

Ю. Н. ТОКАРЕВ, В. В. МЕЛЬНИКОВ, П. В. ЕВСТИГНЕЕВ,
В. И. ВАСИЛЕНКО, Д. Я. СЛИПЕЦКИЙ

**БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ ОКЕАНА:
ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ, РАЗВИТИЕ МЕТОДИЧЕСКОЙ БАЗЫ,
НЕРЕШЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ**

Представлен краткий исторический обзор исследований биолюминесценции Мирового океана. Описана история развития техники и методологии исследования биолюминесценции как универсального экспресс-маркера планктонного сообщества. Приведены уникальные сведения о необъясненных до настоящего времени случаях биолюминесценции, которые представляют несомненный интерес в плане перспективных направлений исследований жизни океана.

Завораживающее свечение океана издавна потрясало воображение человека, как таинственное природное явление. Нам известны его прекрасные описания, сделанные тысячи и сотни лет назад Аристотелем, Плинием или, например, Вальтер Скоттом:

Пробуждая пред мчащимся челном
Стаи молний, пронзающих волны,
Разжигая пожар в океане,
Ты волнуешь лиловым нас гляncем,
Буйным гребней светящихся танцем,
Опьяняя, как бренди в стакане!
Подарив россыпь красок нам сочных,
В темноте восхитительной ночи
И даря наслажденье нирваны....

Сэр Вальтер Скотт
(перевод Ю. Н. Токарева)

Первым научным сообщением о биолюминесценции моря в современную эпоху можно считать сообщение биолога К. Бенкса (цит. по [58]), который в 1768 г. совершил путешествие на борту корабля Д. Кука «Индевер». Однажды ночью на переходе между о-вом Мадейрой и Бразилией он увидел сильное свечение моря. Удивившись, он отобрал пробу воды, посмотрел на нее в темном помещении и был поражен: светились две группы животных – медузы и ракообразные. Дневник К. Бенкса, в котором он описал это явление, был опубликован, животные переданы в музей, где позднее были каталогизированы. Именно это событие можно считать отправной точкой биологических исследований биолюминесценции моря.

Следующим научным событием можно считать открытие в 1828 г. Г.В. Томпсона (цит. по [53]), который описал светящиеся в темноте, как бриллианты, организмы. Решив, что открыл новый род светящихся организмов, он назвал их *Noctiluca banksii*. Это, разумеется, была не хорошо известная нам одноклеточная *Noctiluca scintillans* Маскартнея в современном понимании, а животное, похожее на маленькую креветку. Рисунок, опубликованный им в «Зоологических исследованиях», показывает, что это была эвфаузида. Поэтому первые представления о том, что светится в море, были связаны с медузами и рачками отряда Shizopoda (расщепленноногие), как в то время считали.

Важнейший вклад в понимание сути биолюминесценции как явления внес Ч. Дарвин [17] во время кругосветного путешествия на корабле «Бигль» в 1831 – 1836 гг.: «...Перед носом корабля вздымались две волны как бы из жидкого фосфора, а за ним тянулся млечный след. Кругом, насколько было видно, светился гребень каждой волны,

а на горизонте воздух, отражая блеск этих синеватых огней, не был так темен, как отдаленный небесный свод... Чем далее мы продвигались к югу, тем реже нам встречалась эта фосфоричность... Это обстоятельство находится, вероятно, в тесной связи с малым количеством организмов в этой части океана». Таким образом, Ч. Дарвин первый сопоставил интенсивность свечения моря с обилием биоты в различных географических широтах и водных массах.

Кроме того, Ч. Дарвин первым отметил, что в тропиках вода светится интенсивнее, чем в холодных регионах. Именно он отметил, что свечение моря бывает двух типов: непрерывное и в виде отдельных вспышек. Но самое поразительное, что Ч. Дарвин выяснил, что главной причиной свечения моря являлись не только мелкие животные, а какая-то невидимая субстанция, которую, как мы теперь знаем, составляет бактерио- и фитопланктон: «разорванные и неправильные частицы студенистого вещества составляют... обыкновенную причину явления и в южном и северном полушарии. Частицы эти столь мелки, что легко проходили сквозь тонкий газ, но многие можно было ясно различить невооруженным глазом. Вода, налитая в бокалы и взболтанная, издавала искры.... Замечу также, что, дав сети немного просохнуть после ночного ее употребления и взявшись за нее снова через двенадцать часов, я нашел, что вся ее поверхность светилась также ярко, как будто она была только что вынута из воды» [17].

Новый этап интенсивного изучения морской биолюминесценции начался после знаменитых исследований Г.О. Сарса, выполненных им в период экспедиции на «Челленджере» [53]. По результатам этих исследований впервые было установлено, что почти каждый вид эвфаузиид (шизопод) имеет около 10 фотофоров, служащих в качестве люминесцентных органов этих рачков. В 1896 г. К. Хун выполнил анатомические срезы фотофоров и описал строение органов свечения у эвфаузиид [42].

Таким образом, до начала XX века представления о морской биолюминесценции ограничивались описаниями отдельных случаев свечения и его носителей. Однако уже тогда учёных поражал масштаб этого таинственного явления. При этом важно отметить, что тысячи лет человечество знало только о поверхностном свечении моря, не подозревая о реальных масштабах этого феномена. Настоящий переворот в понимании роли свечения моря для жизнедеятельности его обитателей произошел после погружения в океанские глубины на батискафе У. Биба, показавшего, что жизнь на огромных глубинах действительно существует и что организмы на этих глубинах общаются с использованием биолюминесцентных сигналов [39]. По подсчетам У. Биба, во время погружения в 1938 г. у Бермудских о-вов на глубине 700 – 5500 м светятся 39 % семейств рыб: 81 % родов, 66 % видов и 97 % особей (цит. по [12]).

Первый список из 300 светящихся наземных, пресноводных и морских организмов был составлен Н. Гарвеем [46]. Отдельные сводки по морским биолюминесцентам были составлены Н. И. Тарасовым [29] и группой сотрудников во главе с И. И. Гительзоном [15, 16], которые обобщили обширные материалы советских экспедиций того времени, проанализировав записи в сотнях судовых журналов о визуально наблюдавшейся интенсивности биолюминесценции в различных районах Мирового океана.

Первая инструментальная регистрация биолюминесценции в толще пелагиали произошла достаточно случайно: Б. Боден и Е. Кампа [40, 48] погружали аппаратуру с использованием фотоумножителей для определения границы исчезновения солнечного света и, к своему удивлению, с глубины 250 м и глубже стали фиксировать яркие вспышки света, которые могли давать только морские организмы. Так гидробиология обрела аппаратуру для изучения биолюминесценции. Первый советский батифотометр был изготовлен в 1959 г. и испытан в Черном море в 1960 г.

Уже первые исследования биолюминесценции в океане показали, что изменения интенсивности биолюминесценции с глубиной носит сложный характер. Так, Д. Кларк с соавторами, проводя первые зондирования глубоководным батифотометром, установили, что пики биолюминесценции располагались на глубинах 7 – 150 м, после чего про-

исходило убывание интенсивности свечения до глубин 800 – 1000 м., где наблюдался второй максимум биолюминесценции [43, 44].

Через несколько лет в неритической зоне у Севастополя начались регулярные исследования суточных и сезонных колебаний биолюминесценции на основе еженедельных измерений [10], а в начале 70-х кабинет биолюминесценции ИнБЮМ первым в мире начал регулярное изучение оптического спектра поля биолюминесценции в различных регионах бассейна Атлантического океана [2, 7, 31]. Наступил период интенсивных исследований биолюминесценции в разных странах и список морских светящихся организмов (биолюминесцентов) увеличился до 800 видов [2, 9, 18, 19, 27, 31, 22, 56]. Было установлено, что биолюминесценция распространена в Мировом океане повсеместно, может носить спонтанный характер, но, в основном, проявляется в ответ на раздражение (возбуждение), что интенсивность свечения тем выше, чем больше концентрация живых организмов и т.д. [5, 6, 8, 11, 20, 21, 27, 35, 37, 38, 50].

Таким образом, только около 50 лет назад начала вырисовываться целостная картина морской биолюминесценции, и были составлены предварительные списки светящихся организмов. Переход к инструментальным методам исследований дал больше знаний об этом явлении, чем за всю предыдущую историю человечества. Появились новая методология исследования биолюминесценции, в том числе до максимальных в океане глубин.

В последние годы изучение биолюминесценции приобрело характер прогностического инструмента, который используется в коммерческих и экологических целях: биолюминесценция стала индикатором структуры и функционального состояния экосистемы, скоплений промысловых видов рыб, инструментом навигации, токсикологическим показателем и т.д. [3, 5, 9, 13, 14, 30, 31, 32, 55]. Ныне простое аэрокосмическое сканирование может в считанные часы дать столько же информации, сколько ранее требовалось многим научным экспедициям. Кроме того, появилась возможность проводить оперативные глобальные аэрокосмические съемки свечения, чего невозможно достичь иными способами [14, 31].

Однако, поскольку биолюминесценция – это полифункциональный синтез ряда информационных характеристик, расшифровка любого космического снимка требует знания многих факторов – биологических, гидрологических, гидрохимических и др. в регионе наблюдений. Поэтому в ряде стран продолжают интенсивные разработки батифотометров и гидробиофизических комплексов различного назначения [4, 7, 11, 15, 21, 31, 33, 36, 45, 50, 57].

Важно отметить, что первые исследования биолюминесценции с помощью погружных батифотометров проводились приблизительно по единой методике: выполнялось одно зондирование до глубин 500 – 600 м и затем прибор вывешивался на горизонтах экстремального свечения [2, 6, 13, 20, 26 и др.]. В нескольких экспедициях пространственную неоднородность поля биолюминесценции (ПБ) изучали с помощью буксируемой фотометрической аппаратуры, закреплённой в шахте судна или буксируемой на тросе в кильватерной струе корабля [4, 11, 34, 37, 49, 54]. Таким образом реализовался статистико-географический подход, обеспечивающий определение синоптического и мезомасштабного распределения характеристик ПБ Мирового океана [2, 6, 8, 16, 31, 33]. Именно по такой методике были исследованы ПБ в Дэвисовом проливе, Гольфстриме, Саргассовом и Средиземном морях (1968), Тропической Атлантике (1970), ряде районов Тихого океана и т.д. [2, 4, 7, 10, 15, 16].

Однако по мере реализации статистико-географического подхода выяснилось, что такая технология имеет много недостатков, которые в некоторых случаях полностью перечеркивали затраченные на сбор информации средства и усилия [16, 31]. Действительно, поле биолюминесценции (ПБ) – это создаваемый совокупностью морских биолюминесцентов в толще воды суммарный световой эффект. Как физическое поле оно характеризуется интенсивностью, энергией и частотным спектром. Поскольку это поле

формируется гидробионтами, оно характеризуется также биологическими признаками, а именно - числом составляющих его вспышек отдельных организмов, а также гетерогенной структурой (неоднородностью) их распределения во времени и пространстве. Между тем, именно исследование структурно-динамического аспекта функционирования пелагических сообществ оказалось невозможным с помощью технологии одноразовых зондирований [31]. Абсолютно не приемлемой подобная методология оказалась, в частности, для изучения тонкой вертикальной структуры и пространственных микронеоднородностей распределения светящихся популяций [28, 31].

Поэтому уже во второй половине 70-х годов стало очевидным, что необходима более совершенная аппаратура для исследования распределения и состава биолюминесцентных. Ещё раньше попытку решения этой проблемы предприняли Л. Бреслау и Х. Эджвиртон [41], предложившие оригинальную схему батифотометра, который при получении импульса делал вспышку и снимал объект. Эта разработка дала импульс для развития нового направления – биофизических комплексов, совмещенных с компьютерами [16, 45, 50, 57 и др.]. Очень важным стало не только зафиксировать сигнал, но и определить генерирующие его организмы. Поэтому в институте физики СО АН СССР был разработан первый гидробиофизический комплекс «Ромашка» для сбора данных по свечению, с одновременным отбором проб кассетой батометров и определением ряда гидрологических и гидрохимических характеристик среды (рис. 1) [16].

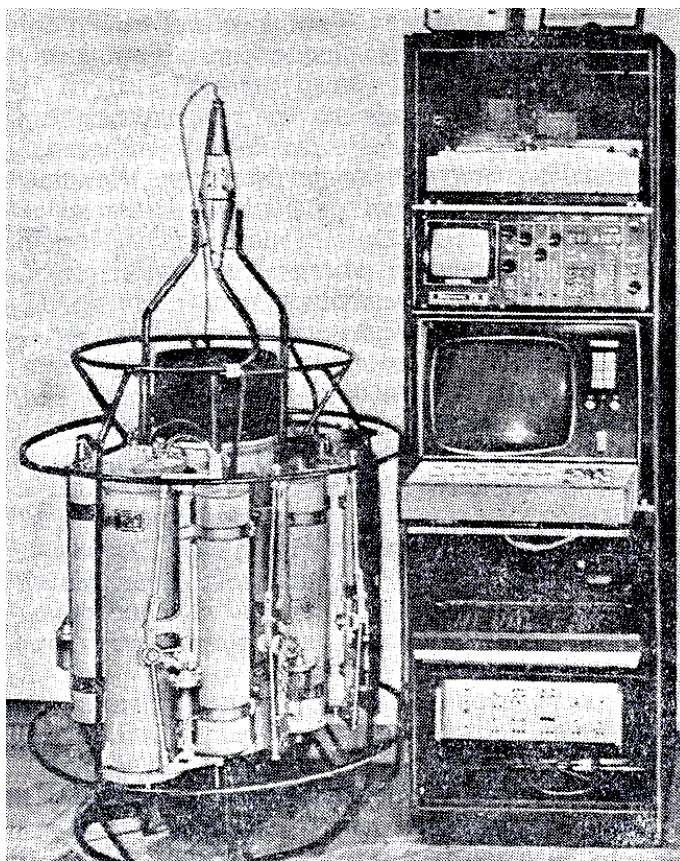


Рисунок 1. Гидробиофизический комплекс «Ромашка» (Институт физики СО РАН) [16]

Figure 1. Hydrobiophysical complex “Romashka” [16]

В лаборатории биолюминесценции и биоакустики ИнБЮМ АН Украины (ныне отдел биофизической экологии) на протяжении последних 40 лет создан целый парк оригинального оборудования, который начинался с простого, но надежного батифото-

метра с возбуждающей решеткой (рис. 2) и завершился созданием сложных гидробиофизических комплексов «СВЕЧА» и «САЛЬПА» [31, 33, 57].

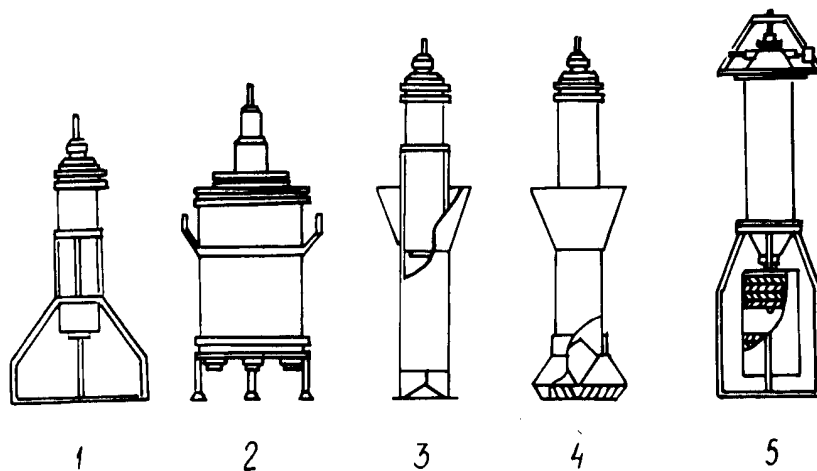


Рисунок 2. Эволюция погружных устройств приборного парка в ИнБЮМ НАНУ для исследования поля биолюминесценции:

1 - батифотометр со световым замком в виде 2-х параллельных пластин; 2 - спектробатифотометр; 3 - батифотометр с дисковым тубусом; 4 - батифотометр с щелевым тубусом; 5 - гидробиофизический комплекс «САЛЬПА»

Figure 2. IBSS submersible devices evolution for bioluminescence field research:

1 - bathyphotometr with light lock in form of two parallel plates; 2 - spectrobathyphotometr; 3 - bathyphotometr with disk tube; 4 - bathyphotometr with slotted tube; 5 - hydrobiophysical complex "Salpa"

В приборах современного поколения использована новая конструкция темновой камеры для датчика биолюминесценции с роторной системой светозащиты от астрономической составляющей оптического поля океана (рис. 3). В новой методологии основное внимание уделялось повышению достоверности получаемых данных, которое достигалось выполнением многократных комплексных, синхронных, фотометрических и гидрологических зондирований слоя 0 – 100 м. В результате по материалам исследований были сформированы два различающиеся по методологии измерений массива данных, объединенных в единую базу данных по биолюминесценции Мирового океана [52].

В настоящее время в ИнБЮМ НАН Украины используется следующая технология комплексных исследований биолюминесценции [5, 8, 31, 33]:

- метод многократных зондирований батифотометром в дрейфе в фотическом слое (0 – 100 м);
- оценка крупномасштабной изменчивости приповерхностной биолюминесценции с помощью буксируемого фотометра;
- параллельные измерения гидрологических характеристик среды на горизонте погружения прибора, отбор сетных, насосных и батометрических проб по стандартным горизонтам и в слоях экстремальных величин биолюминесценции;
- обловы гидробионтов (макропланктона и мелкого нектона) в слоях максимальной интенсивности биолюминесценции с помощью тралов Айзекса-Кидда [31] и Мельникова [1, 22, 23, 24, 51];
- лабораторные исследования характеристик высвечивания планктонтов, каталогизация биолюминесцентных.

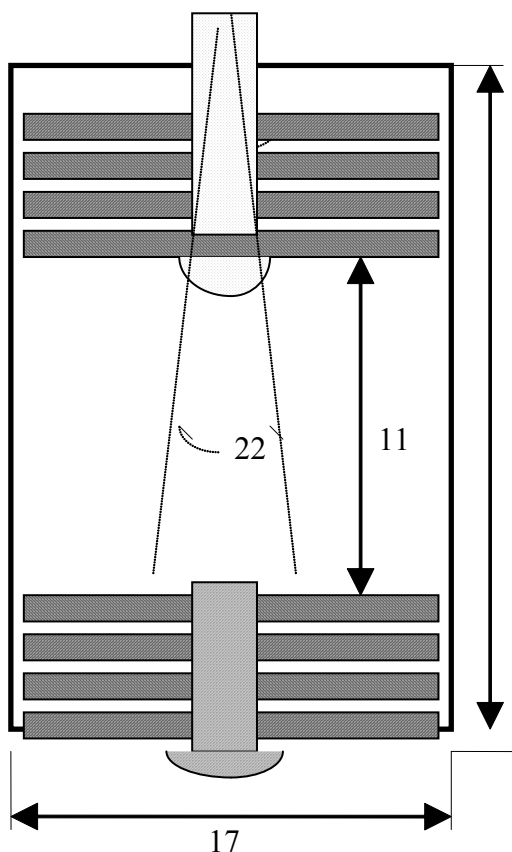


Рисунок 3. Конфигурация и основные размеры темновой камеры гидробиологических комплексов «Свеча» и «Сальпа»

Figure 3. Dark chamber configuration and main dimensions of hydrobiological complexes "Salpa" and "Svecha"

42

В результате такого комплексного подхода, было выполнено свыше 500 станций с общим числом зондирований более 6000, не считая массива сопутствующей информации по распределению бактерио- фито и зоопланктона, что позволяет приступить к новому этапу исследования биoluminesценции на уровне мезомасштабных, синоптических и климатических изменений.

Использование различных методов для исследования биoluminesценции дали результаты, ценность которых неопределима. При этом, однако, возникло много вопросов, на которые современный уровень знаний

об этом феномене не позволяет дать однозначных ответов. Природа постоянно преподносит все новые сюрпризы, которые не укладываются в существующую систему понятий и определений.

Например, до сих пор не получили научного толкования многие удивительные факты, которые зафиксированы в судовых журналах мореплавателей. «Нам неизвестно описание этих явлений учеными, но нет оснований не доверять десяткам записей, сделанных за несколько десятков лет штурманами ряда стран» - писал Н. И. Тарасов [29]. Одно из таких явлений – фигурное свечение: многокилометровые гигантские колеса, вращающиеся с большой скоростью, четкие светящиеся полосы, перечеркивающие океан от горизонта до горизонта, огромные флюоресцирующие пятна, поднимающиеся из глубин или «молочные моря» [47]. Вот несколько примеров этих таинственных феноменов, познание причин которых может иметь исключительно важное значение.

Более века назад, в 1893 г., с борта британского корабля «Кэролайн» в Северо-Китайском море поступило странное сообщение: в десять часов вечера вахтенный офицер вдруг заметил необычные огни между кораблем и горой Маунт-Оклонд. Они то сбились в кучу, то вытягивались в неровную линию фонариков. На горизонте под огнями наблюдалось сияние или какой-то яркий отсвет. Корабль шел на приличном ходу до семи узлов, а «фонарики» передвигались параллельным курсом с той же скоростью. Исчезнув около полуночи, они появились вновь на следующий вечер в то же самое время. Огоньки мигали группой, перестраиваясь в виде полукруга, ромба или гирлянды [29].

Охотское море, 57° с. ш. и 155° в. д. Наблюдения с парохода "Охотск" в 11 ч 22 – 23.08.1908. «...Под кормой внезапно вспыхнул яркий зеленовато-белый свет, который быстро охватывал все большую поверхность воды, сначала у кормы, а затем окружил все судно. Эта ярко освещенная поверхность, принявшая, в конце концов, форму овала,

двигалась некоторое время с судном, а затем, постепенно отделилась от него, самостоятельно двигаясь в сторону или вперед, опережая судно. Пятно удалялось очень быстро и в 2 – 3 минуты достигло горизонта, светилось там, в виде светлой яркой полосы, давая сияние или отблеск на облака. Были такие моменты, когда одно пятно - появлялось под кормой, другое - отделялось от судна, третье - плыло в некотором расстоянии от него, а четвертое - уже освещало горизонт..." [29].

Удивительное явление наблюдали с парохода «Бинтанг» 18 – 19 июня 1909 г.: волны света шли с запада на восток. Постепенно они приняли форму длинных лучей, исходящих из общего центра на горизонте или за ним, и вращались по часовой стрелке. Причем лучи были не прямые, а вогнутые с той стороны, куда вращались. Вся система двигалась, уменьшая скорость вращения, и, наконец, исчезла. Это явление продолжалось минут пятнадцать... Ширина лучей при соприкосновении с бортом достигала примерно 2 м, темные промежутки вдвое шире» [12].

На пароходе «Чиндвара» 30 сентября 1926 г. (23°55' с. ш. и 56°55' в. д.) наблюдали световые мельницы огромного масштаба... Была иллюзия, что мощный прожектор бьет из-под воды. Свет затмевал даже огни впереди идущего судна. Сходное явление наблюдали и в восточной части Бенгальского залива в декабре 1927 г. и в декабре 1929 г. примерно на 14° с. ш. и 98° в. д., но тогда наблюдались вращающиеся светящиеся колеса со «спицами» без обода. Промежуток во времени прохождения «спиц» в 1927 г. был около 0,5 с, во втором случае - 2 с. В 1927 г. направление вращения колес менялось дважды, сначала против часовой стрелки, затем по ее ходу и под конец снова против. Промежутки между циклами составляли около пяти минут. «Световые мельницы» могут убыстрять и замедлять ход, свечение может становиться слабее или ярче [29].

В 1976 г. странное и таинственное явление наблюдали в Бенгальском заливе с НИС «Владимир Воробьев». Команда, выполнив океанографические исследования, заметила, что вокруг в радиусе 150 – 200 м против часовой стрелки вращается яркое белое пятно: наблюдалось 8 радиальных белых лучей длиной около 150 – 200 м. Казалось, что источник света находится в 20 м от поверхности. Движение световых лучей продолжалось около получаса. Затем оно внезапно прекратилось. Судно остановилось и провело научно-исследовательскую станцию: температура воды за бортом была 24°C, скопления планктона были обычными для этого времени года и региона, каких-либо иных аномалий не обнаружено [25].

Авторы данной статьи были свидетелями в августе 1987 г. в период 24 рейса НИС «Профессор Водяницкий» в Гвинейском заливе удивительного случая необыкновенно сильной биолюминесценции, образованной огромным скоплением пиросом в зоне мощного апвеллинга. Море буквально горело огромными и яркими световыми пятнами. Попытка обловить светящееся место с помощью разноглубинного трала едва не закончилась серьезной аварией: команде судна пришлось разрезать разноглубинный трал, поскольку невозможно было поднять его на борт из-за гигантского веса.

Чем объяснить появление таких странных биолюминесцентных явлений в океане? По всей вероятности, прежде всего, недостаточной изученностью биоразнообразия светящихся организмов, в частности, практически полным отсутствием данных об активных, быстрых и крупных светящихся формах. Использование батифотометров для исследования вертикального распределения светящихся организмов не может быть признано определяющим, в первую очередь, из-за проблем с размерами их темновых камер. Действительно, с помощью батифотометров регистрируется биолюминесценция фитопланктона, мелкого мезозoopланктона и бактерий. Все прочие организмы избегают попадания в роторную систему светозащиты. Именно поэтому макропланктон и нектон остаются вообще не изученными объектами в плане биолюминесценции. Между тем, с учетом стаينности поведения эвфаузиид или рыб это становится особенно актуальным.

Но есть и другие объяснения аномальных проявлений феномена биолюминесценции. Так, немецкий океанолог К. Кале (цит. по [30]), проанализировав более двух

тысяч наблюдений фигурного свечения, предположил, что причина его состоит в синхронном свечении бактерио- и фитопланктона, потревоженных ударными волнами, возникающими при подвижках и смещении слоев воды на дне моря. Ударные волны создают своего рода интерференционную решётку, проявляющуюся на поверхности. Если сейсмические источники на дне моря меняют свое положение, то и картина свечения приходит в движение.

Эта гипотеза в какой-то степени подтверждается тем, что большинство наблюдений подобных аномалий было зарегистрировано в Индийском океане, который находится в зоне активной тектонической деятельности. Действительно, с 1915 г. документально зарегистрировано 235 случаев аномальных проявлений свечения океана, причём (по материалам Интернета: Интерфакс «Новости - Все новости дня - США подтвердился факт светящихся морей», 26/10/2005 11:30) подавляющее большинство фактов фигурной биоллюминесценции наблюдали:

- в Персидском заливе, главным образом в узких заливах Ормузского пролива;
- в береговых водах побережья Малабар, прежде всего в проливе между этим побережьем и Лаккадивскими островами;
- в Полкском заливе, к северу от Цейлона;
- в Малаккском проливе, между Малайзией и Суматрой;
- в Сиамском заливе;
- в Южно-Китайском море.

Совсем недавно в Интернете был опубликован ночной космический снимок огромного пятна биоллюминесценции площадью 15,4 тыс. км² на поверхности Индийского океана (<http://www.lifesci.ucsb.edu/~biolum/organism/milkysea.html>). Британское торговое судно, которое шло в это время по светящемуся океану, отобрало пробы воды, в которых концентрация бактерий была в 200 раз выше, чем в фоновых районах. При этом, как следует из материалов космической съёмки, область интенсивной биоллюминесценции сохранялась в течение трех ночей, перемещаясь в полном соответствии с гидродинамикой поверхностных вод (<http://www.lifesci.ucsb.edu/~biolum/organism/milkysea.html>).

Таким образом, несмотря на впечатляющие достижения мировой науки в изучении феномена биоллюминесценции океана и определения её причинно-следственных связей с рядом биологических, гидрохимических и гидрофизических характеристик среды, остаётся ещё достаточно нерешённых проблем и необъяснённых явлений в этом направлении.

Выводы. Обширные массивы данных по биоллюминесценции Мирового океана, в сочетании с таковыми по гидрохимии, гидрологии и биологии, позволяют выполнять исследования мелкомасштабной, мезомасштабной, синоптической, и климатической изменчивости экосистемы Мирового океана.

- Характеристики биоллюминесценции приобрели характер прогностического инструмента, который используется в коммерческих и экологических целях: биоллюминесценция стала индикатором структуры и функционального состояния экосистемы, скопления промысловых видов рыб, важным элементом навигации и т.д.
- Дистанционным методам анализа (в первую очередь, космическим системам наблюдения) принадлежит несомненный приоритет в разработке новой методологии исследования поверхностной биоллюминесценции Мирового океана.
- Несмотря на впечатляющие достижения в изучении амплитудно-частотных параметров и спектральных характеристик биоллюминесценции океана, а также её экологической нагрузки остаются нерешёнными многие проблемы и необъяснёнными важные особенности этого феномена глобального масштаба.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность зачинателю изучения биоллюминесценции на Украине Э.П. Битюкову и сотрудникам отдела биофизической экологии ИнБЮМ НАН Украины за ценные советы и полезные замечания при подготовке к печати настоящей рукописи.

1. Амелехина А. М., Губанова А. Д., Игнатъев С. М. и др.. Зоопланктон (микро-, мезо- и макропланктон; таксономическая и трофическая структура) // Продуктивность экваториальной Атлантики. - Киев, 1990. - С.77 - 98.
2. Билюминесценция в пелагиали Атлантического океана и морях Средиземноморского бассейна // Отчёт по госбюджетной теме №5 – 1975. № госрегистрации 72.024.221. - 298 с.
3. Битюков Э. П. Биологическое обоснование спектральной характеристики источников света, используемых при лове рыбы // Рыбное хоз-во. - 1967. - № 4.- С. 13 - 15.
4. Битюков Э.П. Билюминесценция в кильватерной струе судна в Атлантическом океане, Средиземном и Черном морях // Океанология.- 1971.- **11**, вып.1.- С. 127-133.
5. Битюков Э.П. Горизонтальная неоднородность билюминесцентного поля как показатель агрегированного распределения планктона // Гидробиол. журн.- 1984. - 20, №5. -С.24-31.
6. Битюков Э. П., Балдина Э. П., Василенко В. И. Планктон и его билюминесценция в центральной и северной частях тропической области Атлантического океана. - В кн. Результаты исследований северной части тропической зоны Атлантического океана по программе “Декалант”- Севастополь: МГИ АН Украины, 1975. - С. 171 - 186.
7. Битюков Э.П., Василенко В.И., Токарев Ю.Н. О спектральном составе билюминесцентного поля в Черном и Средиземном морях и в Атлантическом океане // Биология моря. - 1978. - Вып. 47. - С. 40 - 48.
8. Битюков Э.П., Василенко В.И., Токарев Ю.Н. и др. Результаты и перспективы билюминесцентных исследований в Черном море // Экология моря. - 1996. - Вып. 45. - С. 19 - 25.
9. Битюков Э.П., Евстигнеев П.В., Токарев Ю.Н. Светящиеся Dinoflagellata Черного моря и влияние на них антропогенных факторов // Гидробиол.журн. - 1993. - 29, №4. - С. 27 - 34.
10. Битюков Э.П., Рыбасов В.П., Шайда В.Г. Годовые изменения интенсивности билюминесцентного поля в неритической зоне Черного моря // Океанология. - 1967. - 7, №6. - С. 1089 - 1099.
11. Владимиров В. Л., Урденко В. Л., Неуймин Г. Г., Парамонов А. И., Земляная Л. А. Исследования билюминесцентного поля // Морс. Гидрофиз. Исс. -1972. - №2. - С. 187 - 196.
12. Гительзон И. И. Живой свет океана. - М.: Наука, 1976. - 118 с.
13. Гительзон И. И., Бакланов О. Н., Филимонов В. С., Артемкин А. С., Шатохин В. Ф. Билюминесценция как гидрооптический и биологический фактор в море // Труды МОИП. - 1965. - 28.- С. 147-155.
14. Гительзон И. И., Гладышев М. И., Дегерменджи Ф. Г., Левин Л. А., Сидько Ф. Я. Экологическая биофизика и её роль в изучении водных экосистем // Биофизика.- 1993. - 38, №6.- С. 1069 - 1078.
15. Гительзон И. И., Дегтярев В. И., Левин Л. А., Утюшев Р. Н., Филимонов В. С., Чумакова Р. И., Шевырногов А. П. Билюминесценция моря. - М.: Наука, 1969. - 183 с.
16. Гительзон И. И., Левин Л. А., Утюшев Р. Н., Черепанов О. А., Чугунов Ю. В. Билюминесценция в океане. – С.-П.: Гидрометеиздат, 1992. - 283 с.
17. Дарвин Ч. Путешествие вокруг света на корабле «Бигль». М. – Ленинград: Гос. Издательство, 1925. - 428 с.
18. Евстигнеев П. В., Битюков Э. П. Билюминесценция морских копепод. – Киев: Наук. думка., 1990. – 148 с.
19. Евстигнеев П. В., Битюков Э. П., Околотков Ж. Е. Видовой состав и специфичность билюминесценции водорослей Dypophyceae // Ботанич. журн. - 1993. - 78. - №6 - С. 1 - 15.
20. Зернова В. В. О билюминесценции планктона в Индийском океане по материалам 35-го рейса экспедиционного судна «Витязь» // Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия. - М.: Наука, 1967. - С. 46 - 52.
21. Левин Л. А., Филимонов В. С. Билюминесценция в ультраабиссали // Билюминесценция моря. – М.: Наука, 1969. - С. 168-171.
22. Мельников В. В. Устройство для сбора проб планктона Мельникова - А.с. 1486129 СССР. МКИ А 01 К 61/00. - 4257561/31-13; Заявлено 03.04.87; Опубл. 15.06.89. Бюл. N22. - 4 с.
23. Мельников В. В., Игнатъев С. М., Амелехина А. М., Губанова А. Д., Чесалин М. В. Распределение макрозоопланктона // Продуктивность экваториальной Атлантики. - Киев, 1990. - С. 168 - 176.
24. Мельников В. В. Новые модели замыкающихся макропланктонных тралов // Экосистемы пелагиали Атлантического сектора Антарктики. – М., 1995.- С. 102 - 104.

25. *Потапов А.* Из области таинственного // Невероятный мир. – 1997. - № 68. - С. 13 - 15.
26. *Рудяков Ю. А.* К методике изучения биолюминесценции моря // Океанология. - 1967. - 7, вып.4. - 728 с.
27. *Рудяков Ю. А., Воронина Н. М.* Планктон и биолюминесценция в Красном море и Аденском заливе // Океанология.- 1967.- 7, №6. - С. 1076 - 1088.
28. *Серикова И. М.* Тонкая структура поля биолюминесценции как показатель агрегированности планктонных организмов и ее связь с динамическим режимом водных масс: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 2005. – 25 с.
29. *Тарасов Н. И.* Свечение моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 204 с.
30. *Токарев Ю. Н.* Биолюминесценция как экспрессивный показатель жизнедеятельности *Noctiluca miliaris* Suriray: автореф. дисс...канд. биол. наук. - Севастополь, 1990. – 25 с.
31. *Токарев Ю. Н.* Основы биофизической экологии гидробионтов. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 342 с.
32. *Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Василенко В. И., Соколов Б. Г.* Поле биолюминесценции – характерный показатель структуры планктонного сообщества Черного моря // Экология моря.- 2000.- Вып. 53. - С. 20 - 25.
33. *Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Василенко В. И., Соколов Б. Г., Слипещкий Д. Я.* Биофизические методы гидробиологических исследований. Часть I. Методика изучения биолюминесцентного потенциала пелагиали // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Сб. научн. тр. Вып. 2(7) (Глобальная океаническая наблюдательная система Черного моря: контактные измерения. Вклад Украины в Black Sea GOOS) // НАН Украины, МГИ, ОФ ИнБЮМ. Отв. редакторы: Коротаев Г. К., Кубряков А. И. – Севастополь, 2002. – С. 111–121.
34. *Токарев Ю. Н., Шайда В. Г.* Исследование поверхностной биолюминесценции тропической Атлантики // Результаты исследований северной части тропической зоны Атлантического океана по программе Декалант. - Севастополь: МГИ НАНУ, 1975. - С. 187 - 195.
35. *Филимонов В. С., Артемкин А. С.* Измерение биолюминесценции в Карибском море, северной и центральной Атлантике // Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия. М.: Наука, 1967. - С. 40—46.
36. *Arneson A. C., Benyamin S., Janes B. Schimdt G. W.* A charge-coupled device (CCD) spectrophotometer for measuring marine bioluminescence // Mar. Ecol. – 1988. – 43. – P. 277 - 283.
37. *Backus R. H., Yentch Ch., Wing A. S.* Bioluminescence in the surface waters of the sea // Nature. - 1961. - **192**. - № 518.
38. *Buskey E. J.* Epipelagic planktonic bioluminescence in the marginal ice zone of the Greenland Sea // Mar. Biol. -1992. -**113**, N4. - P. 689-698.
39. *Beebe W.* Preliminary list of Bermuda deep-sea fish // Zoologica (USA). – 1937. - **22**. - 197 p.
40. *Boden B. P., Kampa E. M.* Planktonic bioluminescence // Oceanogr. and Mar. Biol. Anual. Rev. - 1964. - **2**. - P. 341 - 372.
41. *Breslau L. R., Edgerton H. E.* The luminescence camera// J.Biol. Photogr. Ass. – 1958. – **26**, N 2. – P. 341 - 371.
42. *Chun C.* Atlantis. Biologische Studien uber pelagische Tiefsee – Shizopoden. – Zoologica, - 7, - Studgart, - 1896. - 262 p.
43. *Clarke G. L., Kelly M. G.* Variation in transparency and in bioluminescence on longitudinal transecte in the Western Indian ocean // Bull. Inst. Oceanogr. - 1964. - 1318. – P.
44. *Clarke G. L., Backus R. H.* Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep-sea animals. Deep-Sea i. Res. - 1956. - **4**, No. 1. – P.
45. *Green C. N., Widder E. A., Youngbluth M. J., Tamso A., Johnson G. E.* The migration behavior, fine structure and bioluminescent activity of krill sound-scattering layers // Limnol. Oceanogr. - 1992. - 37. - P. 650-658.
46. *Harvey E. N.* Bioluminescence. - N.-Y.: Acad Press., 1952. - 649 p.
47. *Herring P. J., Watson M.* Milky Seas: a bioluminescent Puzzle// The Marine Observer. – 1993. – Vol. 63, - P. 22-30.
48. *Kampa E. M., Boden B. P.* Light-generation in a sonic-scattering layer. Deep-Sea Res 4. - P. 73-92.
49. *Kushnir V. M., Tokarev Yu. N., Williams R., Piontkovski S. A., Evstigneev P. V.* Spatial heterogeneity of the bioluminescence fields of the tropical Atlantic Ocean and its relationship with internal waves // Mar.Ecol.Prog.Ser. - 1997. - **160**.- P. 1 - 11.

50. *Lapota D., Paden S., Duckworth D., Rosenberg D. E., Case J. F.* Coastal and oceanic bioluminescence trends in the Southern California Bight using MOOREX bathyphotometers. In: A.K. Campbell, L.J. Kricka & P.E. Stanley (eds). *Bioluminescence and chemiluminescence* - Chichester: John Wiley & Sons, 1994. - P.127-131.
51. *Melnikov V. V.* New model of self-closing macroplankton trawl // The Second Polish-Soviet Antarctic symp. "Arotiowski-89". - Dzickanow Lesny, 1993. - P.141 - 143.
52. *Piontkovski S. A., Tokarev Yu. N., Bityukov E. P.* et al. The bioluminescent field of the Atlantic Ocean. // *Mar.Ecol.Prog.Ser.*- 1997. - 156. - P. 33 - 41.
53. *Sars G. O.* Report on the Shizopoda collected of H.M.S. "Challenger" during the years 1873-1876. - Voyage of H.M.S. "Challenger". - 1885. - 13(37). - 228 p.
54. *Seliger H. H., Fastie W. G., McElroy W. D.* Towable photometer for rapid area mapping of concentration of bioluminescent marine dinoflagellates // *Limnol.Oceanogr.*- 1969. - **14**, 5.- P. 806-813.
55. *Steevens J. A., Vansal S. S., Kallies K. W., Knight S. S., Cooper C. M., Benson W. H.* Toxicological evaluation of constructed wetland habitat sediments utilizing *Hyalella azteca* 10-days sediments toxicity test and bacterial bioluminescence // *Chemosphere.*- 1998.- **36**, N15.- P. 3167-3180.
56. *Swift E., Biggley W. H., Verity P. G., Brown D. T.* Zooplankton are major sources of epipelagic bioluminescence in the southern Sargasso Sea // *Bull. Mar. Sci.* - 1983.- V.33, N 4.- P. 855-863.
57. *Vasilenko V. I., Bitykov E. P., Sokolov B. G., Tokarev Yu. N.* Hydrobiophysical device "Salpa" of the Institute of Biology of the Southern Seas used for bioluminescent investigation of the upper layers of the ocean.- J.W.Hastings, L.J.Kricka & P.E. Stanley (eds). *Bioluminescence and Chemiluminescence. Molecular reporting with photons.*// *Proc. 9th Intern. Symp.*, Woods Hole, October 1996.- Chichester: J.Willey & Sons, 1997.- P.549-552.
58. *Zimmer C., Gruner H. E.* Euphausiacea. (Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs - Eds.). -6 (3), - 1956; - 280 p.

Институт биологии южных морей НАН Украины,
Г. Севастополь

Получено 03.07.2006

Yu. N. TOKAREV, V. V. MELNIKO V, P. V. EVSTIGNEEV,
V. I. VASILENKO, D. Ya. SLIPETSKYY

OCEAN BIOLUMINESCENCE: HISTORY OF INVESTIGATIONS, DEVELOPMENT OF THE METHODOICAL BASE, UNRESOLVED PROBLEMS

Summary

The brief historical review of the World ocean bioluminescence studies has been presented. History of development of the technique and methodology of the bioluminescence studying as universal express-marker for the plankton community has been described. Unique data on unexplained to the present time cases of bioluminescence, which are of great interest in consideration of perspective directions in the ocean life investigations have been given.