



УДК 581.526.325: 57. 016.2

Г. Е. Шульман, чл.-корр. НАН Украины, гл. научн. сотр.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОЭНЕРГЕТИКА И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ:
60 ЛЕТ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОТДЕЛЕ ФИЗИОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ И БИОХИМИИ
ИНБЮМ НАН УКРАИНЫ**

Статья посвящена двум основным тесно связанным направлениям, которыми занимается отдел физиологии животных и биохимии ИнБЮМ – экологической биоэнергетике и физиолого-биоимической экологии. В отделе изучаются функциональные и метаболические основы: адаптаций, биоразнообразия, жизненных циклов, продуктивности и трофических отношений, индикаторов состояния организмов и популяций рыб и беспозвоночных Чёрного, Азовского, Средиземного морей, тропических районов Мирового океана. Приведены важнейшие результаты этих исследований. Сформулированы экологические принципы физиолого-биохимических исследований гидробионтов.

Ключевые слова: биоэнергетика, функционирование, метаболизм, адаптации, биоразнообразие, жизненные циклы, продуктивность, индикаторы состояния, популяции, виды, экосистема.

Хорошей традицией Института биологии южных морей, бережно культивируемой В. А. Водяницким, было то, что подразделения этого научного учреждения создавались не сами по себе, а в их фундамент закладывалось новое перспективное направление науки. Так, в 1959 г., за несколько лет до преобразования Севастопольской биологической станции в институт, В. А. Водяницкий пригласил из Ленинграда выдающегося ученого В. С. Ивлева, которому предложил организовать отдел физиологии морских животных. Еще в 1930-е годы молодой тогда исследователь В. С. Илев вместе со своим другом и соратником Г. Г. Винбергом сформулировал новое направление в гидробиологии, опирающееся на фундаментальные положения физиологии. Это направление получило название *экологической биоэнергетики* и быстро приобрело мировое признание. Его сутью является изучение всех элементов энергетического баланса (бюджета) в популяциях (потребление энергии, ее транс-

формация и использование на продукционные процессы, обеспечение активного и других форм обмена). Созданный В. С. Ивлевым коллектив молодых сотрудников (Л. М. Сушеня, О. Г. Карандеева, Н. Н. Хмельова, К. Д. Алексеева, Б. Я. и М. Н. Виленкины, Г. И. Аболмасова, З. А. Муравская, К. К. Яковлева, Ю. С. Белокопытин) при деятельном участии супруги В.С., замечательного экспериментатора И. В. Ивлевой, развернули широкое изучение энергетического баланса у большой группы черноморских беспозвоночных, охватывающих почти все крупные таксоны. Вскоре в эти исследования включились Г. А. Финенко и З. А. Романова, а впоследствии – Б. Е. Аннинский, Л. С. Светличный и Е. С. Губарева. Перечень этих исследований впечатляющ (табл. 1).

В результате не только были определены все перечисленные выше элементы энергетического баланса (бюджета) на популяционном уровне, но и вычислена эффективность использования энергии на конструктивные

Табл. 1 Изучение энергетического баланса (бюджета) у черноморских и океанических гидробионтов
Table 1 Investigation of energy balance (budget) in the Black Sea and Ocean hydrobionts

Вид	Авторы
<i>Actinia equina</i>	[14]
<i>Aurelia aurita</i>	[8]
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	[42]
<i>Beroe ovata</i>	[44]
<i>Nereis diversicolor</i>	[15]
<i>Scolecithrix danae</i>	[24]
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	[24]
<i>Euchaeta marina</i>	[24]
<i>Euchirella curticauda</i>	[24]
<i>Rhincalanus nasutus</i>	[24]
<i>Cypridina serrata</i>	[24]
<i>Calanus euxinus</i>	[81]
<i>Artemia salina</i>	[45]
<i>Sphaeroma serratum</i>	[26]
<i>Orchestia bottae</i>	[36]
<i>Idotea baltica</i>	[47]
<i>Gammarus olivii</i>	[3]
<i>Pachygraphus marmoratus</i>	[1]
<i>Xantho hydrophilus</i>	[1]
<i>Menippe mercenaria</i>	[39]
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	[42]
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	[47]
<i>Sthenotheuthis pteropus</i>	[7]
<i>Sthenotheuthis oualaniensis</i>	[7]
<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i>	[56]
<i>Sprattus sprattus phalericus</i>	[56]
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	[56]
<i>Spicara smaris</i>	[56]
<i>Mullus barbatus</i>	[56]
<i>Odontogadus euxinus</i>	[56]

(продукционные) процессы (знаменитые ивлевские коэффициенты K_1 и K_2) [38], связь потребления и использования пищи с концентрацией корма [25, 38], соотношения энергетических трат при активном, стандартном и основном метаболизме [9], зависимость интенсивности обмена от температуры [16].

Результаты всех этих исследований совершенно необходимы при расчётах продукционных процессов на различных трофических уровнях у компонентов черноморской экосистемы. Большая часть этих работ была прове-

дена уже после смерти В. С. Ивлева в 1964 г., но незадолго до этого печального события В. С. Ивлев написал чрезвычайно ёмкую и впечатляющую статью «Элементы физиологической гидробиологии», в которой обрисовал значение и наметил перспективы этого важнейшего функционального направления в науке о водных организмах [13]. В статье рассматривалась роль физиологических подходов в определении места различных компонентов биоты в экосистеме, подчеркивалась важность определения продукционных процессов в трофодинамике популяций и экосистемы в целом. Несмотря на то, что с момента выхода этой работы в свет прошло уже несколько десятков лет, она может по-прежнему служить программой дальнейших исследований. Не случайно эту статью называют «физиологическим манифестом в гидробиологии». На протяжении нескольких лет это направление в отделе возглавлял его ученик, впоследствии – академик Российской и Белорусской академий наук Л. М. Сушеня.

В. С. Ивлев был по-настоящему большим учёным. Поэтому он представлял важность широкого и тесного взаимодействия своего направления со смежными областями биологии. В результате совершенно естественным стало подключение к биоэнергетике других важных направлений физиологической гидробиологии, которые в комплексе стали предметом **физиолого-биохимической экологии гидробионтов**. Предметом этого обширного раздела гидробиологии является изучение функциональных и метаболических основ существования сложных экологических систем: популяций, видов, сообществ, экосистем и гидросферы в целом [77]. Направления этих исследований представлены на схеме (рис. 1).

На протяжении многих лет существования отдела физиологии животных и биохимии (именно так он называется с 2000 г.) важнейшими результатами проведенных исследований являются следующие.

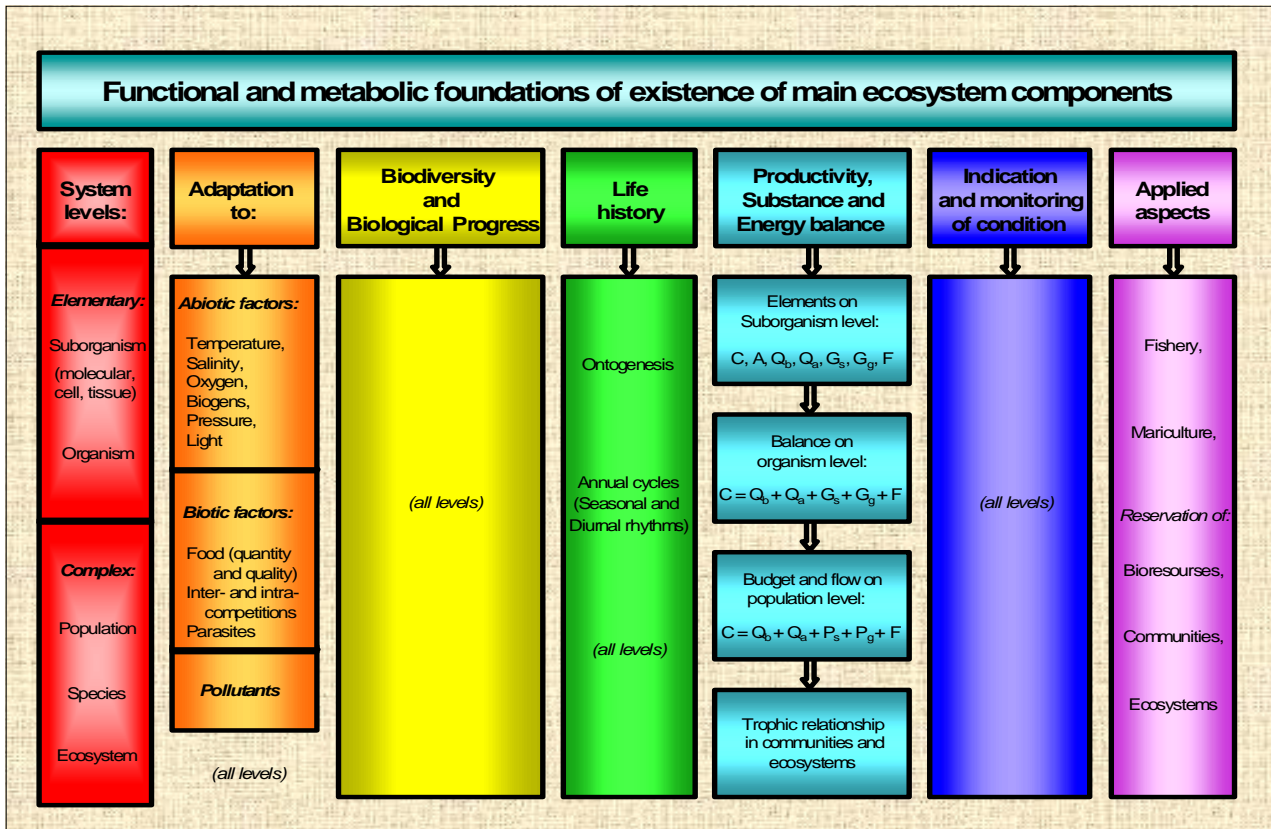


Рис. 1. Схема главных направлений исследований отдела физиологии животных и биохимии: C – потребление вещества и энергии, A – усвоение, Q_b – использование на основной обмен, Q_a – на активный обмен, G_s – на соматический рост, G_g – на генеративный рост, P_s – на продукцию соматическую, P_g – на продукцию генеративную, F – неусвоенные экскреты

Fig. 1 Scheme of cardinal research problems in Department of Animal physiology and Biochemistry; : C – substance and energy consumption, A – assimilation ion (conversion) Q_b – utilisation for basal metabolism, Q_a – for active metabolism, G_s – for somatic growth, G_g – for generative growth, P_s – for somatic production, P_g – for generative production, F – unconverted excretes

Проблема адаптаций. Эта проблема – «альфа и омега» экологии. Без вскрытия закономерностей и особенностей приспособления организмов, видов и популяций к условиям существования невозможно решение производных, более сложных проблем этой науки. В отделе была изучена зависимость элементов энергетического и вещественного (структурного, «пластического») обмена от многообразных абиотических и биотических факторов. Было показано, что при низких и высоких **температурах** обитания метаболизм гидробионтов сдвигается в сторону относительного усиления использования азотистых и белковых субстратов [34]; был применён принципиально новый подход к оценке клеточной и тканевой фермен-

тативной активности с учетом естественной температуры обитания рыб (рис. 2) [64, 77]. При низком напряжении кислорода в воде (гипоксии) так же, как и при экстремальной температуре, у моллюсков и рыб резко увеличивается использование в энергетическом катаболизме азотистых и белковых субстратов [11, 34, 53, 65, 76, 81] (нужно заметить, что ещё раньше на это обратили внимание сотрудники отдела биологии обрастаний [12]), при этом значительная часть белковых субстратов используется анаэробно [35, 77]. Это существенно расширяет представления о возможности существования гидробионтов в экстремальных условиях.

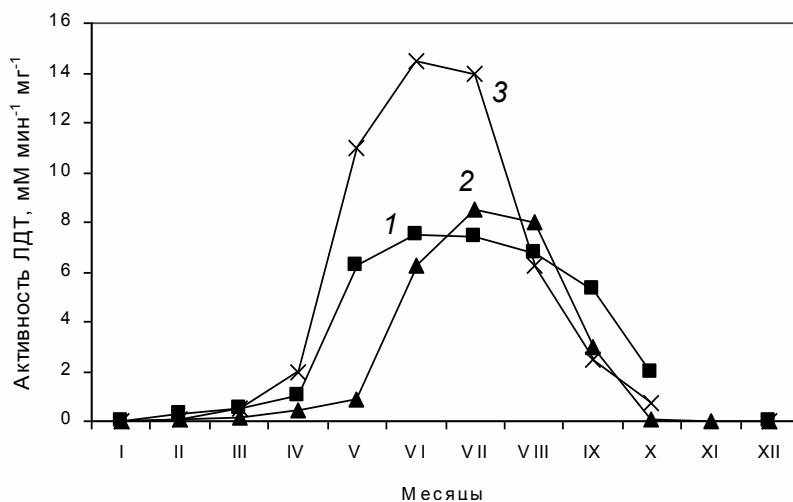


Рис. 2 Изменения лактатдегидрогеназной (ЛДГ) активности белых мышц черноморских рыб на протяжении годового цикла [64]: 1 – скорпена; 2 – смарида; 3 – ставрида
 Fig. 2 Changes of lactate-dehydrogenase (LDG) activity in white muscles of the Black Sea fishes during annual cycle [64]: 1 – Scorpaena, 2 – Spicara, 4- Horse-mackerel

Разработана классификация гипоксических состояний рыб и описаны механизмы их поддержания [32, 34]. На повышение *солёности* гидробионты (планктонные рачки копеподы – калянусы и др.) отвечают уменьшением скорости роста вследствие увеличения энергетических трат, связанных с усилением осморегуляции [17, 33, 82, 84]. Среди биотических факторов особое значение для гидробионтов имеет *обеспеченность пищей*, которая является одним из основных каналов связи организмов с внешней средой [25, 50]. При этом обеспеченность пищей определяется как количеством кормовых организмов, так и количеством их потребителей – особей данного и других видов, т.е. внутри- и межвидовой конкуренцией. Из биотических факторов заметное влияние на состояние гидробионтов оказывает степень инвазированности паразитами [62, 63].

Функциональные и метаболические основы и особенности биоразнообразия. Биоразнообразие является основополагающим свойством, обеспечивающим многокомпонентность существования экосистемы. Опираясь на концепцию А. Н. Северцева [30] о факторах биологического прогресса, в отделе разработали представление об альтернативных метаболических стратегиях этого прогресса, определяющих особенности функционального разнообразия компонентов экосистемы [55]. Важнейшим фактором этого разнообразия является уровень энергетического метаболизма гидробионтов.

Первая стратегия основывается на интенсификации метаболизма и выражается в высоком потреблении гидробионтами кислорода на клеточном, тканевом, организменном и популяционном уровнях [77]. Связь энергетических трат целостных организмов с функциональной активностью видов показана в табл. 2 и 3.

Активность ферментов энергетического катаболизма подробно изучена А. А. Солдатовым [31]. Высокий уровень конечного и межточного обмена обеспечивается развитой транспортной (кровеносной) системой [32, 34]. Иллюстрацией связи этой системы с подвижностью рыб являются данные по концентрации гемоглобина у видов из Чёрного и Средиземного морей (рис. 3)

В качестве основных источников энергии используются высококалорийные нейтральные липиды (триацилглицерины) и неэстерифицированные жирные кислоты [50, 60, 61]. Установлено [58, 59], что значительная роль в обеспечении высокой метаболической активности морских рыб и беспозвоночных принадлежит самой ненасыщенной докозагексаеновой жирной кислоте линоленового ряда (C22:6ω3) (рис. 4).

Всё это способствует освоению подвижными формами широких ареалов и обеспечивает их высокую продуктивность; не случайно именно эти формы доминируют в экосистемах.

Виды	Стандартный метаболизм (коэффициент "а")
<u>Чёрное море:</u>	
Хамса <i>Engraulis encrasicolus ponticus</i>	0.97
Ставрида <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	0.70
Кефаль <i>Mugil auratus</i>	0.57
Смарида <i>Spicara smaris</i>	0.39
Султанка <i>Mullus barbatus</i>	0.25
Мерланг <i>Merlangius merlangus</i>	0.22
Скорпена <i>Scorpaena porcus</i>	0.08
<u>Тропическая Атлантика:</u>	
Золотистая макрель <i>Coryphaena hippurus</i>	0.73
Летучая рыба <i>Exocoetus volitans</i>	0.55
Морской окунь <i>Epinephelus</i> sp.	0.12

Табл. 2 Уровень потребления кислорода ($\text{мл} \cdot \text{г}^{-1}$ сыр.массы $\cdot \text{ч}^{-1}$) у рыб Чёрного моря [9] и тропической Атлантики [18]
Table 2 Oxygen consumption (ml g^{-1} wet mass h^{-1}) in the Black Sea [9] and Tropic Atlantic [18] fishes

Виды	Район обитания	Стандартный метаболизм (коэффициент "а")	Автор
Головоногие моллюски:			
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	Индийский океан	2.18	[5]
<i>Sthenoteuthis pteropus</i>	Атлантический океан	1.76	[4]
<i>Onichoteuthis banksii</i>	Средиземное море	1.28	[2]
<i>Octopus</i> sp.	— " —	0.41	[2]
Двустворчатые моллюски:			
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Чёрное море	0.06	[42]
Копеподы:			
<i>Calanus euxinus</i>	Чёрное море	0.57	[82]
Изоподы:			
<i>Idothea baltica basteri</i>	— " —	0.45	[46]
Усоногие			
<i>Balanus improvisus</i>	— " —	0.05	[10]

Табл. 3 Уровень потребления кислорода ($\text{мл} \cdot \text{г}^{-1}$ сыр.массы $\cdot \text{ч}^{-1}$) у моллюсков и ракообразных
Table 3 Oxygen consumption (ml g^{-1} wet mass h^{-1}) in mollusks and crustacean

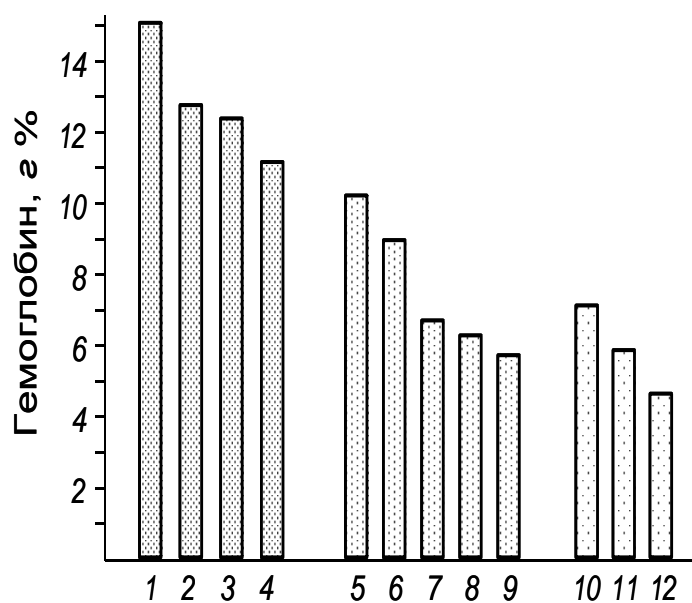


Рис. 3 Концентрация гемоглобина (г %) у пелагических, придонных и донных рыб Черного и Средиземного морей [40].

Fig 3 Haemoglobin concentration (g %) in pelagic, demersal and benthic fishes of the Black and Mediterranean Seas

Пелагические активные рыбы:

1. Скумбрия *Scomber scomber*;
2. Ставрида *Trachurus mediterraneus*;
3. Шпрот *Sprattus sprattus*;
4. Анчоус *Engraulis encrasicolus*.

Придонные рыбы с умеренной активностью:

5. Смарида *Spicara smaris*;
6. Султанка *Mullus barbatus*;
7. Собачка *Blennius parvicornis*;
8. Морской окунь *Serranus paracentropistis*;
9. Мерланг *Merlangius merlangus*;

Донные рыбы с низкой активностью:

10. Камбала *Scophthalmus maximus*;
11. Скорпена *Scorpaena porcus*;
12. Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus*.

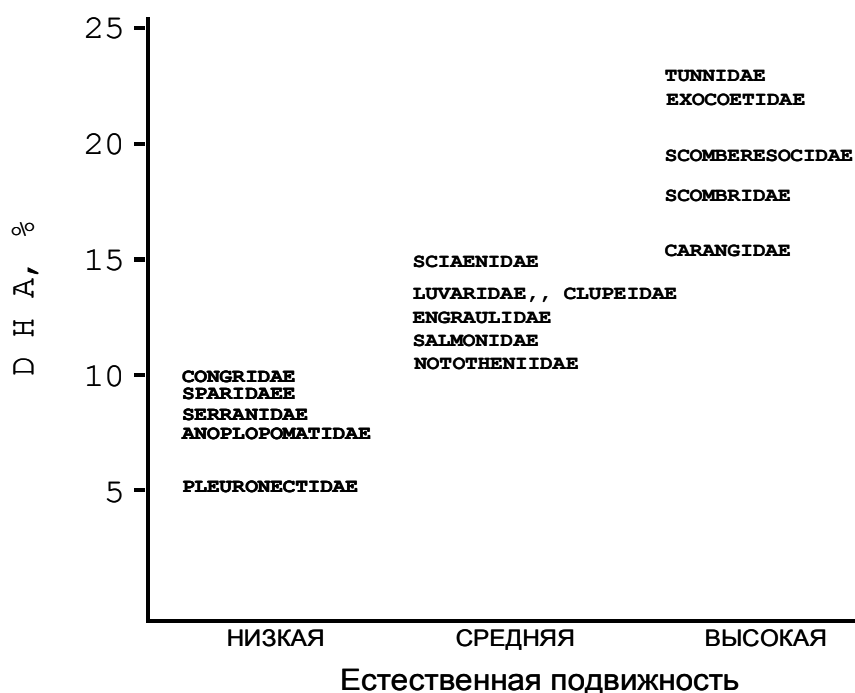


Рис. 4 Связь естественной подвижности рыб с содержанием докозагексаеновой кислоты (ДКГ) в суммарных липидах их тела [59]

Fig.4 Relationship between fish natural mobility and and docosahaexaenic content in body total lipids [59]

В противоположность первой, вторая метаболическая стратегия базируется на узкой функциональной специализации, использовании углеводных энергетических субстратов (гликогена, глюкозы) – в значительной степени анаэробно, с возможностью быстрого включения в обмен [21, 41]. Эти, преимущественно бентосные, формы занимают узкие экологические ниши, что позволяет им успешно конкурировать (особенно за пищу) с активными формами. Существует также и промежуточная метаболическая стратегия, на которую опираются формы с умеренной скоростью плавания [77]: они используют в метаболизме белковые и азотистые субстраты (свободные аминокислоты).

Вторая и промежуточная стратегии в компенсацию за низкую интенсивность обладают повышенной эффективностью метаболизма, что наглядно иллюстрируется на примере потребления пищи табл. 4 [56]. Весь перечисленный спектр метаболических стратегий обеспечивает широкое разнообразие форм в экосистемах, что обуславливает их динамическую устойчивость.

Табл. 4 Среднегодовая суточная интенсивность потребления пищи и эффективность ее ассимиляции у черноморских рыб (% от веса тела) [56]

Table 4 Average annual diurnal intensity of food consumption and efficiency of its assimilation in the Black Sea fishes (% of body weight)

Виды	Суточный рацион	K ₂
Хамса	10.17	2.4
Шпрот	6.16	4.6
Ставрида	5.43	5.6
Султанка	1.55	25.1
Смарида	1.74	13.9
Мерланг	0.90	12.8

Жизненные циклы. Обширные исследования были проведены по изучению функциональных и метаболических основ онтогенеза, годовых, сезонных и суточных метаболических ритмов гидробионтов. Были подробно изучены рост и созревание черноморского калануса *Calanus euxinus* [29], его поведение и траты энергии (рис. 5) при суточных миграциях [81, 82]; белковый рост и жиронакопление у различных возрастных групп рыб [50, 74].

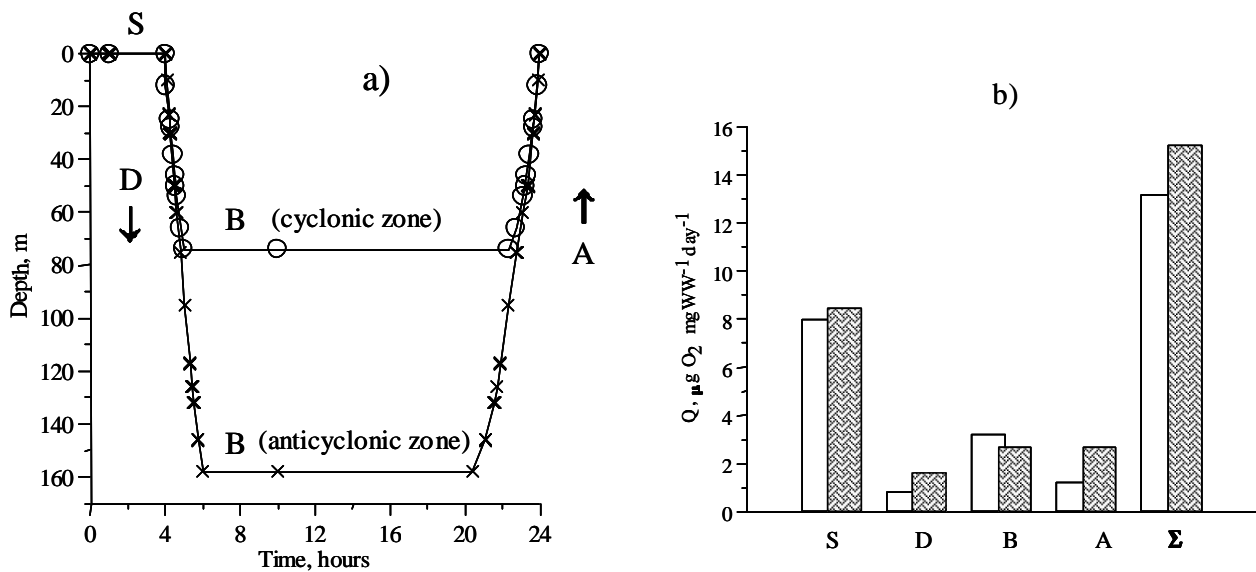


Рис. 5 а) Схема суточных вертикальных миграций черноморского калянуса в циклонической и антициклонической зонах [39, 87]; б) Траты энергии на обмен у черноморского калянуса в циклонической (открытые столбики) и антициклонической (заштрихованные столбики) зонах: S – поверхность; D – опускание; B – нижний слой; A – подъем; Σ – суммарные траты.

Fig.5. a) Scheme of diurnal vertical migrations of the Black Sea *Calanus* in cyclonic and anticyclonic zones; b) Energy expenditure in the Black Sea *Calanus* in cyclonic (open column) and anticyclonic (hatched ones) zones: S – surface, D – descend, B – low level, A – ascend, Σ – total expenditure

Особенно подробно исследована динамика содержания тотального жира, триацилглицеридов, структурных фосфолипидов и жирных кислот на протяжении годового цикла у азовского и черноморского анчоуса (хамсы), шпрота, ставриды и других видов рыб [20, 50, 51, 60, 61, 66, 74]. Была показана связь жирового и белкового обмена с особенностями поведения и распределения рыб в различные периоды годового цикла [49, 75].

Продуктивность и трофические отношения. На основе данных по энергетическому и вещественному балансу популяций массовых видов черноморских рыб (хамсы, шпрота, ставриды, султанки, смариды и мерланга) были вычислены их продуктивность на протяжении всех периодов годового цикла, величины изъятия кормовой базы и оценён вклад в общую трофодинамику черноморской экосистемы [56].

Такие же оценки сделаны для медузы *Aurelia aurita* [8] и гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* [44]. Изучение концентрации фитопланктона, хлорофилла «а»

и первичной продукции помогло выявить решающую роль эвтрофикации в динамике состояния мелких пелагических рыб (хамсы и шпрота) и черноморской пелагической экосистемы в целом в последние десятилетия [66, 84, 86, 87].

Физиолого-биохимические индикаторы состояния. Начиная с 1960-х гг., проводятся исследования по выявлению физиолого-биохимических индикаторов – чувствительных показателей, с помощью которых можно оценивать состояние гидробионтов. Прежде всего, эти работы касались прогноза сроков и характера зимовальных миграций азовской хамсы через Керченский пролив. Было показано [50, 74, 75], что эта миграция находится в тесной зависимости от взаимодействия двух факторов: внутреннего – уровня накопленных в Азовском море в осенний период жировых запасов и внешнего – резкого снижения температуры воды, которое служит импульсом для начала миграции (рис. 6, 7).

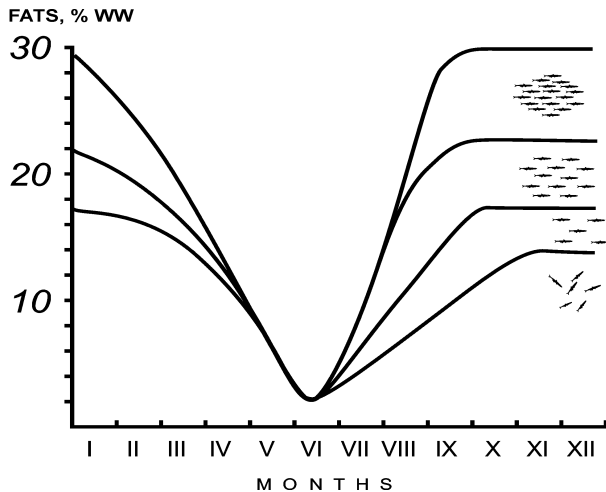


Рис. 6 Соотношение между жирностью и характером зимовальной миграции азовского анчоуса [75]
 Fig 6 Relationship between fatness and character of wintery migration of Azov Sea anchovy [75]

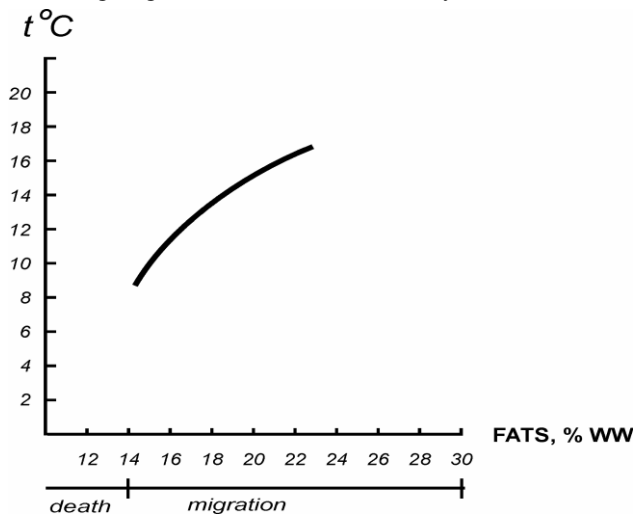


Рис. 7 Отношение между жирностью азовского анчоуса и начальной температурой его зимовальной миграции [75]
 Fig 7 Relationship between fatness of Azov Sea anchovy and temperature of its wintery migration [75]

Разработанная на основе этих исследований методика прогнозирования была успешно использована в Азовском институте рыбного хозяйства для азовской [19], а в Южном институте морского рыбного хозяйства и океанографии – для черноморской хамсы [48]. Одновременно был организован многолетний пространственно-временной мониторинг жирности популяций черноморского шпрота в период завершения летнего нагула [54, 57, 78], с помощью которого оказалось возможным оценивать обеспеченность их пищей (рис. 8).

Удалось также показать связь этого индикатора с условиями обитания шпрота: температурой (рис. 9), концентрацией фитопланктона, внутри- и межвидовой конкуренцией, а также величиной запасов [23, 78].

Выявлена связь содержания липидов и гликогена у калянуса с обеспеченностью пищей в циклонических и антициклонических зонах моря (рис. 10) [68, 69, 88]. Изучение жирнокислотного состава нейтральных и структурных липидов рыб и копепод в сопоставлении с жирнокислотным составом фитопланктона позволило определить качественный состав пищи этих гетеротрофных гидробионтов [70]. Работы на черноморских моллюсках показали высокую разрешающую способность индикаторов азотистого катаболизма [12, 65, 80] и антиоксидантной системы [27, 28] для оценки воздействия на них негативных факторов (прежде всего, тяжёлых металлов и гипоксии). Последние показатели успешно используются в работах сотрудников отдела ихтиологии.

Экологические принципы физиолого-биохимических исследований. Проведённые исследования позволили сформулировать экологические принципы, необходимые для исследований функциональных особенностей и метаболизма природных популяций гидробионтов [77]. Они заключаются в необходимости учитывать: а) многомерность исследуемых характеристик; б) таксономическую специфичность изучаемых объектов; в) условия обитания; г) функциональное состояние на различных этапах онтогенеза, в различные периоды годового цикла; сезонные и суточные ритмы (в масштабах макро-времени); д) функциональное состояние в масштабах микро-времени (для рыб, например, при различных скоростях плавания, при преследовании жертвы или избегании хищников, в покое); е) степень акклимации; ж) степень интеграции исследуемого уровня (от молекулярного до популяционного; з) и, наконец, видоцентризм, т.е. оценку степени полезности изучаемой реакции для вида.

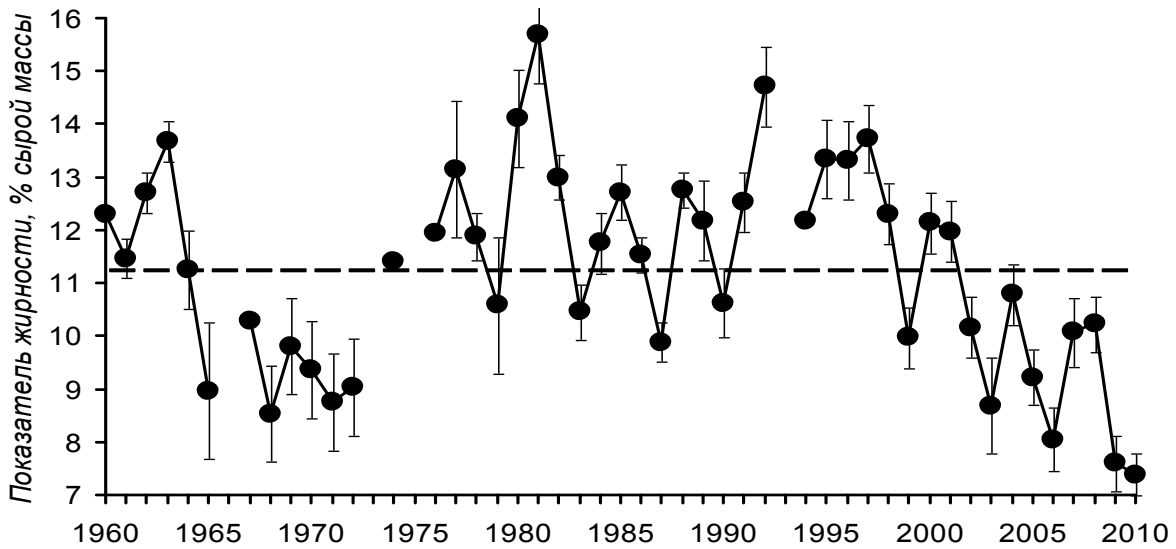


Рис. 8 Многолетняя динамика показателя жирности шпрота с 1960 по 2010 гг. Штриховая линия – среднее многолетнее значение, вертикальными отрезками указаны величины стандартных ошибок [54]

Fig.8 Long-term dynamics of sprat fatness since 1960 till 2010. Hatched line shows the overall long-term mean value, vertical lines indicate standard deviations

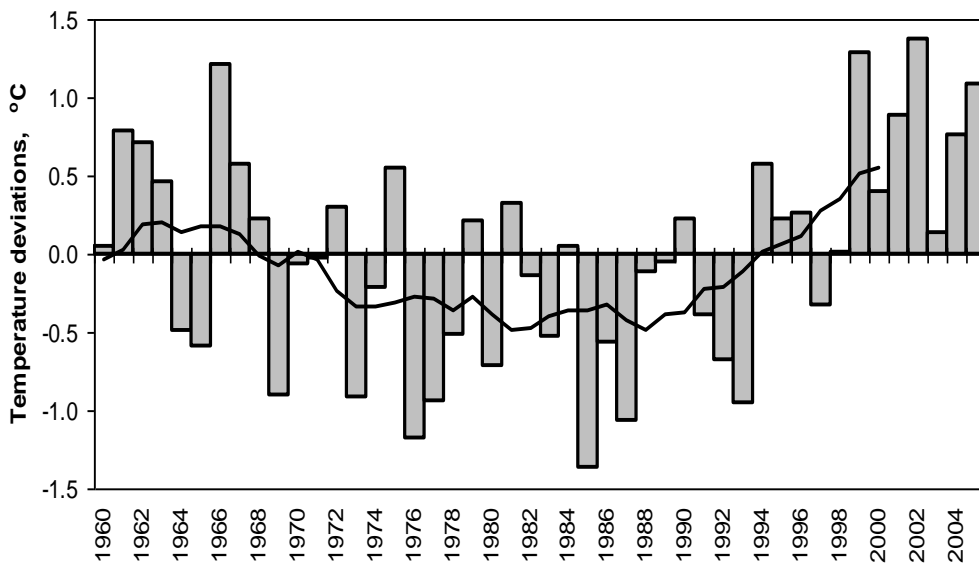


Рис. 9 Многолетние колебания годовой поверхностной температуры воды в Черном море у Южного Крыма (1960 – 2005): кривая отражает «тренд» изменений [23]

Fig.9 Long-term fluctuations of annual surface water temperature in the Black Sea off the Southern Crimea (1960 – 2005): the curve reflects “trend” of changes

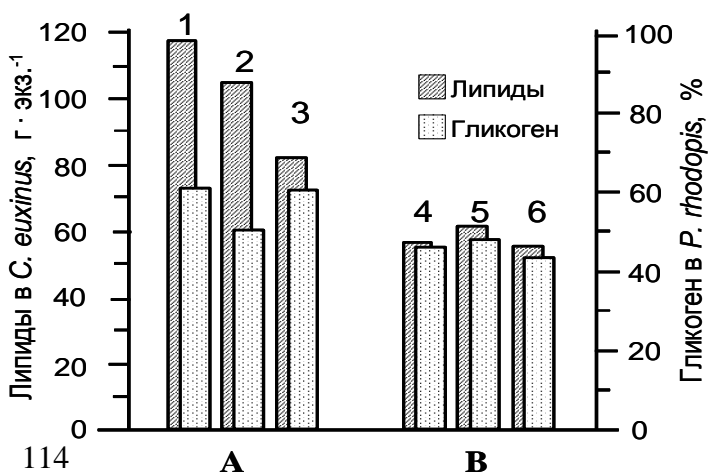


Рис. 10 Содержание суммарных липидов в теле калянуса и гликогена в теле плевробрахии в циклонических (А) и антициклонических (В) зонах Чёрного моря [86]: 1 – 6 – номера станций

Fig.10 Total lipid content of *Calanus* and glycogen content of *Pleurobrachia* in cyclonic (A) and anticyclonic (B) zones of the Black Sea: 1-6 – station number

Помимо фундаментального значения, работы отдела используются для решения и прикладных проблем. К ним относятся оценка состояния запасов промысловых видов и воздействия на них негативных факторов среды, разработка физиологических основ марикультуры. За годы существования отдела опубликовано 26 монографий и сборников (из них 6 за границей), несколько сотен статей, защищено 7 докторских и 33 кандидатских диссертации. В настоящее время в отделе происходит смена поколений. Можно надеяться, что традиции

высокой науки, которыми руководствовался его коллектив на протяжении своего более чем шестидесятилетнего существования, не будут утеряны и молодое поколение исследователей достойно продолжит разработку проблем, актуальных для отечественной и мировой науки.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам отдела физиологии животных и биохимии, без творческих и дружеских контактов с которыми достижения в рассматриваемой области науки были бы невозможны.

1. Аболмасова Г. И. Биология и баланс энергии у некоторых видов крабов Черного моря // Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Севастополь, 1976. – 22 с.
2. Аболмасова Г. И. Скорость обмена у некоторых беспозвоночных Средиземного моря // Биология моря. – 1978. – Вып. 46. – С. 25–29.
3. Аболмасова Г. И. Элементы суточного баланса энергии *Gammarus olivii* при разных температурах // Экология моря. – 1981. – вып. 7. – С. 52–57.
4. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена кальмара *Sthenoteuthis pteropus* из Атлантического океана в экспериментальных условиях // Экология моря. – 1984. – Вып. 18. – С. 67–70.
5. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена и некоторые элементы баланса энергии у кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* из Индийского океана в экспериментальных условиях // Экология моря. – 1985. – Вып. 19. – С. 104–110.
6. Аболмасова Г. И., Печень-Финенко Г. А., Романова З. А. Баланс энергии двух популяций равноногих ракообразных // Экология моря. – 1986. – Вып. 24. – С. 64–69.
7. Аболмасова Г. И., Щепкина А. М., Юнева Т. В. Энергетический обмен кальмаров // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 83–101.
8. Аннинский Б. Е. Энергетический баланс медузы *Aurelia aurita* в условиях Черного моря // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 11–31.
9. Белокопытин Ю. С. Энергетический обмен морских рыб. – Киев: Наук. думка, 1993. – 128 с.
10. Брайко В. Д. Интенсивность дыхания баянусов (*Balanus improvisus*) в норме и при воздействии некоторых ядов // Биология моря. – 1975. – Вып. 35. – С. 26–35.
11. Вялова О. Ю. Суточные изменения метаболизма у неполовозрелых мидий Черного моря // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 31–34.
12. Горомосова С. А., Шапиро А. З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1984. – 118 с.
13. Ивлев В. С. Элементы физиологической гидробиологии. Физиология морских животных. – М.: Наука, 1966. – С. 3–45.
14. Ивлева И. В. Элементы энергетического баланса актиний // Тр. Севаст. биол. ст. – 1964. – 15. – С. 410–428.
15. Ивлева И. В. Соотношение трат энергии на рост и дыхание у *Nereis diversicolor*, выращиваемых при разной температуре // Биология моря. – 1972. – Вып. 26. – С. 17–27.
16. Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. – Киев: Наук. думка, 1981. – 231 с.
17. Карандеева О. Г. Процессы, обеспечивающие осморегуляцию у водных беспозвоночных // Физиология морских животных. – М.: Наука, 1966. – С. 176–232.
18. Липская Н. Я. Энергетические траты на обмен у некоторых видов тропических рыб // Вопросы ихтиологии. – 1974. – 14, № 6. – С. 1076–1086.
19. Луц Г. И., Рогов С. Ф. Динамика жирности и формирование запасов тюльки и хамсы в Азовском море в зависимости от термического режима зимы // Гидробиол. журн. – 1978. – 14, № 1. – С. 31–35.
20. Минюк Г. С., Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Юнева Т. В. Черноморский шпрот. – Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика, 1997. – 138 с.
21. Морозова А. Л., Астахова Л. П., Силкина Е. Н. Углеводный обмен при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. – Киев: Наук. думка, 1997. – С. 122–145.
22. Никольский В. Н. Статистический анализ многолетней изменчивости жирности черноморского шпрота // Наук. Зап. сер. биол. – 2005. – 4, № 27. – С. 164–166.
23. Никольский В. Н., Шульман Г. Е., Юнева Т. В. и др. О современном состоянии обеспеченности

- пищей черноморского шпрота // Доп. Нац. Акад. наук Украины. – 2007. – № 5. – С. 194 – 198.
24. Павловская Т. В., Аболмасова Г. И. Энергетический баланс у массовых видов ракообразных Индийского океана // Экология моря. – 1981. – Вып. 5. – С. 65 – 76.
 25. Печень-Финенко Г. А. Эффективность усвоения пищи планктонными ракообразными // Зоол. журн. – 1977. – 56, № 10. – С. 1459 – 1465.
 26. Печень-Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А. Энергетический бюджет двух видов равноногих ракообразных // Экология моря. – 1986. – Вып. 23. – С. 127 – 145.
 27. Руднева И. И., Шевченко Н. Ф., Овен Л. С. и др. Комплексная оценка качества водной среды с помощью биомаркеров разного уровня // Актуальные проблемы водной экотоксикологии: Сб. трудов. – Борок, 2004. – С. 124 – 148.
 28. Руднева-Титова И. И. Формирование антиоксидантной системы в раннем онтогенезе морских животных // Успехи современной биологии. – 1977. – 117, № 3. – С. 390–398.
 29. Светличный Л. С. Биомеханика локомоций и уровни активного обмена копепод // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 119 – 177.
 30. Северцев А. Н. Главные направления эволюции. Морфобиологическая теория эволюции. – М.-Л.: Биомедгиз, 1934. – 149 с.
 31. Солдатов А. А. Цитохромная система и напряжение кислорода в мышечной ткани морских рыб различной естественной активности // Журн. эвол. биохимии и физиологии. – 1996. – 32, № 2 - С. 142–146.
 32. Солдатов А. А. Кислородно-диссационные свойства крови и состав внутриэритроцитарной среды у морских рыб с различной двигательной активностью // Журн. эвол. биохимии и физиологии. – 1997. – 33, № 6. – С. 607 – 614.
 33. Солдатов А. А. Особенности осморегуляции циркулирующих эритроцитов у стено- и эвригаллиных видов морских рыб в условиях гипоосмотической среды // Журн. эвол. биохимии и физиологии. – 2000. – 36, №1. – С. 40 – 44.
 34. Солдатов А. А. Особенности организации и функционирования системы красной крови рыб // Журн. эвол. биох. и физиол. – 2005. – 41, № 3. – С. 217 – 223.
 35. Столбов А. Я., Ставицкая Е. Н., Шульман Г. Е. Потребление кислорода и экскреция азота у черноморских рыб различной экологической специализации при гипоксических режимах // Гидробиол. журн. – 1995. – 31, № 1. – С. 73 – 78.
 36. Суценья Л.М. Элементы энергетического баланса амфибионтного бокоплава *Orchestia fottae* // Биология моря. – 1968. – Вып. 15. – С. 52 – 70.
 37. Суценья Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. – Киев: Наук. думка, 1972. – 195 с.
 38. Суценья Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. – Минск: Наука и техника, 1975. – 205 с.
 39. Суценья Л. М., Кларо Р. Количественные закономерности питания и их связь с балансом энергии у промыслового краба *Menippe mercenaria* – Исследования Центрально-Американских морей. – Киев: Наук. думка, 1966. – С. 217 – 230.
 40. Точилина (Ракицкая) Л. В. Морфофизиологическая характеристика крови морских рыб // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 166 – 177.
 41. Трусевич В. В. Фосфорный обмен при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. – Киев: Наукова думка, 1978. – С. 145 – 167.
 42. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. Экологическая энергетика черноморской мидии // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 32 – 71.
 43. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е. Трофические взаимоотношения в планктонном сообществе Черного моря на современном этапе // Экология моря. – 2006. – Вып. 71. – С. 50 – 54.
 44. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. и др. Гребневики-вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах Крымского побережья Черного моря (Севастопольская бухта) // Океанология. – 2006. – 46, № 4. – С. 507 – 517.
 45. Хмелева Н. Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* // Биология моря. – 1968. – Вып. 15. – С. 71 – 98.
 46. Хмелева Н.Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Idotea baltica basteri*). – Киев: Наук. думка, 1973. – 183 с.
 47. Хмелева Н. Н., Санс Д. Дыхание и некоторые особенности питания устриц *Crassostrea zizophorae* // Исследования Центрально-Американских морей. – Киев: Наук. думка, 1966. – С. 231 – 248.
 48. Чащин А. К., Акселев О. И. Миграции скоплений и доступность черноморской хамсы для промысла в осенне-зимний период // Биологические ресурсы Черного моря. – Москва: ВНИРО, 1990. – С. 80 – 93.
 49. Шульман Г. Е. Проблема физиологических индикаторов биологического состояния рыб // Обмен веществ и биохимия рыб. – М.: Наука, 1967. – С. 12 – 18.

50. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб – М.: Пищевая промышленность, 1972. – 368 с.
51. Шульман Г. Е. Принципы физиолого-биохимических исследований годовых циклов рыб // Биология моря. – 1978. – Вып. 46. – С. 90–99.
52. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимическая индикация и мониторинг состояния гидробионтов Черного моря // Гидробиол. журнал. – 1999. – 35, №1. – С. 42–52.
53. Шульман Г. Е., Аболмасова Г. И. Столбов А. Я. Использование белка в энергетическом обмене гидробионтов // Успехи совр. биол. – 1993. – 113, № 5. – С. 576–586.
54. Шульман Г. Е., Никольский В. Н., Юнева Т. В. и др. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Черного моря // Мор. экол. журнал. – 2007. – 6, № 4. – С. 18 – 30.
55. Шульман Г. Е., Токарев Ю. Н. Функциональное разнообразие как важный фактор существования биотических компонентов экосистемы // Мор. экол. журнал. – 2006. – 5, № 1. – С. 35–56.
56. Шульман Г. Е., Урденко С. Ю. Продуктивность рыб Черного моря – Киев.: Наук. думка, 1989 – 188 с.
57. Шульман Г. Е., Чащин А. К., Минюк Г.С. и др. Многолетний мониторинг состояния черноморского шпрота // Докл. АН СССР. – 1994. – 335, № 1. – С. 124 – 126.
58. Шульман Г. Е., Юнева Т. В. Роль докозагексаеновой кислоты в адаптациях рыб // Гидробиол. журнал. – 1990. – 26, № 4. – С. 43–51.
59. Шульман Г. Е., Яковлева К. К. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб // Журн. общ. биол. – 1983. – 4, № 4 – С. 529–540.
60. Щепкин В. Я. Сравнительная характеристика липидов печени и мышц ставриды и скорпены // Научн. докл. высшей школы, сер. биол. науки. – 1972. – №2. – С. 36–39.
61. Щепкин В. Я. Сезонная динамика липидного состава печени и мышц ставриды и скорпены // Гидробиол. журнал. – 1979. – 17, № 5. – С. 77 – 84.
62. Щепкина А. М. Особенности липидного состава тканей черноморской хамсы на протяжении годового цикла и при поражении гельминтами // Экология моря. – 1980. – Вып. 3. – С. 33–39.
63. Щепкина А. М. Влияние зараженности гельминтами на уровни энергетических запасов в теле черноморских мидий // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 71–77.
64. Эмеретли И.В. Активность ферментов энергетического обмена у черноморских рыб // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 178–188.
65. Эмеретли И. В. Влияние гипоксии различной продолжительности на активность малат- и лактатдегидрогеназы в тканях мидии // Гидробиол. журнал. – 2001. – 37, № 2. – С. 81–85.
66. Юнев О.А., Шульман Г.Е., Юнева Т.В., Мончева С. Соотношение запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Черного моря // Доклады Академии Наук. – 2009. – Вып. 428, № 3. – С.426 – 429.
67. Юнева Т. В. Сезонная динамика жирнокислотного состава липидов черноморской хамсы и шпрота // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наукова думка, 1990. – С.196–207.
68. Юнева Т. В., Светличный Л. С. Георгиева Л. В., Сенчикина Л. Г. Пространственная изменчивость содержания липидов у *Calanus euxinus* в связи с концентрацией хлорофилла и биомассой фитопланктона // Океанология. – 1997. – 37, № 3. – С. 745 – 752.
69. Юнева Т. В., Юнев О.А., Бингел Ф., и др. О связи между содержанием липидов у черноморского калянуса и динамической активностью водной среды его обитания // Докл. АН. – 1999. – Вып.369, № 5. – С. 715 – 717.
70. Юнева Т. В., Щепкина А. М. Жирные кислоты как трофические индикаторы черноморских копепод *Acartia clausi* и *Calanus euxinus* // Научн. зап. Тернопольского нац. пед. ун-та. Сер. Биол. – 2005. – Вып. 27, № 4 – С. 277 – 280.
71. Finenko G. A., Anninsky B. E., Romanova Z. A. et al. Chemical composition, respiration and feeding rates of the new alien stenophore, *Beroe ovata*, in the Black sea. // Hydrobiologia. – 2001. – 451. – P. 179–186.
72. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // Journ. Plankt. Res. – 2003. – 25, № 5. – P. 539–549.
73. Nikolsky V. N., Shulman G. E. The sprat fat content variability in connection with long-term environmental changes in the Black Sea. // Velikova V., Chipev N (Eds.). Large-scale disturbances (regime shift) and recovery in aquatic ecosystems: challenges of management towards sustainability. Unesco-Roste BAS Workshop on Regime Shifts (14 – 16 June, Varna). – 2005. – P. 159 – 168.
74. Shulman G.E. Life cycles of Fish. Physiology and biochemistry. – N.Y.: Hulsted Press, John Wiley and Sons. – 1974 – 253 p.
75. Shulman G. E. Anchovies of the Sea of Azov and the Black Sea: regularities of wintering migration (brief review) // Мор. экол. журнал. – 2002. – 1, № 1. – С. 67 – 77.

76. Shulman G. E., Chesalin M. V., Abolmasova G. I. et al. Metabolic strategy in pelagic squid of genus *Sthenoteuthis* as the basis of high abundance and productivity: an overview of the Soviet investigations // Bull. Mar. Sci. – 2002. – **71**, № 2. – P. 815 – 836.
77. Shulman G. E., Love R. M. The Biochemical Ecology of Marine Fishes. In: Advances in Marine Biology. – Vol. 36, Academic Press, London, 1995. – 352 p.
78. Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V. et al. Fat content of Black Sea sprat as an indicator of fish and ecosystem condition // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2005. – **293**. – P. 201–212.
79. Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V. et al. Significance of Physiological and Biochemical Approaches for Black Sea Fishery Investigations // Int. Jour. Nat. and Eng. Sci. – 2008. – **2**, № 1 – P. 107–112.
80. Soldatov A. A., Gostyukhina O. L., Golovina I. V. Antioxidant enzyme complex of tissues of the Bivalve *Mytilus galloprovincialis* under normal and oxidative-stress conditions: a review // Appl. Biochem. Microbiol. – 2007. – **43**, № 5. – P. 556 – 562.
81. Svetlichny L. S., Hubareva T. S. The effect of hypoxia on metabolism and locomotion of *Calanus euxinus* // Доп. НАН України. – 1998. – № 5. – С. 199 – 203.
82. Svetlichny L. S., Hubareva E. S. The energetics of *Calanus euxinus*: locomotion, filtration of food and specific dynamic action // Journ. Plankt. Res. – 2005. – **27**, № 7. – P. 671–682.
83. Svetlichny L. S., Hubareva E. S., Erkan F., Gucu A. C. Physiological and behavioral aspects of *Calanus euxinus* females during vertical migration across temperature and oxygen gradients // Mar. Biol. – 2000. – **137**. – P. 936 – 971.
84. *Trophic relationships and food supply of heterotrophic animals in the pelagic ecosystem of the Black Sea* (Eds. G.E.Shulman, O.zturk, A.Kideys et al.) Istanbul: Comission on the Protection of the Black Sea Against Pollution. – 2009. – 298 p.
85. Yunev O. A., Vedernikov V. I., Basturk O. et al. Long-term variations of surface chlorophyll *a* and primary production in the open Black Sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2002. – **230**. – P. 11–28.
86. Yunev O. A., Moncheva S., Carstensen J. Long-term variability of vertical chlorophyll *a* and nitrate profiles in the open Black Sea: eutrophication and climate change // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2005. – **294**. – P. 95–107.
87. Yunev O. A., Carstensen J., Moncheva S. et al. Nutrient and phytoplankton trends on the western Black Sea shelf in response to cultural eutrophication and climate changes // Estuar., Coast. Shelf Sci. – 2007. – **74**. – P. 63–76.
88. Yuneva T. V., Svetlichny L. S. et al. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1999. – **189**, № 26. – P. 195 – 204.

Поступила 15 июня 2011 г.