

БИОФИЗИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ – ПЕРВЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ

Рассматриваются актуальные проблемы нового направления современной морской гидробиологии – биофизической экологии гидробионтов. Обсуждаются некоторые результаты изучения биофизических полей, формируемых пелагической биотой, и их роль в экологии гидробионтов. Формулируются задачи, стоящие перед новым направлением на ближайшие десятилетия.

Задачи оптимизации рационального использования биологических и минеральных ресурсов Мирового океана, экспертизы антропогенной ("инфинитивной") эволюции морских экосистем, развития марикультуры и т.д. выдвигают в число центральных проблему познания закономерностей структурированности, оценки функционального состояния и взаимодействия популяций, видов и сообществ [8]. Интерес к этой проблеме обусловлен, в частности, тем, что пространственно-временная организация пелагических сообществ, определяемая как биологическими (суточные вертикальные миграции, взаимоотношения «хищник-жертва», репродуктивные циклы популяций и т.д.), так и физическими (динамические характеристики водных масс, температурные и плотностные градиенты, внутренние волны и т.д.) механизмами, а также их функциональное состояние влияют на первичную и вторичную продукцию пелагиали, регулируя потоки вещества и энергии между популяциями и трофическими уровнями. Сложность решения данной проблемы объясняется тем, что сумма современных знаний об уровнях организации надорганизменных систем, их иерархии и взаимной обусловленности, разномасштабной пространственной структурированности пелагических сообществ невелика [48]. Кроме того, круг вышеперечисленных задач относится к классу стохастических, поскольку исследуемые популяции и сообщества находятся под влиянием большого числа биотических, абиотических и антропогенных факторов. Результаты их взаимодействия можно предсказать только с определенной долей вероятности [32].

Необходимость реализации столь сложных требований предполагает применение современных дистанционных и контактных методов исследований, позволяющих проводить измерения биологических процессов в реальном масштабе времени и анализировать большие объемы информации. В частности, именно в силу несовершенства традиционных планктонологических методик [37, 49] концепция мелкомасштабной (десяти - сотни метров) агрегированности планктона – фундаментальной основы протекающих в пелагической экосистеме процессов, играющей определяющую роль в формировании пространственной структуры биологических полей [42] – разработана в отечественной гидробиологии недостаточно [20]. Это приводит к искажению показателей функционирования экосистемы в целом, поскольку основной путь трансформации вещества до высших трофических уровней протекает через агрегированную часть его компонентов [28].

Еще менее разработаны в настоящее время способы оценки функционального состояния пелагических сообществ. Индикация только физико-химических параметров среды, которые могут определяться инструментальными методами, несмотря на неоспоримые преимущества в оперативности и точности, по сравнению с рядом биологических методик (изучение выживаемости, модификации веса, хромосомных aberrаций и т.д.), не может дать непосредственного ответа на вопрос о возможной реакции экосистем на воздействие поллютантов. Так, уровень полихлорбифенолов и радионуклидов в тканях гидробионтов различных трофических уровней может в 10^3 - 10^6 раз превосходить концентрацию этих веществ в морской воде [16]. Подобная биоаккумуляция поллютантов затрагивает все системы жизнеобеспечения организмов и не может не отразиться на их функциональных характеристиках [56].

В силу вышесказанного, только биологические методы могут быть основой экологического мониторинга. Однако использование в качестве стресс-индикаторов различных тест-организмов малоэффективно, поскольку их видовая принадлежность зави-

сит, наряду с другими факторами, от региона и времени проведения наблюдений [36]. Так, анализ многолетних данных распределения численности и биомассы фитопланктона по акватории Черного моря показал, что в результате антропогенного пресса в структуре фитоценоза в последние годы произошли существенные изменения, выразившиеся, в том числе, в смене доминирующих видов [9].

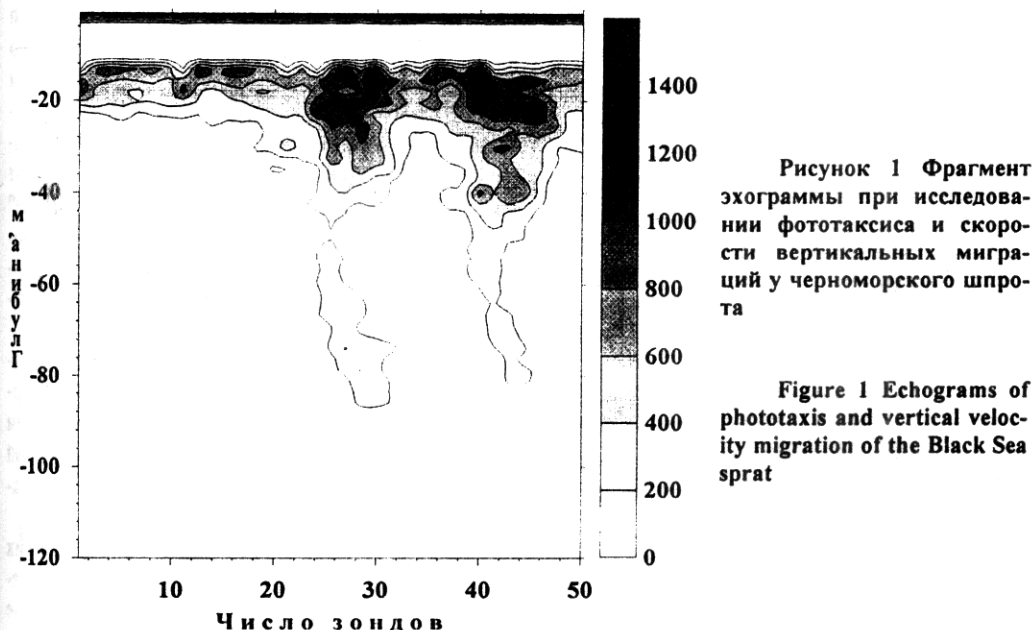
С другой стороны, перманентно возрастающие потребности общества в создании новых материалов ведут к увеличению количества воздействующих на биоту химических соединений антропогенного происхождения. Различные по своей природе поллютанты воздействуют на биоту одновременно и с различной интенсивностью, что может приводить к активизации механизмов гомеостаза или же к их подавлению [15]. Это снижает ценность многочисленных лабораторных экспериментов по влиянию токсикантов на модельные сообщества, поскольку они, во-первых, не могут «отследить» всю гамму токсичных соединений и, во-вторых, не могут учесть все возникающие при их воздействии синергические эффекты.

Необходим поиск новых методов биомониторинга морской среды, разрешающая способность которых, а также их быстроедействие были бы адекватны скорости проходящих в изучаемой экосистеме процессов и результаты которых носили бы универсальный (интегральный) характер в качестве показателей хронологической структуры исследуемого ценоза и его физиологического состояния. При этом из всего многообразия реакций «поствоздействия» популяций наибольший интерес представляют те, которые, во-первых, проявляются уже в течение первых десятков минут после воздействия поллютанта, и, во-вторых, определяются инструментальными методами [18, 22, 29].

К настоящему времени разработаны и активно применяются при исследовании пелагиали методы экспрессной оценки пространственной структуры и функционального состояния сообществ на крупно-, мезо- и мелкомасштабном уровнях по характеристикам физических полей, непосредственно возникающих в процессе функционирования морских организмов или существенно модифицируемых ими - биофизических полей водной толщи [5, 10 - 12, 14, 19 - 21, 51, 55 и др.]. К числу важнейших достижений последней четверти века в исследовании биофизических (биолюминесцентного, флуоресцентного и акустического) полей Мирового океана следует, несомненно, отнести разработку методологии комплексного изучения пространственно-временной изменчивости вертикальной структуры биологических, биофизических и гидрологических характеристик пелагиали. Основой новой методологии стали многократные синхронные биофизические и гидрологические зондирования верхнего деятельного слоя пелагиали с одновременными сборами биологических коллекций (траления, сетные, батометрические и насосные пробы планктона и т.д.), а также установление корреляционных соотношений биофизических характеристик с рядом биологических и абиотических факторов среды [10, 11, 34, 52]. В частности, показано, что наряду с широко применяемым в гидробиологии "хлорофилльным показателем" наиболее информативными для экспрессного изучения структурированности сообществ гидробионтов и их функционального состояния в верхнем деятельном слое морской среды являются параметры амплитудно-временной изменчивости акустического и биолюминесцентного полей [20].

Широко известны успешные попытки использования биофизической аппаратуры при изучении поведенческих реакций гидробионтов, в частности, при суточных вертикальных миграциях. Так, с помощью гидроакустических аппаратных комплексов впервые было установлено, что вертикальные перемещения гидробионтов, населяющих звукорассеивающие слои Атлантического океана, происходят не равномерно, а путём чередования вертикальных перемещений с постоянной скоростью и "скачков", во время которых скорость гидробионтов увеличивается на порядок [25]. Не менее интересными оказались проведенные нами опыты по изучению фотореакции черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalerious*). На рис. 1 показан стремительный уход косяка шпрота на глубину и последующее его "рассыпание" всякий раз при выключении в ночное время лампы дневного света, приспущенной на глубину 1 м (положительный фототаксис). Таким образом, было не только подтверждено определённое ранее направление (знак) фо-

тотаксиса шпрота в этот сезон [13], но и определена скорость его вертикальных миграций.



Совершенствование методики многократных биофизических зондирований деятельного слоя позволило определить параметры гетерогенности морских сообществ на любых пространственно-временных масштабах [3, 4, 11, 47, 53, 54]. При этом образование более плотных скоплений гидробионтов ("пятен", "слоёв", "облаков" и т.п.) является закономерным процессом, определяемым физико-химическими константами среды и биологическими особенностями организмов [23, 27, 54]. В качестве иллюстрации возможностей современной биофизической аппаратуры на рис. 2 приведены масштабы пространственных неоднородностей биолюминесцентного и акустического полей в фо-

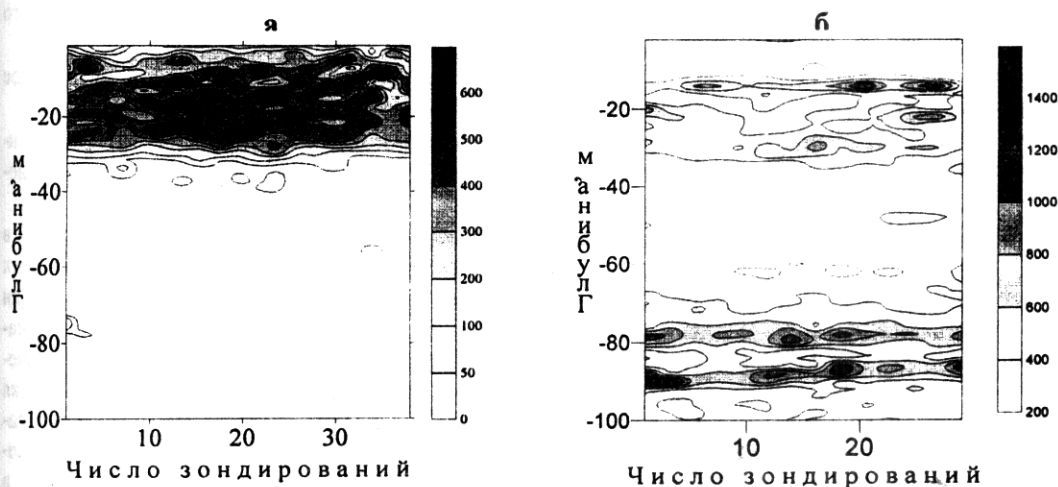


Рисунок 2 Масштабы пространственных неоднородностей биофизических полей в фотическом слое морей Средиземноморского бассейна: поля биолюминесценции в Черном море (а) и акустического поля в Ионическом море (б).

Figure 2 Scales of biophysical fields spatial heterogeneity in photic layer of the Mediterranean Seas basin: bioluminescence field in the Black Sea (a) and acoustic field in the Ionian Sea (b)

тическом слое морей Средиземноморского бассейна. Отчетливо видны различного рода неоднородности формируемых биотой биолюминесцентного и акустического полей с пространственными масштабами от нескольких до десятков метров.

В формировании мезо- и мелкомасштабных неоднородностей хронологической структуры морских сообществ и формируемых ими биофизических полей, наряду со световым и температурным факторами, важную роль играют гидрофизические процессы мезо- и малых масштабов. Под влиянием квазиинерционных гравитационных внутренних волн вертикальная стратификация гидробионтов и их горизонтальная агрегированность характеризуются неоднородностями от 10 до 40 м в вертикальной плоскости и от 3 - 5 до 15 - 20 км в горизонтальной [39]. Зарегистрировано совпадение размеров "пятен" мелкомасштабной агрегированности планктона и биофизических характеристик в любом исследованном регионе Мирового океана с характерными величинами "пятен" турбулентности, что означает влияние турбулентных процессов на формирование биологических и биофизических полей подобных размеров [35].

При исследовании суточной, сезонной и межгодовой изменчивостей биофизических, гидрологических и биологических полей Мирового океана установлено, что вертикальная структура поля биолюминесценции может служить маркером сукцессии планктонного сообщества, а соотношение зоопланктонной и фитопланктонной фракций планктона - индикатором вертикальной составляющей динамических параметров водных масс.

Изучение роли светового фактора в формировании амплитудных характеристик биолюминесцентного и акустического полей показало, что из-за суточной ритмики светоизлучения планктонтов амплитудные параметры поля биолюминесценции в дневное время уменьшаются в сравнении с ночным периодом до 2-х порядков. Под влиянием миграционных и этологических процессов примерно так же изменяется амплитуда обратного объёмного рассеяния звука на скоплениях организмов в темное и светлое время суток. Наибольшей стабильностью вертикальная структура биофизических полей в тропической Атлантике характеризуется с 10 ч до 15 ч 30 мин и с 23 ч до 03 ч 30 мин поясного времени.

Выявленные тесные корреляционные связи распределения численности и биомассы фито-, мезозоо- и макропланктона с амплитудными характеристиками биофизических полей дали основание для использования в современной гидробиологии термина "биологическое поле", основными признаками которого являются [20]:

- абберации живого вещества как функции численности и биомассы пелагического населения во времени и пространстве;
- формируемые гидробионтами биолюминесцентное, флуоресцентное и акустическое поля;
- морфометрические и динамические показатели скоплений организмов (протяжённость, вертикальная структура, скорость перемещения и т.д.), позволяющие выделить (оконтурить) их на различных масштабах пространства и времени.

Экспрессивность (выразительность) биофизических характеристик пелагиали в качестве теста функционального состояния планктонтов, показанная в многочисленных лабораторных экспериментах [7], оказалась чрезвычайно перспективной для оценки адаптации морских планктонных сообществ к антропогенной нагрузке. Показано, в частности, что загрязнение морской среды приводит к подавлению интенсивности свечения организмов в 2 - 4 раза и изменяет уровень силы обратного объёмного рассеяния звука в 3 - 5 раз. На рис. 3 показано мелкомасштабное распределение амплитудных параметров акустического поля в районе порта Генуя («а») и в центральной части Ионического моря («б») в июле 1991 г. Существенно большая эвтрофикация слоя 10 - 50 м в районе Генуи обеспечила значительно более высокие уровни звукового рассеяния (в 3 - 5 раз) в сравнении с удалённым от берега районом Ионического моря. Разный уровень эвтрофикации этих регионов привёл также к существенным различиям в горизонтальной пространственной структурированности акустического поля на мелкомасштабном уровне. Так, отдельные пятна повышенного звукорассеяния с величинами около 2000 единиц кода, имевшие в центральной части Ионического моря размер 30 - 100 м

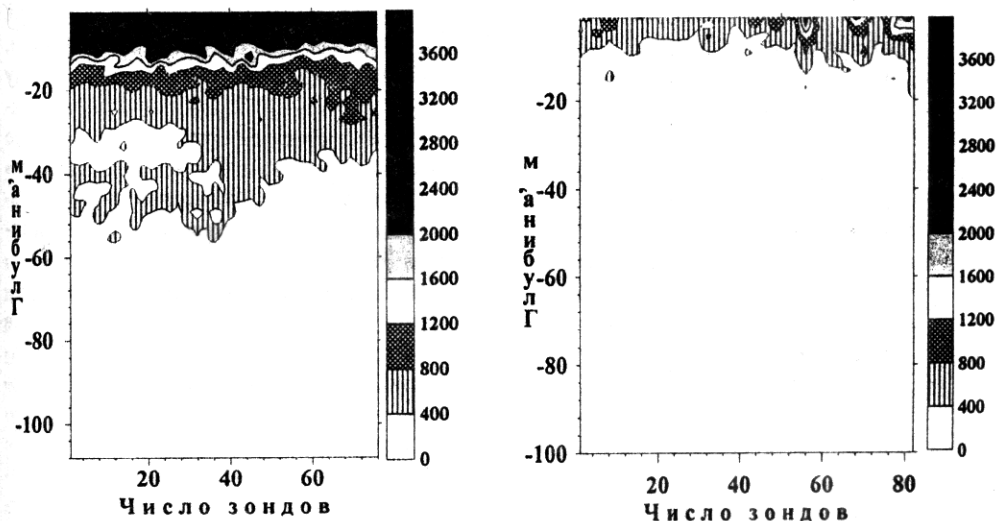


Рисунок 3 Мелкомасштабное распределение силы обратного объемного рассеяния звука в прибрежной зоне порта Генуя (а) и в центральной части Ионического моря (б) летом 1991 г.
Figure 3 Small-scale distribution of the sound volume backscattering strength at the coastal zone of Genova (a) and in the central part of the Ionian Sea in summer 1991

трансформировались в районе порта Генуя в ламины протяженностью в несколько км.

Выявленные статистические закономерности формирования биофизических полей, а также тесные корреляционные и регрессионные соотношения их характеристик с биотическими параметрами пелагиали и функциональным состоянием её населения позволили сделать обобщение о важной роли биофизических полей в экологии гидробионтов [10, 12, 20]. Так, ниже фотического слоя только поле биолуминесценции по своим амплитудным и спектральным параметрам может служить средством обмена информацией между гидробионтами (внутривидового общения, охоты, симбиотических взаимоотношений и т.д.). Об этом говорит соответствие энергетического диапазона биолуминесценции ($0.5 \cdot 10^{-8} - 10^{-12}$ Вт $\cdot$ см $^{-2}$ ·л $^{-1}$) и её оптического спектра (400 - 600 нм) чувствительности зрительных рецепторов пелагических животных [6, 20].

Не вызывает сомнений важное экологическое значение акустического поля для гидробионтов. Так, в период наивысшей «звуковой активности», когда многие виды рыб не образуют скоплений и рассеяны по огромным акваториям, издаваемые ими звуковые сигналы, превышающие фоновые шумы на 20 дБ (т.е. в 100 раз), служат единственным средством внутривидового общения. Между тем, повышенная концентрация планктонных организмов в ЗРС существенно (на 30 - 40 дБ) уменьшает уровень звуковых сигналов. Это обстоятельство способно вызвать негативные проявления, в частности, помехи каналу связи и дезориентацию животных [20].

В связи с вышеизложенным, следует согласиться с мнением российских коллег, что к трофическим характеристикам, традиционно используемым в диагностических и прогностических моделях в качестве основного параметра функционирования морских экосистем, необходимо добавить характеристики нетрофических взаимодействий гидробионтов (химических, оптических, акустических и т.д.), способных существенно модифицировать и трансформировать действие трофических факторов [10].

Учитывая экологическую значимость биофизических полей как источника информации для гидробионтов и канала обмена энергией между организмом и средой, стало возможным сформировать новое направление в морской биологии - биофизическую экологию гидробионтов. Действительно, основная цель экологии заключается, в конечном итоге, в оценке потока энергии и информации через экосистему. При этом перенос любой информации (генетической, регуляторной, сенсорной) сопровождается передачей

некоторого количества энергии, необходимой для определённых биохимических реакций. Одним из таких каналов, в частности, является АТФ – важнейшая структура для ряда биофизических реализаций жизнедеятельности планктона (биолюминесценции, фотосинтеза и т.д.). С другой стороны, уровень обмена веществом и энергией между гидробионтами (популяциями, сообществами) определяется физико-химическими характеристиками среды, влияющими на функциональное состояние организмов, которое проявляется в уровне их метаболизма и биофизических параметрах их жизнедеятельности. Иными словами, фундаментальное обобщение современной биологии о подчинении всех явлений жизни законам физики и химии и возможности объяснить их с помощью этих законов получает дополнительное развитие.

Таким образом, биофизическая экология морских организмов, возникшая в начале 70-х годов на стыке радиоэкологии и радиационной биофизики, призвана изучать, в первую очередь, механизмы процессов обмена вещества, энергии и информации на надорганизменном уровне организации жизни [1]. Отличие нового направления гидробиологии от экологической биофизики и антропогенной экологии заключается в том, что биофизические характеристики водной толщи используются в биофизической экологии как инструмент исследования пространственно-временной изменчивости и функционального состояния пелагических сообществ, а также как элемент их экологии. Его отличие от сенсорной экологии и электроэкологии заключается в том, что биофизические характеристики водной толщи исследуются не только как элемент взаимодействия гидробионтов, мера процессов обмена вещества, энергии и информации между ними, но и как показатель их структурированности во времени и пространстве, а также как функция оценки физиологического состояния исследуемых сообществ. Биофизическая экология является, таким образом, интегральной областью нескольких направлений современной экологии моря: сенсорной экологии, электроэкологии, экологической биофизики и антропогенной экологии.

Лежащие в основе биофизической экологии разномасштабный [19, 54], мультисенсорный [22] и многоуровневый [46] подходы к изучению динамики морских экосистем и их антропогенной эволюции позволили разработать концептуальные основы биофизического мониторинга пелагических сообществ, обеспечивающего схему синхронной ассимиляции гидробиологической, биофизической и гидрофизической информации [20]. Экспрессивность биофизических характеристик пелагиали в качестве теста хорологической структуры и функционального состояния морских сообществ, экспрессность и объективность получаемых данных, многовариантность наблюдаемых параметров, а также возможность использования современных информационных технологий при их обработке и анализе являются важными преимуществами нового гидробиологического направления. Именно поэтому методы биофизической экологии в различной модификации уже сегодня используются в ряде биологических направлений: экологической физиологии водорослей [7, 14, 24] и сравнительной планктонологии [26, 43, 51], изучении этологии гидробионтов [2, 31, 35] и экологическом мониторинге [17, 22], морской токсикологии [50] и таксономических исследованиях планктона [33, 45], рыбохозяйственной деятельности [44] и биотехнологиях [30], океанологии [40] и экологическом образовании [38] и т.д.

Таким образом, методы биофизической экологии, несомненно, относятся к числу основных в современной биологии моря [4, 11, 20, 23]. Многовариантность наблюдений, оперативный учет численности различных таксонов гидробионтов и изучение их пространственной структурированности, экспресс-оценка функционального состояния этих таксонов, а также создание прогностических моделей для рационального управления экосистемой – это современная модификация классических гидробиологических методов. Актуальность, своевременность и перспективность развития новой области гидробиологии очевидны.

Основными задачами биофизической экологии на ближайшие 20 - 25 лет следует считать:

- исследование взаимосвязи структуры и функции популяций в кинетике обмена вещества и энергии в экосистемах пелагиали;

- установление корреляционных соотношений между количественными и качественными характеристиками мелкомасштабной структуры пелагического населения и параметрами формируемых им биофизических полей;
- использование параметров биофизических полей для оценки влияния антропогенного пресса на функциональное состояние пелагических сообществ;
- изучение экологической роли биофизических полей в пелагических сообществах;
- разработку биофизических основ оценки продуктивности пелагиали и оптимизации изъятия её пищевых ресурсов.

Важность решения каждой из перечисленных задач очевидна, особенно в эпоху переживаемого нашей планетой бурного роста населения, усиливающейся неравномерности экономического и финансового развития государств и продолжающегося нерационального использования природных ресурсов. Комплексное, широкомасштабное использование биофизических характеристик пелагиали должно стать неотъемлемой частью стратегии развития гидробиологических и экологических исследований Мирового океана в третьем тысячелетии.

1. *Баринев Г.В.* Биофизическая экология морских организмов и моря / Проблемы морской экологии. - Киев, Наук. думка, 1971. - С. 173 - 178.
2. *Битюков Э.П.* Биологическое обоснование спектральной характеристики источников света, используемых при лове рыбы // Рыбное хоз-во. - 1967. - № 4. - С. 13 - 15.
3. *Битюков Э.П.* Биолуминесценция в Атлантическом океане и морях Средиземноморского бассейна / Проблемы морской экологии. - Киев, Наук. думка, 1971. - С. 251 - 257.
4. *Битюков Э.П.* Сезонная изменчивость и пространственная неоднородность биолуминесценции в Средиземном море // Экология моря. - 1982. - Вып.8. - С. 10 - 20.
5. *Битюков Э.П., Василенко В.И., Серикова И.М., Токарев Ю.Н.* Результаты и перспективы биолуминесцентных исследований в Черном море // Экология моря. - 1996 - Вып. 46. - С.19 - 24.
6. *Битюков Э.П., Василенко В.И., Токарев Ю.Н.* О спектральном составе биолуминесцентного поля в Черном и Средиземном морях и в Атлантическом океане // Биология моря. - 1978. - Вып. 47. - С. 40 - 48.
7. *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.
8. *Виноградов М.Е.* О современных задачах изучения экосистем океана // Вестник АН СССР. - 1990. - №1. - С. 88 - 97.
9. *Георгиева Л.В.* Видовой состав и динамика фитоценоза / Ковалёв А.В., Финанко З.З. (ред.). Планктон Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1993. - С. 31 - 55.
10. *Гителъзон И.И., Гладышев М.И., Дегерменджи Ф.Г. и др.* Экологическая биофизика и её роль в изучении водных экосистем // Биофизика. - 1993. - 38, № 6. - С. 1069 - 1078.
11. *Гителъзон И.И., Левин Л.А., Утюшев Р.Н. и др.* Биолуминесценция в океане. - С. - Петербург: Гидрометеиздат, 1992. - 283 с.
12. *Гладышев М.И.* Основы экологической биофизики водных систем. - Новосибирск: Наука, 1999. - 113 с.
13. *Гусар А.Г., Гетманцев В.А.* Черноморский шпрот (распределение, поведение, биологические основы светлостойкости). - М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. - 229 с.
14. *Маторин Д.Н., Венедиктов П.С., Конев Ю.Н. и др.* Использование двухвспышечного импульсного погружного флуориметра для определения фотосинтетической активности природного фитопланктона. - ДАН. - 1995. - 350, № 2. - Р. 256 - 258.
15. *Подковкин В.Г.* Реакция систем гормонально-медиаторной регуляции на геомагнитное поле на фоне воздействия ионизирующего излучения // Радиационная биология. Радиэкология. - 1995. - 35, вып.6 - С. 906 - 909.
16. *Поликарпов Г.Г.* Накопление радионуклидов гидробионтами и его последствия / М.Е. Виноградов (ред.). Океанология. Биология океана. - М.: Наука, 1977. - 2. - С. 331 - 332.
17. *Постникова О.Н., Кривошеин Ю.С.* Использование биолуминесценции в экологическом мониторинге окружающей среды // Микробиол. журн. - 1994. - 56, № 27. - С. 99 - 100.
18. *Стом Д.И., Гиль Т.А., Балаян А.Э.* Бактериальная люминесценция и биотестирование. - Иркутск: Изд-во Иркутского Госуниверситета, 1993. - 120 с.
19. *Токарев Ю.Н.* Использование эмпирических ортогональных функций для оценки влияния биологических характеристик на синоптическую изменчивость силы обратного объемного рассеяния звука в тропической Атлантике // Океанология. - 2000. - 40, №4. - С. 519 - 526.
20. *Токарев Ю.М.* Біофізичні аспекти екології пелагіалі // Автореф. дис... докт. біол. наук: - Київ, 2000. - 36 с.

21. Токарев Ю.Н., Битюков Э.П., Соколов Б.Г. Мелкомасштабная пространственная структура акустического поля верхнего продуктивного слоя Атлантического океана // Гидробиол. журн. - 1995. - 31, № 1. - С. 79 - 86.
22. Токарев Ю.М., Битюков Е.П., Василенко В.И., Соколов Б.Г. Спосіб дослідження дрібномасштабної структури та фізіологічного стану морських планктонних угруповань // Патент № 97091702 України, МК І₅, АОІ К 61/00. - Від. 13.01.99 рішенням НДЦПЕ України. 27.
23. 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.
24. Токарев Ю.Н., Радченко Л.А., Поповичев В.Н. Использование характеристик биолюминесценции для оценки первичной продукции в океане // Гидробиол. журн. - 1985. - 21, №3. - С. 18 - 21.
25. Токарев Ю.Н., Соколов Б.Г. Некоторые характеристики суточной динамики звукоассеивающих слоев верхнего продуктивного слоя восточной части тропической Атлантики // Океанология. - 1989. - 29, № 4. - С. 651 - 657.
26. Токарев Ю.Н., Соколов Б.Г. Гидроакустические характеристики деятельного слоя и их связь с составом и обилием планктона / Ковалёв А.В., Финенко З.З. (ред.). Планктон Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1993. - С. 205 - 215.
27. Токарев Ю.Н., Соколов Б.Г. Влияние физических и биологических факторов на формирование мелкомасштабной структуры биолюминесцентного и акустического полей в Черном и Средиземном морях // Гидробиол. журн. - 2001. - 37, № 2. - С. 3 - 13.
28. Федоров В.Н. Устойчивость экологических систем и её измерение // Изв. АН СССР. Сер. Биол. - 1974. - № 3. - С. 402 - 415.
29. Хоружая Т.А., Шляхова Н.А., Слуцкая Н.В. и др. Методы наблюдений за состоянием планктонных сообществ / Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. - Л.: Гидрометеиздат, 1989. - Вып. 2. - С. 11 - 16.
30. Chatterjee J., Meighen E.A. Biotechnological applications of bacterial bioluminescence (lux) genes // Photochem. Photobiol. - 1995. - 62 - P. 641 - 650.
31. Everson I., Bone D., Goss C. Avoidance, a problem in sampling antarctic krill at night // WG- EMM. - 1997. - 21. - 11 p.
32. Fasham M.J.R., Angel M.V., Roe H.S.J. An investigation of the spatial pattern of zooplankton using the Longhurst-Hardy plankton recorder // J. Exp. mar. Biol. Ecol. - 1974. - 16, № 2. - P. 93 - 112.
33. Galt, C.P., Grober M.S., Sykes P.F. Taxonomic correlates of bioluminescence among appendicularies (Urochordata: Larvacea) // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. - 1985 - 168 (1). - P. 125 - 134.
34. Gitelson I.I., Rudyakov Yu.A. The estimation of sea bioluminescence by mesozooplankton biomass distribution in the upper layer of the central Atlantic / Hastings J.W., Kriska L.J. & Stanley P.E. (eds). Bioluminescence and Chemiluminescence. Molecular reporting with photons. - Chichester: J. Willey & Sons, 1997. - P. 165 - 168.
35. Green C.N., Widder E.A., Youngbluth M.J. et al. The migration behavior, fine structure and bioluminescent activity of krill sound-scattering layers // Limnol. Oceanogr. - 1992. - 37. - P. 650 - 658.
36. Hawkins S.J., Proud S.V., Spense S.K., Southward A.J. From the individual to the community and beyond: water quality, stress indicators and key species in coastal ecosystems / Sutcliffe D. W. (ed.), Water quality and stress indicators in marine and fresh water ecosystems: linking levels of organisation (individual, populations, communities). - Plymouth, 1994. - P. 35 - 62.
37. Kils U. The ecoSCOPE and dynIMAGE: microscale tools for *in situ* studies of predator-prey interactions // Archiv fur Hydrob. - 1992. - 33. - P. 83 - 96.
38. Kratasyuk V.A., Kuznetsov A.M., Gitelson I.I. Bacterial bioluminescence in ecological education / Hastings J.W., Kriska L.J. & Stanley P.E. (eds). Bioluminescence and Chemiluminescence. Molecular reporting with photons. - Chichester: J. Willey & Sons, 1997. - P. 177 - 180.
39. Kushnir V.M., Tokarev Yu.N., Williams R. et al. 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.
40. Latz M.I., Rohr J., Hoyt J. A novel flow visualization technique using bioluminescent marine plankton. Part 1. Laboratory studies // IEEE J. Ocean. Eng. - 1995. - 20. - P. 144 - 146.
41. Longhurst A., Sathyendranath S., Platt T., Caverhill C. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data // J. Plankton Res. - 1995. - 17. - P. 1245 - 1271.
42. Mackas D.L., Denman K.L., Abbott M.R. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular // Bull. Mar. Sci. - 1986. - 37, N 2. - P. 652 - 674.
43. Madureira L.S.P., Ward P., Atkinson A. Differences in backscattering strength determined at 120 and 38 kHz for three species of Antarctic macroplankton // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1993. - 93. - P. 17 - 24.

44. *Makiguchi N., Arita M., Asai Y.* Application of a luminous bacterium to fish-attracting purpose // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Nissuishi. - 1980. - 46, N 11. - P. 1307 - 1312.
45. *Nealson, K.H., Arneson A.C., Huber M.E.* Identification of marine organisms using kinetic and spectral properties of their bioluminescence // Mar. Biol. - 1986. - 91. - P. 77 - 83.
46. *Pakarzhevskii A.D., Krivolutzki D.A., Cherhyshenko S.V.* Information in ecosystems: bioindication aspects // Биоиндикаторы и биомониторинг: Матер. Междун. Симпоз. (Загорск, 1991). - 1991. - С. 117 - 119.
47. *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.
48. *Piontkovski S.A., R. Williams.* Multiscale variability of tropical ocean zooplankton biomass // ICES J. mar. Sci. - 1995. - 52. - P. 643 - 656.
49. *Skjoldal H.-R., Wiebe P.H., Foote K.G.* Sampling and experimental design / Harris R.P., Wiebe P.H., Lenz J. et al. (Eds.). Zooplankton. Methodology. Manual. - San Diego - Tokyo: Academic Press. - 2000. - P. 33 - 53.
50. *Steevens J.A., Vansal S.S., Kallies K.W.* et al. Toxicological evaluation of constructed wetland habitat sediments utilizing *Hyalella azteca* 10-days sediments toxicity test and bacterial bioluminescence // Chemosphere. - 1998. - 36, N 15. - P. 3167 - 3180.
51. *Tokarev Yu.N.* Plankton as a factor modifying the physical characteristics in the marine environment. // Mar. Ecol. - 1996. - 17. - P. 187 - 196.
52. *Tokarev Yu.N., Bityukov E.P., Williams R.* et al. The bioluminescence field as an indicator of the spatial structure and physiological state of the planktonic community at the Mediterranean sea basin / Malanotte-Rizzoli P., Eremeev V.N. (eds.). The eastern Mediterranean as a laboratory basin for the assessment of contrasting ecosystems. - The Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1999. - P. 407 - 416.
53. *Tokarev Yu.N., Williams R., Piontkovski S.A.* The small-scale plankton patchiness in the Black Sea photic layer // Hydrobiologia. - 1998. - 375/376. - P. 363 - 367.
54. *Tokarev Yu.N., Williams R., Piontkovski S.A.* The identification of the small-scale structure of pelagic plankton communities of the Black and Ionian Seas by bioluminescent characteristics // Hydrobiologia. - 1999. - 393. - P. 163 - 167.
55. *Utyushev R.N., Levin L.A., Gitelson J.L.* Diurnal rhythm of the bioluminescent field in the ocean epipelagic zone // Marine Biology. - 1999. - 134. - P. 439 - 448.
56. *Vavilin D.V., Polynov V.A., Matorin D.N., Venediktov P.S.* Sublethal of concentrations cooperate stimulate photosystem II photoinhibition in *Chlorella pyrenoidosa* // J. Plant Physiol. - 1995. - 146. - P. 609 - 614.

Институт биологии южных морей НАНУ,
г. Севастополь

Получено 01.06.2001

Yu. N. TOKAREV

BIOPHYSICAL ECOLOGY OF HYDROBIONTS - THE FIRST RESULTS AND PERSPECTIVES OF DEVELOPMENT

Summary

Actual problems of a new direction in marine hydrobiology, namely biophysical ecology of marine organisms, are considered. Some results of the studies of the formed by pelagic biota biophysical fields and their role in ecology of hydrobionts are discussed. The tasks, confronting a new direction for nearest decades of years are formulated.