации к холоду”, господствующая прежде в водной экологии [15, 16].

Нами изучена температурная чувствительность стандартного метаболизма в диапазоне температур (0.5–20°C) с учетом межвидовых различий и оценен уровень увеличения энергетических затрат при активном движении и хищничестве у разноногих ракообразных (амфипод) разных эколого-биогеографических групп из прибрежных озер и заливов Белого моря. Амфиподы важны в трофической сети северных водоемов, так как это основные объекты питания рыб [17], однако эколого-физиологические особенности разных видов амфипод слабо изучены. Исследование температурной чувствительности метаболизма северных амфипод, живущих при преимущественно низких температурах, позволит определить их адаптационные возможности при изменении климата.

Существует несколько групп амфипод, заселивших пресные водоемы арктических и субарктических регионов [11]: виды группы арктических реликтов позднекайнозойских морских трансгрессий, иммигрировавшие в пресные воды из Северного Ледовитого океана (род *Gammaracanthus*, *Monoporeia affinis*), широко распространенный в Голарктике *Gammarus lacustris*, который представляет группу послеледниковых мигрантов из Прибайкалья и внутренних вод Евразии, и распространенный в Палеарктике *Gammarus zaddachi*, один из массовых видов в Балтийском и Белом морях. Последний вид переносит опреснение и отмечен в пресных водах [18].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря и прибрежном олиготрофном оз. Кривое, которые расположены в 30 км к югу от Полярного круга (рис. 1). Район Кандалакшского залива относят к Атлантико-Арктической климатической области. Зима продолжается здесь со второй половины октября до конца апреля. Лето длится с первой половины июня до конца августа, оно обычно прохладное, температура воздуха держится в пределах 15–20°C. Поверхностный слой воды к концу весны прогревается до 6°C, летом – до 14–16°C, а зимой охлаждается до –1°C. Время начала ледостава варьирует в зависимости от погодных условий, наступая в октябре или позже. Соленость воды в

этом районе была 24‰, но в течение года в губе Чупа соленость поверхностного слоя может изменяться от 15 до 26‰.

Безледный период на пресном оз. Кривое длится с середины мая–начала июня до ноября, а в остальное время оно покрыто льдом. Температура поверхностных вод в конце мая–начале июня достигает 4–5°C. Как правило, с июня по сентябрь на глубинах 3–5 м формируется термоклин, разделяющий толщу воды на эпилимнион с температурой >10°C и гипolimнион (4–7°C). До максимальной температуры (20–22°C) эпилимнион прогревается в июле.

Рачки собраны весной при температуре воды +5 и +10°C, летом при +15°C, измерения скорости потребления кислорода выполнены в лаборатории Беломорской биологической станции “Картеш” ЗИН РАН. Представитель реликтовой арктической фауны *Gammaracanthus loricatus* был отобран со дна глубокой части оз. Кривое (см. рис. 1). *Gammarus lacustris* из голарктической группы видов был также собран из этого озера, но из прибрежной зоны (станция 2, 1–2 м). Диапазон размеров взрослых особей *G. lacustris* варьировал в диапазоне длины 9–16 мм, а *G. loricatus* – от 34 до 40 мм. Ювенильные особи имели длину тела до 6 и 12 мм соответственно. В том же районе побережья Белого моря (Круглая бухта) собран *Gammarus zaddachi* на литорали (от 0 до 2 м) среди камней и фукусов. Половозрелые особи *G. zaddachi* достигали в длину 11–18 мм. Озерный бокоплав *G. lacustris* размножается летом, а остальные виды – в осенний и зимний периоды.

“Базовая” скорость многих видов деятельности организма представляет собой универсальную меру “темпа жизни”, определяемую по частоте дыхания во времени как стандартная скорость метаболизма (SMR) для эктотерма. SMR соответствует уровню потребления кислорода отдыхающей, голодной и незрелой особью. Она монотонно возрастает с увеличением массы тела в соответствии со степенной функцией [19–21]: $SMR = a \times M^b$, где a – масштабный коэффициент, точка пересечения кривой с осью на логарифмическом графике, M – масса тела, b – показатель линейного наклона логарифмического графика.

Потребление кислорода амфиподами измеряли в изотермических условиях при пяти постоянных режимах температуры: 0.5, 5, 10, 15, 20°C. Амфиподы были акклиматизированы к измеряемой температуре в течение 10 сут. Ранее [22] было показано, что газообмен неустойчив при голодании и относительно стабилен при кормлении животных, поэтому в период акклиматизации амфипод кормили сухой смесью животной (ракообразные) и растительной (измельченные сушеные водоросли) пи-

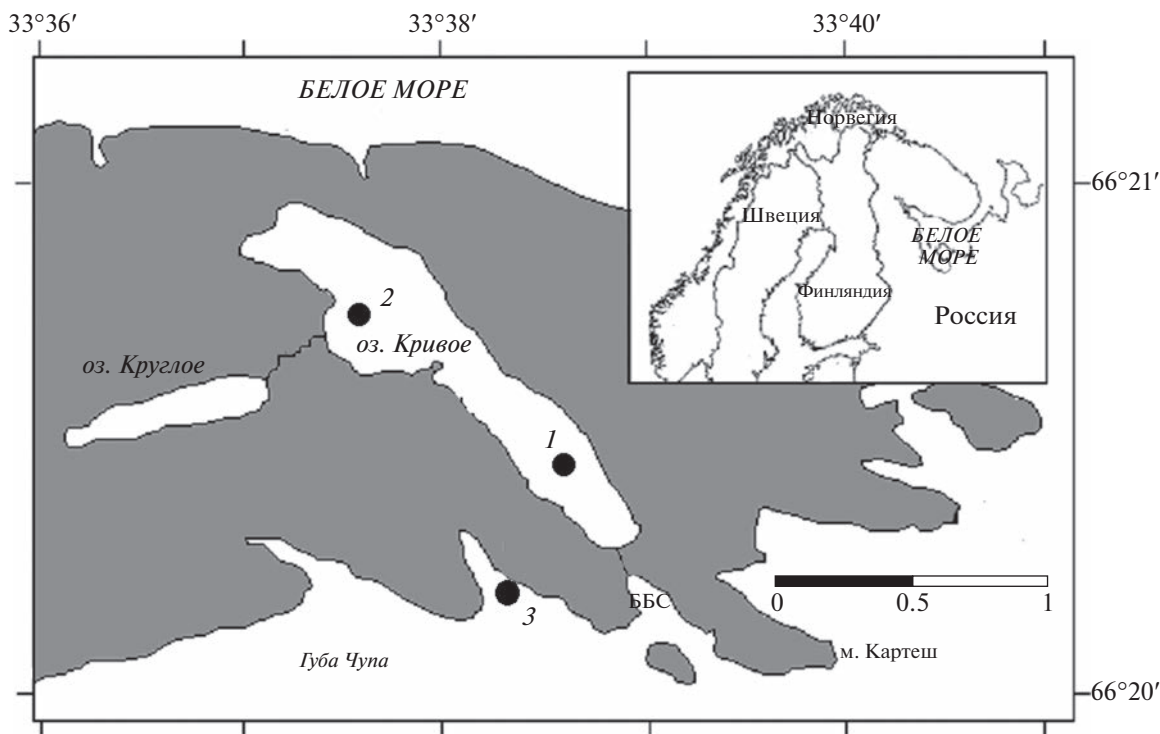


Рис. 1. Карта-схема с указанием района исследования и мест отбора амфипод: 1 – *Gammaracanthus loricatus*, 2 – *Gammarus lacustris*, 3 – *Gammarus zaddachi*.

щи в пропорции 1 : 1. За 24 ч до измерения уровня потребления кислорода их не кормили.

Кислородные склянки (респирометры) наполняли чистой, обогащенной кислородом водой, рассаживали рачков по одному или по несколько экземпляров (для мелких особей) и давали им возможность перейти в спокойное состояние в течение 0.5 ч. Затем склянки (30–250 мл) плотно закрывали и погружали в аквариум с постоянной температурой, воду в котором непрерывно перемешивали. Концентрации кислорода измеряли через 4–6 ч экспозиции. Контроль (склянки с водой, но без рачков) экспонировали в таких же условиях. Бактериальный фон потребления кислорода минимизировали путем промывания и сушки всех респирометров этанолом и деминерализованной водой перед каждым экспериментом.

При измерении концентрации кислорода воду в сосуде перемешивали с помощью магнитной мешалки. При расчете потребленного кислорода учитывали объем воды в сосуде, время экспозиции, количество и массу амфипод. Известно, что в условиях насыщения кислородом <70% может происходить снижение скорости метаболизма водных организмов, поэтому подбирали массу и объем склянок так (от 30 до 250 мл), чтобы уровень кислорода во время экспозиции был >70%.

Цифровой оксиметр Edge DO HI2004 (HANNA) с полярнографическим датчиком содержания рас-

творенного кислорода по типу ячейки Кларка (точностью 1.5%) использовали для измерения кислорода в воде. После измерений рачков взвешивали на аналитических весах с точностью 0.01 мг. Дыхательный метаболизм выражали в мг O_2 /ч, а размер тела – в г сырой массы. При сравнении с данными из литературных источников, представленных в иных единицах измерения, были произведены преобразования. Например, сухая масса тела была преобразована во влажную массу тела исходя из того, что 1 г сухой массы равен 6.5 г влажной; Дж и ватт были преобразованы в мл O_2 , предполагая, что 1 Дж = 0.0495 мл O_2 и 1 ватт = 178 мл O_2 , а 1 мл O_2 принимался равным 0.699 мг O_2 .

Значения коэффициента температурного ускорения химических реакций (Q_{10}) были рассчитаны путем применения уравнения Вант-Гоффа к средним значениям SMR между группами вида, содержащимися при разных температурах: $Q_{10} = (SMR_2/SMR_1)^{(10/T_2-T_1)}$, где SMR_2 и SMR_1 – стандартные скорости метаболизма на единицу массы при температурах T_2 и T_1 .

В серии отдельных опытов (при 10°C) по изучению влияния хищного питания амфипод на SMR для *G. lacustris* использовали 3 варианта концентрации жертв в 7 повторах каждый: I – 20, II – 50 и III – 100 экз/л, а для *G. loricatus* 2 варианта

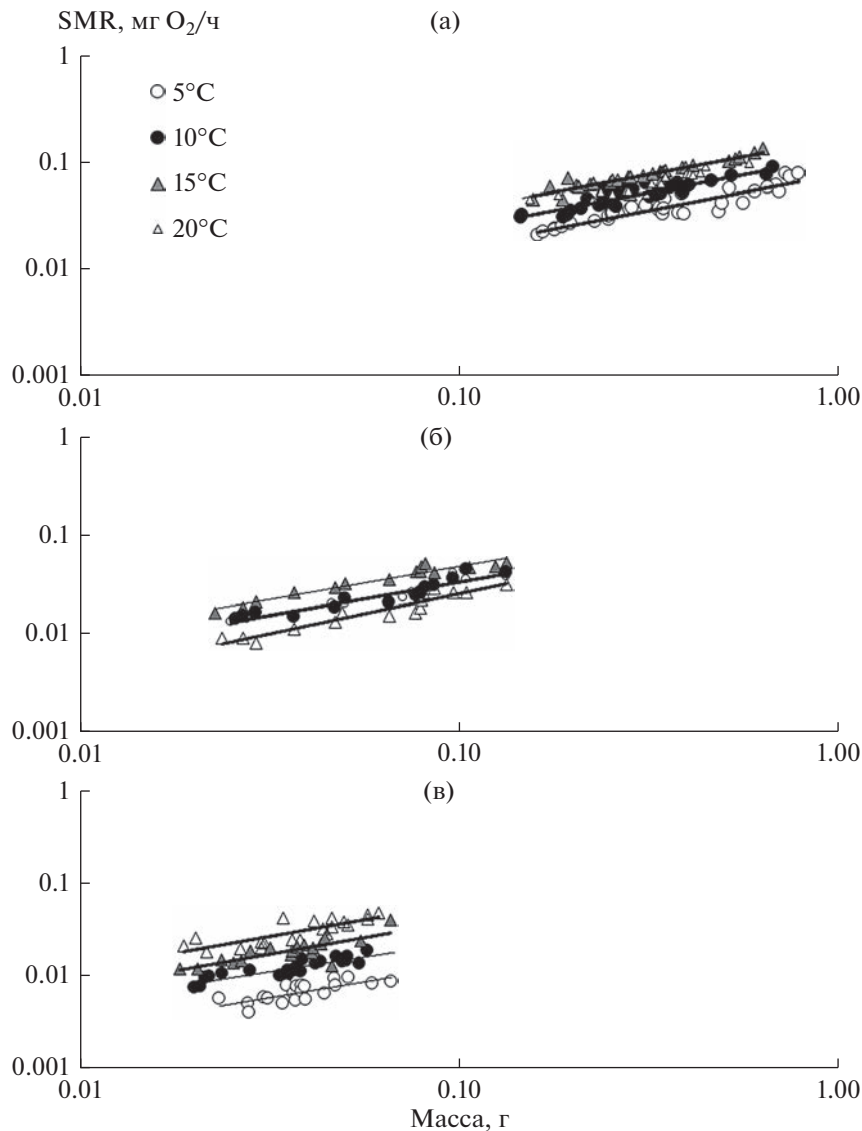


Рис. 2. Кривые потребления кислорода в состоянии покоя и без питания (SMR, мг O₂/ч) при разных температурах воды в зависимости от массы: а — *Gammaracanthus loricatus*, б — *Gammarus zaddachi*, в — *Gammarus lacustris*.

концентрации жертв в 7 повторах каждый: I — 12, II — 32 экз/л. Масса особей *G. lacustris* (0.05 г) и *G. loricatus* (0.35 г) была примерно сходной во всех повторах. Амфипод кормили: *G. lacustris* — мелкими рачками (дафниями), а *G. loricatus* — молодью амфипод. В период охоты амфиподы активно двигались и питались. Измеренная скорость потребления кислорода характеризовала активный обмен (AMR). Данные были представлены в виде арифметических средних со стандартными ошибками. Сравнение величин между вариантами эксперимента проводили с помощью непараметрических критериев Краскела-Уоллиса (*H*-статистика) и Манна-Уитни (*U*-тест) с поправкой Бонферрони, значимыми считали различия при $p < 0.05$ (статистический пакет Statistica 10.0).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Скорость стандартного метаболизма (SMR). В диапазоне изученной массы (*G. loricatus* — от 0.15 до 0.78 г; *G. zaddachi* — 0.02–0.13 г; *G. lacustris* — 0.02–0.07 г) SMR связана с массой для обоих видов рода *Gammarus* и для *Gammaracanthus* при всех температурных режимах — от 5 до 20°C (рис. 2а–2в). Связь между этими переменными была достоверной в большинстве вариантов, кроме варианта низкой температуры (5°C) для озерного гаммаруса *G. lacustris* ($R^2 = 0.56$; табл. 1).

Разница в уровне обмена оказалась существенной у разных видов (рис. 3). Для арктического *Gammaracanthus loricatus* интенсивность обмена на единицу массы средней особи в популяции была ниже, чем у остальных видов, и менялась не-

значительно с ростом температуры. Температурная зона адаптации значительно уже у видов *G. loricatus* и *G. zaddachi*, чем у *G. lacustris* (см. рис. 2), интенсивность дыхания которого значительно возрастала с ростом температуры воды. Максимальные уровни у этого вида и палеарктического *G. zaddachi* были при температуре 15°C, а у голарктического *G. lacustris* — при 20°C. В режиме самых низких температур (0.5°C) существенных отличий в энергетическом обмене амфипод от режима 5°C не выявлено, уровень потребления кислорода амфипод оставался сходным с уровнем при 5°C, демонстрируя независимость от температуры (рис. 4).

Термическая чувствительность скорости метаболизма (Q_{10}) положительно коррелировала с температурой (рис. 5), что указывает на то, что особи из более теплых условий более чувствительны к изменениям температуры. В зоне низких температур (0–1°C) Q_{10} приближался к 1, метаболическая активность всех изученных амфипод оставалась на уровне, аналогичном 5°C.

Температурная зона адаптации *G. loricatus* и *G. zaddachi* явно сдвинута в область низких температур (<15°C, см. рис. 3). Толерантностью к теплу (20°C) характеризовался только литоральный вид *G. lacustris*, однако параметры его метаболизма показывали высокую вариабельность при 5°C (см. табл. 1).

Активный метаболизм при хищном питании (AMR). При хищном питании уровень потребления кислорода амфиподами увеличивался значительно по сравнению со стандартными условиями (контроль) как у *G. lacustris* (рис. 6а, $H = 14.47$, $p = 0.002$), так и в случае питания *G. loricatus* (рис. 6б, $H = 12.5$, $p = 0.002$). При питании *G. loricatus* также была разница между вариантами I и II с разным количеством жертв (12 и 32 экз/л), т.е. энергетические траты хищничающего рачка возрастали с ростом его экологического рациона (количества убитых жертв, U -тест, $p = 0.012$). У первого вида разница в AMR при разной концентрации пищи (дафний) была статистически незначимой (U -тест, $p > 0.05$). Метаболический предел (MS), или аэробная нагрузка, к которой приспособлен организм амфипод при той или иной активности, в данном случае охоте и питании, есть разница между скоростью активного метаболизма (AMR) и стандартного метаболизма (SMR). Для глубоководного *G. loricatus* MS составляет примерно 10% при низкой концентрации пищи (рис. 6б, I) и 30% при ее изобилии (II). В случае литорального *G. lacustris* AMR выше в среднем на 26% SMR при низкой концентрации пищи (20 экз/л) и на 45–50% при обилии жертв (100 экз/л).

Таблица 1. Параметры степенных уравнений (a , b), связывающих SMR и массу тела (M) амфипод при температурах 5, 10, 15 и 20°C (n — количество исследованных особей, R^2 — коэффициент детерминации)

Вид	T , °C	a	b	n	R^2
<i>Gammaracanthus loricatus</i>	5	0.079	0.686	33	0.87
	10	0.115	0.674	33	0.82
	15	0.168	0.666	33	0.88
	20	0.143	0.701	33	0.84
<i>Gammarus zaddachi</i>	5	0.158	0.678	20	0.93
	10	0.158	0.679	20	0.93
	15	0.223	0.67	20	0.94
	20	0.157	0.792	20	0.90
<i>Gammarus lacustris</i>	5	0.0625	0.68	20	0.56
	10	0.101	0.64	22	0.80
	15	0.207	0.716	20	0.64
	20	0.327	0.72	20	0.69

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно Г.Г. Винбергу [19], в отношении амплитуды вызванных различий энергетического обмена ни один из факторов не может сравниться с таким фактором, как размеры тела организма. Большая часть вариабельности уровня потребления кислорода определяется размером (массой) тела, который, как принято считать, подчиняется закону масштабирования в степени 3/4, или константе Рубнера [20]. Этот масштаб является результатом универсальной конструкции тела и физических свойств внутренних сетей переноса ресурсов.

Амфиподы и многие ракообразные имеют промежуточный уровень метаболизма в сравне-

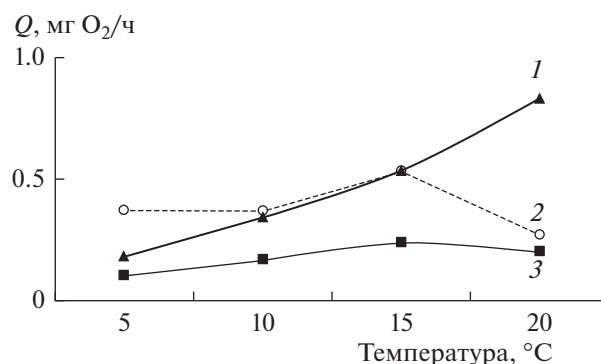


Рис. 3. Интенсивность потребления кислорода (Q , мг O_2 /ч г) изученными видами при экспериментальных температурах: 1 — *Gammaracanthus loricatus* (для особи средней сырой массой 0.32 г), 2 — *G. zaddachi* (0.075 г), 3 — *Gammarus lacustris* (0.035 г). Количество измерений (n) см. в табл. 1.

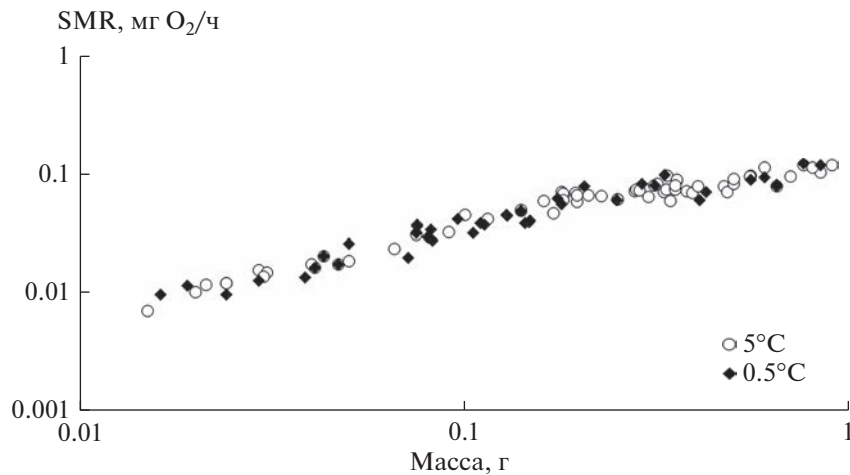


Рис. 4. Величины потребления кислорода амфиподами (все виды) в состоянии покоя и без питания (SMR, мг O₂/ч) при низких температурах 0.5 и 5°C.

нии с другими эктотермами [21]. Ранее [22] для всех ракообразных была выведена единая зависимость их стандартного обмена от массы тела: $SMR = 0.125M^{0.759}$ (для 20°C). Позднее были выявлены существенные межвидовые вариации в уровне стандартного обмена амфипод и других групп, что объяснялось различиями в активности (образе жизни) и адаптации к жизни в определенных условиях, т.е. связано с таксон-специфическими или экологическими факторами [2, 23, 24]. Константа Рубнера (коэффициент b степенной функции, см. табл. 1) оказалась не универсальной.

О межвидовой разнице в уровне энергетического обмена амфипод свидетельствуют следующие примеры. В Каспийском море уровень обмена корофид *Corophium chelicorne* более чем в 3 раза ниже, чем у амфипод *Pontogammarus maeticus* [25]. В нашем исследовании интенсивность стан-

дартного энергетического обмена (на единицу массы) у глубоководных малоподвижных гаммакантусов в 2 раза и более ниже, чем у литоральных активно плавающих гаммарусов (см. рис. 3).

При исследовании влияния температуры на межвидовую аллометрию метаболизма тепловодных амфипод [26] показатель масштабирования (основанный на сырой массе тела) значительно уменьшался с возрастанием температуры среды обитания ($b = 0.781, 0.725$ и 0.664 при температу-

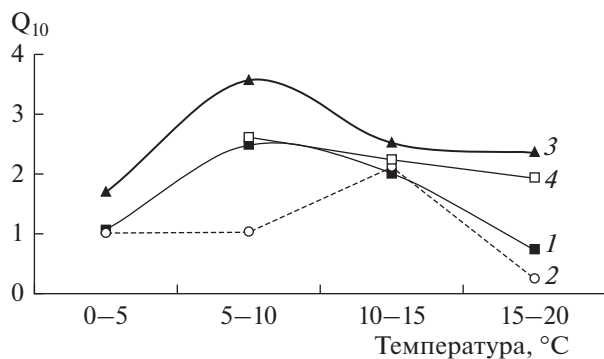


Рис. 5. Величины коэффициента Q_{10} (безразмерный) изученных амфипод и общие для всех ракообразных в зависимости от температуры: 1 – *Gammaracanthus loricatus* (для особи средней сырой массой 0.32 г), 2 – *G. zaddachi* (0.075 г), 3 – *Gammarus lacustris* (0.035 г), 4 – все ракообразные по [22].

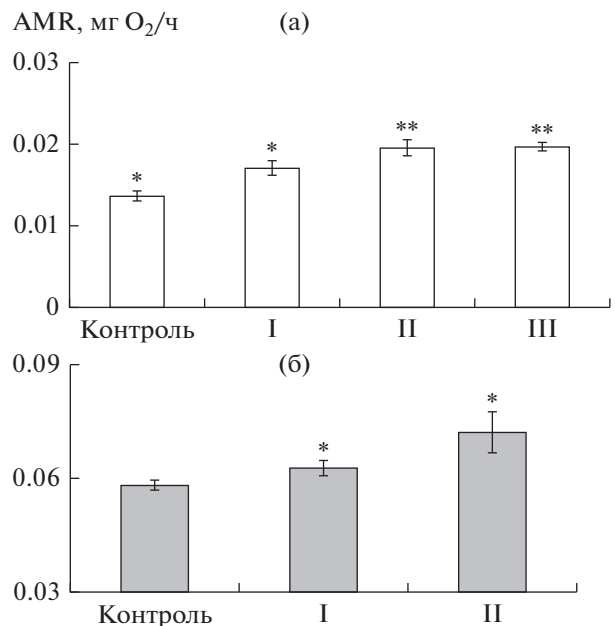


Рис. 6. Скорость потребления кислорода (AMR, мг O₂/ч) при хищном питании амфипод *Gammarus lacustris* (а) и *Gammaracanthus loricatus* (б) в условиях разной обеспеченности пищей и в контроле: * – отличия от контроля значимы при $p < 0.05$, ** – при $p < 0.01$.

рах 20, 25 и 29°C). Величины коэффициентов b степенной функции зависимости энергетического обмена от массы тела менялись для моллюсков *Littorina* [27] и других эктотермов [21]. Полученные величины аллометрических коэффициентов этой зависимости для группы северных амфипод лежат внутри границ метаболического уровня [21]. Во всем диапазоне физиологических состояний организма показатель метаболического масштабирования (коэффициент b) зависит от активности организма и меняется в виде U -образной функции, где крайние значения b должны быть между $2/3$ и 1 [21, 28].

Для изученных видов, живущих в холодных условиях, нами выявлена метаболическая независимость обмена в диапазоне низких температур 0–5°C (*G. loricatus* и *G. lacustris*) и 0–10°C (*G. zaddachi*), т.е. энергетические траты оставались примерно на одном и том же уровне в области таких низких температур. В зоне температур 1°C метаболическая активность амфипод оставалась на уровне, аналогичном 5°C, демонстрируя явную независимость от температуры, т.е. Q_{10} близок к 1. Низкие Q_{10} в области низких температур свидетельствуют о большей компенсаторной способности организма в ответ на колебания температуры. Таким образом, низкие температуры не приводят к изменению уровня аэробного обмена, что свидетельствует о развитой адаптации северных амфипод к низким температурам. Возможно, проявляется общая особенность полярных стенотермов, которые снижают стандартную скорость метаболизма и аэробную емкость митохондрий, минимизируя потребности в кислороде [2, 4]. При этом у голарктического *G. lacustris* варибельность величин SMR возрастала при 5°C и особенно при температуре, близкой к нулю, указывая на неблагоприятное влияние самых низких температур на его обмен. У *G. lacustris* из более южных популяций (Прибайкалье) были также обнаружены метаболические отклонения при температуре 1.5°C — они выражались в значительном снижении активности лактатдегидрогеназы и свидетельствовали о снижении активности рачка [29]. Вместе с тем этот вид отличается более широкой температурной зоной адаптации (при 20°C ее верхний предел не был достигнут), чем остальные северные виды. Критической температурой верхней границы толерантности для него были указаны температуры 23–25°C, когда потребление кислорода у него было ограничено [30]. Арктические и палеоарктические виды снижали метаболическую активность при >15°C — эти температуры выходят за пределы их зоны адаптации.

Повышение скорости метаболизма амфипод (*G. lacustris* и *G. loricatus*) отмечено при росте их активности. При возбуждении (поймка жертвы, поедание) и плавании уровень энергетических

трат превысил стандартный уровень, увеличивая до 50% количество потребляемого ими кислорода при 10°C (рис. 6). Видимо, это связано с необходимостью в дополнительной энергии, расходуемой на охоту, процесс прохождения пищи по пищеварительному тракту, ее переваривание, абсорбцию и биохимические превращения. Также повышение уровня потребления кислорода в активном состоянии было более значительным у литорального мелкого *G. lacustris*, чем у глубоководного крупного *G. loricatus*. У другого литорального вида *G. oceanicus* потребление кислорода в активном состоянии отличалось почти в 2 раза от состояния покоя в интервале температур 5–15°C [31]. Как следствие эффекта увеличения потребления кислорода при охоте и питании, энергетические траты многих эктотермов могут существенно возрастать и составлять весомую долю их энергетического бюджета, но этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Таким образом, температура является мощным контролирующим и лимитирующим фактором метаболизма. С повышением температуры в пределах термотолерантного окна энергетические траты изученных видов значительно возрастали. Характер этой связи сложный, поскольку является результирующей двух разнонаправленных процессов. Согласно законам химической кинетики, температурные сдвиги ведут к ускорению всех ферментативных реакций, усиливая газообмен, но параллельно этому включаются биохимические механизмы, компенсирующие температурные эффекты, стабилизируя уровень метаболизма. При изменении температуры потребность эктотермов в кислороде и, следовательно, энергетический обмен меняются по закону соответствия потребности тканей в кислороде и способности организмов получать его необходимое количество [4, 32].

Работа выполнена в рамках госзадания Министерства науки и высшего образования РФ (№ 122031100274-7).

При экспериментах с животными соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P. et al. Toward a metabolic theory of ecology// Ecology. 2004. V. 85. P. 1771–1789.
2. Glazier D.S. Beyond the “3/4-power law”: Variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals// Biol. Rev. 2005. V. 80. P. 611–662.
3. Huey R.B., Stevenson R.D. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches // Integr. Comp. Biol. 1979. V. 19. P. 357–366.
4. Pörtner H.-O. Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related

- stressor effects in marine ecosystems// J. Exp. Biol. 2010. V. 213. P. 881–893.
5. *Pörtner H.-O., Knust R.* Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance// Science. 2007. V. 315. P. 95–97.
 6. *Angilletta M.J.* Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford: Oxford University Press, 2009.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>
 7. *Pörtner H.-O., Farrell A.P.* Physiology and climate change// Science. 2008. V. 322. P. 690–692.
<https://doi.org/10.1126/science.1163156>
 8. *Magozzi S., Calosi P.* Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of global warming// Glob. Chang. Biol. 2015. V. 21. P. 181–194.
 9. *Penk M., Irvine K., Donohue I.* Ecosystem-level effects of a globally spreading invertebrate invader are not moderated by a functionally similar native// J. Anim. Ecol. 2015. V. 84. P. 1628–1636.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12402>
 10. *Peck L.S., Morley S.A., Richard J., Clark M.S.* Acclimation and thermal tolerance in Antarctic marine ectotherms// J. Exp. Biol. 2014. V. 217. P. 16–22.
 11. *Berezina N., Kalinkina N., Maximov A.* Distribution and functional ecology of malacostracan crustaceans in Russian northern and arctic lakes // Lake Water: properties and uses (Case studies of hydrochemistry and hydrobiology of lakes in northwest Russia). Eds. Pokrovsky O.S., Besspalaya Y., Shirokova L.S., Vorobyeva T.Y. New York: Nova Science Publishers, 2021. P. 229–248.
 12. *Pörtner H.-O.* Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals// Comp. Biochem. Physiol. Part A. 2002. V. 132. P. 739–761.
 13. *Peck L.S.* Ecophysiology of Antarctic marine ectotherms: limits to life// Ecological studies in the Antarctic sea ice zone. Eds. Arntz W.E., Clarke A. Berlin, Heidelberg: Springer, 2002. P. 221–230.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-59419-9_29
 14. *Guderley H.* Metabolic responses to low temperature in fish muscle// Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2004. V. 79. P. 409–427.
 15. *Scholander P.F., Flagg W., Walters V., Irving L.* Climatic adaptation in Arctic and tropical poikilotherms// Physiol. Zool. 1953. V. 26. P. 67–92.
<https://doi.org/10.1086/PHYSZOO.26.1.30152151>
 16. *Wohlschlag D.E.* Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica // Antarct. Res. Ser. Am. Geophys. Union. 1964. V. 1. P. 33–62.
 17. *Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A.* The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albula*, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligotrophic sub-Arctic lake// Polar Biol. 2018. V. 41. P. 1789–1799.
 18. *Økland F., Økland J.A.N., Økland K.* et al. The unexpected discovery of a brackish water amphipod, *Gammarus zaddachi* Sexton, 1912, found isolated at 150 m depth in an inland freshwater lake in Norway. Crustaceana. 2011. V. 84. P. 701–706.
<https://doi.org/10.2307/23034318>
 19. *Винберг Г.Г.* Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. С. 56–70.
 20. *West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.* A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // Science. 1997. V. 276. P. 122–126.
 21. *Glazier D.S.* A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants // Biological Reviews. 2010. V. 85. P. 111–138.
 22. *Сущенко Л.М.* Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова думка, 1972. 195 с.
 23. *Daan S., Tinbergen J.M.* Adaptations and life histories // Behavioural ecology: an evolutionary approach. Eds. Krebs J.R., Davies N.B. Oxford: Blackwell Science, 1997. P. 311–333.
 24. *Kozłowski J., Konarzewski M., Gawelczyk A.T.* Cell size as a link between noncoding DNA and metabolic rate scaling // Proc. Nation. Acad. Sci. 2003. V. 100. P. 14080–14085.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2334605100>
 25. *Иванова Л.М.* Скорость потребления кислорода донными беспозвоночными // Труды ВНИРО. 1973. Т. 130. С. 159–172.
 26. *Ивлева И.В.* Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наукова думка, 1981. 232 с.
 27. *Arakelova K.S., Chebotareva M.A., Zabelinskii S.A.* Adaptive changes in oxygen consumption rate and lipid metabolism in *Littorina saxatilis* at parasitic invasion // J. Evol. Biochem. Physiol. 2003. V. 39. P. 519–528.
 28. *McFeeters B.J., Xenopoulos M.A., Spooner D.E.* et al. Intraspecific mass-scaling of field metabolic rates of a freshwater crayfish varies with stream land cover // Ecosphere. 2011. V. 2. №13.
<https://doi.org/10.1890/ES10-00112.1>
 29. *Vereshchagina K., Kondratyeva E., Mutin A.* et al. Low annual temperature likely prevents the Holarctic amphipod *Gammarus lacustris* from invading Lake Baikal // Sci. Rep. 2021. V. 11. 10532.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-89581-x>
 30. *Jakob L., Axenov-Gribanov D.V., Gurkov A.N.* et al. Lake Baikal amphipods under climate change: thermal constraints and ecological consequences // Ecosphere. 2016. V. 7. e01308.
 31. *Halcrow K., Boyd C.M.* The oxygen consumption and swimming activity of the amphipod *Gammarus oceanicus* at different temperatures // Comp. Biochem. Physiol. 1967. V. 23. №1. P. 233–242.
 32. *Bozinovic F., Pörtner H.O.* Physiological ecology meets climate change // Ecol. Evol. 2015. V. 5. P. 1025–1030.