



УДК 581.526.325:57.016.2

Г. Е. Шульман, член-корр. НАНУ, зав. отделом, **Ю. Н. Токарев**, докт. биол. наук, зав. отделом

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

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КАК ВАЖНЫЙ ФАКТОР СУЩЕСТВОВАНИЯ БИОТИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ ЭКОСИСТЕМ

На материалах проводимых в ИнБИОМ НАН Украины исследований рассмотрены многочисленные аспекты функционального биоразнообразия морской биоты – видовое, внутривидовое (популяционное), внутрипопуляционное (организменное), суборганизменное (тканевое, отчасти клеточное и молекулярное), а также его пространственные и временные аспекты. Показано, что направления эволюционного развития, определяющие биологический прогресс, обеспечиваются альтернативными метаболическими стратегиями, формирующими сложную гамму видового разнообразия. Проанализированы различные проявления функционального биоразнообразия, позволяющие понять: как сформировалась видовая, популяционная и внутрипопуляционная структура биоты, как осуществляется взаимодействие друг с другом компонентов сообществ и экосистем, а также как организмы, популяции, виды и более высокие уровни организации жизни (сообщества и экосистемы) «утверждают себя» в устойчиво-динамичной биосфере.

Ключевые слова: морские экосистемы, биоразнообразие, метаболические стратегии, биолюминесценция

Исследование биоразнообразия во всех его проявлениях позволяет понять как организмы, популяции, виды и более высокие уровни организации жизни (сообщества и экосистемы) «утверждают себя» в устойчиво-динамичной биосфере. К сожалению, биофизические, биохимические и физиологические механизмы и процессы, лежащие в основе биоразнообразия гидробионтов изучены совершенно недостаточно.

В исследовании биоразнообразия до сих пор преобладал феноменологический подход. Он опирался на описание структурных особенностей биоты: видового состава, динамики численности и биомассы, размерно-весовых и возрастных соотношений, пространственного распределения и т.п. Изучение же функционального биоразнообразия остается в тени. Это связано, прежде всего, с тем, что

функциональный подход требует особых условий: соответствующую методологическую подготовку, использование подчас сложных методик, необходимость специальной экспериментальной базы [119]. И, тем не менее, именно этот подход позволяет выявить не только статику, но и динамику изучаемых характеристик, вскрыть закономерности и особенности фундаментальных процессов, определяющих биоразнообразие.

В данной статье, опирающейся, в основном, на материалы, полученные в Институте биологии южных морей НАН Украины, авторы рассматривают различные аспекты функционального биоразнообразия морской биоты: видовое, внутривидовое (популяционное), внутрипопуляционное (организменное), суборганизменное (тканевое, отчасти клеточное и молекулярное), а также его пространственные

и временные аспекты. Естественно, эти материалы относятся, главным образом, к обитателям Черного моря (но и не только к ним).

Начнем с видового разнообразия. Оценивая совокупность видов животных, обитающих в природе, А. Н. Северцев [49], выделил два направления эволюционного развития, обеспечивающего биологический прогресс. Первое направление связано с освоением обширных ареалов и высокой численностью, биомассой и продукцией; второе – с занятием «узких» экологических ниш. Обеим группам животных свойственна высокая внутривидовая дифференциация. Естественно, что в самом этом разделении заложена функциональная основа. Нам представляется, что эти два направления биологического прогресса обеспечиваются двумя *альтернативными* метаболическими стратегиями: первая определяет высокую функциональную активность, вторая – узкую функциональную специализацию [117]. Именно такое разделение позволяет видам успешно сосуществовать в жесткой конкурентной борьбе. Разумеется, в животном мире существует и промежуточная стратегия. Три перечисленные метаболические стратегии, опираясь на генетическую основу, как раз и определяют сложную гамму видового разнообразия.

Примеры трех функциональных и метаболических стратегий можно найти почти во всех типах и классах животных. Достаточно сопоставить: свободноживущих, прикрепленных и паразитических червей; планктонных, донных активно передвигающихся и прикрепленных ракообразных; головоногих, брюхоногих и двустворчатых моллюсков; пелагических, придонных и донных рыб; мигрирующих и оседлых птиц; грызунов, копытных и хищных млекопитающих.

Наиболее обширные материалы по метаболическим стратегиям в Институте биологии южных морей получены на рыбах, моллюсках и ракообразных.

Важнейшей характеристикой видовой функциональной активности животных служит

их естественная подвижность [43, 73, 117]. Высокая двигательная активность обеспечивается высоким уровнем энергетического катаболизма, т.е. трат энергии на обмен. Это хорошо отражают данные по скорости потребления кислорода рыбами, моллюсками и ракообразными (табл. 1 и 2), в которых приведены коэффициенты «*a*», рассчитанные по уравнению (1) для 20°C [60]:

$$Q = aW^k \quad (1),$$

где Q – скорость потребления кислорода; W – масса животного (г); a – коэффициент, численно равный обмену на единицу массы животного; k – коэффициент, показывающий скорость обмена при возрастании массы.

Материалы получены при изучении «стандартного» метаболизма. Уровень энергетического обмена у видов с высокой естественной подвижностью (пелагические рыбы, кальмары, планктонные ракообразные) гораздо выше, чем у малоподвижных или прикрепленных форм. Придонные рыбы и донные ракообразные занимают промежуточное положение. Для рыб аналогичные различия получены и по «основному» обмену [11].

Сходная зависимость прослеживается у рыб и на тканевом уровне: «тканевое дыхание» (потребление кислорода) красных мышц, имеющих непосредственное отношение к локомоции, у ставриды выше, чем у скорпены – рыбы с низкой двигательной активностью [57]. Насыщенность красных мышечных волокон митохондриями («энергетическими фабриками» организма) у подвижных рыб значительно выше, чем у малоподвижных. У европейского анчоуса *Engrasicolus engrasicolus* и скумбрии *Scomber scomber* митохондрии занимают 45 % массы красных мышц, у рыб с умеренной подвижностью 25 – 31%, у малоподвижных видов – лишь 3 – 5% [46, 107, 109]. В красных мышцах подвижных рыб выше содержание дыхательных белков – цитохромов, активность цитохромоксидазы, сукцинатдегидрогеназы,

окислительное фосфорилирование, соотношение адениловых нуклеотидов – т.н. «заряд АТ-кинсона» [19, 46, 90, 107, 109].

Табл. 1 Уровень потребления кислорода ($\text{мл} \cdot \text{г}^{-1}$ сыр.массы $\cdot \text{ч}^{-1}$) у рыб Черного моря [11] и Тропической Атлантики [34]

Table 1 Level of oxygen consumption ($\text{ml} \cdot \text{g}^{-1}$ wet weight $\cdot \text{h}^{-1}$) in the Black Sea [11] and Tropic Atlantic [34]

Виды	Стандартный метаболизм (коэффициент "a")
Черное море	
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
Тропическая Атлантика	
Золотистая макрель <i>Coryphaena hippurus</i>	0.73
Летучая рыба <i>Exocoetus volitans</i>	0.55
Морской окунь <i>Epinephelus sp.</i>	0.12

Табл. 2 Уровень потребления кислорода ($\text{мл} \cdot \text{г}^{-1}$ сыр.массы $\cdot \text{ч}^{-1}$) у моллюсков и ракообразных

Table 2 Level of oxygen consumption ($\text{ml} \cdot \text{g}^{-1}$ wet weight $\cdot \text{h}^{-1}$) in molluscs and crustacea

Виды	Район обитания	Стандартный метаболизм (коэффициент "a")	Автор
МОЛЛЮСКИ			
<u>Головоногие:</u>			
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	Индийский океан	2.18	[3]
<i>Sthenoteuthis pteropus</i>	Атлантический океан	1.76	[2]
<i>Onichoteuthis banksii</i>	Средиземное море	1.28	[1]
<i>Ostopus sp.</i>	– " –	0.41	[1]
<u>Двустворчатые:</u>			
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Черное море	0.06	[68]
РАКООБРАЗНЫЕ			
<u>Копеподы:</u>			
<i>Calanus euxinus</i>	Черное море	0.57	[122]
<u>Изоподы:</u>			
<i>Idothea baltica basteri</i>	– " –	0.45	[69]
<u>Циррипедия</u>			
<i>Balanus improvisus</i>	– " –	0.05	[13]

У активных рыб более развиты средства доставки кислорода к тканям: выше число эритроцитов, концентрация гемоглобина (рис.1) и общая масса крови, кислородная емкость крови и сродство гемоглобина к кислороду [30, 53, 54, 55, 65]. Все это обеспечивает более высокую «энерговооруженность» орга-

низма, т.е. способность функциональных структур поддерживать высокий уровень энергетического обмена и, в конечном счёте, обеспечивать устойчивость организма к внешним воздействиям [32, 74].

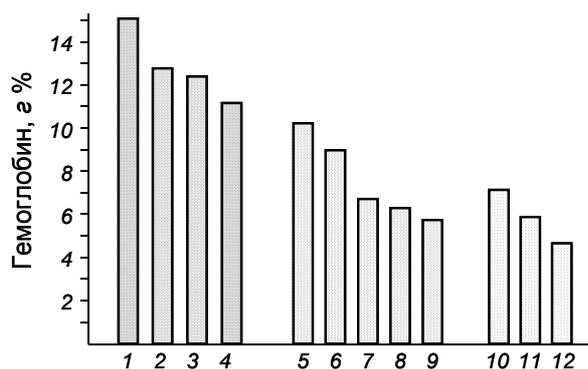


Рис. 1. Концентрация гемоглобина у пелагических, придонных и донных рыб Черного и Средиземного морей [65]. Пелагические активные рыбы: 1. Скумбрия *Scomber scomber*; 2. Ставрида *Trachurus mediterraneus*; 3. Шпрот *Sprattus sprattus*; 4. Анчоус *Engraulis encrasicolus*. Придонные рыбы с умеренной активностью: 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*.

Fig. 1. Hemoglobin concentration in pelagic, demersal and bottom fishes of the Black Sea and Mediterranean [65]. Pelagic active fishes: 1. Scomber; 2. Horse-mackerel; 3. Sprat; 4. Anchovy. Demersal fishes with moderate activity: 5. Pickerel; 6. Red mullet; 7. Blenny; 8. Sea bass; 9. Whiting. Bottom fishes with low activity: 10. Turbot; 11. Scorpion fish; 12. Round goby.

Для этой же цели необходимы энергоемкие биохимические субстраты. Такими субстратами являются нейтральные липиды – триацилглицерины (жиры) и продукты их катаболизма – свободные (неэстерифицированные) жирные кислоты. Калорийность жиров составляет $9.3 \text{ кал} \cdot \text{г}^{-1}$. Именно жиры являются основными источниками энергии при продолжительном плавании рыб с высокой «крейсерской» скоростью [5, 78, 110, 126]. То же самое свойственно совершающим протяженные вертикальные миграции калянусам [95, 122] и перелетным птицам [20]. Содержание триацилглицеринов (жиров) в теле рыб с высокой естественной подвижностью значительно выше, чем у мало- и умеренно подвижных рыб [75, 85]. Основными жирными кислотами, используемыми в энергетическом обмене при моби-

лизации триацилглицеринов, являются моноеновая олеиновая (18:1) и насыщенная пальмитиновая (16:0) [95, 115]. По [24], содержание пальмитиновой кислоты в жабрах активных рыб в два раза выше, чем у малоактивных. У малоактивных рыб (скорпены, например) основными источниками энергии при плавании являются значительно менее калорийный гликоген ($4.1 \text{ кал} \cdot \text{г}^{-1}$) и глюкоза [39]; у видов с умеренной активностью (смарида, султанка) – белки и аминокислоты [87]. В мышцах подвижной ставриды выше активность антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы и каталазы, чем в мышцах малоподвижной скорпены [45]. Эта активность связана с нейтрализацией свободных радикалов – продуктов перекисного окисления липидов, уровень которого выше у подвижных рыб.

Дивергенция энергетического обмена проявляется не только при сравнении рыб с разной естественной подвижностью, но и при сопоставлении разных типов мышц. Функционально более активные красные мышцы, имеющие непосредственное отношение к локомоции, обладают более высоким уровнем аэробного метаболизма по сравнению с белыми мышцами. Интенсивность потребления кислорода красными мышцами у черноморских рыб в 2 - 4 раза выше, чем белыми [53]. В красных мышцах значительно выше все показатели окислительного метаболизма: количество митохондрий, содержание цитохромов, активность цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы, дыхательный контроль и т.д. [19, 46, 90]. Содержание основных энергетических субстратов для ресинтеза АТФ – триацилглицеринов и неэстерифицированных (свободных) жирных кислот в красных мышцах гораздо выше, чем в белых [85, 92]. Именно для обеспечения большей подвижности за счет аэробного метаболизма масса красных мышц у активных рыб выше, чем у малоактивных [31]. У активных видов выше также индекс сердца и мозга [10]. В отличие от красных мышц, кото-

рые при аэробном использовании энергетических субстратов в цикле Кребса дают 36 молей АТФ, белые мышцы осуществляют анаэробное использование гликолиза, дающее всего 2 – 3 моля. Основное предназначение белых мышц – обеспечение кратковременной «взрывной» работы большой интенсивности, связанной с «бросковыми» движениями (нападением на жертву из засады или бегством в убежище от хищников). Поэтому в белых мышцах преобладают энергетические субстраты, ферментные системы и метаболиты, обеспечивающие высокий уровень углеводного обмена [39, 46, 90, 107].

Последний пример о роли «взрывной» работы показывает, что природа живых организмов не столь прямолинейна и «бесхитрозна», чтобы по всем параметрам метаболизма продемонстрировать преимущество видов с высокой естественной активностью. Эволюция позаботилась о том, чтобы снабдить малоподвижные формы достаточной метаболической компенсацией за малый объем двигательной активности и тем самым противостоять в конкурентной борьбе за существование мощному «прессу» активных форм.* К такой компенсации, как явствует из изложенного выше, относится ориентация на углеводный катаболизм (гликогенолиз и гликолиз), осуществляемый преимущественно анаэробным путем. Отсюда большой удельный вес белых мышц в двигательной работе.

Наряду с этим значительно повышена метаболическая роль печени, в которой осуществляется аккумуляция и трансформация энергетических субстратов [44, 75]. За счет этого относительная масса печени (гепатосоматический индекс) у малоактивных рыб выше, чем у активных: 3.5 – 5 % у скорпены против 1.5 –

2.2% у ставриды [51]. Превращение печени в основное энергетическое «депо» облегчает и ускоряет мобилизацию биохимических субстратов и делает их метаболизм более эффективным. У мало активных рыб выше концентрация в сыворотке крови транспортных белков (α - и β -глобулинов), что облегчает доставку веществ к тканям, в том числе и тех, которые имеют отношение к энергетике [33]. В отличие от активных и мало активных видов в энергетике плавания рыб с умеренной активностью (например, смариды и султанки), преобладающую роль играют белки и свободные аминокислоты [87, 117].

Итак, налицо видовое разнообразие метаболических стратегий у рыб, связанное с характером двигательной активности. Первая стратегия заключается в максимальной интенсификации окислительного (аэробного) метаболизма, использующего липидные субстраты высокой энергоемкости для обеспечения мышечной активности. Вторая стратегия характеризуется низкими затратами энергии с использованием нелипидных субстратов (прежде всего, гликогена и глюкозы) в анаэробном обмене. Третья промежуточная стратегия, в основном, использует белки и продукты их катаболизма – аминокислоты и, возможно, олиго- и полипептиды. Но существует еще и метаболическое разнообразие, связанное с функциональным состоянием организмов. Так, рыбы с высокой естественной подвижностью (ставрида, например), «крейсерское» плавание которой осуществляется за счет липидных субстратов, в качестве стартового («запального») топлива использует глюкозу и гликоген [38, 66]. По данным этих же авторов, утомление рыбы наступает при резком падении концентрации глюкозы и увеличении концентрации лактата в крови. По-видимому, при этом нарушается энергетическое обеспечение мозга рыбы.

Мы не располагаем достаточными материалами для суждения о видовом разнообразии энергетического обмена у моллюсков и ракообразных помимо тех, что представлены в

* Собственно понятие «малоактивные» формы весьма условно [117]. Ведь бросковая скорость «малоактивных» рыб – «спринтеров» недостижима для рыб – «стайеров» с высокой «крейсерской» скоростью.

табл.2. Можно лишь отметить черты сходства ракообразных с рыбами в том отношении, что высокоактивные формы (копеподы, например) так же, как и активные рыбы, в качестве основного энергетического субстрата при плавании используют липиды–триацилглицерины и НЭЖК [95, 97, 122], тогда как малоактивные – белковые и углеводные субстраты. Но последнее связано не столько с обеспечением локомоции, сколько с более важным для них фактором – адаптацией к дефициту кислорода [83, 95, 122]. В еще большей степени это относится к моллюскам (двустворчатым и брюхоногим), для которых кислородный режим является, наряду с пищей, лимитирующим фактором существования. Характер энергетического метаболизма головоногих весьма своеобразен [118], но его рассмотрение выходит за рамки этого обзора.

До сих пор мы рассматривали траты энергии на обмен, что относится к области энергетического катаболизма. Не менее важно исследование «пластического» обмена, к которому следует отнести конструктивные процессы роста (образования продукции), так же как и трансформацию биохимических компонентов, связанную с синтетическими процессами (анаболическая составляющая обмена).

«Пластический» метаболизм тесно сопряжен с энергетическим. Более того, показатели первого часто выражают в единицах энергетического эквивалента. Так потребление пищи, как и энергетические траты, четко различаются у представителей трех рассматриваемых стратегий (табл. 3). Интенсивность потребления пищи (суточные пищевые рационы) наиболее велики у видов рыб с высокой естественной подвижностью. Они в 5 – 7 раз выше, чем у малоактивного мерланга. Султанка и смарида занимают промежуточное положение. Зато эффективность потребления пищи (ее использование на рост, или образование продукции) показывает прямо противоположные результаты. Она представлена в виде коэффициента K_2 [27]:

$$K_2 = P/A = P/(Q+P) \quad (2),$$

где: P – прирост, или продукция; A – ассимилированная пища; Q – траты на обмен.

Таким образом, рыбы с малой естественной подвижностью имеют достаточную компенсацию в пищевой конкуренции с высоко активными рыбами.

Табл. 3 Среднегодовая суточная интенсивность потребления пищи и эффективность ее ассимиляции у черноморских рыб (% от веса тела) [81]
Table 3 Mean annual daily intensity of feed consumption and efficiency of its assimilation in the Black Sea fishes (% of body weight) [81]

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	2.25	12.8

Особое место при сравнении пластического обмена видов с различным уровнем естественной подвижности занимают фосфолипиды и полиненасыщенные (полиеновые) жирные кислоты – структурно-функциональные компоненты клеточных мембран, определяющие, в значительной степени, метаболическую активность целостного организма. Так, красные мышцы ставриды имеют более высокое содержание фосфолипидов, чем скорпены [86]. Содержание самой ненасыщенной докозагексаеновой жирной кислоты ($C_{22:6\omega3}$) линоленового ряда в теле рыб в целом и в красных мышцах находится в прямой зависимости от видовой естественной подвижности (рис. 2) [80, 82]. Подобная зависимость получена для нескольких видов моллюсков (головоногих и пластинчатожаберных) [94, 118] (табл. 4), а также для пяти видов эуфаузиид Тропической Атлантики [93].

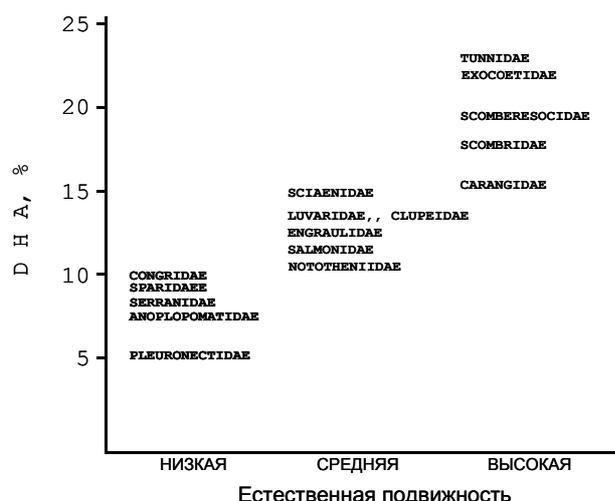


Рис. 2 Связь естественной подвижности рыб с содержанием докозгексаеновой кислоты (ДКГ) в суммарных липидах их тела [80]

Fig. 2 Relationship between fish natural activity and docosahexaenoic acid (DHA) content in total lipids of their body [80]

Ярким примером видового функционального биоразнообразия разных групп океанической биоты является биолюминесценция - проявление жизнедеятельности организмов в

виде электромагнитного излучения в видимой области спектра, кинетические закономерности которого тесно связаны с механизмом порождающих его химических реакций и процессов метаболизма [23]. Для биолюминесценции (ферментативной хемилюминесценции) необходимы большие запасы энергии (41 – 62 ккал на 1 моль вещества), значительно превышающие энергетический потенциал планктонтов (10 – 20 ккал•моль⁻¹), что предполагает связь люминесцентных реакций с дыхательной цепью [17]. Такая связь обнаружена у светящихся бактерий: чем больше кислорода потреблялось их колонией, тем интенсивнее они светились [71]. Несколько позднее общность каналов фотосинтеза и биолюминесценции была описана у динофлагеллят [121]. Наконец, в наших экспериментах установлена аналогичная зависимость между уровнем обмена и интенсивностью свечения веслоногих рачков рода *Pleuromamma* [124]. Таким образом, универсальность связи биолюминесценции организмов с их биоэнергетикой очевидна.

Табл. 4 Содержание докозгексаеновой кислоты (% от общего содержания жирных кислот) в фосфолипидах морских организмов

Table 4 Docosahexaenoic acid content (% of total content of fatty acids) in marine organisms phospholipids

Виды		C _{22:6ω3} , %	Автор
МОЛЛЮСКИ			
Кальмары	<i>Sthenoteuthis pteropus</i>	44.0	[94]
	<i>Illex illecebrosus</i>	40.7	[108]
Каракатицы	<i>Heteroteuthis dispar</i>	32.0	[100]
Осьминоги	<i>Eledonella pygmaea</i>	22.8	[100]
Гребешки	<i>Pecten maximus</i>	8.4	[97]
Мидии	<i>Mytilus edulis</i>	3.2	[97]
Устрицы	<i>Ostrea edulis</i>	2.3	[97]
РАКООБРАЗНЫЕ			
Копеподы	<i>Calanus euxinus</i>	39.8	[95]
Эуфаузииды	<i>Stylocheiron abbreviatum</i>	29.2	[93]
РЫБЫ			
Хамса	<i>Engraulis encrasicolus</i>	34.6	[91]
Ставрида	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	40.0	[92]

Среди различных групп биотического населения специфичность параметров биолюминесценции показана достаточно определен-

но [18, 22, 64]. Так, энергетические и временные характеристики светоизлучения зоопланктонных организмов заведомо выше, чем у рас-

тительного планктона. Например, интенсивность свечения *Pleuromamma gracilis* оказалась почти на 2 порядка более высокой, чем у *Noctiluca scintillans*, а у последней – в 60 раз, чем у *Gonyaulax poluedra* (рис. 3) [22]. Подобные функциональные различия предполагают, естественно, и разную экологическую роль (этологическую, трофическую, репродуктивную и т.д.) биолюминесценции этих систематических групп.

Гораздо интереснее, однако, наличие видовой специфичности биолюминесценции внутри одного рода, наблюдаемые среди различных групп планктона растительного и жи-

вотного царств. Так, из табл. 5 следует, что разница в интенсивности биолюминесценции различных видов водорослей рода *Ceratium* (*C. candelabrum* и *C. macroceros*) составляет более 10 раз [64]. Не менее впечатляющей выглядит разница в амплитуде светоизлучения копепод рода *Pleuromamma* – интенсивность биолюминесценции *Pleuromamma gracilis* более чем в 20 раз выше, чем у *P. robusta* (рис. 4) [22]. Подобные статистически значимые различия характеристик светоизлучения видов внутри одного рода служат, вероятно, "меткой" определённого вида и могут использоваться им в экологических целях [106].

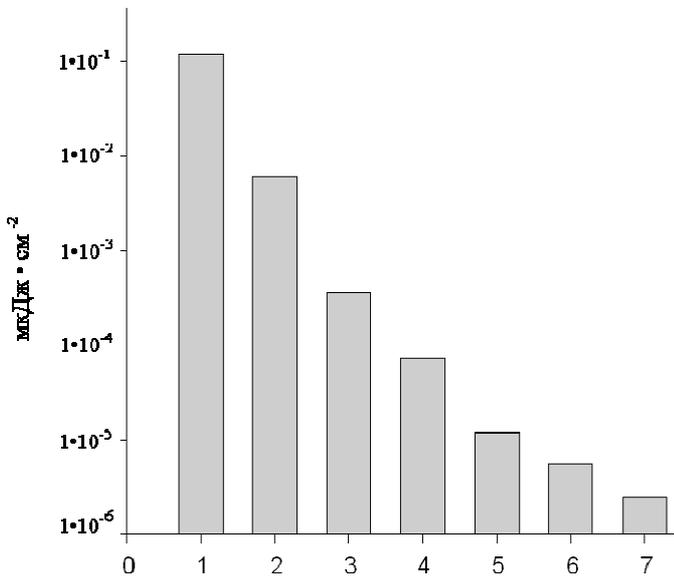


Рис. 3. Энергия биолюминесценции планктонных организмов разных филогенических групп [22]: 1 - *Pyrosoma atlantica*; 2 - *Pleuromamma gracilis*; 3 - *Pyrocistis pseudonoclituca*; 4 - *Noctiluca scintillans*; 5 - *Peridinium depressum*; 6 - *Ceratium fusus*; 7 - *Gonyaulax poluedra*.

Fig. 3. The bioluminescence energy of the planktonic organisms from different phylogenetic groups [22]:

1 - *Pyrosoma atlantica*; 2 - *Pleuromamma gracilis*; 3 - *Pyrocistis pseudonoclituca*; 4 - *Noctiluca scintillans*; 5 - *Peridinium depressum*; 6 - *Ceratium fusus*; 7 - *Gonyaulax poluedra*

Табл. 5 Некоторые характеристики биолюминесценции различных видов рода *Ceratium* [64]
Table 5 Some bioluminescence characteristics of different species of genus *Ceratium* [64]

Вид	Световая эмиссия		Автор
	Интенсивность: $1 - 10^{-5}$ мкВт·см ⁻² ; 2 – фотон·клетка ⁻¹	Длительность (с)	
<i>Ceratium candelabrum</i> Stein	3.92 (1)	1.42 – 2.21	[64]
<i>C. extensum</i> (Courr.) Ch.	8.16 (1)	0.52 – 0.92	[64]
<i>C. furca</i> (Ehr.) Clap. et Lachm.	12.6 – 18.20(1)	0.18 – 1.02	[64]
<i>C. fusus</i> (Ehr.) Duj.	6.24 – 12.00 (1)	1.04 – 2.05	[64]
	5.3×10^8 (2)		[113]
	$3.0 \pm 1.7 \times 10^8$ (2)		[114]
	$1.1 - 3.8 \times 10^8$ (2)		
<i>C. inflatum</i> (Kof.) Jord.	14.6(1)	0.39 – 0.74	[64]
<i>C. macroceros</i> (Ehr.) Clap.	84.8 (1)	6.9 – 9.7	[64]
<i>C. tripos</i> . (O.F..Mull.) Nitzsch.	5.03 – 27.06 (1)	0.48 – 1.88	[64]

Все, что представлено выше, относится к видовому функциональному разнообразию. Не менее чётко выражено внутривидовое (популяционное) разнообразие. Оно связано, прежде всего, с условиями обитания популяций. Так, три расы европейского анчоуса (азовская *Engraulis encrasicolus maeoticus*, черноморская *E. e. ponticus* и средиземноморская *E. e. mediterraneus*) обладают разной направленностью и интенсивностью метаболических процессов, связанных с белковым ростом и жиронакоплением [76]. В результате размеры старших возрастных групп азовской хамсы составляют, в среднем, 90 мм, а содержание жира при завершении нагула может достигать до 25 – 30 %; у черноморской хамсы эти характеристики равны 120 мм и 12 – 15 %, в то время как у средиземноморского анчоуса соответственно 150 мм и 5 %. Нам представляется, что эти отличия определяются различиями в обеспеченности пищей.

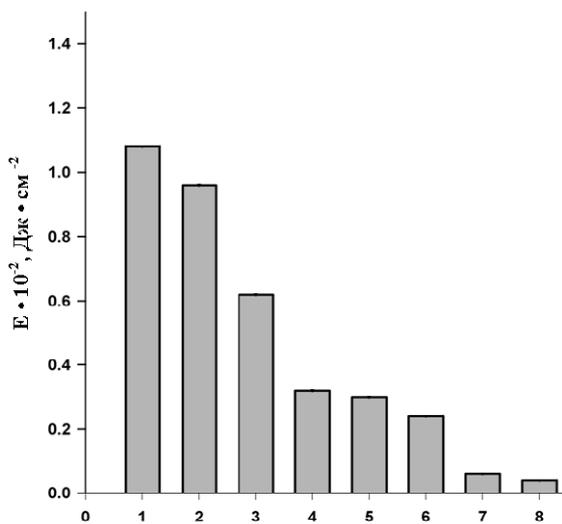


Рис. 4. Средние значения энергии биолуминесценции различных видов рода *Pleuromamma* [22]: *Pleuromamma gracilis* (1), *P. piseki* (2), *P. borealis* (3), *P. abdominalis* (4), *P. quadrangulata* (5), *P. indica* (6), *P. xiphias* (7) и *P. robusta* (8).

Fig. 4. The mean values of the bioluminescence energy of genus *Pleuromamma* different species [22]: *Pleuromamma gracilis* (1), *P. piseki* (2), *P. borealis* (3), *P. abdominalis* (4), *P. quadrangulata* (5), *P. indica* (6), *P. xiphias* (7) и *P. robusta* (8).

В Азовском море концентрация зоопланктона самая высокая из трех сравниваемых морей, и рыбы затрачивают меньше энергии на ее добывание. Отсюда – сдвиг энергетического баланса в сторону более интенсивного накопления жировых резервов. В Средиземном море, наоборот, сравнительно низкая биомасса кормового зоопланктона требует более значительных энергетических затрат на его добывание: из-за этого и низкое содержание у рыбы накопленного жира. Черное море в этом отношении занимает промежуточное положение. Но при сравнении трех рас нельзя сбрасывать со счетов и температурный фактор. Наиболее короткий отрезок годового цикла с оптимальным температурным режимом для хамсы в Азовском море – 6 месяцев, в то время как в Средиземном он длится почти целый год. Поэтому время для осуществления белкового роста, определяющего весовой и линейный рост рыбы в Азовском море неизмеримо меньше, чем в Средиземном море. Отсюда и большая разница в размерах сравниваемых рыб. Тем более, что жировой и белковый метаболизм в организме животных находятся в противофазе [75]. Черноморская раса по белковому росту, так же как и по жиронакоплению, располагается посередине.

Интересный пример популяционного (внутривидового) разнообразия дают планктонные биолуминесцентные. В частности, показано существование различных рас *Noctiluca scintillans*, морфологически ничем не отличающихся, однако существующих в разных районах Мирового океана в среде с различной солёностью (от 34.8 ‰ [29] до 18 – 20 ‰ [12] и температурой (от -1.6° С до +29.0°С) [36]. Более того, в ряде районов Тихого океана зарегистрировано существование даже несветящихся рас данного вида [98, 123].

Пространственное популяционное разнообразие, связанное с обеспеченностью пищей, хорошо прослеживается на примере черноморского шпрота (рис.5) [37]. Наиболее высокий уровень накопленных жировых запасов

у популяции, обитающей в северо-западной части Черного моря в районе, примыкающем к устью Дуная, где особенно мощный биогенный сток. Популяция у южного побережья Крыма имеет в 1.5 раза более низкие жировые запасы. Существенные различия в содержании жира наблюдаются и у разных популяций хамсы в Азовском море [75, 88]. У массового представителя черноморского мезозoopланктона *Calanus euxinus* наблюдается четкая связь между уровнем накопленных запасных липидов (эфиров восков и триацилглицеринов) и плотностными характеристиками водных масс [96]. Особенно наглядно это видно на рис.6: в циклонических зонах, более насыщенных фитопланктоном, содержание липидов у калянуса выше, чем в антициклонических [127]. Такая же зависимость прослеживается для гребневика *Pleurobrachia pileus* по содержанию гликогена – главного запасного источника энергии у желетелых [127]. Еще раньше показана тесная зависимость между запасными липидами и концентрацией хлорофилла *a* в Черном море [96].

По-видимому, с обеспеченностью пищей связаны и различия в содержании РНК и индексе РНК/ДНК у мидий из различных районов Крымского побережья [4]. Вместе с тем, для бентосных форм, как мы уже указывали выше, наряду с обеспеченностью пищей, важнейшим фактором, определяющим направленность метаболизма, является кислородный режим. Так, у тех же мидий, обитающих в районах с разной концентрацией кислорода, содержание гликогена значительно различается [26]. Как известно, гликоген, используемый в метаболизме анаэробно, является энергетическим субстратом для моллюсков при дефиците кислорода [16, 107]. Вообще в связи с резким ухудшением экологической ситуации в шельфовой зоне Черного моря из-за многообразного антропогенного пресса, вызвавшего дефицит кислорода [25], должна происходить существенная перестройка метаболизма бентосных форм – как донных рыб, так и беспозвоночных [16, 56, 58, 59, 67, 83]. Она заключается в значительном увеличении анаэробной составляющей в общем энергетическом обмене; притом не только за счет гликолиза, но и за счет анаэробного использования белка и продуктов белкового катаболизма.

Но при выявлении этого феномена стало очевидным, что для многих (и не только бентосных) форм анаэробный метаболизм играет существенную роль не только в экстремальных, но и в нормальных условиях существования. Это относится к черноморскому калянусу, который в период диапаузы в редокс-зоне на границах с сероводородным слоем в значительной степени переходит на анаэробный обмен [95, 122]. Анаэробный обмен преобладает у кальмаров *Sthenoteuthis oualaniensis* Аравийского моря на глубинах 200 – 700 м [119], у копепод в районе Калифорнии [103] и, конечно, у разнообразных видов животных в гидротермах [99]. Доминирует он и у многочисленных форм мейобентоса [112]. Обнаруженные в донных пробах из глубин Черного моря беспозвоночные [50] также могут существовать, видимо, за счет анаэробного метаболизма.

По-видимому, с обеспеченностью пищей связаны и различия в содержании РНК и индексе РНК/ДНК у мидий из различных районов Крымского побережья [4]. Вместе с тем, для бентосных форм, как мы уже указывали выше, наряду с обеспеченностью пищей, важнейшим фактором, определяющим направленность метаболизма, является кислородный режим. Так, у тех же мидий, обитающих в районах с разной концентрацией кислорода, содержание гликогена значительно различается [26]. Как известно, гликоген, используемый в метаболизме анаэробно, является энергетическим субстратом для моллюсков при дефиците кислорода [16, 107]. Вообще в связи с резким ухудшением экологической ситуации в шельфовой зоне Черного моря из-за многообразного антропогенного пресса, вызвавшего дефицит кислорода [25], должна происходить существенная перестройка метаболизма бентосных форм – как донных рыб, так и беспозвоночных [16, 56, 58, 59, 67, 83]. Она заключается в значительном увеличении анаэробной составляющей в общем энергетическом обмене; притом не только за счет гликолиза, но и за счет анаэробного использования белка и продуктов белкового катаболизма.

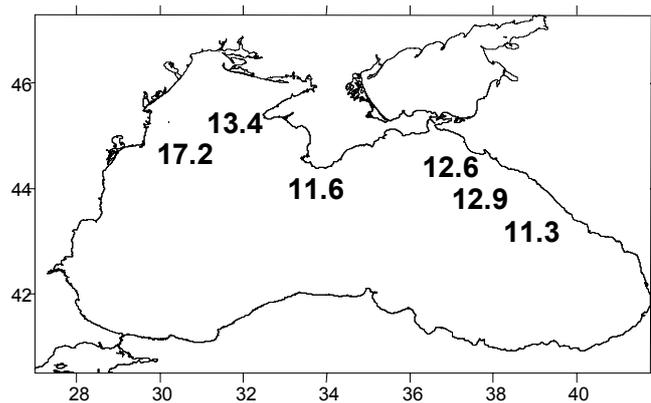


Рис. 5. Содержание жира (% сырой массы) в популяциях черноморского шпрота в июне 1991 г. [37]
 Fig. 5. Fat content (% Wet Weight) of the Black Sea sprat populations in June 1991 [37]

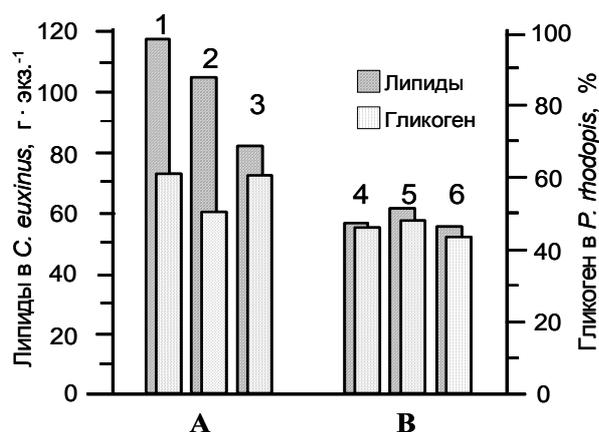


Рис. 6. Содержание суммарных липидов в теле калануса и гликогена в теле плевробрахии в циклонических (А) и антициклонических (В) зонах Черного моря [127]: 1-6 – номера станций

Fig. 6. Total lipid content of *Calanus* and glycogen content of *Pleurobrachia* in cyclonic (A) and anticyclonic (B) zones of the Black Sea [127]

Наряду с внутривидовыми (популяционными) различиями существует и внутрипопуляционное (организменное) функциональное разнообразие.

Эксперименты в гидродинамической трубе, проведенные на Карадагской биостанции, показали, что у ставриды при крейсерском режиме плавания ($0,8 \text{ м} \cdot \text{сек}^{-1}$) рыбы четко разделяются на хороших и плохих пловцов [78]. Первые могут плыть против искусственно создаваемого потока очень долго (более суток); вторые – прибывают к оградительной решетке в течение первого часа эксперимента. Содержание триацилглицеринов в мышцах хороших пловцов оказалось гораздо выше, чем в мышцах плохих (табл. 6) [78, 92]. Фосфолипидный и жирнокислотный состав плохих пловцов ставриды также характеризуется пониженными показателями по сравнению с хорошими пловцами [92]. На дальневосточной горбуше *Oncorhynchus gorbuscha* показано, что в нерестовой группировке содержание докозагексаеновой кислоты в фосфолипидах красных мышц у самцов-«лидеров» выше, чем у «аутсайдеров» [91]. Содержание жира в выборке из 100 экз. миграционного скопления

азовской хамсы во время прохождения Керченского пролива колеблется у особей от 19 до 31 %, (рис. 7) [75]. Большие индивидуальные различия имеют все физиолого-биохимические показатели, определяемые не только на рыбах, но и на водных беспозвоночных.

Табл. 6 Содержание триацилглицеринов в мышцах (мг · г⁻¹) у хороших и плохих пловцов ставриды [78]

Table 6 Triacylglycerals content in muscles (mg · g⁻¹) in good and bad swimmers of horse-mackerel [78]

Типы мышц	Хорошие пловцы	Плохие пловцы
Красные	102	56
Белые	8	32

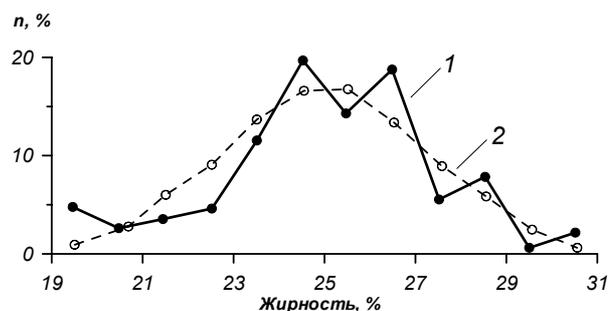


Рис. 7. Кривые распределения индивидуальной жирности азовской хамсы [75]: 1 – эмпирическая кривая; 2 – теоретическая кривая.

Fig. 7. Distribution curves of Azov anchovy individual fat content [75]: 1 – empiric curve; 2 – theoretic curve.

До сих пор мы рассматривали функциональное разнообразие в различных модификациях пространственного аспекта. Не менее, а, может быть, еще более ярко проявляются особенности функционального разнообразия во времени при осуществлении жизненного цикла (“life history” в англо-язычной литературе). Прежде всего, они прослеживаются в онтогенезе. Так, у рыб интенсивность метаболических процессов возрастает в личиночном и ювенальном возрасте [41, 42], а затем постепенно снижается к завершающему этапу онтогенеза (рис. 8) [72, 81, 116]. При этом меняется соотношение между белковым ростом и жиром-

накоплением: до наступления половозрелости преобладает первый процесс, а после – второй.

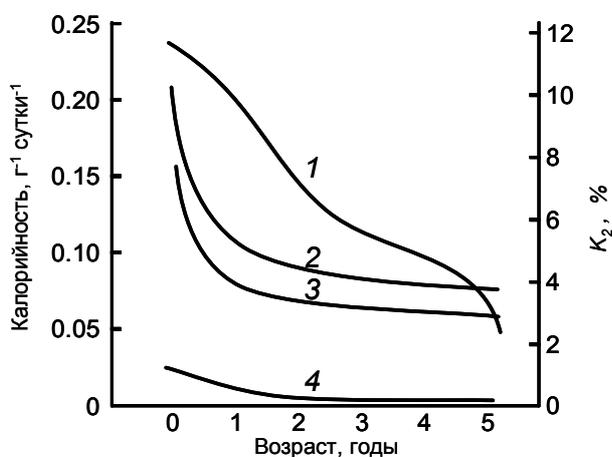


Рис. 8. Изменение элементов энергетического баланса в онтогенезе ставриды [81]: 1 – эффективность использования ассимилированной пищи на рост; 2 – интенсивность потребления пищи; 3 – траты энергии на обмен; 4 – продукция.

Fig. 8. Change of elements of energy balance during horse-mackerel ontogenesis [81]: 1 – efficiency of utilization of assimilated food for growth; 2 – intensity of food consumption; 3 – energy expenditure for metabolism; 4 – production.

Разная направленность этих процессов имеет очевидное биологическое значение – до наступления половой зрелости рыба интенсифицирует линейный и весовой рост, чтобы выйти из-под пресса хищников; а после наступления половой зрелости стремится накопить значительные энергетические запасы для обеспечения процесса созревания [40, 117].

При изучении онтогенетических изменений характеристик светоизлучения у *Noctiluca scintillans*, разбитых на 6 размерных классов (0.25 – 0.33 мм; 0.34 – 0.41 мм; 0.42 – 0.50 мм; 0.51 – 0.59 мм; 0.60 – 0.68 мм и 0.69 – 0.76 мм), выяснилось, что при уровне значимо-

сти $\alpha = 0.05$ каждая третья группа отличалась от первой по амплитуде, длительности и энергии высвечивания, а каждая четвертая от первой – по мощности светоизлучения [61]. Таким образом, увеличение диаметра клетки на 0.15 – 0.20 мм при развитии организма сопровождается достоверным изменением вышеуказанных параметров генерируемого света. При этом обнаружено (табл. 7), что при существенных изменениях изучаемых характеристик биолюминесценции у клеток разного размера длительность фронта нарастания у всех классов размерных соотношений составляет около 9 % от общей длительности высвечивания [61]. В то же время доля длительности спада в импульсе светоизлучения с увеличением размеров организмов ночесветки возрастает от 80.5 % у мелких клеток и до 87 % у крупных.

Постоянство доли фронта нарастания биолюминесцентной вспышки ночесветки с возрастанием размеров клетки при отмеченном увеличении амплитуды приводит (табл. 8) к существенному увеличению крутизны светоизлучения крупных организмов [61]. Это свидетельствует, что информационные возможности (количество информации, которое может быть передано при светоизлучении) биолюминесценции ночесветки возрастают с увеличением размеров (возраста) клетки. С другой стороны, постоянство доли фронта нарастания вспышки светоизлучения ночесветки может, вероятно, служить "меткой" популяции и использоваться ею, подобно отмеченным выше примерам у значительно более высокоорганизованных организмов, в экологических целях [106].

Табл. 7 Онтогенетическая изменчивость временных характеристик биолюминесценции *Noctiluca scintillans* в весенне-летний период [61]

Table 7 The ontogenetic changeability of the *Noctiluca scintillans* bioluminescence temporal parameters in the spring-summer period [61]

Размер клетки (мм)	Общая длительность (мсек)		Фронт нарастания (мсек)		Длительность спада (мсек)	
	M	±m	M	±m	M	±m
0.2 – 0.4	460	60	44	12	360	52
0.5 – 0.6	570	57	52	11	470	61
0.7 – 0.8	640	70	59	11	550	57

Табл. 8 Сезонная вариабельность параметров биолоуминесценции различных онтогенетических стадий *Noctiluca scintillans* [61]

Table 8 The seasonal variability of *Noctiluca scintillans* different ontogenetic stages bioluminescence parameters [61]

Размер (мм)	Сезон	Параметры светоизлучения		
		Амплитуда (*10 ⁻³ мкВт•см ⁻²)	Крутизна (*10 ⁻⁵ мкВт•см ⁻² •мсек ⁻¹)	Мощность (*10 ⁻⁴ мкВт•см ⁻² •сек ⁻¹)
0.2 – 0.4	январь	1.02±0.17	2.84±0.24	1.29±0.02
	май	1.15±0.35	4.52±0.12	1.43±0.11
0.5 – 0.6	январь	1.65±0.09	3.91±0.08	2.40±0.08
	май	1.94±0.29	5.64±0.19	2.61±0.12
0.7 – 0.8	январь	3.05±0.21	5.03±0.37	4.84±0.09
	май	3.48±0.44	7.15±0.32	5.53±0.18

Не менее впечатляюще функциональные онтогенетические изменения у разных стадий усоного рака *Pleuromamma piseki* [21]. Так, при сравнении энергии высвечивания ювенальных и взрослых стадий этих копепод выяснилось, что энергия вспышки нелинейно возрастает пропорционально возрасту организма (рис. 9).

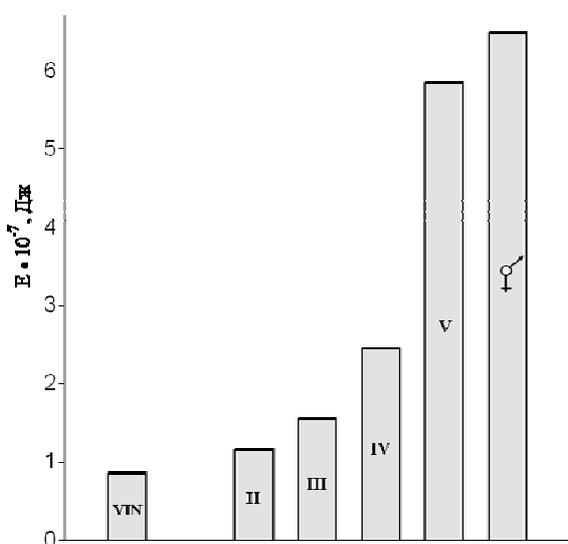


Рис. 9 Энергия биолоуминесценции различных стадий *Pleuromamma piseki* [21]

Fig. 9 The bioluminescence energy of *Pleuromamma piseki* different stages [21]

Значительное разнообразие проявляется и в межгодовых изменениях физиолого-биохимических характеристик. Это хорошо видно на примере 40-летних данных по изменениям уровня жировых запасов в популяциях

черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* в период завершения нагула (рис. 10) [37, 83, 120], а также черноморской хамсы [79]. Естественно, отмеченные изменения тесно связаны с условиями обитания этих массовых видов рыб, прежде всего, с обеспеченностью пищей [117].

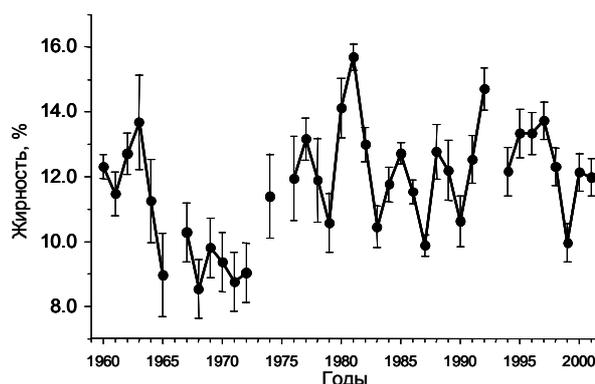


Рис. 10 Многолетние изменения содержания жира у черноморского шпрота в период завершения нагула [120]

Fig. 10 Long-term changes of fat content of the Black Sea sprat during feeding completion [120]

Существенные изменения физиолого-биохимических характеристик выявляются и на протяжении годового цикла, что часто связывают с сезонными ритмами метаболических процессов, определяемыми как экзогенными, так и эндогенными факторами. Направленность этих ритмов связана, в первую очередь, с температурными условиями. Поэтому кривые скорости жиронакопления у теплолюбивой

хамсы и холодолюбивого шпрота прямо противоположны (рис.11) [77]. Сезонные изменения температуры определяют и уровень тканевой ферментативной активности рыб (рис.12) [90]. Четкие изменения метаболических характеристик выявляются и у черноморских калянусов [47, 122], и у мидий [52, 89]. Годовые циклы животных, в том числе и водных, разделяются на периоды, каждый из которых характеризуется качественной и количественной специфичностью метаболизма [75].

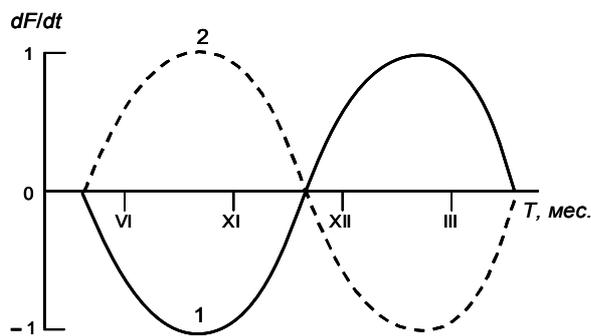


Рис. 11 Схема изменения скорости накопления жира (dF/dt) в годовом цикле хамсы и шпрота [77]: 1 – хамса; 2 – шпрот

Fig. 11 Scheme of rate change of fat accumulation (dF/Dt) in anchovy and sprat annual cycles [77]: 1 – anchovy; 2 – sprat

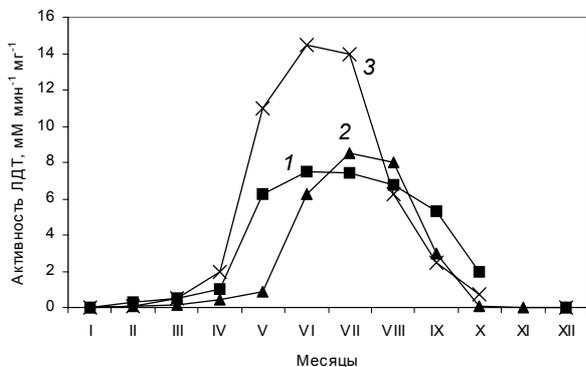


Рис. 12 Изменения лактатдегидрогеназной (ЛДГ) активности белых мышц черноморских рыб на протяжении годового цикла [90]: 1 – скорпена; 2 – смарида; 3 – ставрида

Fig. 12 Change of lactat dehydrogenase (LDH) activity of white muscles in the Black Sea fishes during annual cycle [90]: 1 – scorpion fish; 2 – pickerel; 3 – horse-mackerel

Изучение сезонной изменчивости характеристик биолюминесценции *Noctiluca*

scintillans в весенне-летний период (май-июнь) и в период зимней депрессии (январь) показало, что амплитуда и мощность биолюминесцентного излучения ночесветки в указанные сезоны отличаются незначительно (табл. 8) [61]. Вместе с тем, доля фронта нарастания вспышки в общей длительности светоизлучения, оставаясь постоянной величиной для всех размеров, составляет в зимний период уже около 20%. Ввиду этого, средняя крутизна биолюминесценции ночесветки зимой у организмов всех размерных групп ниже, чем в весенне-летний период. Иными словами, реактивность люминесцентной системы ночесветки и информационные возможности ее светоизлучения в весенне-летний период существенно выше. Данное обстоятельство имеет очевидный экологический смысл, поскольку именно в этот период для ночесветки характерен преимущественно половой тип размножения.

Ярко проявляются функциональные изменения в суточных (циркадных) ритмах гидробионтов. Особенно наглядно это продемонстрировано (рис. 13) на суточных вертикальных миграциях копепод (калянуса) [47, 122, 127] и звукорассеивающих слоёв в океане [62, 63]. Перемещения животных в темное время суток к поверхности, а в светлое – на глубину приводят к значительной перестройке энергетического и пластического обмена у мигрирующих гидробионтов, а также трофической и видовой структуры океанической пелагической экосистемы, потоков в ней вещества и энергии.

Наряду с этим суточные ритмы метаболических процессов выявлены у мидий [15, 52] и у рыб [11]. При этом у рыб они прямо противоположны для видов, обладающих различными альтернативными стратегиями (ставриды и скорпены). Первая проявляет повышенную активность в светлое, а вторая – в темное время суток (рис. 14). Естественно, что ритмы двигательной активности тесно связаны с ритмами трат энергии на обмен.

Табл. 8 Сезонная вариабельность параметров биолюминесценции различных онтогенетических стадий *Noctiluca scintillans* [61]

Table 8 The seasonal variability of *Noctiluca scintillans* different ontogenetic stages bioluminescence parameters [61]

Размер (мм)	Сезон	Параметры светоизлучения		
		Амплитуда (*10 ⁻³ мкВт•см ⁻²)	Крутизна (*10 ⁻⁵ мкВт•см ⁻² •мсек ⁻¹)	Мощность (*10 ⁻⁴ мкВт•см ⁻² •сек ⁻¹)
0.2 – 0.4	январь	1.02±0.17	2.84±0.24	1.29±0.02
	май	1.15±0.35	4.52±0.12	1.43±0.11
0.5 – 0.6	январь	1.65±0.09	3.91±0.08	2.40±0.08
	май	1.94±0.29	5.64±0.19	2.61±0.12
0.7 – 0.8	январь	3.05±0.21	5.03±0.37	4.84±0.09
	май	3.48±0.44	7.15±0.32	5.53±0.18

Особенно выражена связь суточных биоритмов с энергетикой у биолюминесцентоов разного филогенического уровня. Диапазон суточной изменчивости интенсивности светоизлучения у гидробионтов простирается от практически полного ее отсутствия у микробных биолюминесцентоов и светящихся обитателей батипелагиали до синхронного с суточным ритмом естественного освещения процесса светоизлучения у ряда фотосинтезирующих водорослей. Лабораторные эксперименты

по изучению суточной изменчивости энергетических и временных характеристик свечения типичных фотосинтезирующих биолюминесцентоов (динофлагеллята *Pyrocystis pseudonoclituca*) и гетеротрофов (динофлагеллята *N. scintillans*, копепода *Pleuromamma gracilis*) показали, что суточная ритмика гетеротрофных планктонных биолюминесцентоов выражена значительно слабее, чем у фотосинтезирующих (табл. 9) [105, 125].

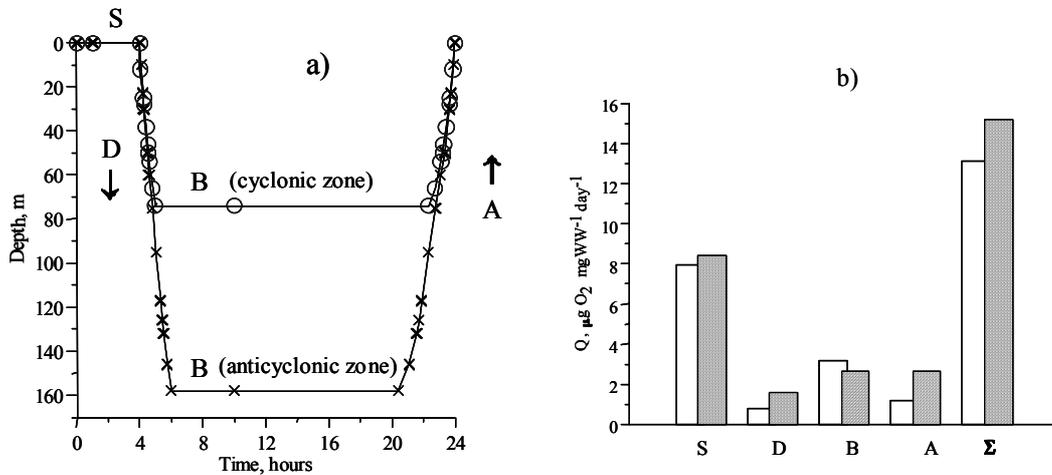


Рис. 13 а). Схема суточных вертикальных миграций черноморского калянуса в циклонической и антициклонической зонах (Светличный; по: [127]).

б). Энергетические траты (Q) калянуса (самки) на различных этапах суточных вертикальных миграций в циклонической и антициклонической зонах (Светличный; по: [127]: S – поверхность; D – опускание; B – нижняя зона; A – подъем; Σ- суммарные траты.

Fig. 13 а). Scheme of diurnal vertical migrations of the Black Sea *Calanus* in cyclonic and anticyclonic zones (Svetlichny; on: [127]);

б). Energy expenditures (Q) of *Calanus* females during different stages of diurnal vertical migrations in cyclonic and anticyclonic zones (Svetlichny; on: [127]): S – surface; D – descend; B – low zone; A – ascend; Σ - total expenditures.

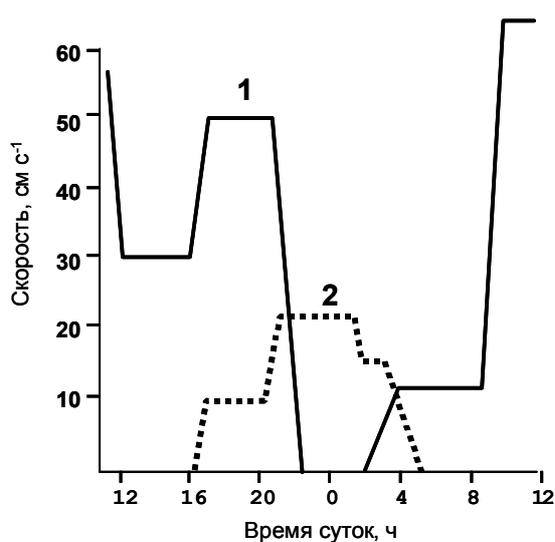


Рис. 14. Суточные изменения локомоторной активности ставриды и скорпены [11]: 1 – ставрида; – скорпена.

Fig. 14. Diurnal change of horse-mackerel and scorpion fish locomotion activity [11]: 1 – horse-mackerel; 2 – scorpion fish.

Превышение ночного уровня интенсивности свечения над дневным у представителей различных филогенетических групп гетеротрофов не превышало 1.5 – 2 раза, тогда как у фотосинтезирующих ночной уровень их биолюминесценции превосходил дневной в 30 - 100 раз [18, 105]. При этом, на примере *Gonyaulax polyedra* показано, что циркадный ритм физиологической активности этого биолюминесцента вызывал не только суточные

колебания числа внутриклеточных микроисточников его светоизлучения, но и значительное (до 20 раз) изменение количества биохимических компонентов светопродуцирующей реакции [104, 111]. Иными словами, процессы фотосинтеза и биолюминесценции у планктонных водорослей не могут проходить одновременно.

Все приведенные до сих пор в статье материалы относятся к фенотипическим проявлениям функционального разнообразия. Примерами генотипической изменчивости физиолого-биохимических характеристик, полученными на рыбах азово-черноморского бассейна, являются данные по показателям крови азовской и черноморской хамсы [9, 28, 70], составу их белков [101]. Анализ мышечных эстераз различных рас европейского анчоуса показал степень родства черноморского подвида с мраморноморским и азовским (табл. 10). Особенно впечатляющим кажется установление на основе анализа мышечных эстераз генезиса крупной ставриды, давшей в Черном море массовую вспышку численности в конце 40-х и 50-е годы [6]. По данным И. Доброволова [102], эта ставрида является гетерозисным гибридом между черноморской *Trachurus mediterraneus ponticus* и средиземноморской *Tr. med. mediterraneus* расами этого вида.

Табл. 9 Суточная ритмика биолюминесценции планктонных организмов различных филогенетических групп [63]

Table 9 Daily rhythm of planktonic organisms bioluminescence from different phylogenetic groups [63]

Организм	Параметр	Время суток (ч)					
		0	4	8	12	16	20
<i>Pyrocostis pseudonociluca</i>	Амплитуда вспышки*	100.0	70.7	29.7	0.0	0.0	20.5
	Кол-во организмов в опыте	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
	Число высветившихся (%)	73.8	61.8	0	0	0	44.4
<i>Noctiluca scintillans</i>	Амплитуда вспышки*	95.1	100.0	76.6	69.4	63.8	75.3
	Кол-во организмов в опыте	100	100	100	100	100	100
	Число высветившихся (%)	96.4	97.5	78.9	80.7	88.2	91.8
<i>Pleuromamma gracilis</i>	Амплитуда вспышки*	98.2	100.0	66.4	68.9	78.3	91.4
	Кол-во организмов в опыте	100	100	40	30	50	80
	Число высветившихся (%)	86.9	98.6	74.9	77.7	84.1	93.3

* - в % от максимального значения

Табл. 10 Индексы генетического сходства I (над диагональю) и генетического различия D (под диагональю) у анчоуса *Engraulis encrasicolus* [101]

Table 10 Indices of genetic similarity I (above diagonal) and genetic difference D (under diagonal) in anchovy *Engraulis encrasicolus* [101]

	Популяции	1	2	3	4	5	6	7
1	Черное море	*	.0014	.0004	.0083	.0032	.0023	.0706
2	Азовское море	.9986	*	.0020	.0083	.0066	.0039	.0602
3	Мраморное море	.9996	.9980	*	.0048	.0030	.0021	.0623
4	Эгейское море	.9917	.9923	.9952	*	.0066	.0061	.0440
5	Адриатическое море	.9968	.9932	.9970	.9934	*	.0008	.0612
6	р-н Португалии	.9977	.9961	.9972	.9939	.9992	*	.0620
7	р-н м. Кап-Блан	.9318	.9416	.9396	.9570	.9406	.9399	*

Приведенный пример необходимо учитывать при возможном скрещивании средиземноморских беспозвоночных - вселенцев с близкими черноморскими формами. Это может привести к увеличению внутривидового, а может быть, и видового (!) разнообразия. Последнее имеет место у пресноводных рыб при межвидовом скрещивании в естественных условиях [14]. Наиболее полно генетические основы функционального разнообразия разработаны на рыбах Северной Атлантики, Дальневосточных морей [7, 8] и Каспийского бассейна [35].

Заканчивая рассмотрение многочисленных аспектов функционального биоразнообразия, необходимо подчеркнуть, что без анализа всех его проявлений невозможно понять, как сформировалась видовая, популяционная и внутривидовая структура биоты и как осуществляется взаимодействие друг с другом компонентов сообществ и экосистем.

Благодарности. Авторы считают своим долгом выразить глубокую благодарность всем коллегам, предоставившим материалы своих исследований для данной статьи и участвовавшим в дискуссиях при их обсуждении.

1. Аболмасова Г. И. Скорость обмена у некоторых беспозвоночных Средиземного моря // Биология моря. - 1978. - №46. - С. 25-29.
2. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена кальмара *Sthenoteuthis pteropus* из Атлантического океана в экспериментальных условиях // Экология моря. - 1984. - № 18. - С.67-70.
3. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена и некоторые элементы баланса энергии у кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* из Индийского океана в экспериментальных условиях // Экология моря.- 1985. - № 19. - С. 104-110.
4. Аболмасова Г. И., Щербань С. Ю. Рост мидий на протяжении годового цикла в бухтах Ласпи и Казачья (район Севастополя) // Экология моря. - 1991. - № 38. - С. 88-92.
5. Аликин Ю. С. О некоторых закономерностях выделения углекислоты у байкальских рыб при плавании // Вестник Сибирского отделения АН СССР. Биол. науки. - 1975. - Вып. 15. - С. 63-69.
6. Алтухов Ю. П. Исследование теплоустойчивости изолированных мышц и серологический

анализ «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. - 1962. - Вып.18. - С. 3-16.

7. Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. - М.: Пищевая промышленность, 1974. - 274 с.
8. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. - М.: Наука, 1983. - 279 с.
9. Алтухов Ю. П., Лиманский В. В., Паюсова А.Н. и др. Иммунологический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях. 1. Группы крови анчоуса и возможный механизм их генетического контроля // Генетика.- 1969.- 5, №4.- С.50-64.
10. Астахова Л. П. Зависимость индексов сердца и мозга черноморских рыб от их естественной подвижности // Журн. эвол. биох.и физиол.. - 1983. - 19, № 6. - С. 594-596.
11. Белокопытин Ю. С. Энергетический обмен морских рыб. - К.: Наукова думка, 1993. - 128с
12. Битюков Э. П. Распределение и экология *Noctiluca miliaris* в Черном море // Биология моря. -

1969. – Вып. 17. - С. 76-95.
13. *Брайко В. Д.* Интенсивность дыхания баянусов (*Balanus improvisus*) в норме и при воздействии некоторых ядов // Биология моря. - 1975. - Вып.35. С. 26 – 35.
 14. *Васильев В. П.* Эволюционная кариология рыб. // М.: Наука, 1985. – 301 с.
 15. *Вялова О. Ю.* Суточные изменения метаболизма у неполовозрелых мидий Черного моря// Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 31 – 34.
 16. *Горомосова С. А., Шапиро А. З.* Основные черты биохимии энергетического обмена мидий.- М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. - 120 с.
 17. *Гительзон И. И., Чумакова Р. И., Филимонов В.С.* и др. Биоллюминесценция в море. - М.: Наука, 1969. - 183 с.
 18. *Гительзон И. И., Левин Л. А., Утюшев Р.Н.* и др. Биоллюминесценция в океане. - С.-Петербург: Гидрометеоздат, 1992.- 283 с.
 19. *Демин В. И., Андросова И. М., Озернюк Н. Д.* Адаптации энергетического обмена у рыб: влияние скорости плавания и температуры на цитохромную систему скелетных мышц // ДАН СССР. – 1989. – **308**, №1. - С. 241-246.
 20. *Дольник В. Р.* Биоэнергетика летящей птицы // Журн. общей биологии. - 1969. - **30**, №3. - С. 273-291.
 21. *Евстигнеев П. В.* Изменение характеристик биоллюминесцентных сигналов в онтогенезе копепод рода *Pleuromamma* // Биология моря. - 1983. - №5. - С. 281-284.
 22. *Евстигнеев П. В., Битюков Э. П.* Биоллюминесценция морских копепод.. - Киев: Наукова думка, 1990. - 144 с.
 23. *Журавлёв А. И., Веселовский В. А., Кощеенко Н.Н.* Биоллюминесценция // Труды МОИП. - 1965.- **21**. - С. 19-50.
 24. *Забелинский С. А., Чеботарева М. А., Бровцина Н. В., Кравченко А. И.* Об «адаптивной специализации» и конформационных состояний жирных кислот в мембранных липидах жабр рыб // Журн. эвол. биохимии и физиологии – 1995. – **31**, №1. - С. 29-36.
 25. *Зайцев Ю. П.* Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины // Гидробиол. журн. - 1992. - **28**, №1. - С. 3-18.
 26. *Зианович Г. В.* Динамика содержания гликогена в мидиях из Одесского залива и района Южного Берега Крыма // Доп. Нац. Акад. Наук Украины. – 2003. - №3. - С. 187-190.
 27. *Ивлев В. С.* Энергетический баланс карпа // Зоол. журн. – 1939. - **18**, №2. - С. 315-326.
 28. *Калнина О. В., Калнин В. В.* Генетические отличия и внутренняя гетерогенность азовской и черноморской рас анчоуса // Генетика.- 1984. - **20**, №2. – С. 309-313.
 29. *Киселев И. А.* Планктон морей и континентальных водоемов. - Л.: Наука, 1969. - **1**
 30. *Кляшторин Л. Б.* Водное дыхание и кислородные потребности рыб. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. – 168 с.
 31. *Кондратьева Т. П., Астахова Л. П.* Морфологическая и биохимическая характеристика белых и красных мышц у рыб, различающихся физиологическим состоянием // Сборник тезисов 1-го съезда Гидроэколог. общества Украины (ред. В.Д.Романенко). - 1994. - К.: Наукова думка – С. 237.
 32. *Конькова А. Ф., Мизгай И. А., Шехаева О. М.* и др. Физико-химические закономерности адаптации организма к экстремальным воздействиям // Изв. АН СССР. Серия биологическая.- 1987. - №1.- С. 104-118.
 33. *Куликова Н. И.* О сывороточных липопротеидах крови рыб // Метаболизм и биохимия рыб (ред. Г.С. Карзинкин). – М.: Наука. – 1967.- С. 292-296.
 34. *Липская Н. Я.* Энергетические траты на обмен у некоторых видов тропических рыб // Вопросы ихтиологии. - 1974. – **14**, № 6. – С. 1076-1086.
 35. *Лукьяненко В.И.* Иммунология рыб. – М.: Агропромиздат, 1989. - 269 с.
 36. *Микулич Л. В., Кузьмина А. И.* Ноктилюка (*Noctiluca miliaris*) в заливе Петра Великого и ее географическое распространение // Труды Тихоокеанского океанолог. Ин-та. - 1976. - **9**. - С. 56-74.
 37. *Минюк Г. С., Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Юнева Т.В.* Черноморский шпрот: связь между динамикой липидов, биологией и промыслом. - Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 1997. – 139 с.
 38. *Морозова А. Л.* Некоторые особенности углеводно-фосфорного обмена в мышцах рыб разной экологии // Труды Всесоюзн. Гидробиол. Общества.- 1973.- **18**. – С.128-136.
 39. *Морозова А. Л., Астахова Л.П., Силкина Е.Н.* Углеводный обмен при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб (ред. Г.Е. Шульман) – К.: Наукова Думка, 1978. - С. 122-144.
 40. *Никольский Г. В.* Экология рыб. - М.: Высшая школа, 1974. - 357 с.
 41. *Новиков Г. Г.* Особенности энергетики развития костистых рыб различных экологических групп при разных температурах // Известия АН СССР.

- Сер. Биол.- 1993 - №1. - С. 21-28.
42. *Озернюк Н. Д.* Энергетический обмен у рыб в раннем онтогенезе. - М.: Наука, 1985. - 176 с.
 43. *Орбели Л. А.* Принципиальные задачи и методы эволюционной физиологии // Эволюция функций нервной системы (ред. Л.А.Орбели). - Л.: Медгиз, 1958. - С. 7-17.
 44. *Плисецкая Э. М.* Гормональная регуляция углеводного обмена у низших позвоночных.- Л.: Наука, 1975. - 209 с.
 45. *Руднева-Титова И. И.* Корреляция между антиоксидантной ферментативной активностью и процессами перекисного окисления липидов в эмбриогенезе черноморских бычков// Онтогенез. - 1994.- **25**, №1. - С. 13-20.
 46. *Савина М. В.* Механизмы адаптаций тканевого дыхания в эволюции позвоночных – Санкт-Петербург: Наука, 1992. - 200 с.
 47. *Светличный Л. С.* Биомеханика локомоции и уровни активного обмена копепод // Биоэнергетика гидробионтов (ред. Г.Е.Шульман, Г.А. Финенко) – К.: Наукова думка, 1990. - С. 110-148.
 48. *Светличный Л. С., Губарева Е. С., Арашкевич Е.Г.* Влияние концентрации кислорода на энергетический обмен у мигрирующих и диапаузирующих копепод *Calanus euxinus* в Черном море //Океанология. – 2002. – **42**, №5. - С. 702-708.
 49. *Северцев А. Н.* Главные направления эволюции. Морфобиологическая теория эволюции. - М.-Л.: Биомедгиз. - 1934. - 149 с.
 50. *Сергеева Н. Г.* К вопросу о биологическом разнообразии глубоководного бентоса Черного моря // Экология моря. - 2000. - №50. - С. 57-62.
 51. *Силкина Е. Н.* Содержание гликогена и лактата в скелетных мышцах рыб при кратковременном интенсивном плавании летом и осенью // Журн. эвол. биохимии и физиологии. - 1990. - **26**, №1. - С. 68-72.
 52. *Слатина Л. Н.* Суточные ритмы метаболизма черноморской мидии на протяжении полного годового цикла // Проблемы современной биологии. – Изд-во Московского Ун-та, 1986. - С. 187-191.
 53. *Солдатов А. А.* Сравнительное изучение кислород связывающей функции крови черноморских бычков // Журн. эвол. биохимии и физиологии. - 1993. - **29**, №3. - С. 327-330.
 54. *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.
 55. *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.
 56. *Солдатов А. А., Александрова О. Л., Головина И. В., Столбов А. Я.* Ферментативная система антиоксидантной защиты у черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* с пигментированными и депигментированными тканевыми структурами // Доп. Нац. Акад. Наук Украины.- 2003. - №5. – С. 162-166.
 57. *Столбов А. Я.* Тканевое дыхание и дыхательные коэффициенты черноморских рыб в различные периоды годового цикла // Биоэнергетика гидробионтов (ред. Г.Е.Шульман, Г.А. Финенко) - 1990.- К.: Наукова думка. - С. 160-166.
 58. *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.
 59. *Столбов А. Я., Ставицкая Е. Н., Шульман Г. Е.* Динамика потребления кислорода и экскреции азота у черноморской скорпены при краткосрочной и многочасовой гипоксии // Доклады АН.- 1997. - **356**, №4. - С. 569-571.
 60. *Суценья Л. М.* Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова Думка, 1972. – 196 с.
 61. *Токарев Ю. Н.* Биолюминесценция как экспрессивный показатель жизнедеятельности *Noctiluca miliaris* *Suriray* // Автор. дисс. ... канд. биол. наук. - Севастополь: ИнБИОМ АН УССР, 1990. – 26 с.
 62. *Токарев Ю. Н., Соколов Б. Г.* Некоторые характеристики суточной динамики звуко рассеивающих слоев верхнего продуктивного слоя восточной части тропической Атлантики // Океанология. - 1989. - **29**, № 4. - С. 651-657.
 63. *Токарев Ю. Н.* Биофизическая экология гидробионтов – первые результаты и перспективы развития // Экология моря. - 2001. - Вып. 57. - С. 51-59.
 64. *Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Василенко В. И., и др.* Видовое разнообразие планктонных биолюминесцентных в Черном море и характеристики формируемого ими поля биолюминесценции в неритической зоне Крыма / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская. Севастополь, ЭКОСИ МГИ НАН Украины, 2003. – С. 121-151.
 65. *Точилина (Ракицкая) Л. В.* Морфологическая характеристика крови морских рыб / Биоэнергетика гидробионтов (ред. Г.Е.Шульман, Г.А. Фи

- ненко). - К.: Наукова Думка, 1990. - С. 166-178.
66. Трусевич В. В. Фосфорный обмен при плавании рыб / Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб (ред. Г.Е.Шульман) – К.: Наукова Думка, 1978. - С. 145-167.
 67. Трусевич В. В., Столбов А. Я., Вялова О. Ю. и др. Особенности метаболизма черноморской мидии из различных биотопов Карадагского заповедника // Морской экологический журн. – 2004. - 3, №1. - С. 79-86.
 68. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. Экологическая энергетика черноморской мидии / Биоэнергетика гидробионтов (ред. Г.Е.Шульман, Г.А.Финенко). - К.: Наукова Думка, 1990. - С. 32-71.
 69. Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Idotea baltica basteri*) – К.: Наукова Думка, 1973. –183 с.
 70. Чащин А. К. Об изменении популяционной структуры хамсы в бассейне Азовского и Черного морей // Вопросы ихтиологии. - 1985. - 25, №4. - С. 583-589.
 71. Чумакова Р. И., Егорова А. А. Люминесценция и активность оксидативных энзимов светящихся бактерий // Микробиология. - 1984. - 33. - С. 423-427.
 72. Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. – М.: Наука, 1980. – 284 с.
 73. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. - Л.: Наука, 1969. – 494 с.
 74. Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. Т.1. - М.: Мир, 1982. - 400 с.
 75. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. - М.: Пищ. пром-сть, 1972. - 368 с.
 76. Шульман Г. Е. Связь белкового роста и жиронакопления с увеличением массы и калорийности у рыб рода *Engraulis* // Биология моря. – 1978. - № 5. - С. 80-82.
 77. Шульман Г. Е. Принципы физиолого-биохимических исследований годовых циклов рыб // Биология моря (Севастополь) – 1978 б. - № 46 - С. 90-100.
 78. Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Яковлева К. К. Хоткевич Т. В. Липиды и их использование при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб (ред. Г.Е.Шульман). - К.: Наук. думка, 1978. - С. 100-121.
 79. Шульман Г. Е., Доброволов И. С. Состояние эколого-физиологических исследований рыб Черного моря / Основы биологической продуктивности Черного моря (ред. В.Н.Грезе). - К.: Наукова думка, 1979. - С. 321-340.
 80. Шульман Г. Е. Яковлева К. К. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб // Журн. общей биологии.- 1983 – 14, №4. – С. 529 – 540.
 81. Шульман Г. Е., Урденко С. Ю. Продуктивность рыб Черного моря. – К.: Наукова думка, 1989. - 189 с.
 82. Шульман Г. Е., Юнева Т. В. Роль докозгексаеновой кислоты в адаптациях рыб // Гидробиол. журн. – 1990. – 26, №4. - С. 43-51.
 83. Шульман Г. Е., Аболмасова Г. И., Столбов А. Я. Использование белка в энергетическом обмене гидробионтов // Успехи соврем. биологии. – 1993. – 113, №5. – С. 576- 586.
 84. Шульман Г. Е., Чащин А. К., Минюк Г. С., Щепкин В. Я. и др. Многолетний мониторинг состояния черноморского шпрота // Доклады РАН. – 1994.- 335, № 1. – С. 124-126.
 85. Щепкин В. Я. Сравнительная характеристика липидов печени и мышц ставриды и скорпены // Научн. доклады Высшей школы. Биол. науки. – 1972. - № 2. С. 36 – 39.
 86. Щепкин В. Я. Сезонная динамика липидного состава печени и мышц ставриды и скорпены // Гидробиол. журн. – 1979. - 15, № 5. – С. 77 – 84.
 87. Щепкин В. Я., Белокопытин Ю. С., Минюк Г. С., Шульман Г. Е. Использование белка, липидов и потребление кислорода смаридой при активном плавании // Гидробиол. журн. – 1994. – 30, № 3. - С. 58 – 61.
 88. Щепкин В. Я., Минюк Г. С., Чащин А. К., Вялова О.Ю. Эколого-физиологическая характеристика состояния азовской хамсы в предмиграционный и миграционный периоды // Гидробиол. журн. – 2002. - 38, № 2. – С. 94-102.
 89. Щербань С. А., Аболмасова Г. И. Рост мидий в бухте Ласпи Черного моря // Экология моря.- 1991. - №2. – С. 82-89.
 90. Эмеретли И. В. Активность ферментов энергетического обмена у черноморских рыб / Биоэнергетика гидробионтов (ред. Г. Е.Шульман, Г.А. Финенко). - К.: Наук. думка, 1990. - С. 178-189.
 91. Юнева Т. В. Сезонная динамика жирнокислотного состава липидов черноморской хамсы и шпрота // Биоэнергетика гидробионтов.- Киев: Наук. думка, 1990.- 196-207 с.
 92. Юнева Т. В., Щепкина А. М., Шульман Г. Е. Динамика липидных характеристик черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus*

- при плавании // Журн. эвол. биохим. физиол. -1991.- **27**, вып. 6.- С. 730-736.
93. Юнева Т. В., Щепкина А. М., Шульман Г. Е., Мельников В.В. Липидный состав зуфаузиид из экваториальной Атлантики // Гидробиол. журн.-1992.-**28**, №5.- С 61-67.
 94. Юнева Т. В., Щепкина А. М., Шульман Г. Е. Особенности липидного состава тканей кальмаров из Тропической Атлантики // Гидробиол. журн. 1994.-**30**, №2.- С.78-86.
 95. Юнева Т. В., Светличный Л. С., Щепкина А. М. Сравнительная характеристика липидного состава и двигательной активности диапаузирующей экогруппы *Calanus euxinus* (Copepoda) // Гидробиол. журн. -1998.-**34**, №1.- С.74-85.
 96. Юнева Т. В., Юнев О. А., Бингел Ф., Кидейс А. Е., Шульман Г. Е. О связи между содержанием липидов у черноморского калянуса и динамической активностью водной среды его обитания Докл. РАН.- 1999.- **369**, №5.- С. 715-717.
 97. Ackman R. G. Fatty acid metabolism of bivalves // Biochemical and physiological approaches to shellfish nutrition (ed. B.Ronge) . - 1982. - Louisiana.- P. 359 - 376.
 98. Chang J. J. Electrophysiological studies of a non-luminescent form of the dinoflagellate *Noctiluca miliaris* // J. of Cell. and Comp. Physiol. - 1960. - **56**, №1. - P. 33-42.
 99. Childress J. J., Fisher C. R. The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry and autotrophic symbioses // Ocean. marine biol. Ann. Rev. - 1992. - **30**. - P. 337 - 441.
 100. Culkin F., Morris R. J. The fatty acids of some marine teleosts // Journ. of Fish Biology. - 1970. - **2**, №2. - P. 107-112.
 101. Dobrovolev I. S. Study of the intraspecific divergence of anchovy *Engraulis encrasicolus* // Comptes rendu de l'Academic bulgare des Sciences. - 1992. - **45**, №2 . - P. 63-65.
 102. Dobrovolev I. S. Genetic divergence between scad subspecies *Trachurus mediterraneus* from the Black Sea and Mediterranean // Marine Science. - 2000. - **1**, №1. - P.133 - 139.
 103. Douglas W., Friede A., Pickwell G. V. Fishes in oxygen minimum zones: blood oxygenation characteristics // Science. - 1976. - **191**. - P. 957-959.
 104. Fritz L., Hastings J.W., Morse D. Here tonight, gene tomorrow: the bioluminescent organelles of the dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* are formed and degraded on a daily bases // J. Phycol.- 1989.- **25**, №2.- P. 5.
 105. Hastings J. W., Sweeney B. M. The luminescent reaction in extracts of the marine dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* // J. Cell. Compar. Physiol. - 1957. - **49**, N2. - P. 209-225.
 106. Herring P. J. Bioluminescent communication in the sea.- In: Light and life in the sea (Eds.: Herring P.J., Campbell A.K., Whitefield M., Maddok L.) - Cambridge: University Press, 1990. - P. 127-148.
 107. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation to the environment // Fish Physiology (eds. W.S.Hoar, D.J. Randall). - 1977. - **6** - P. 99-156.
 108. Jangaard P. M., Ackman R. G. Lipids and component fatty acids of the Newfoundland squid, *Illex*
 109. Johnston I. A. Physiology of muscle in hatchery-raised fish // Comparative Biochemistry and Physiology. - 1982. - **73 B**, №1. - P. 105-124.
 110. Mohamed M. P. Metabolism of *Tilapia mossambica* with emphasis on hypoxia // Indian Journ. of Experimental Biology.- 1981. - **19**. - P. 1098-1100.
 111. Morse D., Pappenheimer A.M., Hastings J.W. Role of a luciferin-binding protein in the circadian bioluminescent reaction of *Gonyaulax polyedra* // J. Biol. Chem. - 1989. - **264**, №20. - P. 11822-11826.
 112. Olafsson E., Carlstrom S., Ndaro S. G. M. Meiobenthos of hypersaline tropical mangrove sediment in relation to spring tide inundation // Abstracts of 33th European Marine Biology Symposium 7-11 September 1998 Wilhelmshaven, Germany. - P. 11.
 113. Sullivan J. M., Swift E. Photoinhibition of mechanically stimulated bioluminescence in the autotrophic dinoflagellate, *Ceratium fusus* (Pyrrophyta) // J. Phycol. - 1994. - **30**. - P. 633 - 637.
 114. Sullivan J. M., Swift E. Photoenhancement of bioluminescence capacity in natural and laboratory populations of the autotrophic dinoflagellate *Ceratium fusus* (Ehrenb.) Dujardin // J. Geophys. Res. - 1995. - **100**. - P. 6565 - 6574.
 115. Sargent J. R., Henderson R. J. Lipid metabolism in marine animals // Transaction of the Biochemical Society. - 1980. - **8**. - P. 296-297.
 116. Shulman G. E. Life Cycles of Fish. Physiology and Biochemistry. - Halsted: John Wiley and Sons, 1974. - N.Y. - Toronto. - 253 p.
 117. Shulman G. E., Love R. M. The Biochemical Ecology of Marine Fishes // Advances in Marine Biology. - L.: Academic Press, 1999. - **36**. - P. 1-351.
 118. Shulman G. E., Chesalin M. V., Abolmasova G. I., Yuneva T. V., Kideys A. Metabolic strategy in pelagic squid of genus *Sthenoteuthis* (Ommastrephidae) as the basis of high abundance and productivity: an overview of the Soviet investigations // Bulletin of Marine Science. - 2002. - **71**, №2. - P. 815-836.
 119. Shulman G.E., Tokarev Yu.N. Biodeversity in the

- Black Sea: effects of climate and anthropogenic factors // Abstract book of the 39th European Marine Biology Symposium / Genova, Italy, July 21-24, 2004.
120. *Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V., Minyuk G. S., Shchepkin V. Ya., Shchepkina A. M., Ivleva E. V., Yunev O. A., Dobrovolskiy I. S., Bingel F., Kideys A. E.* Fat content in Black Sea sprat as indicator of fish food supply and ecosystem condition // *Marine Ecology Progress Series*. - 2005. - **293**. - P. 201 – 212.
121. *Soli G.* Bioluminescent cycle of photosynthetic dinoflagellate // *Limnol. Oceanogr.* - 1966. - **11**, N 3. - P. 355-363.
122. *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 // *Marine Biology*. - 2000. - **137**. - P. 936-971.
123. *Sweeney B. M.* Laboratory studies of a green Noctiluca from New Guinea // *J. Phycol.* - 1971. - **7**, №1. - P. 53-58.
124. *Tokarev Yu. N., Williams P., Bityukov E. P.* The influence of environmental conditions and anthropogenic impact on the bioluminescence of dinoflagellates in the Mediterranean Sea basins / Abstr. papers of the 30th EMBS.- Southampton, 1995.- P. 75.
125. *Tokarev Yu. N., Bityukov E. P., Evstigneev P. V.* Daily rhythms of bioluminescence of different phylogenetic groups and their contribution to the bioluminescence field // Abstr. paper of the 37th EMBS / Reykjavik, 2002. - P. 169.
126. *Waarde A.* Aerobic and anaerobic ammonia production de fish // *Comparative Biochemistry and Physiology*. - 1983. - **74 B**, № 4. – P. 675-684.
127. *Yuneva T. V., Svetlichny L. S., Yunev O. A., Romanova Z. A. et al.* Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea // *Marine Ecology Progress Series*. – 1999. - **189**, № 26. - P. 195-204.

Поступила 27 июля 2005 г.

Функціональне різноманіття як важливий фактор існування біотичних компонентів екосистем. Г. Е. Шульман, Ю. М. Токарев. На матеріалах проведених в ІБПМ НАНУ досліджень розглянуті численні аспекти функціонального біорізноманіття морської біоти – видове, внутрішньовидове (популяційне), внутрішньо популяційне (організмне), суборганізмне (тканинне, частково клітинне і молекулярне) – а також його просторово – часові особливості. Показано, що напрями еволюційного розвитку, що визначають біологічний прогрес, забезпечуються альтернативними метаболічними стратегіями, формуючими складну гаму видового різноманіття. Проаналізовані різні прояви функціонального біорізноманіття, які дозволяють зрозуміти як сформувалась видова, популяційна і внутрішньо популяційна структура біоти і як здійснюється взаємодія компонентів угруповань і екосистем, а також як організми, популяції, види і більш високі рівні організації життя (угруповання і екосистеми) «затверджують себе» в стало-динамічній біосфері.

Ключові слова: морські екосистеми, біорізноманіття, метаболічні стратегії, біоломінесценція

The functional diversity as important factor of the ecosystems biotic components existence. G. E. Shulman, Yu. N. Tokarev. The numerous aspects of the marine biota functional biodiversity – species, intraspecific (populational), intrapopulational (organism), suborganism (tissue, partially cellular and molecular) – as well as its spatial and temporal peculiarities have been considered at materials of researches, conducted in the IBSS, NASU. It has been shown, that evolutionary development directions, determining biological progress, are supplied with alternative metabolic strategies, forming a complex scale of species diversity. Different displays of the functional biodiversity, permitting to understand how species, populational and intrapopulational biota structure has been formed, how interaction of communities and ecosystems components is realized and how organisms, populations, species and more high levels of life organization (communities and ecosystems) prove their “life ability” in the stable-dynamic biosphere have been analyzed.

Key words: marine ecosystems, biodiversity, metabolic strategy, bioluminescence.