

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

Карадагский природный заповедник

ПРОВ 2020

КАРАДАГ

90 ЛЕТ КАРАДАГСКОЙ НАУЧНОЙ
СТАНЦИИ

ИМЕНИ Т. И. ВЯЗЕМСКОГО

И

25 ЛЕТ КАРАДАГСКОМУ ПРИРОДНОМУ
ЗАПОВЕДНИКУ

Материалы юбилейной сессии,
научно-технического совета,
2004 год

Институт биологии
южных растений АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 39634

Симферополь

СОНАТ

2006



Г.Е. Шульман

**член-корреспондент НАНУ,
доктор биологических
наук**

**Институт биологии южных
морей НАНУ**



Ю.Н. Токарев

**доктор биологических
наук**

заместитель директора

**Институт биологии
южных морей НАНУ**

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЧЕРНОМОРСКИХ ГИДРОБИОНТОВ

Шульман Г. Е. и Токарев Ю. Н.

**Институт биологии южных морей НАН Украины,
Севастополь**

Тесное сотрудничество карадагских и севастопольских исследователей в изучении физиолого-биохимических особенностей гидробионтов Черного моря началось в середине 60-х годов прошлого столетия, когда было сформулировано комплексное направление, нацеленное на вскрытие закономерностей активного обмена и локомоции рыб (Шульман, 1967). Эти работы, проводившиеся в значительной степени на экспериментальной базе Карадагской биостанции (ставшей Карадагским филиалом Института биологии южных морей) дали возможность накопить обширный материал, касающийся углеводно-фосфорного, липидного и белкового метаболизма у рыб с различной естественной подвижностью и функциональной активностью (Морозова, 1973; Морозова и др., 1978; Кондратьева, 1978; Трусевич, 1978; Шульман и др., 1978; Силкин, 1983; Силкина, 1990; Юнева и др., 1991; Луцк, 1994; Русина, 1998).

Одновременно проводились исследования в отделах физиологии животных и биофизической экологии ИнБЮМ в Севастополе, охватывающие различные виды гидробионтов (от планктонных водорослей до рыб) и показавшие значительную вариабельность их физиологических, биохимических и биофизических характеристик (Шульман, 1972; Щепкин, 1972; Хоткевич, 1974; Токарев, 1976; Битюков, Евстигнеев, 1982; Шульман, Яковлева, 1983; Горомосова, Шапиро, 1984; Шульман, Урденко, 1989; Шульман, Юнева, 1990; Финенко и др., 1990; Эмеретли, 1990; Аннинский, 1990; Светличный, 1990; Евстигнеев, Битюков, 1990; Белокопытин, 1993; Солдатов, 1993, 1996; Столбов и др., 1995, 1997; Минюк и др., 1997; Юнева и др., 1997; Shulman, Love, 1999; Yuneva et al., 1999; Финенко, Романова, 2000; Финенко и др., 2000; Svetlichny et al., 2000; Токарев и др., 2002). Это позволило выявить различные формы исследуемой вариабельности, имеющей большое значение для биоразнообразия и осуществления жизненных процессов в черноморской экосистеме.

Прежде всего, остановимся на функциональных и метаболических основах **видового** разнообразия. Нам представляется, что

это разнообразие определяется различными, в наиболее ярко выраженном виде *альтернативными* стратегиями, обеспечивающими биологический прогресс (в понимании А. Н. Северцева, 1934). Первая стратегия обеспечивает освоение обширных ареалов и высокую биологическую продуктивность; вторая — освоение узких экологических ниш. Обеим этим стратегиям свойственна высокая степень межвидовой и внутривидовой дифференциации. Естественно, что существует и промежуточная стратегия, которой мы будем касаться меньше.

Первая стратегия основывается на высокой функциональной и метаболической активности — в первую очередь на высоком уровне энергетического метаболизма (Shulman, Love, 1999). Так, по данным Ю.С. Белокопытина (1993), траты энергии на обмен, определенные по потребленному кислороду, у быстроплавающих черноморских рыб (ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus*, хамсы *Engraulis encrasicolus ponticus*, шпрота *Sprattus sprattus phalericus*) в 3—10 раз превышают такие же траты у малоподвижных рыб (мерланга *Merlangus merlangus euxinus*, скорпены *Scorpaena porcus*). Высокий уровень энергетического катаболизма обеспечивается высокой энерговооруженностью организма, прежде всего кровеносной системой: количество эритроцитов, содержание гемоглобина (Точилина, 1990) и его сродство к насыщению кислородом (Солдатов, 1993) у видов с высокой плавательной активностью в 2 раза выше, чем у малоподвижных видов. В качестве основного биохимического субстрата, обеспечивающего высокий уровень энергетического обмена у рыб, используются нейтральные липиды (триацилглицерины) и неэстефицированные жирные кислоты, обладающие наибольшей калорийностью (Шульман, 1972; Щепкин, 1972). Среди других систематических групп черноморских гидробионтов интенсивно используют липиды в качестве основных источников энергии для локомоции калянусы *Calanus euxinus* — планктонные копеподы, совершающие протяженные вертикальные миграции (Юнева и др., 1997; Svetlichny et al., 2000).

Ярким примером видового функционального разнообразия является биолюминесценция разных видов одного рода, показанная на копеподах. Так, интенсивность светового излучения копеподы *Pleuromamma gracillis* значительно отличается от амплитуды вспышек *P. borealis*, а биолюминесценция *P. robusta* — наименьшая среди других видов рода, отличаясь от средней интенсивности светового

лучения *P. gracillis* на порядок (Евстигнеев, Битюков, 1990). Еще более контрастны различия в интегральной энергии вспышек между видами рода *Pleuromamma*. Так, у видов *P. gracillis* и *P. piceki* энергия высвечивания превышает таковую у *P. robusta*, *P. xiphias* более чем в 35 раз (Битюков, Евстигнеев, 1982).

Альтернативная метаболическая стратегия, свойственная малоподвижным видам (в том числе рыбам), основывается на использовании для обеспечения энергетического метаболизма преимущественно углеводных субстратов — гликогена и глюкозы (Морозова, 1973). Это позволяет представителям второй стратегии быстро мобилизовывать энергетические субстраты для нападения на жертву или защиты от хищников. Промежуточная метаболическая стратегия, свойственная, например, рыбам со средней естественной подвижностью (смарида *Spicara smaris*, султанка *Mullus barbatus* и др.), основывается на энергетическом использовании белков и аминокислот (Shulman, Love, 1999).

Наглядно альтернативные видовые стратегии проявляются при сравнении особенностей потребления и использования пищи (Шульман, Урденко, 1989; Shulman, Love, 1999). Первая стратегия основывается на высоком уровне потребления. Так, интенсивность потребления пищи (среднегодовые пищевые суточные рационы) хамсы, шпрота и ставриды составляют 5—10% от массы тела, в то время как у султанки, смариды и мерланга — всего 1—1,5%. Напротив, эффективность использования потребленной пищи на рост (образование продукции) у малоподвижных рыб приблизительно в 5—7 раз выше, чем у рыб с высокой активностью (40—45% против 6—9%). Естественно, что все эти функциональные и метаболические стратегии обеспечивают широкое видовое разнообразие и возможность существования и процветания различных форм в напряженных конкурентных отношениях друг с другом.

Метаболическое разнообразие проявляется не только на межвидовом, но и на **внутривидовом** уровне. Эксперименты, проведенные на Карадаге, показали, что в популяции ставриды у хороших пловцов значительно выше содержание нейтральных липидов (триацилглицеринов) в красных мышцах, чем у плохих — 102 и 56 мг/г соответственно (Юнева и др., 1991).

Если говорить о внутривидовом (популяционном) уровне, то следует акцентировать внимание на пространственно-временном метаболическом разнообразии. Начнем с **пространственной** вариабельно-

сти. Уровни накопленных жировых запасов в популяциях шпрота, обитающих в различных районах Черного моря, ко времени завершения нагула (летние месяцы) отличаются в 1,5 раза (Минюк и др., 1997). Так, например, в июне 1991 г. в северо-западной части моря в районе, примыкающем к дельте Дуная, содержание жира в теле шпрота составляло 17,2, у Северного Кавказа — 12,9, а у берегов Крыма — всего 11,6%. Эти различия связаны с уровнем обеспеченности пищей, которая в связи с выносом с речным стоком биогенов (нутриентов) в северо-западной части Черного моря наиболее высокая. Различается содержание жира в популяциях и азовской хамсы *E.e. taeoticus* в период завершения ее предмиграционного нагула и сосредоточения вблизи Керченского пролива (Шульман, 2002; Щепкин и др., 2002). Первыми начинают миграцию на зимовку в Черное море скопления хамсы, накопившие больше жира.

Пространственное многообразие содержания тотальных липидов и различных липидных фракций (эфиров восков, триацилглицеринов, фосфолипидов) установлено для черноморского калянуса (Юнева и др., 1999). Оно тесно связано с плотностной характеристикой водных масс. Об этом же свидетельствуют различия липидных характеристик калянуса в циклонических и антициклонических зонах моря (Yuneva et al., 1999). В первых содержание липидов у калянусов в 1,5—2 раза выше, чем во вторых. Как известно, циклонические зоны насыщены биогенами (нутриентами) сильнее, чем антициклонические — отсюда их более высокая первичная биологическая продуктивность. В циклонических зонах, по данным Б.Е. Аннинского (Yuneva et al., 1999), выше и содержание гликогена у гребневика плевробрахии *Pleurobrachia pileus* — в среднем на 20% (у гребневиков так же, как и у других малоподвижных гидробионтов, основным энергетическим субстратом является гликоген).

Совершенно новые горизонты пространственного разнообразия открывают полученные в последние годы данные о высокой метаболической пластичности многих черноморских гидробионтов, проявляющие удивительные возможности адаптации к экстремальным условиям существования. Так, оказалось, что донные виды рыб (скорпена, бычки, например, кругляк *Neogobius melanostomus*), креветки (например, *Palemon elegans*) при низких концентрациях кислорода в воде (0,1 мг на литр) в связи с его недостатком переходят на анаэробный обмен, используя в качестве энергетиче-

ческого субстрата белки и продукты их катаболизма (Шульман и др., 1993; Столбов и др., 1995, 1997). Более того, показано, что у калянуса в период его диапаузы, а также при ежесуточных погружениях к нижней границе кислородной зоны, анаэробное использование белка является нормой, которая не только позволяет переживать экстремальные условия, но и способствует образованию генеративной продукции (Юнева и др., 1998; Svetlichny et al., 2000). Открытые в последнее время Н.Г.Сергеевой (2000) многочисленные формы гидробионтов, обитающие в глубинах Черного моря, очевидно, в условиях экстремальной гипоксии, должны, по-видимому, использовать в своей энергетике механизмы, сходные с теми, которые обнаружены при дефиците кислорода у черноморских гидробионтов в верхнем двухсотметровом слое.

Временная вариабельность метаболических характеристик гидробионтов многообразна. Наиболее значительно она проявляется в **онтогенезе**. С возрастом направленность и интенсивность многих метаболических процессов меняется. Эти изменения особенно подробно изучены на рыбах Черного моря (Шульман, 1972; Шульман и Урденко, 1989; Shulman & Love, 1999). Показано, что до наступления половой зрелости уровни как «пластического», так и энергетического обмена у рыб возрастают, а затем неуклонно снижаются, достигая минимальных значений на этапе завершения жизненного цикла. Четко выражена онтогенетическая изменчивость характеристик биолюминесценции у планктонтов. В частности, интенсивность светоизлучения всех исследованных копепод увеличивается с возрастом. Так, средняя амплитуда высвечивания половозрелых форм *P.piseki* была выше, чем у VI науплиальной стадии, почти в 5 раз (Битюков, Евстигнеев, 1982). У одноклеточных водорослей также показано изменение амплитуды биолюминесцентных вспышек в зависимости от фазы их роста и с увеличением размера клеток (Токарев, 1990 а, б).

Четко проявляются изменения метаболизма на протяжении годового цикла, в большинстве случаев связанные с **сезонными** ритмами. Эти изменения подробно изучены на черноморских рыбах (Шульман, 1972; Минюк и др., 1997), моллюсках мидии *Mytilus galloprovincialis* (Горомосова и Шапиро, 1984), копеподах каланусах (Светличный, 1990; Svetlichny et al, 2000). Яркой иллюстрацией таких изменений является сезонная динамика ферментативной активности рыб (Эмеретли, 1990). Выявлены значительные **меж-**

годовые флюктуации метаболизма, в особенности накопления энергетических (жировых) запасов у пелагических рыб хамсы и шпрота (Шульман, Доброволов, 1979; Шульман и др., 1993). Эти флюктуации тесно связаны с изменениями состояния пелагической экосистемы Черного моря, находящейся под жестким контролем как климатических, так и антропогенных факторов.

Ярко проявляются **суточные** (циркадные) ритмы метаболизма у черноморских гидробионтов, присущие всем уровням организации живых форм. В частности, на примере биолюминесценции водорослей показано, что биолюминесцентны из фототрофов имеют два типа суточной ритмики: эндогенный и экзогенный (Tokarev et al., 2002). Однако и в первом и во втором случаях ночной уровень их биолюминесценции превосходит дневной в 30—100 раз. Суточная ритмика гетеротрофных планктонных биолюминесцентных выражена значительно слабее, чем у фотосинтезирующих. Так, превышение ночного уровня интенсивности свечения над дневным у представителей различных филогенетических групп не превышает 1,5—2 раза (Tokarev et al., 2002). Не менее четко суточная ритмика метаболизма выявляется при вертикальных миграциях калянуса (Светличный, 1990; Svetlichny et al., 2000), а также двигательной активности рыб (Белокопытин, 1993). На калянусах и рыбах (ставриде, скорпене) прослежены и адекватные с локомоцией суточные ритмы энергетического обмена.

Все приведенные примеры касаются **фенотипической** изменчивости метаболизма. Но в качестве его генотипической изменчивости можно привести пример с двумя формами ставриды исконно черноморской «мелкой» *Trachurus mediterraneus ponticus* и «крупной», представляющей собой, как убедительно показал на основе электрофоретического анализа мышечных эстераз болгарский исследователь И. Доброволов (2000), гетерозисный гибрид со средиземноморской формой *Tr. tr. mediterraneus*. Поскольку размеры и масса «крупной» ставриды значительно выше исходных форм, уровень ее белкового, а также липидного метаболизма также значительно выше (Шульман, 1972). «Крупная» ставрида является ярким примером возможного возникновения в Черном море новых форм, которые могут образовываться на основе гибридизации между местными формами и вселенцами. Известно, что медиеранизация Черного моря за счет вселенцев в последние годы происходит особенно интенсивно (Zaitsev, Mamaev, 1997; Шадрин,

2000). Не является ли такая гибридизация одним из существенных каналов увеличения видового биоразнообразия в Черном море?

Подводя итоги изложенному, хотелось бы подчеркнуть, что разнообразие метаболических проявлений у гидробионтов обеспечивает нормальное существование видов и популяций (а для многих — и процветание) в условиях напряженного абиотического и биотического режима Черного моря.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аннинский Б. Е. Энергетический баланс медузы *Aurelia aurita* в условиях Черного моря // Биоэнергетика гидробионтов / Ред. Г.Е.Шульман и Г.А.Финенко — Киев: Наукова думка, 1990. — С. 11 — 32.
2. Белокопытин Ю.С. Энергетический обмен морских рыб. — Киев: Наук. думка, 1993. — 128 с.
3. Битюков Э.П., Евстигнеев П.В. Основные черты светоизлучения и его видовая специфичность у копепод рода *Pleuromamma* // Экология моря. — 1982. — Вып. №11. — С. 53—62.
4. Горомосова С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. М.: Легкая и пищевая промышленность. — 1984. — 120 с.
5. Евстигнеев П.В., Битюков Э.П. Биолюминесценция морских копепод. — Киев: Наукова думка, 1999. — 148 с.
6. Кондратьева Т.П. Особенности белкового состава крови при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб / ред. Г.Е.Шульман — Киев: Наукова думка — 1978 — С. 168—174.
7. Луцак В.И. Роль перераспределения ферментов фосфорилирования и гликолиза в адаптации водных организмов к условиям обитания // Гидробиол. журнал. — 1994. — Т.30 — №6. — С.50—58.
8. Минюк Г.С., Шульман Г.Е., Щепкин В.Я., Юнева Т.В. Черноморский шпрот (связь динамики липидов с биологией и промыслом) Севастополь: ЭКОСИ — Гидрофизика, 1997. — 139 с.
9. Морозова А.Л. Углеводно-фосфорный метаболизм в мышцах рыб разной экологии //Труды Всесоюзного гидробиологического общества. —1973. — Т.18 — С.128 — 136.
10. Морозова А.Л., Астахова Л.П., Силкина Е.Н. Углеводный метаболизм у рыб во время плавания // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб / ред. Г.Е.Шульман Киев: Наукова думка. — 1978. — С. 175—184.

11. Русинова О. С. Сезонные изменения активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в тканях рыб с разными эколого-физиологическими особенностями // Журн. эвол. биох. и физиол. — 1998. — Т.34. — №5. — С.549 — 554.
12. Светличный Л.С. Биомеханика локомоций и уровни активного обмена копепод // Биоэнергетика гидробионтов / ред Г.Е.Шульман и Г.А.Финенко — Киев: Наукова думка. — 1990. — С. 119—148.
13. Северцев А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. — М.-Л.: 1934. — 149 с.
14. Сергеева Н.Г. К вопросу о биологическом разнообразии глубоководного бентоса Черного моря // Экология моря. — 2000. — Вып. № 50 — С. 57 — 62.
15. Силкин Ю. А. Активность фосфоорилазы в мышцах кефали-сингиля и ставриды при кратковременной мышечной нагрузке // Журнал эволюционной биохимии и физиологии — 1983. — Т.19. — № 1 — С.91—92.
16. Силкина Е. Н. Содержание гликогена и лактата в белых и красных мышцах рыб различной естественной подвижности при экспериментальном плавании // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. — 1992. — Т.28. — №6. — С.657—664.
17. Солдатов А.А. Сравнительное изучение кислородсвязывающей функции крови бычков Черного моря // Журнал эволюционной биохимии и физиологии — 1993 — Т.29. — С.327—330.
18. Солдатов А.А. Цитохромная система и напряжение кислорода в мышечной ткани морских рыб различной естественной активности // Журнал эволюционной биохимии и физиологии — 1996. — Т.32. — №2. — С.142—146.
19. Столбов А.Я., Ставицкая Е., Шульман Г.Е. Особенности метаболизма черноморских креветок *Palaemon elegans* при срочной гипоксии // Доклады РАН. — 1997—Т.356. — №1. — С.141—142.
20. Столбов А.Я., Ставицкая Е., Шульман Г.Е. Потребление кислорода и экскреция азота у черноморских рыб различной экологической специализации при гипоксических режимах // Гидробиол.журн. — 1995. — Т.31.—№1.—С.73—78.
21. Токарев Ю.Н. Изучение радиорезистентности ноктилюки в онтогенезе при различных температурных условиях // Радиобиология. — 1990 а. — Т.30. — Вып. 1. — С. 135—137.
22. Токарев Ю.Н. Биолюминесценция как экспрессивный показатель жизнедеятельности *Noctiluca miliaris* Suriray // Автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.17. — Севастополь, 1990б. — 26 с.

23. Точилина (Ракицкая) Л.В. Морфологическая характеристика крови морских рыб // Биоэнергетика гидробионтов / ред. Г.Е.Шульман и Г.А.Финенко. — Киев: Наукова думка. — 1990. — С. 166—178.
24. Трусевич В.В. Фосфорный метаболизм у рыб во время плавания // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб / ред. Г.Е.Шульман. — Киев: Наукова думка. — 1978. — С. 145—167.
25. Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. Экологическая энергетика черноморской мидии // Биоэнергетика гидробионтов / ред. Г.Е.Шульман и Г.А.Финенко. — Киев: Наукова думка — 1990 — С. 32 — 72
26. Хоткевич (Юнева) Т.В. Метаболизм у рыб с различной функциональной активностью // Доклады АН. — 1974 — Т.219 — С.505—507.
27. Шадрин Н. В. Дальние вселенцы в Черном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз // Экология моря. — 2000. — Вып. №51. — С.72 — 78.
28. Шульман Г.Е. Проблема физиологических индикаторов биологического состояния и межвидовой дифференциации у рыб // Обмен веществ и биохимия рыб. — М.: Наука. — 1967. — С.12—18.
29. Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб / ред. Г.С.Карзинкин. — М.: Пищевая промышленность. — 1972. — 368 с.
30. Шульман Г.Е., Аболмасова Г.И., Столбов А.Я. Использование белка в энергетическом обмене гидробионтов // Успехи современной биологии. — 1993. — Т.113. Вып.5 — С.576—586.
31. Шульман Г.Е., Доброволов И.С. Состояние эколого-физиологических исследований рыб Черного моря // Основы биологической продуктивности Черного моря / ред. В.Н.Грезе. — Киев: Наукова думка. — 1979. — С. 321.—340.
32. Шульман Г.Е., Урденко С.Ю. Продуктивность рыб Черного моря // Киев: Наукова думка. — 1989. — 188 с.
33. Шульман Г.Е., Чашин А.К., Минюк Г.С., Щепкин В.Я. , Никольский В.Н., Доброволов И.С., Доброволова С.Г., Жигуненко А.С. Многолетний мониторинг состояния черноморского шпрота // Доклады АН. — 1994. — Т.335. — №1. — С.124. — 126.
34. Шульман Г.Е., Щепкин В.Я., Яковлева К.К., Хоткевич (Юнева) Т.В. Липиды и их использование при плавании рыб // Элементы

физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб / ред. Г.Е.Шульман — Киев: Наукова думка — 1978. — С.100. — 121.

35. Шульман Г.Е., Юнева Т.В. Роль докозогексаеновой кислоты в адаптациях рыб // Гидробиол. Журнал. — 1990. — Т.26. — №4 — С. 43—51.

36. Шульман Г.Е., Яковлева К.К. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб // Журнал общей биологии. — 1983. — Т.14. — №4. — С.529—540.

37. Щепкин В.Я. Сравнение липидов печени и мышц ставриды и скорпены // Научные доклады Высшей школы. Биологические науки. — 1972. — №2. — С.36—39.

38. Щепкин В.Я., Минюк Г.С., Чашин А.К., Дробецкая И.В., Вялова О.Ю. Эколого-физиологическая характеристика состояния азовской хамсы в премиграционный и миграционный периоды // Гидробиол. журнал. — 2002. — Т.38. — С.94 — 102.

39. Эмеретли И.В. Активность ферментов энергетического обмена у черноморских рыб // Биоэнергетика гидробионтов / ред. Г.Е.Шульман и Г.А.Финенко. — Киев: Наук. думка. — 1990. — С.178—189.

40. Юнева Т.В., Светличный Л.С., Щепкина А.М. Сравнительная характеристика липидного состава и двигательной активности *Calanus euxinus* диапаузирующей экогруппы // Гидробиол. журнал — 1998. — Т.34. — №1. — С. 74—85.

41. Юнева Т.В., Шульман Г.Е., Щепкина А.М. Динамика липидных характеристик черноморской ставриды при плавании // Журн.эволюц. биохимии и физиологии. — 1991. — Т.27. — №6. — С.730—736.

42. Юнева Т.В., Юнев О.А., Бингел Ф., Кидейс А.Э., Шульман Г.Е. О связи между содержанием липидов у черноморского калануса и динамической активностью водной среды его обитания. // Доклады АН. — 1999. — Т.369. — № 5. — С. 715. — 717.

43. Юнева Т.В., Светличный А.С., Георгиева А.В. Сеничкина А.Г. Пространственная изменчивость содержания липидов у *Calanus euxinus* и связи с концентрацией хлорофилла а и биомассой фитопланктона // Океанология. — 1997. — Т.37. — №3. — С.745—752.

44. Dobrovolov I.S. Genetic divergence between the scad subspecies *Trachurus mediterraneus* from the Black Sea and Mediterranean // Mediterranean Marine Science. — 2000. — Vol.1 — N.1 — P.133—139.

45. Shulman G.E. Life Cycles of Fishes. Physiology and Biochemistry. // Hulsted Press, John Wiley and Sons, New York. — 1974. — 254 p.

46. Shulman G.E., Love R.M. The Biochemical Ecology of Marine Fishes // Academic Press, London. — 1999. — 351 p.
47. 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. — Vol.137. — P. 936. — 971.
48. Tokarev Yu.N., Bitukov E.P., Evstigneev P.V. Daily rhythm of bioluminescence of different phylogenetic groups and their contribution to the bioluminescence field // Abstr. paper of the 37—th EMBS / Reykjavik, 2002. — P. 169.
49. Yuneva T.V., Svetlichny L.S., Yunev O.A., Romanova Z.A., Kideys A.E., Bingel F., Uysal Z., Yilmaz A., Shulman G.E. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea // Marine Ecology Progress Series — 1999— Vol.189 — P.195 — 204.
50. Zaitsev Yu., Mamaev V. Biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline/ United Nations Publications. — New York., 1997. — 208 pp.



*Каменный краб — вид, внесенный в красную книгу Украины
Фото Л.В. Знаменской*