На правах рукописи

Мельник Александр Валерьевич

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В ПРИБРЕЖНЫХ И ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЁРНОГО МОРЯ

1.5.16 – Гидробиология

Автореферат

диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Севастополь, 2022

Работа выполнена в отделе биофизической экологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (ФИЦ ИнБЮМ), г. Севастополь

Научный руководитель:
Машукова Ольга Владимировна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела физиологии животных и биохимии ФИЦ ИнБЮМ, г. Севастополь

Официальные оппоненты:
Исмаилов Анвар Джураевич - доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории физиологии и биохимии кафедры микробиологии биологического факультета ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», г. Москва

Булли Любовь Ивановна - кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры технологии продуктов питания технологического факультета ФГБОУ ВО Керченского морского технологического университета («КГМТУ»), г. Керчь.

Ведущая организация:
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН», п. Борок, Ярославская обл.

Защита состоится «25» октября 2022 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета 24.1.221.01 при ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» по адресу: 299011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2.
e-mail: dissovet@ibss-ras.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» по адресу: 299011, РФ г. Севастополь, проспект Нахимова, 2, и на сайте по адресу: https:// ibss-ras.ru/science/dissertation-council-24-1-221-01/announcement/1798/

Автореферат разослан «__»_____2022 г.

Учёный секретарь диссертационного совета 24.1.221.01,
кандидат биологических наук Наталья Валериевна Поспелова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Одной из основных, традиционных задач гидробиологии является изучение изменений пелагических экосистем под влиянием условий среды и деятельности человека. Однако, несмотря на долгую историю исследований Мирового океана, многие аспекты изменений его экосистем трактуются по-разному (Токарев, 1990). Одним из индикаторов состояния морских планктонных сообществ может являться биолюминесценция. Биолюминесценция организмов, отражая уровень их физиологического состояния, представляет собой тонкий инструмент для индикации загрязнения окружающей среды (Битюков, 1967). Возможность проведения сравнительного анализа динамики и структуры полей биолюминесценции (ПБ) в открытых и прибрежных районах Чёрного моря появилась относительно недавно. Изучение биолюминесценции моря перспективно для дистанционного обнаружения промысловых объектов с помощью самолетов и спутников. При этом могут быть обнаружены не только скопления люминесцирующих объектов (например, криля), но и стаи несветящихся рыб, движение которых вызывает световой отклик фитопланктона. Биолюминесценция может использоваться также как маркер морских экосистем и тест-объект для обнаружения ряда веществ, повышающих физиологическую активность микропланктона и токсикантов (Токарев, 2007). Поэтому исследования особенностей биологического свечения вод прибрежных и открытых районов Чёрного моря имеет большое фундаментальное и прикладное значение. Таким образом, актуальность исследования определяется необходимостью изучения особенностей генерации и структуры ПБ в прибрежных и открытых водах, а также динамики характеристик биолюминесценции водной толщи для выявления общих закономерностей функционирования планктонных сообществ и причин, вызывающих их изменчивость во времени и пространстве. До недавнего времени считалось, что основной вклад в формирование ПБ в Чёрном море вносит микропланктон: бактерии и динофлагелляты (Токарев, 2003). Однако, сравнительно недавно вселившиеся в этот регион гребневики *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 (отряд Lobata) и *Beroe ovata* Mayer. 1912 (отряд Beroida), оказавшие значительное влияние на его экосистему, также являются светящимися организмами. При этом интенсивность биолюминесценции ктенофор вселенцев в сотни тысяч раз превосходит свечение любого представителя микропланктона.

Степень разработанности темы. К настоящему времени опубликовано большое количество работ по региональной и пространственно-временной изменчивости биолюминесценции прибрежных районов (Серикова, 2005; Серикова и др. 2009; Битюков и др., 1967; Брянцева и др., 2009; Бурмистрова,

2011), тогда как публикации о биолюминесценции в его глубоководных районах практически отсутствуют. Лишь несколько лет назад начались систематические исследования северной половины моря на основе регулярной сетки мониторинговых станций (Мельник и др., 2019). До этого исследования биолюминесценции в Чёрном море проводили лишь эпизодически как в прибрежных, так и в открытых водах (Токарев, 2006). ПБ исследовали в Чёрном море только в фотической зоне, исходя из допущения о том, что свечение вызывают преимущественно динофитовые водоросли (Токарев, 2006). На странные «глубинные» пики (на глубине 70-120 м) не обращали внимания, считая их ошибкой. Данная работа посвящена исследованию поля биолюминесценции глубоководных районов и выявлению различий в структуре поля биолюминесценции прибрежных и открытых вод.

Цель работы – определить основные тенденции изменчивости структуры поля биолюминесценции в прибрежных и глубоководных районах Чёрного моря на современном этапе развития его экосистемы.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Выполнить детальные исследования изменчивости структуры поля биолюминесценции во всей толще кислородной зоны Чёрного моря;
2. Исследовать видовой состав светящихся планктонных организмов в слоях повышенной интенсивности биолюминесценции при помощи усовершенствованной приборно-методической базы;
3. Оценить роль желетелых организмов в формировании поля биолюминесценции;
4. Выявить особенности свечения планктона из нижних слоев кислородной зоны Чёрного моря;
5. Исследовать связь между миграциями зоопланктона и динамикой его свечения.

Научная новизна. Разработано новое программное обеспечение для реляционной базы данных и создан новый тип батифотометра для исследования всей толщи кислородной зоны Чёрного моря. Установлено, что ПБ зарегистрированы не только в фотическом слое, а также и в зоне редоксклина (РК). Впервые показано, что главное отличие ПБ прибрежных и открытых вод Чёрного моря заключается в том, что средние профили биолюминесценции в неритических водах одномодальные, а в открытых - бимодальные.

В глубоководных районах появляется дополнительный пик свечения в зоне РК. Глубина этих пиков в центральной части моря находится в слое 70-75 м, в зоне основного чёрноморского течения эти пики опускаются до глубины 90-120 м. Впервые показано, что пики свечения у РК соответствуют тонким и очень плотным слоям зоопланктона. Биолюминесценция у РК усиливается к середине

дня, когда зоопланктон мигрирует вглубь и ослабевает ночью. Установлено, что динамика биолюминесценции в фотическом слое находится в противофазе к «глубинной». В последние годы произошло существенное изменение интенсивности свечения вод в прибрежных районах Чёрного моря из-за массового появления тепловодных гребневиков-вселенцев *M. leidyi* и *B. ovata*. В случае массового развития первого вида биолюминесценция ослабевает, а в случае появления второго – усиливается.

Теоретическая и практическая значимость. Определены основные закономерности изменчивости структуры ПБ в прибрежных и глубоководных районах Чёрного моря. Разработанный метод вертикальных зондирований с помощью биофизического комплекса «Сальпа-М» позволяет проводить исследования не только мелкомасштабной структурированности ПБ, но и включает в себя возможность изучения мезомасштабных процессов. Выполненные исследования позволяют использовать вертикальную структуру биолюминесценции в качестве маркера пространственного распределения и физиологического состояния светящихся планктонных организмов.

Разработана конструкция автономного биофизического зонда, который можно не только опускать до нижней границы кислородной зоны (благодаря встроенному датчику кислорода), но и буксировать на ходу судна в слое 0-200 м. Благодаря использованию данного оборудования, в совокупности с новой методикой обработки данных, впервые появилась возможность исследовать биолюминесценцию всей толщи кислородной зоны Чёрного моря. Полученные обширные массивы данных по биолюминесценции моря в сочетании с таковыми по гидрологии и планктону позволили выполнить в рамках данной работы исследования мелкомасштабной и мезомасштабной изменчивости планктонных сообществ Чёрного моря.

Методы исследования. В процессе исследований поля биолюминесценции использовался метод многократных зондирований (5 – 30 непрерывных зондирований) гидробиофизическими комплексами «Сальпа-М» и «Сальпа-МА+». В результате использования этих приборов получен обширный материал о биолюминесценции Чёрного моря. Измерения производили с интервалом в 2 – 4 мин в подавляющем большинстве случаев в ночное время, т.е. через 1 ч после окончания навигационных сумерек в исследуемом регионе, и прекращали не позднее, чем за 2 ч до восхода. По результатам зондирований получали серию вертикальных профилей биолюминесцентного сигнала по всей толще исследуемого водного столба. Обычно из-за дрейфа судна каждый такой профиль из серии располагался со сдвигом 10-60 м. На большинстве станций выполняли не менее 10 зондирований. Кроме того, в рамках настоящего исследования использованы материалы 33 рейса НИС «Мария С. Мериан», которые получены с

использованием: стандартного CTD зонда Seabird CTD 9; всасывающего CTD зонда IOW Pump CTD с двумя видеокамерами низкого и высокого разрешения с синхронным отбором проб из зоны регистрации объектов для исследования гидрологических и гидрохимических параметров воды. При отборе планктона с горизонтов биолюминесценции использовали батометры, насосы или вертикальные планктонные сети с замыканием на требуемых горизонтах. Для сборов зоопланктона в слоях у РК впервые использована многоразовая планктонная сеть с пятью конусами, которые открывались на выбранных горизонтах оператором с борта судна (MultiNet, размер ячеи 300 мкм).

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Вертикальное распределение поля биолюминесценции Чёрного моря связано с различиями структуры планктонных сообществ прибрежных и глубоководных районов.

2. В глубоководных районах моря поле биолюминесценции зависит от скопления зоопланктона в зоне редоксклина.

3. Суточная динамика свечения вод в редоксклине отличается от таковой в фотической слое.

4. Годовая изменчивость поля биолюминесценции в прибрежных районах Чёрного моря зависит от динамики сезонного развития видов-вселенцев.

Степень достоверности результатов. Достоверность обеспечена большим объемом фактического материала (10712 зондирований), многократностью повторений измерений и применением статистического анализа экспериментальных данных. Все полученные результаты и выводы подкреплены данными, приведенными в рисунках и таблицах. Экспериментальные исследования проведены с использованием современного измерительного оборудования с сертифицированными датчиками и программного обеспечения, имеющего госрегистрацию.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием, выполненным в соответствии с поставленными целью и задачами. Автором самостоятельно проведены все этапы научного исследования: формулировка задач, выбор методов исследований, анализ материалов и публикации данных. В период с 2015 по 2021 г. автор принял участие в 11 научных экспедициях, в которых выполнил около 6000 зондирований на основе регулярной сетки станций. Автор принял первостепенное участие в разработке нового прибора, впервые открывшего возможность исследования всей толщи кислородного слоя Чёрного моря (включая прецизионные исследования тонких слоев у РК), в разработке программного обеспечения (сертифицированной базы данных, АС № 2019620398) для исследования ПБ вод Чёрного моря, принял участие в оцифровке и создании базы данных ФИЦ ИнБЮМ по

биолюминесценции за весь период исследований в Чёрном море. Диссертационная работа написана лично соискателем.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы представлены: «X Всероссийская научно-практическая конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем» 2017 г.; «Всероссийская конференция к 70-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки, доктора физико-математических наук, профессора Льва Николаевича Карлина» 2018 г.; Международные научно-технические конференции «Системы контроля окружающей среды» 2018-2019 гг.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов и списка использованной литературы, содержит 131 страницу основного текса, 5 таблиц, 58 рисунков и одно приложение.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 17 научных работ. Из них: 3 статьи в специализированных научных изданиях, рекомендованных ВАК России, WOS и Scopus. Оформлено 6 свидетельств о гос. рег. базы данных. В статьях, опубликованных в соавторстве, вклад соискателя состоит в выборе и разработке методов исследования, получении экспериментальных данных, обсуждении и написании текста статей. Права соавторов публикаций не нарушены.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность: своему научному руководителю, к.б.н. О.В. Машуковой за внимание к работе на всех её этапах и оказанную помощь в её реализации, ценные научные советы и замечания; в.н.с., к.б.н. В.В. Мельникову – за консультации, советы и замечания при разработке структуры данной работы; в.н.с., к.б.н. А.Н. Петрову, с.н.с., к.б.н. С.А. Царину и м.н.с., к.б.н. А.В. Завьялову за консультации и ценные советы; м.н.с. М.И. Силакову и вед. инж. Ю.Б. Белогуровой за огромную помощь в сборе первичных материалов и проведении полевых экспериментов; н.с. В.Ф. Жуку за неоценимую помощь и наставничество; экипажу НИС «Профессор Водяницкий» и лично пом. капитана по научной работе В.В. Давыдову за техническую поддержку при выполнении данного исследования.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1 История исследований планктона и биолюминесценции в Чёрном море. Приведена информация об истории исследования биолюминесценции прибрежных и открытых районов Чёрного моря. История биофизических исследований в Чёрном море началась в 60-х годах прошлого века, когда в Севастополе в период с 1965 по 1966 гг. под руководством Э.П. Битюкова был выполнен годовой цикл измерений, на основе которого получены первые сведения о сезонной и суточной изменчивости биолюминесценции в

Чёрном море (Битюков и др., 1967). В начале 1970-х гг. под его руководством начались обширные исследования ПБ в различных регионах Атлантического океана (Битюков и др., 1978, Токарев, 2006). Установлено, что биолюминесценция распространена в Мировом океане повсеместно, может носить спонтанный характер, но, в основном, проявляется в ответ на раздражение (возбуждение). Интенсивность свечения тем выше, чем больше концентрация живых организмов. Появилась новая методология исследования биолюминесценции, в том числе, изучение свечения до максимальных в океане глубин (Токарев, 2006).

Глава 2 Материал и методы исследования. Массив биологических и биофизических данных, используемый в работе, был сформирован на основе первичной информации банка океанографических данных ФИЦ ИнБЮМ и авторских баз данных, собранных в 45 научных рейсах за период с 1974 по 2021 гг., в ходе которых выполнено 10712 зондирований и более 1000000 измерений, из них автором собраны данные на 300 станциях: 6000 зондирований, более 500000 измерений (рис. 1).

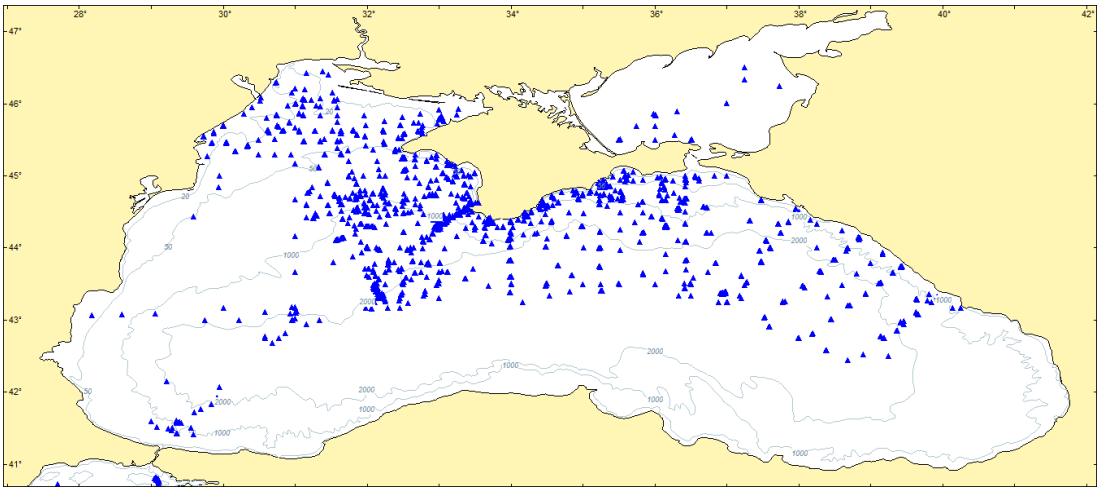

Рисунок 1 – Схема расположения станций, выполненных в Чёрном море в период с 1974 по 2021 гг.

В ходе выполнения научных рейсов на исследовательских судах использовали широкий парк научной аппаратуры, который включал в себе гидробиофизические и гидробиологические комплексы, лабораторное оборудование и планктонные сети. Весь массив данных по биолюминесценции получен с использованием погружных биофизических комплексов «Сальпа», «Сальпа М» и «Сальпа МА+». Комплекс «Сальпа» измерял интенсивность ПБ, температуру и электропроводность воды на горизонте погружения батифотометра с дискретностью измерений 0,2 м в слое 0-100 м. Интенсивность биолюминесценции переводили в абсолютные величины суммарной мощности излучения (10^{-12} Вт·см$^{-2}$·л$^{-1}$), применяя соответствующие переводные

коэффициенты, полученные с использованием радиолюминесцентных эталонных источников света (Geiger, 1982; Widder et al., 2003). С помощью разработанных методик метрологической аттестации, а также благодаря проведённой в 1996 г. международной экспедиции по интеркалибровке биолюминесцентных комплексов "HIDEX" (США) и «Сальпа» (Williams et al., 1999), появилась возможность представления результатов исследования интенсивности биолюминесцентного излучения в любых используемых в настоящее время единицах измерений - энергетических или световых, привязанных к объему или телесному углу исследуемого пространства.

Комплекс «Сальпа М» также предназначался для исследования слоя 0-100 м, имел датчики давления, температуры, солености, ФАР, мутности и биолюминесценции. Недостатком этой конструкции явилось то, что она опускалась на стальном тросе, а кабель вытравливался отдельно, что зачастую из-за погодных условий не позволяло опускать прибор глубже 70-80 м.

Новая модель «Сальпа МА+» имела те же параметры, что и зонд «Сальпа М», но добавили каналы кислорода и хлорофилла *a*. Главное отличие от предшествующих моделей заключается в том, что это зонд, созданный на основе современных технологий для автономной работы в слое 0-250 м (т.е. во всем кислородном слое Чёрного моря).

Рассмотрен принцип работы созданной базы данных (№ Гос. регистрации 2019620398), предназначенной для обобщения, систематизации, статистического анализа и визуализации информации по морской биолюминесценции и фоновым характеристикам окружающей среды. Описаны мониторинговые исследования, работы выполняли на двух станциях внутри Севастопольской бухты и на одной станции на траверзе бухты Круглая. Представлен обзор методов анализа и статистической обработки данных.

Глава 3 Пространственно – временная изменчивость интенсивности поля биолюминесценции Чёрного моря. Рассмотрены особенности региональной и пространственно-временной изменчивости биолюминесценции прибрежных районов. Показано, что сезонная изменчивость биолюминесценции неритической зоны характеризуется пиками свечения в весеннее и осеннее время и формируется за счет свечения динофлагеллят, что подтверждает результаты прошлых исследований (Токарев, 2006). В различных районах черноморского шельфа вертикальная структура поля биолюминесценции в теплый период времени характеризуется пиком в середине термоклина (Мельник и др., 2018).

Проанализированы ночные и дневные профили биолюминесценции в районах северо-западного шельфа, западного Крыма, у берегов южного берега Крыма и в районе восточного побережья Крыма (рис. 2). В летнее время наболее интенсивное свечение свойственно водам северо-западной части моря (около 2000

пВт см$^{-2}$·л$^{-1}$) и у берегов западного Крыма (около 1500 пВт см$^{-2}$·л$^{-1}$). Почти вдвое меньшую светимость вод наблюдали у южного берега Крыма (1100 пВт см$^{-2}$·л$^{-1}$) и у берегов восточного Крыма. Структура поля биолюминесценции в ночное время во всех районах описана одномодальным пиком на глубине 20-30 м (в слое сезонного термоклина). В дневное время биолюминесценция отсутствовала во всех районах и во всем слое от поверхности до дна (рис. 3).

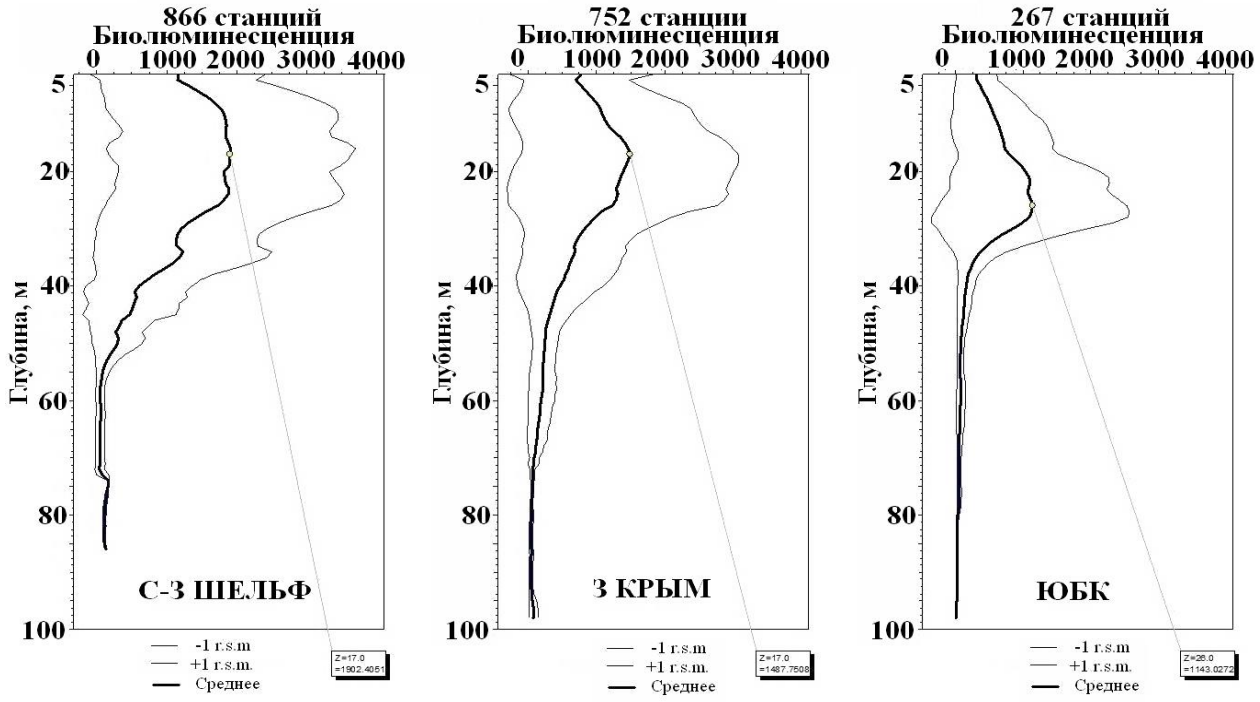

Рисунок 2 – Осредненные профили интенсивности биолюминесценции в ночное время

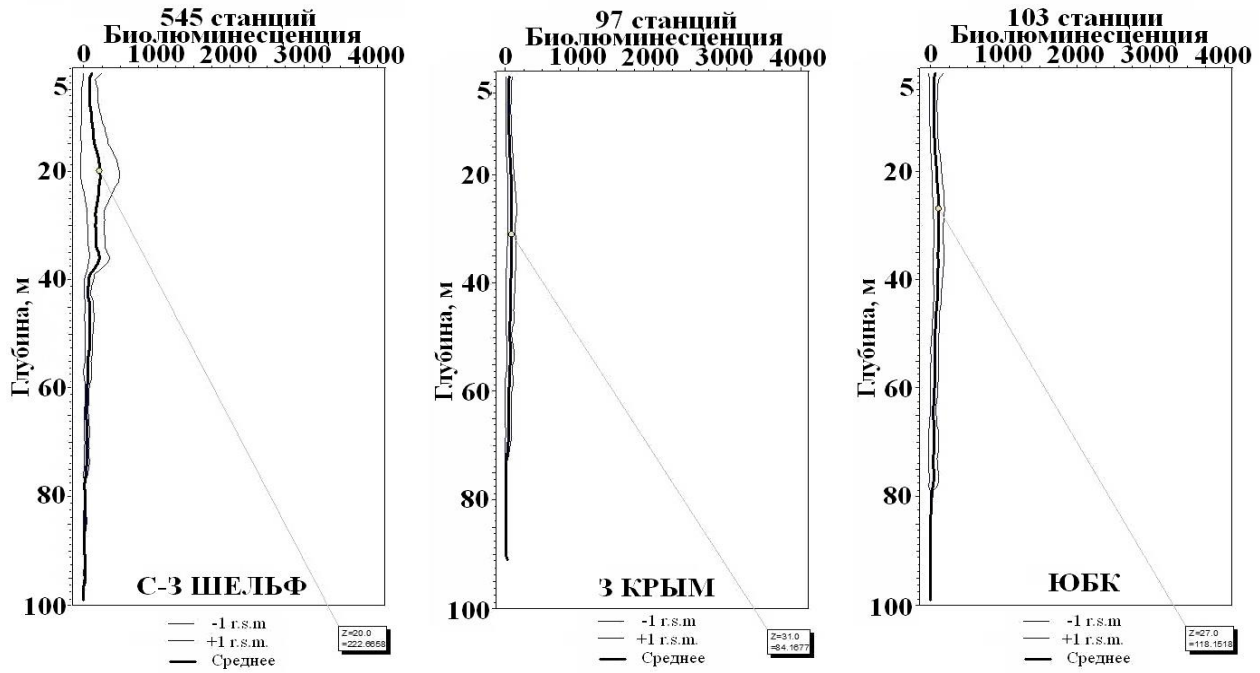

Рисунок 3 – Осредненные профили интенсивности биолюминесценции в дневное время

Средние значения светимости вод в слое максимального свечения на глубине 20-30 м характеризуются резким увеличением в период с 20^{00} до 21^{00} часа и резким снижением в период с 2^{00} до 3^{00} часов ночи (рис. 4).

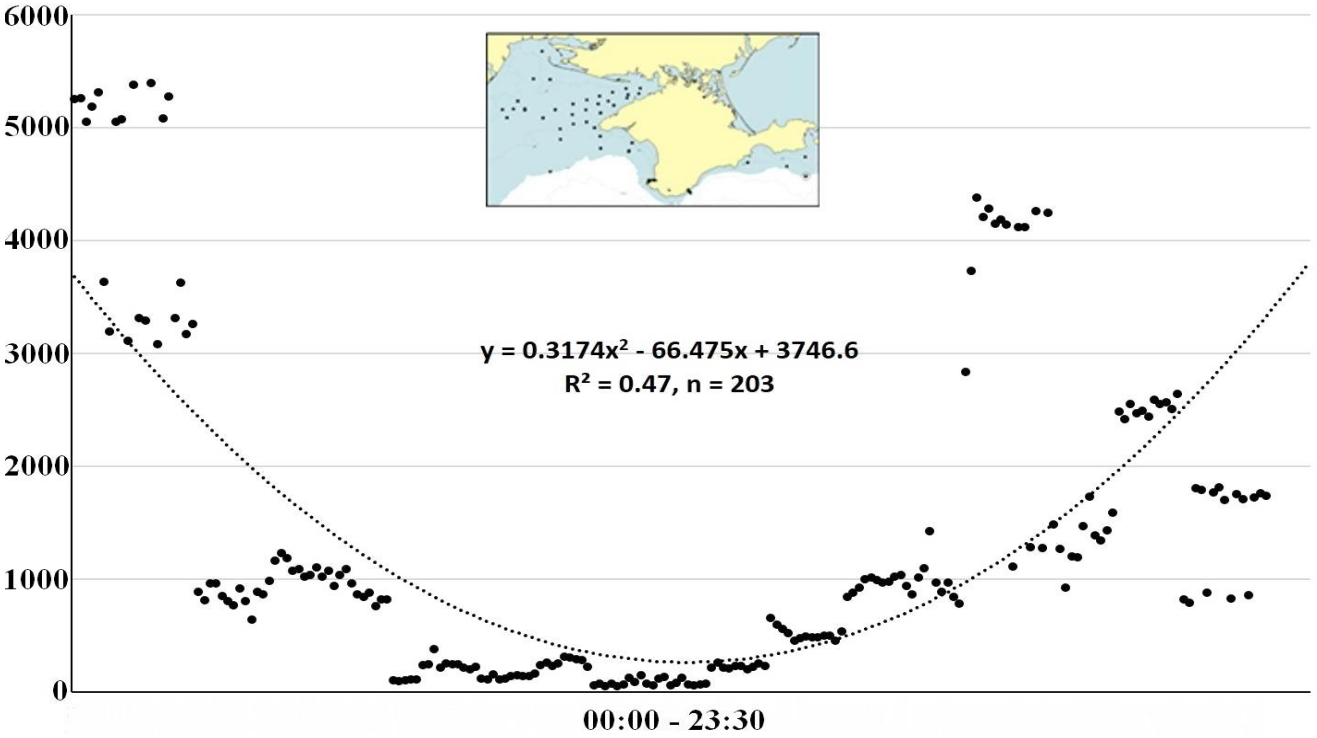

Рисунок 4 – Изменения суточной динамики биолюминесценции прибрежных районов в слое 20-30 м в августе

Исследование сезонной изменчивости прибрежной биолюминесценции в ночное время за период с 2000 по 2021 гг. показало достоверное увеличение светимости вод в летне-осеннее время. Увеличение интенсивности ПБ в исследованных водах в феврале–марте обусловлено, вероятно, улучшением снабжения биогенными элементами поверхностных вод и значительным повышением содержания усвояемого органического вещества.

Для анализа сезонной изменчивости интенсивности ПБ использованы материалы ежемесячных измерений 2011 г. Для исследования ветро-волнового режима использованы ряды наблюдений на морской гидрометеорологической станции Херсонесский маяк. Основные направления ветра над юго-западной частью Крыма, как и над всем Черным морем, определяются распределением атмосферного давления в различные сезоны. В холодное время года под влиянием циклонической области над Средиземным и Черным морями, в западной части Чёрного моря и, соответственно, в Севастопольском регионе преобладает перенос континентального полярного воздуха, сопровождающийся северо-восточными, северными и северо-западными ветрами. Летом в западной части моря влияние Азорского максимума вызывает западные, юго-западные и южные ветры (рис. 5).

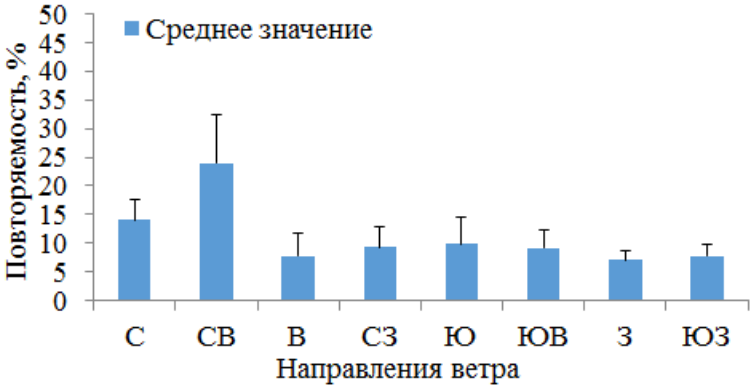

Рисунок 5 – Средние значения повторяемости ветров разных направлений в течение 2011 г. на метеостанции Херсонесский маяк. Вертикальные линии +σ

В открытом море в большинстве случаев наблюдали бимодальную структуру профилей биолюминесценции (рис. 6).

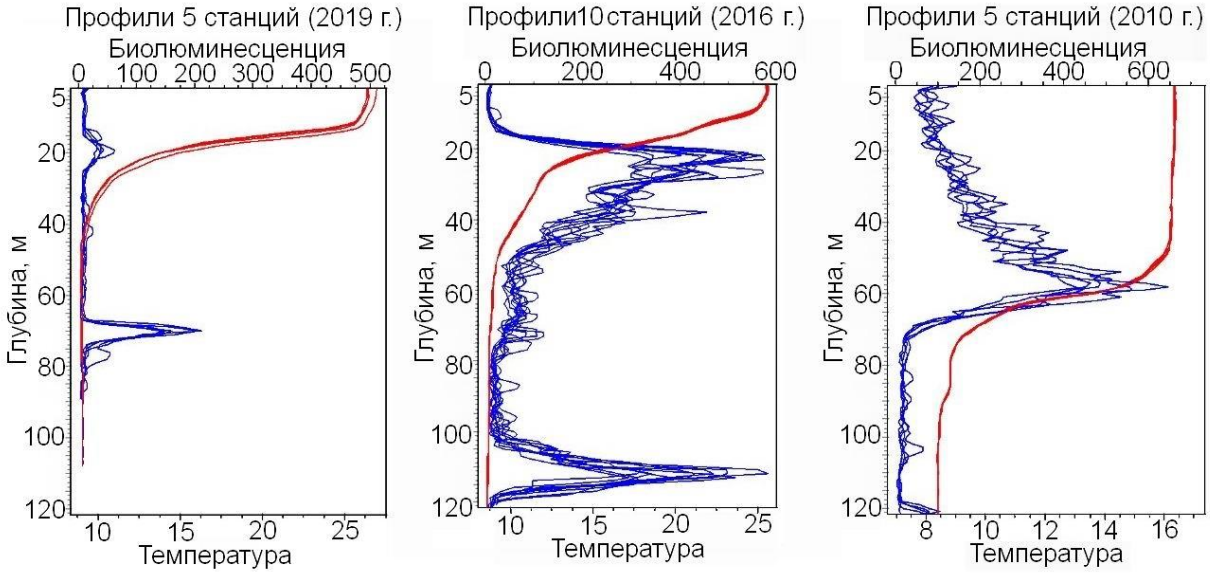

Рисунок 6 – Бимодальные профили биолюминесценции в глубоководных районах Чёрного моря (период 2010 – 2019 гг.)

В центральных районах моря большинство глубинных пиков приходится на слой 70-80 м, а в зоне основного чёрноморского течения пики заглубляются до глубины 110-120 м. Такая структура вертикального распределения нижних пиков свечения соответствовала вертикальной структуре изооксигены 0,2 мл·л$^{-1}$ (рис. 7).

Вертикальное распределение зоопланктона в слоях вблизи РК приурочено к горизонтам с четко выраженным содержанием растворенного кислорода. Для копепод *Calanus euxinus* Hulsemann эта граница находилась между 0,22 и 0,26 мл·л$^{-1}$; для ктенофоры *Pleurobrachia pileus* (Müller, 1776) – составляла 0,45-0,6 мл·л$^{-1}$; а для хетогнат *Sagitta setosa* (Müller, 1847) – находилась в пределах 0,35-0,5 мл·л$^{-1}$. Важной особенностью распределения зоопланктона была граница 0,2-0,5 мл·л$^{-1}$, которую М.В. Флинт определил как нижнюю границу жизни для

зоопланктона (Флинт, 1989). В центре моря эта граница проходит на глубине пиков свечения у РК (79-80 м), а в зоне ОЧТ – она заглубляется до 110-120 м.

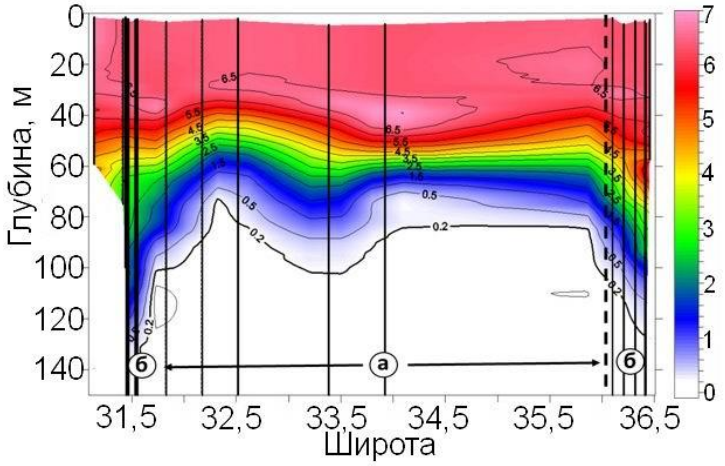

Рисунок 7 – Распределение кислорода в слое 0-150 м Чёрного моря в центральной глубоководной зоне (а) и районах континентального склона (б). Изооксигена 0,2 мл·л$^{-1}$ – нижняя граница распределения зоопланктона (Флинт, 1989)

Видеонаблюдения, выполненные в районе западной халистазы в слое 7-130 м со средним интервалом в 2 часа, показали, что плевробрахии совершали небольшие вертикальные суточные миграции в пределах 30-75 м. В период с 8^{00} до 14^{00} они формировали плотное скопление на горизонте 71-75 м, но уже в 16^{00} они практически исчезали с этой глубины и поднимались в слой 50-60 м. С 17^{00} вечера до 4^{00} утра они уже широко рассредоточивались в слое 30-60 м с максимумом на глубине 30-50 м.

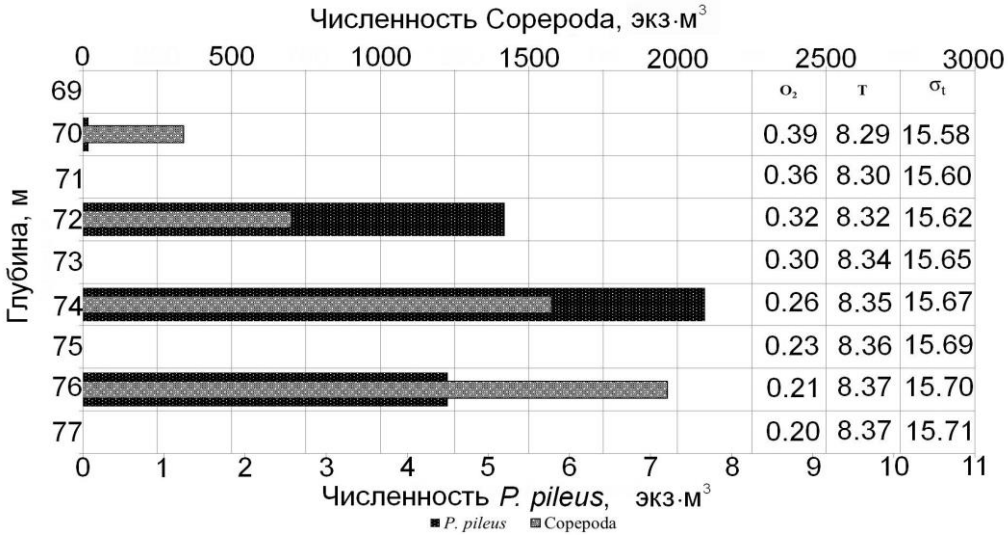

Рисунок 8 – Вертикальное распределение численности гребневиков плевробрахий и копепод на станции P0014 в дневное время 15.11.2013 в слое 70-77 м: O_2 – кислород, мл·л$^{-1}$; T – температура, ^{o}C; σ_t – условная плотность

Прицельные дневные обловы MultiNet через каждые 2 м в слое 69-77 м показали, что днём на расстоянии 10 м над РК наблюдалась слоистая структура распределения зоопланктона (рис. 8). Плевробрахии распределены в слое 71-77 м с максимумом 8 экз·м$^{-3}$ на глубине 71-73 м (при концентрации кислорода 0,30-0,36 мл·л$^{-1}$). На два метра глубже (75-77 м) гребневики исчезали и начиналось плотное скопление их пищи – рачков копепод, с максимумом около 2000 экз·м$^{-3}$ при концентрации кислорода 0,2-0,23 мл·л$^{-1}$. С глубины 86 м начиналась «мертвая зона» РК в виде «молочного слоя», состоящего из частиц мёртвой органики.

До недавнего времени считали, что автохтонный житель Чёрного моря – гребневик *P. pileus* не является светящимся видом (Haddock, 1995), поэтому его биолюминесценция не была изучена. Однако недавние лабораторные эксперименты О.В. Машуковой (Машукова, 2018) показали, что этот вид также интенсивно светится, как и прочие гребневики. Анализ ночной серии проб на той же станции (0-69, 69-71, 71-73, 73-75 и 75-77 м) показал, что численность гребневиков в слое 71-73 м уменьшилась до 0,06 экз·м$^{-3}$ и существенно возросла (до 1,12 экз·м$^{-3}$) в слое 0-69 м (табл. 1).

Таблица 1 – Дневное и ночное вертикальное распределение гребневика плевробрахии по результатам буксировок MultiNet и измерений Pump CTD на станции P0014

Время	Глубина (м) / тип лова	Численность, инд.·м$^{-3}$	Биомасса, мг·м$^{-3}$	Концентрация кислорода, мл·л$^{-1}$
День				
15:15:00	75-77 / горизонтальный	0,074	0,466	0,23–0,20
15:25:00	73-75 / горизонтальный	5,217	43,292	0,30–0,23
15:35:00	71-73 / горизонтальный	**7,669**	**64,859**	0,36–0,30
15:45:00	69-71 / горизонтальный	4,516	36,395	0,52–0,36
15:55:00	0-69 / косой	0,489	3,099	6,55–0,36
Ночь				
0:52:00	75-77 / горизонтальный	0,006	0,047	0,24–0,20
1:03:00	73-75 / горизонтальный	0,049	0,313	0,30–0,24
1:14:00	71-73 / горизонтальный	**0,063**	**0,341**	0,41–0,30
1:35:00	69-71 / горизонтальный	0,070	0,379	0,49–0,41
1:40:00	0-69 / косой	**1,117**	**8,762**	6,55–0,49

Логично предположить, что если светящиеся гребневики собираются днем в плотный слой над РК, то и интегральная биолюминесценция в этом слое также должна иметь суточную ритмику: возрастать днём и уменьшаться ночью. Для проверки этого предположения автором использованы данные суточной станции 116 рейса НИС «Академик Ковалевский», выполненной в этом же районе приблизительно в тот же сезон в 1989 г. Исследование 170 профилей

биолюминесценции показало, что ночной максимум свечения (1008 пВт·см$^{-2}$·л$^{-1}$) приходился на верхний квазиоднородный слой (рис. 9).

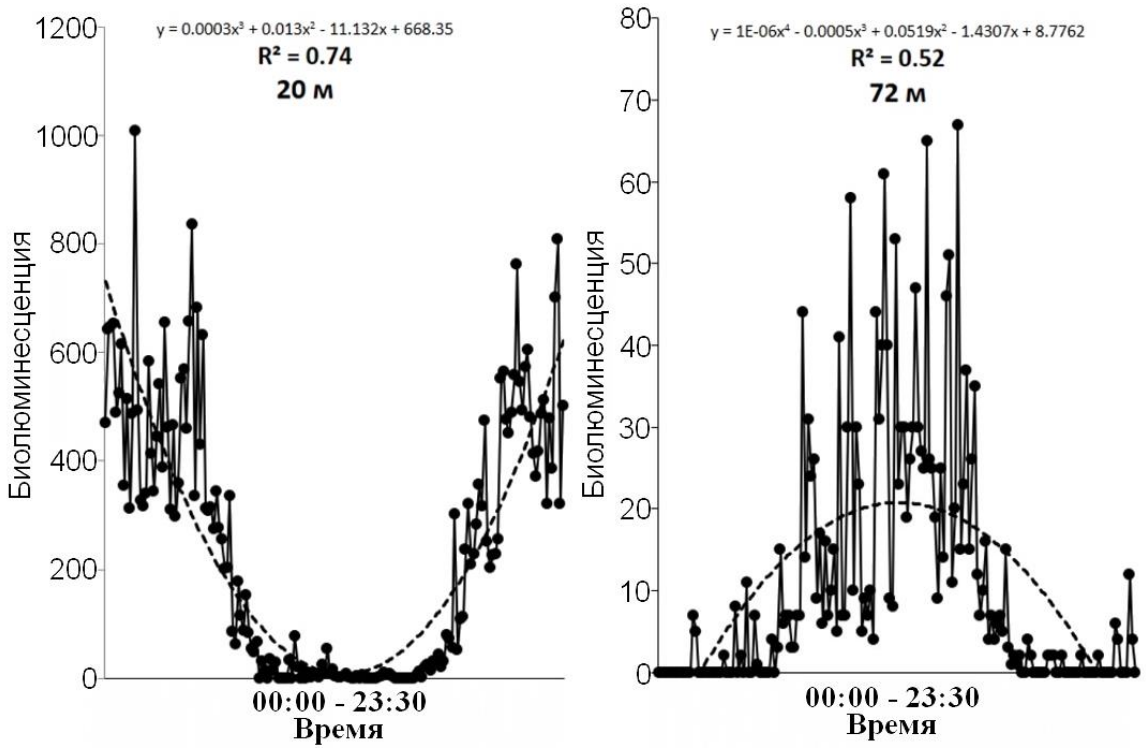

Рисунок 9 – Суточная динамика изменчивости интенсивности биолюминесценции (пВт см$^{-2}$·л$^{-1}$) у поверхности (20 м) и у нижней границы кислородной зоны (72 м): по данным суточной станции 116 рейса НИС «Академик Ковалевский» (пунктир – полиномиальный тренд второй степени)

Дневной пик свечения у РК наблюдали на глубине 72 м (67 пВт·см$^{-2}$·л$^{-1}$). Для выяснения распространенности дневных пиков свечения у РК исследованы 1366 профилей биолюминесценции (160 станций, относительно равномерно распределенных по всей центральной зоне моря, ограниченной изобатой 2000 м), выполненных в период с 1974 по 2020 гг. в 20 рейсах НИС «Академик Ковалевский» и «Профессор Водяницкий» в центральных глубоководных районах моря.

Бимодальные профили (с пиками у поверхности и у нижней границы кислородной зоны) в дневное время наблюдали в 96,77% случаев. В центральных зонах халистаз в 60 % случаев нижний дневной пик приходился на слой 70-75 м. У берегов Крыма и Кавказа, где изобата 2000 м подходит близко к берегу, наблюдали более глубокие положения дневных пиков биолюминесценции (90-110 м), что, вероятно, связано с влиянием ОЧТ, в зоне которого РК заглубляется. Ночью бимодальные профили биолюминесценции наблюдали только у поверхности в верхнем квазиоднородном слое (ВКС) и у нижней границы термоклина в 46,5 %, что, вероятно, связано с тем, что в ВКС светится

фитопланктон, а у нижней границы термоклина – плевробрахии, мигрирующие ночью в этот слой. Миграции плевробрахий в море, вероятно, прекращаются зимой, когда они остаются на глубине. Исследования показали, что суточные миграции этих светящихся гребневиков в море действительно существуют: днем они формируют слой над редоксклином, непосредственно над плотным слоем копепод.

Синхронные измерения биолюминесценции и обловы планктонной сетью БР (ячея 300 мк) впервые выполнены в 113 рейсе НИС «Профессор Водяницкий». Для этого на станции 22 44°17'.25 N 36°08'.88 E, 0 в 12^{00} сначала выполнены 5 зондирований батифотометром «Сальпа М», которые показали, что на глубине 85-95 м наблюдается мощный пик биолюминесценции до 300 пВт $см^{-2}·л^{-1}$. После этого выполнены 2 лова планктонной сетью с замыканием в слое 85-95 м в середине дня и в тёмное время суток (рис. 10).

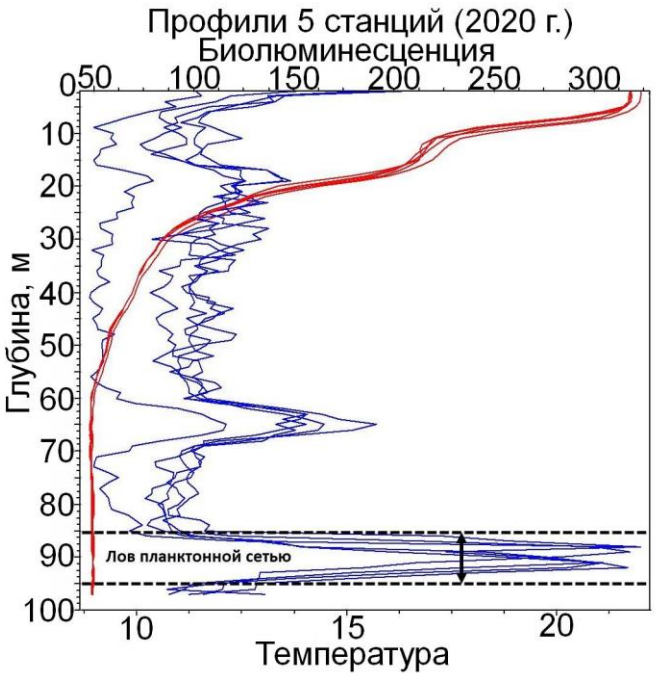

Рисунок 10 – Вертикальный профиль распределения биолюминесценции и температуры на станции 220 в 113 рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в 12^{00} 13 июня 2020 г.

Анализ содержимого планктонных проб показал, что в дневное время на глубине 80-90 м гребневики *P. pileus* сосредоточены с плотностью 1,5 $экз·м^{-3}$. В ночное время в этом слое ктенофор не было, и пик биолюминесценции также отсутствовал. Во всех образцах, собранных вблизи РК, скоплений *Noctiluca* не наблюдали.

Глава 4 Исследование биолюминесценции черноморского гребневика *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776). Исследования *in situ* проводили в 33

рейсе НИС «Мария С. Мериан», 100, 102, 105, 108, 113 и 116 рейсах НИС «Профессор Водяницкий». Использовали видеокамеры, с одновременным отбором проб воды в режиме реального времени из зоны наблюдений, горизонтальные буксировки многоразовых сетей, вертикальные обловы планктонными сетями. Зондирования, выполненные в 113 и 116 рейсах, показали, что скопления плевробрахий действительно светятся. Установлено, что биолюминесценция у РК обладает суточной ритмикой, связанной с миграциями гребневиков: днем она усиливается, когда гребневеки плавно мигрируют к нижней границе кислородной зоны, а ночью это свечение пропадает. Динамика биолюминесценции ктенофор у РК находится в противофазе к таковой в поверхностных слоях, где она связана с биолюминесценцией фитопланктона.

Установлено, что гребневики *P. pileus* имеют значительные сезонные изменения интенсивности биолюминесценции. Причем в летний период они не светились так же, как и в опытах Хеддока и Кейса (1995). Однако в ряде экспериментов в осенне-зимний и весенний периоды *P. pileus* высвечивалась как при механической, так при химической стимуляции. Сезонную вариабельность свечения этого вида можно объяснить как сезонными колебаниями температуры воды в Чёрном море, так и особенностями его экологии: мелкие особи концентрируются в верхней части термоклина, а более крупные – у РК, при концентрации кислорода чуть более 1 мл·л$^{-1}$ (Виноградов, 1987; Лазарева, 1961). Показано, что взрослые особи плевробрахии предпочитают обитать под термоклином вплоть до нижней границы кислородной зоны (Заика, 2012; Ковалев и др., 1993; Mutlu, Bingel, 1999; Melnikov et al., 2021). Для выяснения этого обстоятельства в 116 рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в мае 2021 г. в центре восточной халистазы выполнены эксперименты на материале, собранном планктонной сетью БР (диаметр устья 80 см, ячея 100 мкм) в слое 40-55 м, где на глубине 40-55 м зарегистрирован устойчивый пик биолюминесценции с максимальным значением 4738 пВт см$^{-2}$·л$^{-1}$ (рис. 11).

Планктонную сеть опускали на горизонт 50 м и замыкали посыльным грузом на глубине 40 м. После этого организмы поднимали на поверхность, помещали в сосуд объемом 10 л и переносили в лабораторию для экспериментов. Для исследования светимости гребневиков использовали приборно-лабораторный комплекс «Свет». Определение характеристик биолюминесценции гребневика проводили в дневное время при полной темноте. Конструктивные особенности темновой камеры установки «Свет» и используемых в них кювет позволяли применять химический и механический способ раздражения (стимуляции) биолюминесцентной системы планктонтов.

Первая фаза исследования выполнена на основе механической стимуляции свечения за счет создания потока воды в сосуде с гребневиком. Это вызывало

деформацию клеточных мембран гребневика, возникновение потенциала действия и, как следствие, светоизлучение. Такой тип эксперимента близок к тому, что наиболее часто происходит в природных условиях: биолюминесцентные вспышки вызывает механический стимул в виде сдвигового движения жидкости, причём при переходе тока жидкости от ламинарного к турбулентному, свечение резко возрастает по интенсивности (Токарев, 2006). Вторая фаза экспериментов, основанная на химической стимуляции, выполнена для получения данных о максимальном биолюминесцентном потенциале. Для этого в кювету с гребневиками вводили 96 % этиловый спирт, не более 10 %.

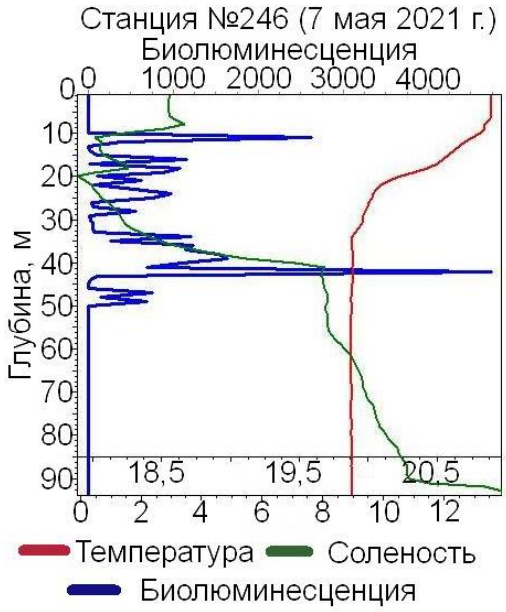

Рисунок 11 – Вертикальный профиль биолюминесценции, температуры и солёности на станции № 246

При исследованиях черноморский гребневик *P. pileus* высвечивался, как при химической, так и при механической стимуляции, однако характер сигналов значимо отличался (рис. 12).

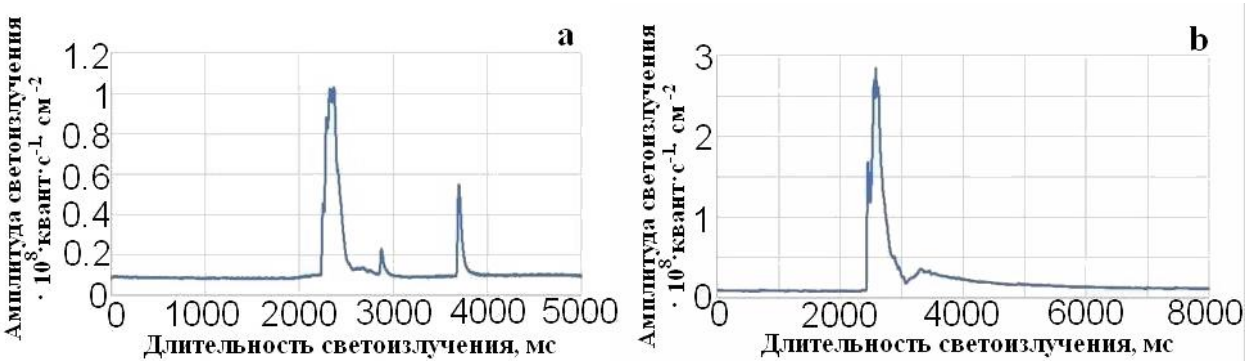

Рисунок 12 – Амплитуда биолюминесцентных пиков *P. pileus* при разных методах стимуляции: а – механическая, б – химическая

Так, амплитуда свечения гребневика при химической стимуляции в 3 раза, а продолжительность в 1,5 раза выше таковой при механической стимуляции.

Данное различие в биолюминесценции гребневиков можно объяснить разной чувствительностью организмов к тому или иному стимулу. Химическая стимуляция *P. pileus* приводит к полному высвечиванию особей, заканчивающемуся их гибелью (Машукова, 2018). Именно этим объясняются высокие показатели амплитуды и энергии светоизлучения при химической стимуляции. Механическая стимуляция в большинстве случаев не приводит к гибели организмов, а лишь раздражает механорецепторные клетки гребневиков, что соответствует природным гидродинамическим стимулам (волнению воды, перемешиванию водных масс и т.д.) по способу и интенсивности воздействия.

Всего в ходе проведения лабораторных исследований на борту НИС «Профессор Водяницкий» в 116 рейсе выполнено 37 экспериментов по высвечиванию гребневиков плевробрахий. Типичные биолюминесцентные сигналы гребневиков не отличаются и представляют собой один–два интенсивных пика с крутым фронтом нарастания, и таким же фронтом затухания, при этом более резкие вспышки большей амплитуды, быстро достигающие максимума и также быстро спадающие, наблюдаются при химической стимуляции. Главным итогом этих работ является предположение, что гребневики создают светящиеся слои у РК. Несмотря на огромный перепад давления и влияние планктонной сети, около трети животных оказались способными светиться.

На данный момент ещё нет конкретного вывода о природе биолюминесценции *P. pileus,* но общий процент светящихся организмов от всего лова составил 32,43 %, что однозначно доказывает, что плевробрахия светится и вносит значительный вклад в интенсивность свечения на больших глубинах у редоксклина.

Глава 5 Биолюминесценция и вселенцы. Климатические изменения в экосистеме Чёрного моря привели к появлению новых светящихся видов-вселенцев (Шушкина и др., 2000). В конце прошлого века ПБ формировалось скоплениями светящихся динофлагеллят (Битюков и др., 1967), которые наряду с другими группами микроводорослей, являются важнейшим компонентом морских экосистем. Однако в начале 1980-х гг. в Чёрном море появился светящийся гребневик-вселенец *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz), что привело к существенному сокращению планктона и кормовой базы рыб. В конце 1990-х гг. в Чёрное море появился другой светящийся гребневик *B. ovata* – хищник, потребляющий первого вселенца (Дацык и др., 2012). Оба этих вида интенсивно светятся и в случае образования скоплений существенно меняют интенсивность ПБ.

Для анализа влияния вселенцев на ПБ использовали данные биофизического мониторинга за период с 2010 по 2014 гг. (ежемесячные измерения на траверзе б. Круглая), информацию по многолетней динамике численности и биомассы гребневиков в той же точке, а также данные многолетних спутниковых измерений

температуры поверхностной воды в районе за период 1982 – 2017 гг. с пространственным разрешением – 0,0417° по широте и долготе. Установлено, что в исследуемом районе зафиксирован устойчивый тренд повышения температуры поверхности моря (рис. 13), что благоприятствовало появлению тепловодных вселенцев. Гребневик *M. leidyi* попал в Чёрное море в 1986 г. (Цихон-Луканина и др., 1993), позже, в 1997 г., появился другой вселенец *B. ovata*, который питается преимущественно гребневиком *M. leidyi* (Шушкина и др., 2000).

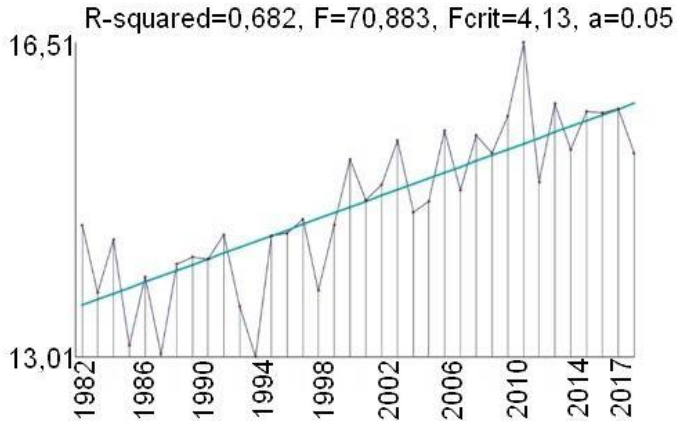

Рисунок 13 – Среднегодовые значения температуры поверхности моря в °С, рассчитанные за период 1982 – 2017 гг. с пространственным разрешением 0,0417° по широте и долготе

В настоящее время установился баланс между этими двумя светящимися видами: гребневик *B. ovata* даёт пик численности осенью и значительно сокращает численность *M. leidyi*.

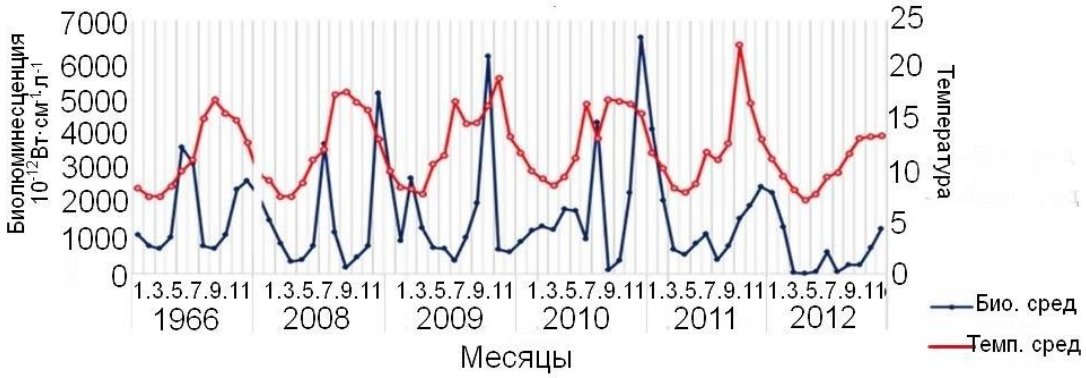

Рисунок 14 – Межгодовая 1966, 2008-2012 гг. динамика биолюминесценции и температуры воды в прибрежной акватории г. Севастополя (показаны средние значения биолюминесценции и температуры в 55 м слое зондирования)

До сих пор не было ясно, как пики развития этих видов в прибрежье сказываются на свечении вод. Поэтому были сопоставлены данные по

биолюминесценции с данными об обилии этих двух видов (Аболмасова и др., 2012) (рис. 14, 15).

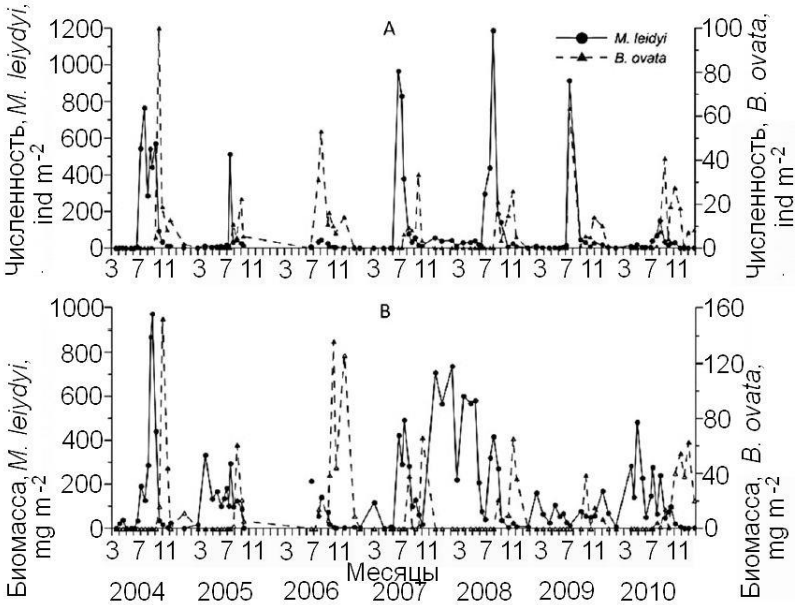

Рисунок 15 – Межгодовая динамика численности (А) и биомассы (В) *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* (Abolmasova et al., 2012)

Для проведения корреляционно – регрессионного анализа отобраны три выборки данных, полученных в результате исследований в шельфовых районах крымского прибрежья у Севастополя. Исследована численность и биомасса желетелых *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*; в тех же районах получены данные по интенсивности биолюминесценции. Установлено, что при увеличении численности *M. leidyi* биолюминесценция вод уменьшается, а при увеличении численности гребневиков *B. ovata* биолюминесценция возрастает (так как *M. leidyi* является основной кормовой базой для *B. ovata*) (рис. 16).

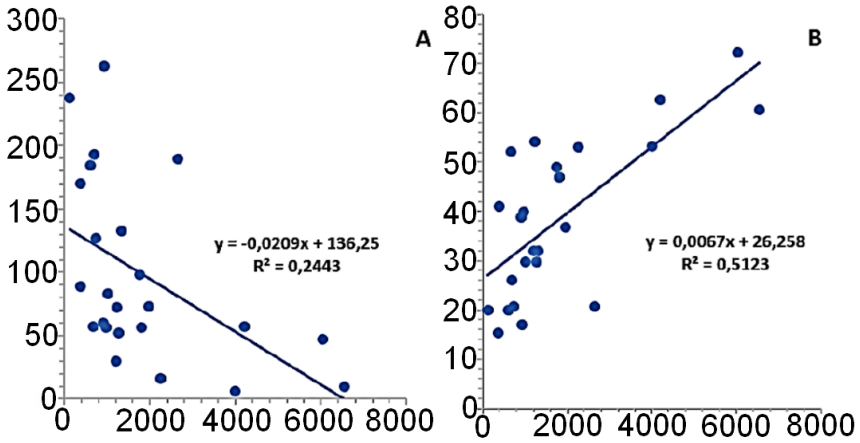

Рисунок 16 – Зависимость биолюминесценции от биомассы гребневиков: А – *Mnemiopsis leidyi*; В – *Beroe ovata* (для слоя 0-10 м)

По сравнению с 60-70 годами прошлого века, в последние годы произошло существенное изменение интенсивности свечения вод из-за массового появления тепловодных гребневиков-вселенцев *M. leidyi* и *B. ovata*. Помимо обычных сезонных пиков свечения весной и осенью, вспышки свечения воды наблюдаются также и в летнее время. Некоторые сдвиги в сезонной интенсивности поля биолюминесценции отмечены при аномальных изменениях ветра и температуры воды.

ВЫВОДЫ

1. В прибрежных районах Чёрного моря биолюминесценция отмечена в ночное время в виде одномодальных пиков с максимумом в слое термоклина. В глубоководных районах, помимо поверхностных пиков в слое термоклина в ночное время, обнаружены «глубинные» пики свечения у редоксклина. Глубина этих пиков в центральной части моря находится в слое 70-75 м, в зоне основного черноморского течения эти пики опускаются до глубины 90-120 м. Таким образом, вертикальная структура ПБ прибрежных и глубоководных районов моря имеет существенные отличия.
2. Определён видовой состав светящихся планктонных организмов в слоях повышенной интенсивности биолюминесценции. Поле биолюминесценции в Чёрном море формируется не только светящимся фитопланктоном, но и некоторыми желетелыми, такими как *Pleurobrachia pileus, Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*.
3. Гребневики-вселенцы существенно изменили годовую изменчивость биолюминесценции в Чёрном море: интенсивность свечения вод увеличивается в период сезонного пика развития гребневика *B. ovata*, потребляющего *M. leidyi*. Экспериментально доказана способность слоёв плевробрахий у редоксклина создавать нижний пик биолюминесценции.
4. Глубинные пики свечения за пределами фотической зоны связаны с наличием плотных скоплений зоопланктона у редоксклина, который располагается в узких по вертикали слоях в зависимости от чувствительности к предельным концентрациям кислорода.
5. Пики свечения у редоксклина имеют обратную суточную динамику по сравнению с поверхностью: интенсивность свечения возрастает к середине дня, когда зоопланктон мигрирует в глубину и концентрируется в слое редоксклина.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. **Мельник А. В.,** Мельников В. В., Мельник Л. А., Машукова О. В. Influence of invader ctenophores on bioluminescence variability off the coast of Western Crimea // Морской биологический журнал. 2020. Т. 5, № 2. С. 67-75. https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.2.06 (Scopus)
2. **Мельник А. В.,** Токарев Ю. Н., Белогурова Ю. Б., Георгиева Е. Ю., Жук В. Ф., Силаков М. И. Роль абиотических и биотических факторов в формировании сезонной изменчивости поля биолюминесценции Азовского моря // Морской биологический журнал. 2018. Т. 3, № 2. С. 64-72. https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.05 (Scopus)
3. V. Melnikov, **A. Melnik**, O. Mashukova, S. Kapranov, L. Melnik. Bioluminescence of ctenophores near the boundary of oxygen depleted waters at the redoxcline of the Black Sea. // Luminescence. 2021. Vol. 36, iss. 4. P. 1063-1071. https://doi.org/10.1002/bio.4037 (Scopus, WoS)
4. **Мельник А. В.** База гидробиофизических данных рейс № 79 НИС «Академик Мстислав Келдыш»: св-во о гос. рег. базы данных 2020622375 Российская Федерация; № 2020622284.
5. **Мельник А. В.** База гидробиофизических данных рейс № 42 НИС «Академик Борис Петров»: св-во о гос. рег. базы данных 2019621040 Российская Федерация; № 2019620397.
6. **Мельник А. В.,** Белогурова Ю. Б. База гидробиофизических данных рейс №102 НИС «Профессор Водяницкий»: св-во о гос. рег. базы данных 2019621078 Российская Федерация; № 2019620400
7. **Мельник А. В.,** Белогурова Ю. Б. База гидробиофизических данных рейс №105 НИС «Профессор Водяницкий»: св-во о гос. рег. базы данных 2019621079 Российская Федерация; № 2019620402
8. **Мельник А. В.,** Белогурова Ю. Б., Мельников В. В. База данных «Биолюминесценция Мирового океана»: св-во о гос. рег. базы данных 2019621029 Российская Федерация; № 2019620398.
9. **Мельник А. В.,** Белогурова Ю. Б. База гидробиофизических данных Чёрного и Азовского моря: св-во о гос. рег. базы данных 2021620547 Российская Федерация; № 2021620139

Публикации в других рецензируемых изданиях

10. Мельников В.В., **Мельник А.В.**, Мельник Л.А., Белогурова Ю.Б., Жук В.Ф. Историческая база данных по морской биолюминесценции. Системы контроля окружающей среды. 2018. № 12 (32). С. 44-51

11. **Мельник А. В.,** Белогурова Ю. Б. Сезонная изменчивость поля биолюминесценции у берегов Кавказа в 2018 г. // Системы контроля окружающей среды. 2019. Вып. 2 (36). С. 100-106.
12. **Мельник А. В.,** Георгиева Е. Ю., Мельник Л. А. Изменивость пространственного распределения биолюминисценции и фитопланктона в фотическом слое Чёрного моря летом 2018 г. // Системы контроля окружающей среды. 2019. Вып. 3 (37). С. 120-126.
13. **Мельник А. В.,** Мельников В. В., Серебренников А. Н., Мельник Л. А., Машукова О. В. Характеристики поля биолюминесценции в прибрежье Севастополя: результаты многолетнего мониторинга // Системы контроля окружающей среды. 2019. Вып. 1 (35). С. 79-87.
14. Мельников В. В., Игнатьев С. М., Мельник Л. А., Еремеев Л. А., **Мельник А. В**. База данных по макропланктону Чёрного моря // Системы контроля окружающей среды. 2018. Вып. 11 (31). С. 29–35.

Публикации в сборниках материалов и тезисов конференций

15. **Мельник А.В.,** Токарев Ю.Н., Белогурова Ю.Б., Георгиева Е.Ю., Жук В.Ф., Силаков М.И. Сезонная изменчивость поля биолюминесценции Азовского моря //Pontus Euxinus 2017: тез. X Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем, в рамках проведения Года экологии в Российской Федерации. Севастополь, 2017. С. 143-145.
16. Л.А. Мельник, В.В. Мельников, **А.В. Мельник /** Автоматизированная система для обработки и хранения данных по макропланктону Чёрного моря // Гидрометеорология и экология: научные и образовательные достижения и перспективы развития: тр. Всерос. конф. к 70-летию со дня рожд. засл. деятеля науки, д-ра физ.-мат. наук, проф. Льва Николаевича Карлина. Санкт-Петербург: Аграф +, 2017. С. 342-343.
17. Мельников В. В., **Мельник А. В.**, Мельник Л. А. Особенности биолюминесценции у нижней границы кислородной зоны в центре Чёрного моря // Системы контроля окружающей среды – 2019: тез. докл. Междунар. науч.-техн. конф., Севастополь, 12–13 сентября 2019 г. ИПТС, 2019. С. 121.