

Г. Е. ШУЛЬМАН

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ГИДРОБИОНТОВ

Подводятся итоги многолетних исследований отдела физиологии животных Института биологии южных морей НАН Украины по балансу вещества и энергии, адаптациям, жизненным циклам, индикаторам состояния гидробионтов. Рассматриваются перспективы и формулируются задачи дальнейших исследований.

Систематическое целенаправленное изучение молекулярных и метаболических основ жизнедеятельности черноморских и азовских гидробионтов было начато в 50—60 гг в Институте биологии южных морей АН УССР в Севастополе, его Одесском и Карадагском отделениях, а также в Азово-Черноморском институте рыбного хозяйства в Керчи.

К первым работам следует отнести исследование динамики химического состава моллюсков и рыб [11, 12], изучение белкового роста и жиронакопления у рыб на протяжении жизненного цикла [54], определение популяционной структуры рыб с помощью иммунохимических и цитофизиологических методов [4]. К этому же времени относится формулирование В. С. Ивлевым [12] задач "физиологической гидробиологии" и широкое изучение энергетического баланса и адаптаций у червей, моллюсков и донных ракообразных [20, 21, 46 и др].

В настоящее время физиолого-биохимические исследования видов и популяций гидробионтов Черного моря ведутся широким фронтом. Результаты изложены во множестве монографий [8, 9, 13, 22, 29, 31, 33, 44, 45, 51, 55, 59, 68] и сотнях статей. Ниже мы изложим результаты исследований, выполненных главным образом в отделе физиологии животных Института биологии южных морей НАН Украины.

В целом, направление этих исследований можно представить следующим образом.

1. "Стержневой" фундаментальной характеристикой популяции или вида является вещественно-энергетический баланс (рис.1). Этот баланс (бюджет) определяется на основе изучения всех его элементов на суборганизменном, организменном и популяционном уровнях с последующей экстраполяцией на весь ареал. Это позволяет дать балансовую характеристику данного биоресурса ("запаса") в масштабах всего моря. Элементами баланса являются: потребление вещества и энергии (С), их усвоение, или ассимиляция (uC) и неусвоенные отходы (F). Ассимиляция состоит из трат на обмен (Q) и на рост (P). В свою очередь Q распадается на основной (Q_b) и активный (Q_a) обмен, а P — на соматический (P_s) и генеративный (P_g) рост. На популяционном уровне P рассматривается как продукция.

Балансовые характеристики позволяют оценить не только интенсивность, но и эффективность продукционных процессов. Для этого используются введенные еще В. С. Ивлевым [17] коэффициенты продуктивного действия: $K_1 = P/C$ и $K_2 = P/(Q+P)$.

В качестве вещественных характеристик используются данные по белку, липидам, гликогену, минеральному "остатку", т.е. тем компонентам химического состава, которые имеют определяющий "удельный вес" в балансе. Сопряженное определение баланса вещества и энергии позволяет, с одной стороны, оценить энергетическую стоимость конструктивных процессов, а с другой — пути и формы использования энергии в живых системах.

Конечной целью балансовых исследований является определение количественной и качественной роли изучаемой популяции или вида в трансформации вещества и энергии в сообществе и экосистеме. Следует указать, что к решению этой "сверхзадачи" исследования отдел физиологии

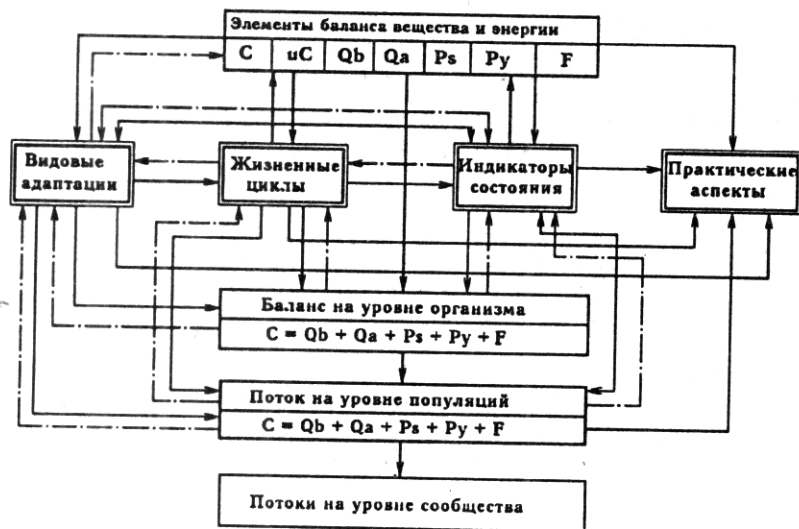


Рис. 1. Принципиальная схема исследований (объяснения в тексте).
 Сплошные линии — прямые связи; пунктирные — обратные.

животных только приближается. Для этого необходимо экстраполировать экспериментальный и первичный полевой материал на природную обстановку.

2. Балансовые исследования популяций и видов гидробионтов должны проводиться на основе изучения функциональных адаптаций к условиям существования. К ним относятся адаптации к абиотическим факторам среды: температурному, газовому (прежде всего, кислородному) режимам водоема, солености, гидростатическому давлению и т.д.; к биотическим факторам — обеспеченности пищей, взаимоотношениям в системе “хищник—жертва”, инвазированности паразитами и т.д. Особую роль в адаптациях играет приспособление к различному уровню функциональной активности, поскольку этот уровень, в значительной степени, определяет стратегию существования видов в борьбе за “биологический прогресс”.

3. Важной составляющей проводимых исследований является охват жизненных циклов видов и популяций, включающих как сезонные метаболические ритмы, так и онтогенез. При этом исследования проводятся “поэтапно” — с выделением и комплексной интегральной характеристикой каждой стадии онтогенеза и каждого периода годового цикла.

4. Проводимые исследования, с одной стороны, вскрывают важные закономерности функционирования видов и популяций, а с другой, закладывают основы решения актуальных прикладных проблем. К последним относятся, прежде всего, проблемы охраны биоресурсов, их мониторинга, моделирования экосистем, организации рационального промысла и марикультуры. “Краеугольным камнем” для решения всех этих прикладных проблем является выявление и отбор физиолого-биохимических индикаторов состояния организмов, популяций, скоплений (стай) и промысловых запасов. Эти индикаторы должны характеризовать “степень благополучия” состояния изучаемых биологических систем в различные периоды жизненного (в том числе годового) цикла и при различных условиях обитания. Используемые индикаторы должны удовлетворять следующим требованиям: а) характеризовать важные функциональные особенности объектов исследования; б) быть достаточно чувствительными и изменчивыми под влиянием внешних и внутренних факторов; в) быть репрезентативными, особенно для полевых выборок; г) быть несложными для определения и экспрессивными в экспедиционных условиях.

Рассмотренная схема (рис. 1) со всеми ее вариациями широко используется

в физиолого-биохимических исследованиях, проводимых на черноморских гидробионтах. Основные результаты, полученные в этих исследованиях, сводятся к следующему.

Изучение баланса вещества и энергии. Полный энергетический баланс определен у многих видов черноморских гидробионтов. В типе кишечнополостных — у донной *Actinia equina* (L.) [21] и пелагической *Aurelia aurita* L. [5]; моллюсков — у *Mytilus galloprovincialis* Lam. [50] у донных ракообразных *Orchestia bottae* (M.Edw.) [42, 43]; *Gammarus olivii* (M.Edw.) [2] *Idotea baltica basteri* (Aud.) [35, 51]; *Sphaeroma serratum* (Fabr.) [35]; *Pachigrapsus marmoratus* (Fabr.) и *Xantho hidrophilus* (Herbst) [1]; у пелагических ракообразных *Acartia clausi* (Giesbr.); *Calanus helgolandicus* (Claus) [32], *Pseudocalanus elongatus* Boech [15], *Penilia avirostris* Dana [30]; и т.д. Все эти формы относятся к массовым и играют существенную роль в трофодинамике черноморских сообществ и биогеоценозов. Для идотей, сферомы, орхестий, мидий, аурелий энергетический баланс вычислен на популяционном уровне. Для мидий, например, в масштабе всей Севастопольской бухты, а для медузы-аурелии — во всем ареале Черного моря. Тем самым показано, что эта медуза в период массовой вспышки численности (1983—1986 гг), потребляла от 30 до 60 % всего кормового зоопланктона черноморской пелагиали (истинная цифра, по-видимому, находится где-то посредине).

На десятках видов беспозвоночных, относящихся к перечисленным типам, а также к губкам, червям и оболочникам определены отдельные элементы энергетического баланса. На ракообразных сделан ряд серьезных обобщений — по двигательной активности, дыханию и питанию [31, 33, 34, 38, 44, 45].

Что касается рыб, то наряду с энергетическим балансом и в тесном сопряжении с ним изучался вещественный баланс (прежде всего такие его важнейшие элементы как белковый рост и жиронакопление). Определение баланса вещества и энергии проведено на шести массовых видах черноморских рыб — хамсе, или анчоусе *Engraulis encrasicolus ponticus* Alexandrov; шпроте, или кильке *Sprattus sprattus phalericus* (Risso); ставриде *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev; смариде, или морском окуне *Spicara flexuosa* Rafinesque; султанке, или барабуле *Mullus barbatus ponticus* Essipov; мерланге *Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann) [59]. Все полученные результаты определены на популяционном уровне и расчислены на весь запас (ресурс) каждого вида в масштабах всего ареала обитания в Черном море с охватом полных годовых циклов. Это позволило оценить годовую продукцию всех шести видов, годовое потребление вещества и энергии, "удельный вес" в выедании кормовых организмов. Так для основных черноморских рыб-планктофагов — хамсы и шпрота — общее выедание кормового зоопланктона не превышает 10 % его продукции.

В определении энергетического баланса черноморских рыб большую роль сыграли экспериментальные работы [6, 7], сумевшие количественно оценить значения их основного, стандартного, активного и общего обмена и экстраполировать экспериментальные данные на природную обстановку. Помимо указанных шести видов такие исследования проведены им на кефали *Mugil auratus* Risso; морском карасе, или ласкире *Diplodus annularis* L.; и морском ерше, или скорпене *Scorpaena porcus* L.

На пяти видах рыб — угре *Anguilla anguilla* (L.), султанке *Mullus barbatus* Essipov, ласкире *Diplodus annularis* L., зеленушке *Crenilabrus osselatus* (Forsk.) и кефали *Mugil saliens* Risso. определены все элементы энергетического обмена молодежи [3]. Обширны исследования по экскреции азота у ряда видов черноморских рыб [98].

Помимо работ, выполненных в ИнБЮМ, важный вклад в проблему баланса внесли работы Института океанологии АН СССР на медузе аурелии [10] и АзЧерниро — на кефали [26, 53]. В настоящее время в различных научных учреждениях, в том числе и в ИнБЮМ (включая отдел физиологии животных), проводятся интенсивные исследования элементов баланса вещества

и энергии у нового вселенца в Черное море гребневика *Mnemiopsis mccradyi* Mayer.

Физиологические и биохимические основы адаптаций. Из абиотических факторов наиболее полно изучено влияние на гидробионтов естественной температуры обитания [22]. Удалось показать, что температурная зависимость энергетического обмена представителей различных типов морских беспозвоночных подчиняется закону Вант-Гоффа-Аррениуса и носит универсальный характер. Эта зависимость проявляется как на организменном (потребление кислорода), так и на ферментативном (активность сукцинатдегидрогеназы и лактатдегидрогеназы) уровнях [69].

Изучалось влияние солености на осморегуляцию у ракообразных [23]. В настоящее время показано, что адаптация рыб к низкому напряжению кислорода в воде (гипоксии) осуществляется путем вовлечения их белкового "пула" в анаэробный обмен, что по-видимому носит для морских гидробионтов универсальный характер [41].

Из биотических факторов особенно подробно изучено влияние на метаболизм гидробионтов обеспеченности пищей. Показано, что этот фактор определяет интенсивность процессов белкового биосинтеза, а следовательно и роста в популяциях беспозвоночных и рыб, и накопление ими энергетических запасов — триацилглицеринов и гликогена [13, 55, 67]. Инвазированность паразитами резко ослабляет указанные конструктивные процессы в популяциях, приводя гидробионтов к истощению и гибели [65, 66].

Особую роль в адаптации подвижных форм гидробионтов (прежде всего рыб) играет уровень их функциональной активности, измеряемый обычно по величине естественной двигательной активности [8, 55, 59, 68]. Показано, что у видов существуют две альтернативные стратегии, обеспечивающие "биологический прогресс". Первая — это интенсификация метаболизма (энергетического, белкового, липидного, углеводного); вторая — его крайняя специализация. Естественно, что обе эти стратегии осуществляются на основе глубоких структурно-функциональных перестроек на молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом и организменном уровнях. Именно эти структурно-функциональные особенности, выражающиеся в различной направленности и активности ферментных систем, различном химическом составе мембран, тканей и организмов, в целом, обеспечивают различную интенсивность и эффективность метаболических процессов на популяционном уровне, а следовательно определяют видовые особенности поведения и распределения, образования продукции и динамики численности. Выявлена важная роль в этих процессах отдельных макромолекул, составляющих основу различных структурно-функциональных блоков, в понимании А. М. Уголева [49]. Таких как: гемоглобин [39, 47], сывороточный альбумин [58], наиболее энергоемкая фракция нейтральных липидов — триацилглицерины [63, 64], наиболее "представительные" фракции полярных липидов — фосфатидилхолин и фосфатидилэтоноламин [72], самая полиненасыщенная жирная кислота в их составе — докозагексаеновая [62].

Подробно изучены физиологические (потребление кислорода, экскреция азота, дыхательные коэффициенты тканей, гематологические показатели) и биохимические (динамика адениловых нуклеотидов — АТФ, АДФ, АМФ; креатинфосфата, гликогена и лактата, белков, суммарных липидов, липидных и фосфолипидных фракций, жирных кислот) особенности рыб при плавании с различной интенсивностью [6, 24, 27, 28, 40, 47, 48, 61, 72]. Эти исследования проведены как на целых организмах, так и на функционально активных тканях: красных и белых мышцах, печени, крови.

Физиолого-биохимические основы жизненных циклов видов и популяций. Эти исследования проведены, главным образом, на рыбах и включают многие массовые виды, обитающие в Черном море. Изучены динамика химического состава, направленность и интенсивность белкового и липидного метаболизма на протяжении всех этапов онтогенеза — от икры, личинок и мальков до половозрелых рыб и их старения [52, 55]. Прослежены мобилизация

и накопление структурных и запасных веществ в теле, изменение энергетического потенциала рыб, соотношение белкового и липидного метаболизма на разных стадиях (этапах) жизненного цикла. Показано, что на определенных этапах онтогенеза одна из этих двух сторон метаболизма в конструктивных процессах преобладает, что тесно связано с биологическим смыслом (адаптивным значением) каждого этапа.

Особенно широко исследованы годовые циклы видов и популяций рыб, включая сезонные ритмы многих физиологических процессов [52, 56]. Дана комплексная физиолого-биохимическая характеристика основных периодов годового цикла (созревания, нереста, нагула, миграций и зимовки) и показана качественная метаболическая специфика каждого из этих периодов. На целых организмах и на многих функционально активных тканях (красных и белых мышцах, печени, гонадах, крови) прослежена динамика общего химического состава (содержание сухого вещества, воды, белка, суммарных липидов, гликогена, суммы минеральных веществ), гемоглобина и сывороточных белков (альбумина, α -, β -, и γ -глобулинов), липидных и фосфолипидных фракций, их жирнокислотного состава, активности тканевых ферментов (СДГ, ЛДГ, АТФ-азы, щелочной фосфатазы), функциональной активности цитовидной железы, морфо-физиологических показателей крови [19, 25, 37, 47, 54, 55, 56, 60, 63, 65, 69, 71]. Выявлена связь этой динамики с особенностями поведения, распределения, динамики численности (воспроизводства и элиминации) видов и популяций. Как указывалось выше, у шести массовых видов рыб на протяжении полного годового цикла определен полный баланс вещества и энергии. Тем самым дана балансовая характеристика как годового цикла, в целом, так и всех его периодов.

У некоторых видов беспозвоночных (см. выше) энергетический баланс также определялся на протяжении годового цикла [50]. На мидиях прослежена динамика общего химического состава и ферментативной активности [13, 66], соотношение РНК и ДНК в соматических и генеративной тканях [67].

Физиолого-биохимические индикаторы состояния гидробионтов. Широкий набор используемых методов и подходов наряду с полным охватом жизненных циклов видов и популяций и с определением механизмов их адаптаций к абиотическим и биотическим факторам позволяет подойти к проблеме индикаторов состояния гидробионтов, поставленной в вводной части обзора. Наибольшее внимание в связи с проблемой индикаторов уделяется в отделе физиологии животных оценке "степени благополучия" состояния организмов, популяций, скоплений и запасов (ресурсов) массовых видов гидробионтов.

На многих видах рыб [55, 60] показано, что уровень энергетических (жировых) запасов, накопленных в нагульный период, являясь результирующей условий нагула, интегрально характеризует обеспеченность этих видов пищей. Эта результирующая изменяется в различных участках ареала (по районам), по сезонам и годам. Такая пространственно-временная изменчивость обеспеченности пищей для некоторых видов (шпрот, хамса) регулярно прослеживается на протяжении более чем 30 лет (с 50-х г.г.) [55, 57, 59]. Таким образом, можно говорить о физиолого-биохимическом мониторинге состояния запасов основных видов массовых рыб черноморской пелагиали, по которому судят о важных особенностях состояния пелагической экосистемы.

Данные межгодовых колебаний жирности шпрота северо-западной (наиболее богатой в кормовом отношении) части Черного моря в летнее время (период завершения посленерестового нагула) представлены на рис. 2. Жирность шпрота за годы наблюдений сильно менялась. В 60-е начало 70-х годов она неуклонно снижалась, что было связано с общим ухудшением состояния кормовой базы планктоноядных рыб. Со второй половины 70-х годов произошло резкое увеличение жирности шпрота. Это было связано с эвтрофикацией северо-западной части Черного моря — выносом со стоком рек значительного количества биогенов (прежде всего, азота и фосфора). Затем произошло резкое падение жирности шпрота, совпавшего со вспышкой численности

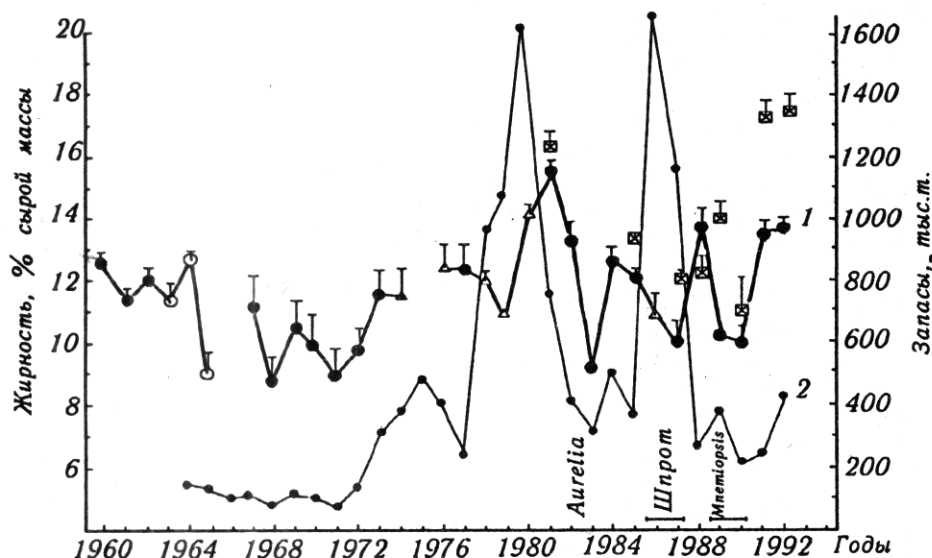


Рис. 2. Многолетние изменения жирности (1) и запасов (2) шпрота в северо-западной части Черного моря (● — м. Тарханкут; ○ — Кавказ; △ — Болгария; ▣ — о. Змеиный).

медузы-аурелии — мощного пищевого конкурента пелагических рыб. Во второй половине 80-х годов произошло новое увеличение жирности шпрота, свидетельствующее о том, что популяция приспособилась к конкурентным отношениям с медузой. Новый “удар” по состоянию популяции шпрота, судя по резкому падению жирности, произошел в 1990 году, что можно связать со вступлением в пищевую конкуренцию нового вселенца гребневика-мнемипсиса. Повышение жирности шпрота в 1991—1992 г.г. свидетельствует о начале приспособления запасов шпрота к новым условиям.

Необходимо отметить, что приводимые данные находятся в строгом соответствии с данными по “химической базе” Черного моря, биомассе фито- и зоопланктона, первичной и вторичной продукции, численности и биомассе аурелии и мнемипсиса, величинам запаса шпрота и другой массовой пелагической рыбы — хамсы [10, 14, 16, 36].

Более того, являясь одним из конечных звеньев производственных процессов в Черном море, пелагические рыбы (шпрот и хамса) в наиболее “чистом виде” сигнализируют о состоянии черноморской пелагической экосистемы и дают неоценимый материал о динамике биологических процессов, происходящих в этом водоеме.

Задача состоит в том, чтобы вывести на уровень мониторинга многие физиолого-биохимические индикаторы, используемые в исследованиях. Такими индикаторами являются:

- содержание белка и жира (триацилглицеринов) в гонадах самок рыб в преднерестовый период (показатель подготовленности к нересту);

- содержание белка и липидов в икре и личинках рыб (показатель их жизнеспособности);

- содержание жира в теле рыб к концу предмиграционного нагула (показатель подготовленности к зимовальной миграции и зимовке);

- то же в зимний период (показатель выживания на зимовке);

- содержание белка, гликогена и триацилглицеринов у массовых видов беспозвоночных — аурелии, мнемипсиса, копепод, мидий и т.д. (показатель обеспеченности их пищей, инвазированности и т.д.);

- соотношение РНК/ДНК у гидробионтов в соматических и генеративной

тканях (показатель мгновенной скорости их роста и созревания).

Перечень индикаторов можно было бы продолжить, но мы перечислили лишь те, которые находятся "на выходе" для организации комплексного физиолого-биохимического пространственно-временного мониторинга состояния гидробионтов.

Другие прикладные аспекты проблемы индикаторов связаны, как указывалось выше, с моделированием экосистем, охраной биоресурсов, организацией рационального промысла и марикультуры. Полученные в отделе физиологии животных материалы, с одной стороны, дают наиболее общие представления о закономерностях метаболических процессов у черноморских гидробионтов, а с другой, выявляют видовую и экологическую специфику этих процессов в связи с особенностями обитания, состоянием среды и т.д.. Все эти материалы являются "краеугольным камнем" для математического моделирования функциональных основ жизнедеятельности массовых видов черноморских гидробионтов. К решению этой задачи в ближайшее время необходимо приступить в тесном контакте с математиками и "модельерами".

Важный материал физиолого-биохимические исследования могут дать и для проблемы выявления воздействия на гидробионтов антропогенного "пресса", влияния загрязнений и токсикантов, выработки ПДК, способов борьбы с вредными воздействиями, охраны черноморской биоты. Здесь необходимо взаимодействие с отделами санитарной биологии, радиационной и химической биологии, экологии шельфа.

Физиолого-биохимические индикаторы могут дать важные материалы для рациональной организации промысла. Достаточно указать на роль данных по жирности для прогнозирования сроков и характера зимовальных миграций азовской и черноморской хамсы [55].

Особенно велика роль этих индикаторов в марикультуре. Организация выращивания мидий на коллекторах, креветок и рыб в бассейнах и садках требует постоянного контроля за состоянием объектов разведения. Только физиолого-биохимические тесты позволяют осуществить этот быстрый и объективный контроль. К этому следует добавить необходимость контроля за физиологическим качеством корма, реакцией объектов культивирования на изменения состояния среды и т.п. Такие исследования планируются в тесном контакте с отделами марикультуры и ихтиологии.

В заключение следует отметить, что заложенный выдающимся отечественным ученым, основателем отдела физиологии животных В. С. Ивлевым [12], принцип "функционализма" широко используется и развивается во многих структурных подразделениях Института биологии южных морей. Это обусловило специфическое "лицо" всего научного коллектива, пользующегося заслуженным авторитетом в гидробиологии.

1. Аболмасова Г. И. Питание и анализ некоторых элементов баланса энергии у черноморских крабов // Гидробиол. журн. — 1970. — 6, № 6. — С. 62—70.
2. Аболмасова Г. И. О зависимости рациона от веса тела у амфипод *Gammarus olivii* Черного моря // Биология моря. — Владивосток. — 1975. — № 5. — С. 45—48.
3. Алексеева К. Д. Уровни энергетического обмена у молодежи рыб. — В кн.: Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев: Наук. думка, 1978. — С. 64—87.
4. Алтухов Ю. П. Исследование теплоустойчивости изолированных мышц и серологический анализ "крупной" и "мелкой" ставриды Черного моря // Тр. Карадаг. биол. станции. — 1962. — Вып. 18. — С. 3—16.
5. Аннинский Б. Е. Энергетический баланс медузы *Aurelia aurita* в условиях Черного моря. — В кн.: Биоэнергетика гидробионтов. — Киев: Наук. думка, 1990. — С. 11—32.
6. Белокопытин Ю. С. Уровни энергетического обмена у взрослых рыб. — В кн.: Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев: Наук. думка, 1978. — С. 46—63.
7. Белокопытин Ю. С. Биоэнергетика и суточные ритмы двигательной активности морских рыб. — В кн.: Биоэнергетика гидробионтов. — Киев: Наук. думка, 1990. — С. 149—160.

8. *Беляев В. И., Николаев В. М., Шульман Г. Е., Юнева Т. В.* Тканевой обмен у рыб. — Киев : Наук. думка, 1987. — 142 с.
9. Биоэнергетика гидробионтов / Под ред. Г.Е. Шульмана и Г.А. Финенко/. — Киев : Наук. думка, 1990. — 248 с.
10. *Виноградов М. Е., Шушкина Э. П.* Продукция зоопланктона и распределение его биомассы по акватории океана. — В кн. : Биол. ресурсы океана. — М. : Наука, 1985. — С. 86—107.
11. *Виноградова З. А.* Материалы по биологии моллюсков Черного моря // Тр. Карадаг. биол. станции. — 1950. — Вып. 9. — С. 39—45.
12. *Виноградова З. А.* Витамин А в печени рыб Черного моря. — Киев : Изд-во АН УССР, 1957. — 167 с.
13. *Гаромосова С. А., Шапиро А. З.* Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1984. — 118 с.
14. *Домашенко Г. П., Михайлюк А. Н., Чащин А. К., Шляхов В. А., Юрьев Г. С.* Современное состояние промысловых стад анчоуса, ставриды, шпрота и мерланга в Черном море. — В кн. : Океанологические и рыбохозяйственные исследования Черного моря. — М. : Агропромиздат, 1985. — С. 87—100.
15. *Загородняя Ю. А.* Вертикальные миграции и суточные рационы веслоногого рачка *Pseudocalanus elongatus* в Черном море // Биология моря. — Киев, 1975. — Вып. 33. — С. 11—18.
16. *Зайцев Ю. П., Гаркавая Г. П., Нестерова Д. А., Полищук Л. Н., Цокур А. Г.* Современное состояние экосистемы северо-западной части Черного моря. — В кн. : Современное состояние экосистемы Черного моря. — М. : Наука, 1987. — С. 216—230.
17. *Ивлев В. С.* Энергетический баланс карпов // Зоол. журн. — 1939. — 18. — № 2. — С. 315—326.
18. *Ивлев В. С.* Элементы физиологической гидробиологии. — В кн. : Физиология морских животных. — М. : Наука, 1966. — С. 3—45.
19. *Ивлева Е. В.* Сезонная динамика функциональной активности щитовидной железы черноморских рыб // Журн. эволюц. биох. и физиологии. — 1989. — 25. — № 4. — С. 467—475.
20. *Ивлева И. В.* Зависимость тканевой теплоустойчивости полихет от осмотических и температурных условий среды. — В кн. : Клетка и температура среды. — М.-Л. : Наука, 1964. — 2. — С. 158—162.
21. *Ивлева И. В.* Элементы энергетического баланса актиний // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1964. — 15. — С. 410—428.
22. *Ивлева И. В.* Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. — Киев : Наук. думка, 1981. — 231 с.
23. *Карандеева О. Г.* Процессы, обеспечивающие осморегуляцию у водных беспозвоночных. — В кн. : Физиология морских животных. — М. : Наука, 1966. — С. 176—232.
24. *Кондратьева Т. П.* Особенности белкового состава крови при плавании рыб. — В кн. : Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев : Наук. думка, 1979. — С. 168—174.
25. *Куликова Н. И.* Электрофоретическое исследование белков сыворотки крови "крупной" и "мелкой" ставриды Черного моря // Тр. Азово-Черном. НИИ мор. рыб. хоз. и океанографии. — 1964. — 22. — С. 73—94.
26. *Куликова Н. И., Шекл П. В., Руденко В. И.* Об отношении молоди черноморских кефалей к низкой температуре // Вопр. ихтиол. — 1986. — 26. — № 1. — С. 119—128.
27. *Морозова А. Л., Астахова Л. П., Силкина Е. Н.* Углеводный обмен при плавании рыб. — В кн. : Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев : Наук. думка, 1979. — С. 122—144.
28. *Муравская З. А.* Особенности азотистого обмена у рыб при плавании. — В кн. : Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев : Наук. думка, 1978. — С. 87—100.
29. Основы биологической продуктивности Черного моря /Под ред. В.Н.Грезе/ Киев : Наук. думка, 1979. — 332 с.
30. *Павлова Е. В.* Потребление пищи и превращение энергии популяциями кладоцер в Черном море. — В кн. : Структура и динамика водных сообществ и популяций. — Киев, 1967. — С. 66—85.
31. *Павлова Е. В.* Движение и энергетический обмен морских планктонных организмов. — Киев : Наук. думка, 1987. — 212 с.
32. *Петипа Т. С.* Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря. — В кн. : Структура и динамика водных сообществ и популяций. — Киев, 1967. — С. 44—65.
33. *Петипа Т. С.* Трофодинамика копепоид в морских планктонных сообществах. —

- Киев : Наук. думка, 1981. — 241 с.
34. *Печень-Финенко Г. А.* Усвояемость пищи у планктонных ракообразных. — В кн. : Общие основы изучения водных экосистем. — Л. : Наука, 1979. — С. 78—88.
35. *Печень-Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А.* Энергетический бюджет двух равноногих ракообразных // Экология моря. — Киев : Наук. думка, 1986. — Вып. 23. — С. 54—63.
36. *Самышев Э. З.* Прогнозирование запаса шпрота в Черном море // Рыбное хозяйство. — 1987. — № 6. — С. 40—42.
37. *Сенкевич Н. К.* Связь активности щелочной фосфатазы чешуи некоторых азово-черноморских рыб с темпом и сроками их линейного роста. — В кн. : Обмен веществ и биохимия рыб. — М. : Наука, 1967. — С. 265—269.
38. *Светличный Л. С.* Биомеханика локомоций и уровни активного обмена копепод. — В кн. : Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С. 119—149.
39. *Солдатов А. А.* Эритропоз у рыб с различным уровнем естественной подвижности // Экология моря. — 1982. — Вып. 11. — С. 62—67.
40. *Столбов А. Я.* Тканевое дыхание и дыхательные коэффициенты черноморских рыб в различные периоды годового цикла. — В кн. : Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С. 160—165.
41. *Столбов А. Я., Ставицкая Е. Н.* Особенности энергетического и азотистого обмена у рыб при гипоксии // Тез. докл. VIII Всесоюз. конф. по экол. физиол. и биохим. рыб. — Петрозаводск, 1992. — С. 115—116.
42. *Суцень Л. М.* Роль амфибионтных ракообразных в трансформации вещества и энергии в прибрежной зоне Черного моря. — В кн. : Вопросы биоокеанографии. — Киев, 1967. — С. 34—41.
43. *Суцень Л. М.* Элементы энергетического баланса амфибионтного бокоплава *Orchestia bottae* // Биология моря. — Киев : Наук. думка, 1968. — Вып. 15. — С. 52—71.
44. *Суцень Л. М.* Интенсивность дыхания ракообразных. — Киев : Наук. думка, 1972. — 195 с.
45. *Суцень Л. М.* Количественные закономерности питания ракообразных. — Минск : Наука и техника, 1975. — 205 с.
46. *Суцень Л. М., Хмелева Н. Н.* Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных // Докл. АН СССР. — 1967. — 176, № 6. — С. 1428—1431.
47. *Точилина Л. В.* Морфофизиологическая характеристика крови морских рыб. — В кн. : Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С. 166—178.
48. *Трусевич В. В.* Фосфорный обмен при плавании рыб. — В кн. : Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев : Наук. думка, 1979. — С. 145—167.
49. *Уголев А. М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. — Л. : Наука, 1985. — 544 с.
50. *Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И.* Экологическая энергетика черноморской мидии. — В кн. : Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С. 32—72.
51. *Хмелева Н. Н.* Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных. — Киев : Наук. думка, 1973. — 183 с.
52. *Чепурнов А. В.* Динамика жировых запасов, качественного состава липидов мышц и гонад у черноморской султанки во время созревания и порционного нереста // Экология моря. — Киев : Наук. думка, 1980. — Вып. 1. — С. 80—88.
53. *Шекк П. В.* Об энергетическом обмене и пищевых рационах остроноса в условиях зимовки. — В кн. : Физиологические основы воспроизводства морских и проходных рыб. — М. : Легкая и пищев. пром-сть, 1983. — С. 81—85.
54. *Шульман Г. Е.* Материалы к характеристике обмена веществ у азовской хамсы // Тр. совещ. Ихтиол. комиссии. — 1958. — 8. — С. 214—231.
55. *Шульман Г. Е.* Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1972. — 368 с. (Translated into English and published as: Life cycles of Fish. Physiology and biochemistry. John Wiley and Sons, N. Y. — Toronto, 1974. — 253 p.)
56. *Шульман Г. Е.* Принципы физиолого-биохимических исследований годовых циклов рыб // Биология моря. — Киев : Наук. думка, 1978. — Вып. 46. — С. 90—104.
57. *Шульман Г. Е., Доброволов И. С.* Состояние эколого-физиологических исследований рыб Черного моря. — В кн. : Основы биологической продуктивности

- Черного моря. — Киев : Наук. думка, 1979. — С. 321—340.
58. Шульман Г. Е., Куликова Н. И. О специфичности белкового состава сыворотки крови рыб // Успехи соврем. биол. — 1966. — 62. — № 4. — С. 42—69.
 59. Шульман Г. Е., Урденко С. Ю. Продуктивность рыб Черного моря. — Киев : Наук. думка, 1989. — 188 с.
 60. Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Яковлева К. К., Минюк Г. С., Гетманцев В. А., Левин С. Ю. Образование промысловых скоплений и многолетние колебания жирности черноморского шпрота // Рыбное хоз-во. — 1985. — № 5. — С. 26—28.
 61. Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Яковлева К. К., Хоткевич Т. В. Липиды и их использование при плавании рыб. — В кн. : Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев : Наук. думка, 1979. — С. 100—121.
 62. Шульман Г. Е., Юнева Т. В. Роль докозагексаеновой кислоты в адаптациях рыб // Гидробиол. журн. — 1990. — 26, № 4. — С. 13—51.
 63. Щепкин В. Я. Сезонная динамика липидного состава печени и мышц ставриды и скорпены // Гидробиол. журн. — 1979. — 15, № 5. — С. 77—84.
 64. Щепкин В. Я., Минюк Г. С. Уровни энергетических запасов и реакция привлечения к свету черноморского шпрота. — В кн. : Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С. 207—221.
 65. Щепкина А. М. Особенности липидного состава тканей черноморской хамсы на протяжении годового цикла и при поражении гельминтами // Экология моря. — 1980. — Вып. 3. — С. 33—39.
 66. Щепкина А. М. Влияние зараженности гельминтами на уровень энергетических запасов в теле черноморских мидий. — В кн. : Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С. 72—78.
 67. Шербань С. А., Аболмасова Г. И. Рост мидий у южного побережья Крыма на протяжении годового цикла // Биология моря. — 1991. — Вып. 2 — С. 82—89.
 68. Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб /Под ред. Г. Е. Шульмана/. — Киев : Наук. думка, 1978. — 204 с.
 69. Эмеретли И. В. Температурная зависимость активности ЛДГ у рыб с разными эколого-физиологическими характеристиками на протяжении годового цикла / Журн. эвол. биох. и физиологии. — 1989. — 25, № 6. — С. 791.
 70. Эмеретли И. В. Активность ферментов энергетического обмена у черноморских рыб. — В кн. : Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С. 178—189.
 71. Юнева Т. В. Сезонная динамика жирнокислотного состава липидов черноморских рыб - хамсы и шпрота. — В кн. : Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С. 196—207.
 72. Юнева Т. В., Шульман Г. Е., Щепкина А. М. Динамика липидных характеристик черноморской ставриды при плавании // Журн. эвол. биох. и физиологии. — 1991. — 27, № 6. — С. 729—736.

Получено 28.09.92

G. E. S H U L M A N

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL RESEARCHES OF HYDROBIONTS

Summary

The results of long-term investigations obtained in the Department of Animal Physiology of the Institute of Biology of the Southern Seas are described. Substance and energy balance, adaptations, life history, indices of hydrobiont condition were studied. Perspectives and goals of further investigations are discussed.