

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Федеральный исследовательский центр  
«Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»

*На правах рукописи*

**МЕЛЬНИК  
АЛЕКСАНДР ВАЛЕРЬЕВИЧ**

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В  
ПРИБРЕЖНЫХ И ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЁРНОГО МОРЯ**

Специальность 1.5.16 – Гидробиология

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук  
ведущий научный сотрудник  
Машукова Ольга Владимировна

Севастополь 2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ.....</b>	<b>4</b>
<b>ГЛАВА 1 ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПЛАНКТОНА И БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ.....</b>	<b>11</b>
1.1 Исследования второй половины XIX – начала XX века.....	15
1.2 Исследования второй половины XX века .....	17
1.3 Биолюминесценция Чёрного моря.....	20
1.3.1 Прибрежные районы .....	20
1.3.2 Глубоководные районы.....	23
1.4 Совершенствование приборов и методов.....	25
1.4.1 Приборы.....	25
1.4.2 Методы.....	27
<b>ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....</b>	<b>31</b>
2.1 Материал.....	31
2.2 Методика получения данных.....	32
2.3 Базы данных.....	34
2.4 Мониторинговые исследования .....	39
2.5 STD зонды и планктонные сети .....	41
2.6 Экспериментальные исследования .....	44
2.7 Методы анализа и статистической обработки данных .....	45
<b>ГЛАВА 3 ПРОСТРАНСТВЕННО – ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ ЧЁРНОГО МОРЯ .....</b>	<b>50</b>
3.1 Прибрежные районы.....	50
3.1.1 Структура поля биолюминесценции прибрежных районов....	50
3.1.2 Суточная динамика биолюминесценции .....	52

3.1.3 Сезонные изменения.....	54
3.1.4 Результаты мониторинговых исследований. ....	55
3.2 Глубоководные районы.....	68
3.2.1 Структура поля биолюминесценции .....	68
3.2.2 Структура водных масс и биолюминесценция.....	70
3.2.3 Биолюминесценция у редоксклина и зоопланктон.....	75
<b>ГЛАВА 4 ИССЛЕДОВАНИЕ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ ЧЕРНОМОРСКОГО ГРЕБНЕВИКА <i>PLEUROBRACHIA PILEUS</i> (O. F. MÜLLER, 1776) .....</b>	<b>82</b>
<b>ГЛАВА 5 БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ И ВСЕЛЕНЦЫ.....</b>	<b>92</b>
5.1 Спутниковые данные по побережью Севастополя .....	92
5.2 Влияние вселенцев.....	95
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>103</b>
<b>ВЫВОДЫ.....</b>	<b>105</b>
<b>СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ .....</b>	<b>106</b>
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>108</b>
<b>Приложение А.....</b>	<b>130</b>

## ВВЕДЕНИЕ

**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 [125]. 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 [6]. 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 [131]. 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 поля биолюминесценции 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 [128]. 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 [115, 117, 6, 17, 19], 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 [82]. До этого исследования биолюминесценции в Чёрном море проводили лишь эпизодически как в прибрежных, так и в открытых водах [130]. ПБ исследовали в Чёрном море только в фотической зоне, исходя из допущения о том, что свечение вызывают преимущественно динофитовые водоросли [130]. 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 концепция 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, 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 производились 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 выполнялись 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 среды 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 ячеей 300 мкм).

Основные положения, выносимые на защиту.

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

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

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

4. Годовая изменчивость поля биolumинесценции 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 поля биолюминесценции 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 текста, 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.

## ГЛАВА 1 ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПЛАНКТОНА И БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Одной из основных, традиционных задач гидробиологии является изучение изменений пелагических экосистем под влиянием изменений условий среды и деятельности человека. Однако, несмотря на долгую историю исследований Мирового океана, многие аспекты изменений его экосистем трактуются по-разному. Универсальным индикатором состояния морских экосистем является биолюминесценция [124, 125, 165]. Исследование динамики характеристик биолюминесценции водной толщи при помощи батифотометров используется для выявления общих закономерностей функционирования планктонных сообществ, а также причин, вызывающих их изменчивость во времени и пространстве.

Первая инструментальная регистрация биолюминесценции в толще пелагиали произошла случайно: Б. Боден и Е. Кампа [152, 153, 168] погружали аппаратуру с использованием фотоумножителей для определения границы исчезновения солнечного света и, к удивлению исследователей, с глубин более 250 м стали фиксировать яркие вспышки света, которые могли давать только морские организмы. В 1956 году в стробоскопической лаборатории Массачусетского технологического института, по заказу Института океанографии Монако, спроектирована и построена люминесцентная камера (Рисунок 1). Она была разработана для работы на любой глубине до 6000 метров [158, 159]. Длина пленки, используемой во время каждого опускания, составляла 800 кадров. Прибор успешно прошел испытания на борту научно-исследовательского судна «Crawford» и судна береговой охраны «Cutter Yamacraw» летом 1957 года. Камера использовалась также на НИС «Calypso» и «Winnaretta Singer» Института океанографии Монако в Средиземном море летом 1958 года. Образец фотографий организмов, полученных при помощи люминесцентной камеры, представлены на рисунке 2 [154].

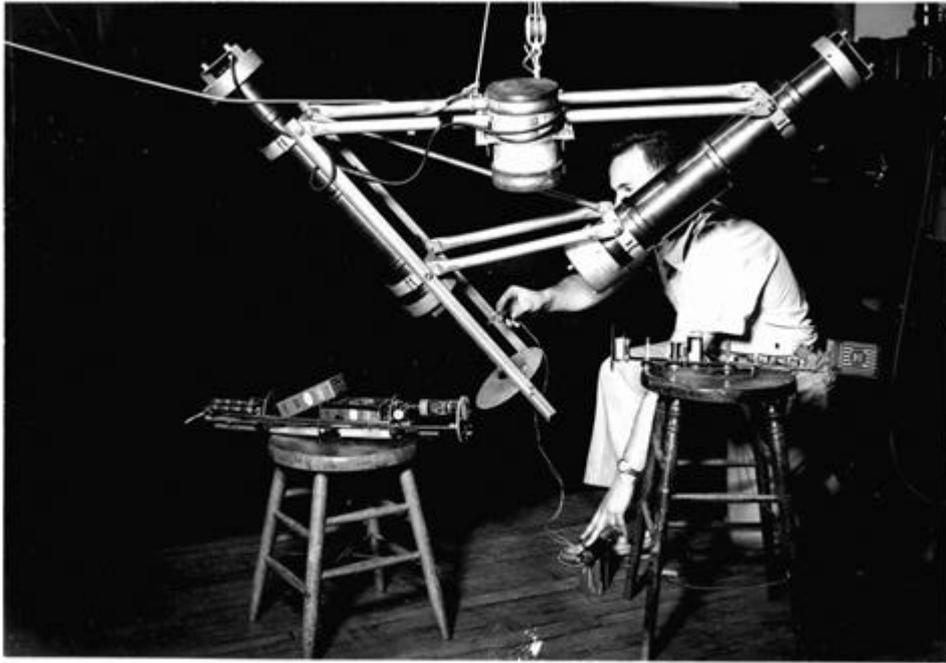


Рисунок 1 – Люминесцентная камера

В результате этих исследований установлено, что многие морские животные обладают светоизлучающими органами (фотофорами). Кроме того, некоторые виды применяют и другие механизмы генерации свечения, используя симбиотических бактерий или выбросы люминесцентных облаков [153]. В настоящее время свойство излучать живой свет описано у представителей более чем двадцати восьми отрядов животных и растительных организмов [37, 38, 165].

В формировании поля биолюминесценции принимают участие несколько различных групп организмов [38, 39] :

- Бактерии (Bacteria)
- Простейшие (Protozoa)
- Динофлагелляты (Dinophyta)
- Грибы (Fungi= Mycota)
- Кишечнополостные (Coelenterata)
- Моллюски (Mollusca)
- Иглокожие (Echinodermata)
- Кольчатые черви (Annelides)

- Ракообразные (Crustacea (Arthropoda))
- Оболочники (Urochordata)
- Рыбы (Teleostei [Craniata (= Vertebrata)])

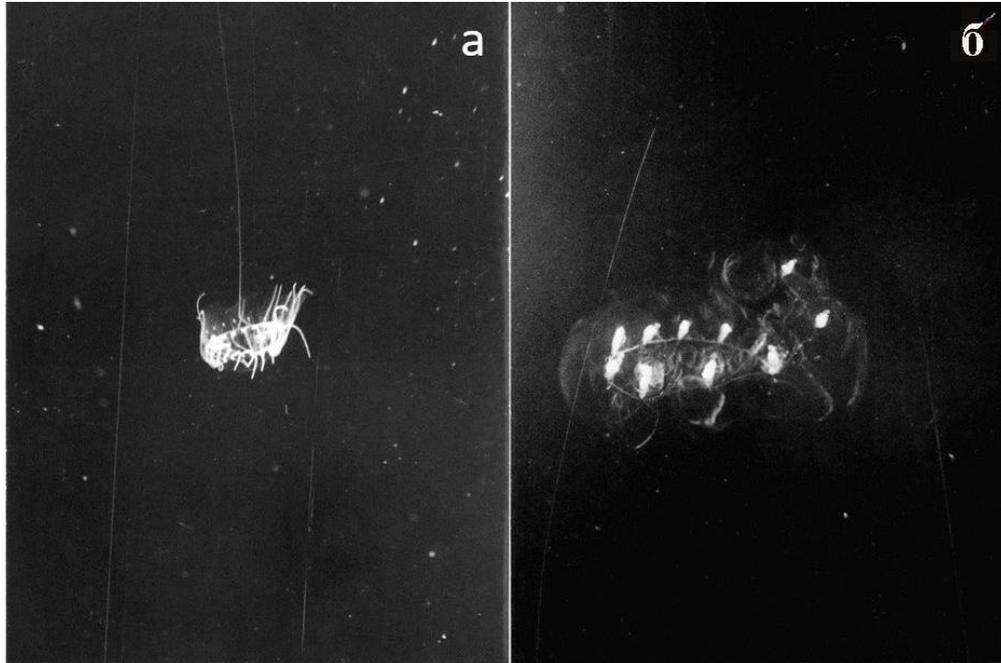


Рисунок 2 – а - свечение сифонофоры (*Siphonophora*) около 6 см в диаметре, глубина около 100 м, 170 миль к востоку от мыса Хаттерас, б - свечение медузы около 1 см в диаметре, глубина около 100 м, восточная часть Мексиканского залива

Численность, распространение, распределение по глубине и условия возбуждения биолюминесценции у светящихся организмов различны. Неодинаковы и характеристики их светоизлучения (интенсивность, длительность, спектральный состав) и вклад в свечение моря [5, 39, 165, 167]. Многие авторы считают, что ведущую роль в формировании морской биолюминесценции в фотическом слое создают различные фракции планктонных организмов [6, 9, 39, 47, 130, 164, 178]. Планктонное сообщество служит важнейшей продукционной характеристикой пелагиали, основанием трофической пирамиды океанической

экосистемы [29], а также планктон оказывает непосредственное влияние на физико-химические свойства водной среды [180].

Фитопланктон – одна из самых распространенных и хорошо изученных групп водорослей, имеет большую видовую насыщенность. Обитает в фотической зоне водоёмов, населяя толщу воды [76, 77]. Фитопланктон производит основную массу органических веществ, за счет которых через пищевые цепи может существовать весь остальной животный и растительный мир водной среды [3]. Зоопланктон является многочисленной группой планктонных организмов в водной среде и имеет огромное экологическое и хозяйственное значение. Он потребляет формирующееся в водоемах и приносящееся извне органическое вещество, тем самым связан с процессами самоочищения водоемов и водотоков. Эти организмы составляют основу питания многих видов рыб и часто служат экспрессным индикатором для оценки качества воды. В Мировом океане в составе зоопланктона доминируют ракообразные (главным образом, веслоногие), многочисленные простейшие (радиолярии, фораминиферы, инфузории), кишечнополостные (медузы, сифонофоры), гребневики, оболочники (сальпы, пирсомы, аппендикулярии), икра и личинки рыб, личинки разных беспозвоночных, в том числе многих бентосных животных. В настоящее время существуют различные классификации планктона, среди которых наиболее общепринятой является его размерная классификация (которую мы используем в данной работе): мегапланктон (0,2 - 2 м); макропланктон (0,02 - 0,20 м); мезопланктон (0,0002 - 0,02 м); микропланктон (20 - 200 мкм); нанопланктон (2 - 20 мкм); пикопланктон (0,2 - 2 мкм); фемтопланктон (<0,2 мкм). Максимальное видовое разнообразие всех форм планктона и биолюминесцентом присуще теплым, тропическим водам океана, в более холодных широтах видовое разнообразие резко сокращается [129].

В настоящее время уже опубликованы обширные списки светящихся организмов планктона, описаны основные параметры светоизлучения некоторых из них [13, 37, 39, 46, 48, 127, 173, 177, 179]. Способность к свечению проверена у 364 видов фито и зоопланктона, из которых 164 оказались биолюминесцентами

[5, 13, 45, 48, 127]. Считается, что основной вклад в создание ПБ в большинстве регионов Мирового океана вносят планктонные водоросли. Роль зоопланктона в формировании пиков глубоководной биолюминесценции еще недостаточно исследована [164].

Возможность провести сравнительный анализ динамики и структуры полей биолюминесценции в открытых и прибрежных районах Чёрного моря появилась относительно недавно. Лишь несколько лет назад начались систематические исследования северной части Чёрного моря на основе регулярной сетки мониторинговых станций. До этого исследования биолюминесценции в Черном море проводились эпизодически, в разных районах и в разное время. Число этих станций не обеспечивало необходимую достоверность результатов. Считалось, что ПБ в Черном море регистрировалось только в фотической зоне в следствие свечения динофитовых водорослей. На зарегистрированные «глубинные» пики (на 70 - 120 м) не обращали внимания, считая их ошибкой.

Исследования, выполненные автором, показали, что эти эпизодические сведения о «глубинном» свечении были лишь сигналами о новом, еще не описанном явлении: интенсивном свечении вод у редоксклина (РК). Новые данные свидетельствуют о том, что существующие до настоящего времени представления о биолюминесценции вод Чёрного моря подлежат коррекции, особенно, если говорить о закономерностях генерации и структуре ПБ в прибрежье и открытых водах. История исследований планктона Чёрного моря неразрывно связана с изучением его состава, распределения и экологических параметров, одним из которых является биолюминесценция. Поэтому рассмотрим кратко основные этапы исследований планктона, которые привели к разработке и использованию методов его регистрации на основе биолюминесценции.

**1.1 Исследования второй половины XIX – начала XX века.** Начиная с 1868 г. до начала прошлого века исследования планктона в Чёрном море выполнялись с целью изучения его фаунистического состава, морфологии, эмбриологии и биогеографии [40, 72, 88, 107, 144]. В 1890 г. Андрусов Н.И.

открыл основную особенность вод Чёрного моря: показано, что кислород присутствует только в тонком поверхностном слое (80 - 200 м) вод.

*«Глубокомерные экспедиции» 1890 – 1894 гг.* Впервые исследовались распределения планктона в связи с изменчивостью параметров среды [101-105, 120]. В Севастополе начались систематические исследования закономерностей пространственно-временных изменений качественного и количественного состава планктона в различных районах Чёрного моря, особенности его суточной и сезонной динамики [54-59].

*Первые советские экспедиции 1920 – 1941 гг.* Начались с 1922 г. (по инициативе гидролога Ю.М. Шокальского и зоолога Н.М. Книповича) в Азовском море и вдоль прибрежной полосы от Одессы до Батуми: пробы планктона отбирались на большом количестве станций. В этот же период проф. В. Н. Никитин начал проводить первые сезонные разрезы от Крыма до Турции, что положило начало выполнению так называемых «вековых» разрезов в Черном море [92-94, 96, 176]. Работы выполнялись у берегов Новороссийска [69-71], Кавказского побережья [95] и Карадага [42, 63, 136]. Планктон прибрежных лиманов и Одесского залива исследовался Н. А. Загоровским [51], Д. А. Рубинштейном [111] и Г. И. Коноплёвым [67, 68], которые изучали миграции прибрежного планктона и особенности экологии планктонных личинок бентосных видов.

В эти годы В. Н. Никитин (1939) впервые изучил вопрос о границе распространения планктона у сероводородной зоны, его циркадных ритмах и сезонных колебаниях численности и биомассы в Чёрном море. Именно он достоверно показал, что в неритических районах моря нижняя зона распространения планктона достигает 175 - 200 м, а в областях халистаз – повышается до 100 - 120 м. Им была выдвинута гипотеза, что в прибрежных районах моря происходит усиление вертикального водообмена. Это способствует «накачке» кислорода в глубинные слои и опускание нижней границы распространения жизни. В результате выполнения этих регулярных съемок установлено, что в разных районах Чёрного моря наблюдается два пика сезонного

развития планктона: основной максимум – в июле, августе; второй, меньший, в ноябре [62, 63].

**1.2 Исследования второй половины XX века.** Под руководством В. А. Водяницкого начаты обширные исследования на Севастопольской биологической станции [31]. К этому времени завершены работы по описанию таксономии планктона Чёрного моря [16, 32, 33, 43, 100] и впервые описаны виды-вселенцы из Средиземного моря [106]. Впервые начались углубленные исследования экологии черноморского планктона [65, 73, 108].

Именно в эти годы Н. И. Тарасов (1956), обобщив большое количество судовых наблюдений и литературных данных, рассмотрел основные типы свечения моря и экологию светящихся организмов, методики визуального наблюдения за свечением и его практическое значение. Эта работа [124] послужила триггером для начала исследований биолюминесценции моря в Советском Союзе. В результате этого в 1959 г. в отделе биофизики Института физики Сибирского отделения академии наук И. И. Гительзоном создана первая в СССР группа для инструментального изучения свечения моря и особенностей биолюминесценции отдельных групп организмов. Позднее были созданы исследовательские группы в Институте океанологии (г. Москва), ИнБЮМ (г. Севастополь), МГИ (г. Севастополь), Институте биологии моря Дальневосточного отделения АН (г. Владивосток), Полярном институте (г. Мурманск), морской гидрофизической службе СССР и др. Первые измерения в СССР, проведенные в 1960 году И.И. Гительзоном и А.С. Артемкиным с борта НИС «Витязь» в Черном море, показали, что регистрируемые световые вспышки планктонных организмов представляют собой поток импульсов, частота появления которых существенно коррелирует с волновой качкой корабля. Погружения батифотометра показали, что поступающая от него информация представляет собой серию импульсов, накладывающихся на постоянное фоновое свечение [36].

История биофизических исследований в Черном 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 Черном море [6]. В начале 1970-х под его руководством начались обширные исследования ПБ в различных регионах Атлантического океана [5, 11, 130]. Было 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 [10, 12, 30, 60, 75, 112, 138, 147, 155, 170]. Переход к инструментальным методам исследований дал больше знаний об этом явлении, чем за всю предыдущую историю человечества. Появилась новая методология исследования биолюминесценции, в том числе изучение свечения до максимальных в океане глубин [130]. После распада СССР отдел биофизической экологии ИнБЮМ остался единственным научным подразделением России, которое продолжает исследования морской биолюминесценции с использованием современных батифотометров.

В результате этих обширных исследований в различных районах Мирового океана установлено, что факторы, влияющие на изменчивость ПБ, имеют разную природу и специфику действия. По своему характеру они делятся на две основные группы: абиотические и биотические. Если подразделить факторы по причинам их возникновения, то они могут разделяться на природные (естественные) и антропогенные. Большинство загрязняющих веществ попадает в морскую воду, создавая ситуации локального, регионального либо глобального загрязнения, вследствие чего нарушается естественный ход биологических процессов. Появление токсических соединений связано не только с терригенным стоком или катастрофами на морских судах, но и миграцией через воздушное пространство [130].

Биолюминесценция организмов, отражая уровень их физиологического состояния, представляет собой тонкий инструмент для индикации загрязнения окружающей среды [6]. Последние годы характеризуются интенсивным сбросом и накоплением в океане ряда токсических соединений, в том числе и тяжелых

металлов, как правило, техногенного происхождения [150]. Исследования на микроорганизмах показали, что измерение световой эмиссии бактерий позволяет определять биологическое влияние химических агентов. Снижение энергии биолюминесценции зависит от концентрации и вида токсиканта [130]. Действие фактора может быть:

1) регулярно-периодическим, меняющим силу воздействия в связи со временем суток, сезона года или ритмом приливов и отливов в океане;

2) нерегулярным, без четкой периодичности, например, катастрофические явления – бури, ливни, смерчи и т.д.;

3) направленным на протяжении известных отрезков времени, например, глобальные похолодания, или зарастание водоемов.

Организмы, как правило, приспосабливаются ко всему комплексу условий, а не к одному какому-либо фактору. Но в комплексном действии среды значение отдельных факторов неравноценно [141]. Факторы могут быть ведущими (главными) и второстепенными. Ведущие факторы различаются для разных организмов, даже если они и живут в одном месте. Они разнятся для одного организма в разные периоды его жизни.

Жизнедеятельность морских организмов подчиняется разного вида ритмам активности. Это могут быть как экзогенные ритмы, контролируемые внешними условиями (изменение освещенности в течение суток, температурные и световые условия в различные сезоны года и др.), так и внутренние, эндогенные ритмы [157]. В реальной обстановке на отдельный организм и популяцию в целом действует суперпозиция нескольких ритмов, которые могут обладать разной периодичностью и интенсивностью. Поэтому любая одномоментно снятая характеристика какой-либо популяции организмов отражает ее состояние только на данный отрезок времени. Получение достаточной информации для сравнительных характеристик популяции организмов, а тем более их сообществ, связано с необходимостью или наблюдать их в течение периода времени, перекрывающего по продолжительности все возможные ритмы, и давать полное описание поведения живой системы, или научиться вводить корректирующие

коэффициенты, как бы приводя «внутренние» и «внешние» часы популяции к единому моменту времени.

Интенсивность биолюминесценции морских планктонных организмов изменяется достаточно сильно в течение суток и сезонов (последнее наиболее характерно для экосистем средних и высоких широт) [130]. При этом изменяется не только интенсивность, но и характер вертикального распределения, что связано либо с ритмичностью свечения отдельных организмов, либо с их перераспределением по глубине (возможно и совместное действие обоих факторов). Поэтому при сравнении интенсивности биолюминесцентного поля различных районов Мирового океана необходимы знание и учет всех факторов, вызывающих периодические изменения поля биолюминесценции в каждом конкретном регионе [130, 146].

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 планктона. Биолюминесценция может использоваться также как маркер морских экосистем и тест-объект для обнаружения ряда физиологически активных и токсических веществ [131]. Поэтому исследования особенностей биологического свечения вод прибрежных и открытых районов Чёрного моря приобретают в последнее время большое практическое и теоретическое значение.

### **1.3 Биолюминесценция Чёрного моря**

#### **1.3.1 Прибрежные районы**

*Первый этап (Э.П. Битюков).* После успешных работ И.И. Гительзона в прибрежной зоне Крыма в Севастополе под руководством Э.П. Битюкова в 1965 г. начат годовой еженедельный мониторинг суточных и сезонных измерений биолюминесценции (Рисунок 3). Это были первые в мире регулярные

исследования прибрежной биоллюминесценции [5, 11, 130]. Осуществлено 18 выходов в море, во время которых проводились инструментальные измерения биоллюминесценции и собрано 72 сетные пробы планктона. Важным аспектом этих исследований стало то, что они выполнены до начала глобального потепления. Продолжение этих работ в современную эпоху инициировано д.б.н., проф. Ю.Н. Токаревым (ИМБИ РАН, ранее ИнБЮМ), когда в период с 2010 по 2015 г. была воссоздана сеть мониторинговых станций, на которых проводились исследования Э.П. Битюковым.

После выполнения этого уникального цикла измерений началась продолжительная эпоха биоллюминесцентных исследований Мирового океана [134]. В Черном море измерения выполнялись эпизодически по пути в океан в отдельных экспедициях: за 40 лет выполнено около 500 зондирований на 33 станциях. Использовался зонд «Сальпа» (температура и биоллюминесценция, до 100 м).

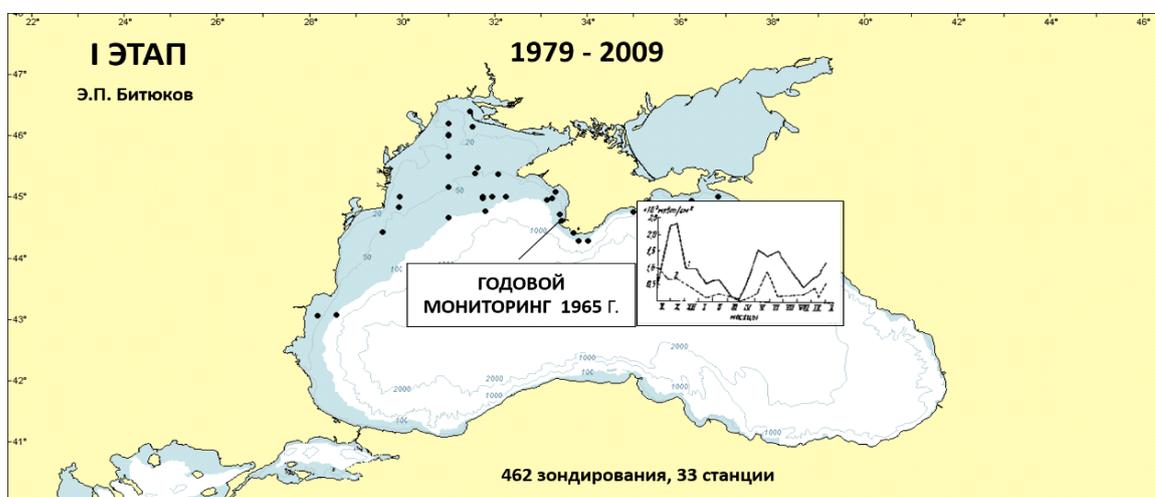


Рисунок 3 – Прибрежные районы исследований, станции (I этап)

**Второй этап (2000 – 2014 гг., Ю.Н. Токарев).** После распада СССР научная школа по морской биоллюминесценции сохранилась лишь в Севастополе благодаря Ю.Н. Токареву, принявшему активное участие в возобновлении научной деятельности НИС «Профессор Водяницкий» и организации серии

черноморских экспедиций, которые впервые дали обширный материал по пространственно-временной изменчивости ПБ прибрежных районов. Всего за этот период было выполнено 2000 зондирований на 140 станциях (Рисунок 4). Главной проблемой при организации этих экспедиций было скудное финансирование, из-за чего практически невозможно выполнять одновременные обширные мониторинговые съемки как в прибрежье, так и в открытом море. Поэтому полигонные съемки отдельных рейсов не сопоставимы, а мониторинг сводился лишь к выполнению 15-20 станций вдоль мелководья Крыма. Использовался зонд «Сальпа М» (температура, соленость, мутность, фотосинтетически активная радиация (ФАР) и биолюминесценция).

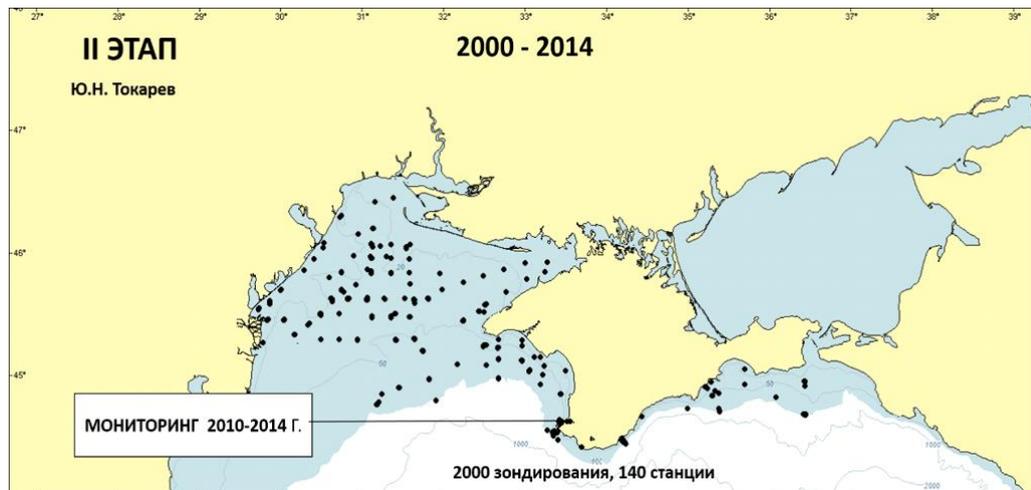


Рисунок 4 – Прибрежные районы исследований, станции (II этап)

*Третий этап (2015 – 2021 гг., автор).* За последние пять лет впервые в истории морских биофизических исследований Чёрного моря начались систематические исследования прибрежных районов на основе регулярной сетки мониторинговых станций (Рисунок 5). Впервые использован зонд нового поколения «Сальпа МА+» (температура, соленость мутность, ФАР, хлорофилл а, кислород и биолюминесценция). Всего за этот период выполнены измерения на 120 станциях, 2100 профилей.

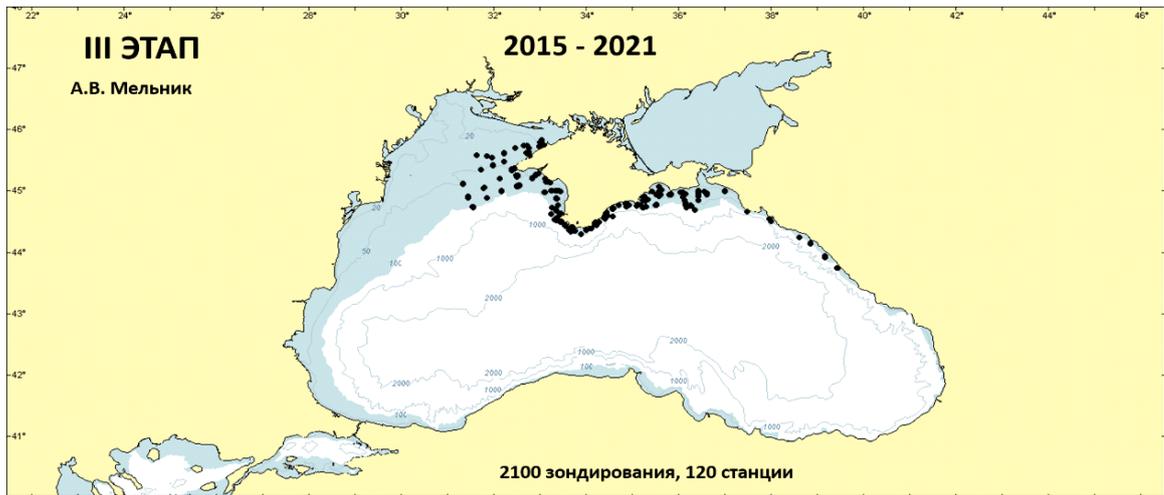


Рисунок 5 – Прибрежные районы исследований, станции (III этап)

### 1.3.2 Глубоководные районы

*Первый этап (Э.П. Битюков).* На представленной карте, которая охватывает почти 30-ти летний период, показаны положения 80 станций. Зондом «Сальпа» выполнено около 1600 зондирований (Рисунок 6). Эти исследования выполнялись эпизодически и лишь попутно в центре западной халистазы судно останавливалось и выполнялись мониторинговые измерения в слое 0-100 м.

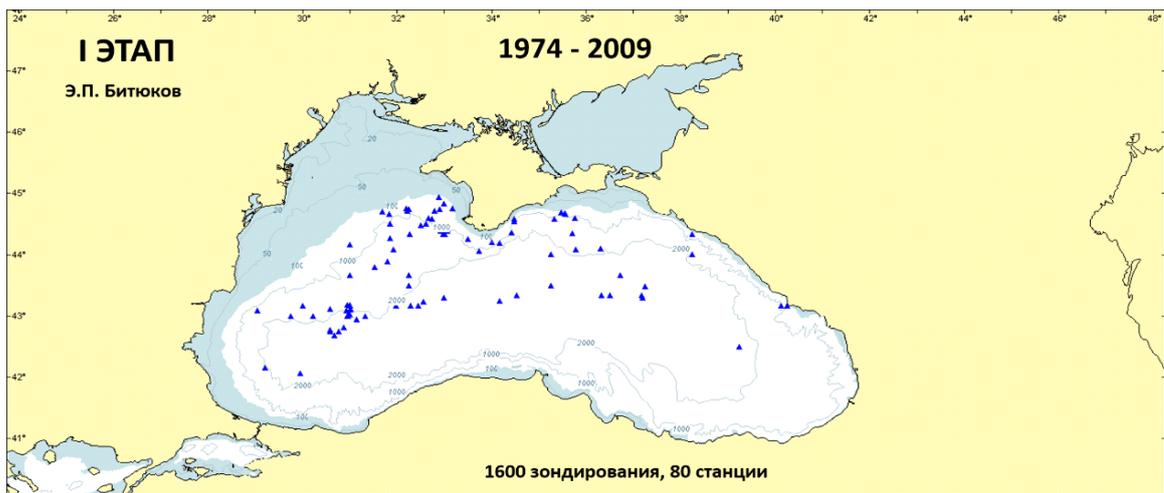


Рисунок 6 – Глубоководные районы исследований, станции I этап

**Второй этап (2000 – 2014 гг., Ю.Н. Токарев).** Из-за нехватки средств исследования носили бессистемный характер, в результате чего было выполнено всего 140 станций и около 1000 зондирований (Рисунок 7). Главным недостатком работ этого периода было то, что зонд «Сальпа М» опускался не на кабель тросе, а с обычной лебедки со стальным тросом, а измерительный кабель вытравливался отдельно. Это приводило к тому, что из-за парусности троса, маневров судна и погоды зондирования выполнялись лишь до глубины 60 - 90 м. Поэтому биолюминесценция нижней половины кислородной зоны Чёрного моря осталась практически не исследованной.

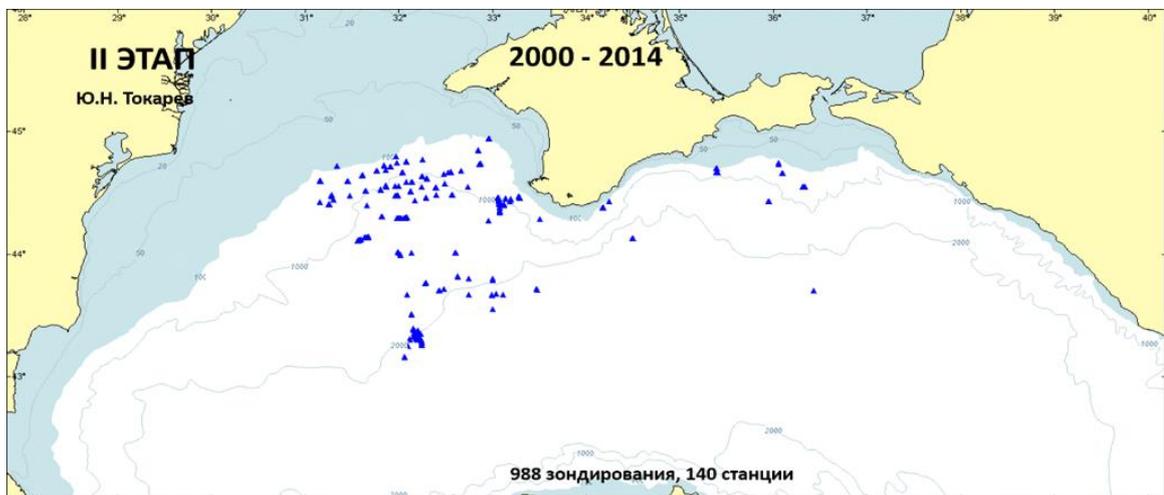


Рисунок 7 – Глубоководные районы исследований, станции II этап

**Третий этап (2016 – 2021 гг., автор).** Впервые выполнены исследования практически всей северной половины Чёрного моря на основе регулярной мониторинговой сетки станций прибором «Сальпа М» (Рисунок 8). Главным достижением этого периода стало использование нового зонда «Сальпа МА+», который сконструирован в 2020 г. и впервые позволил исследовать биолюминесценцию всей толщи кислородных вод Чёрного моря. За весь этот период выполнено 3700 зондирований на 180 станциях.

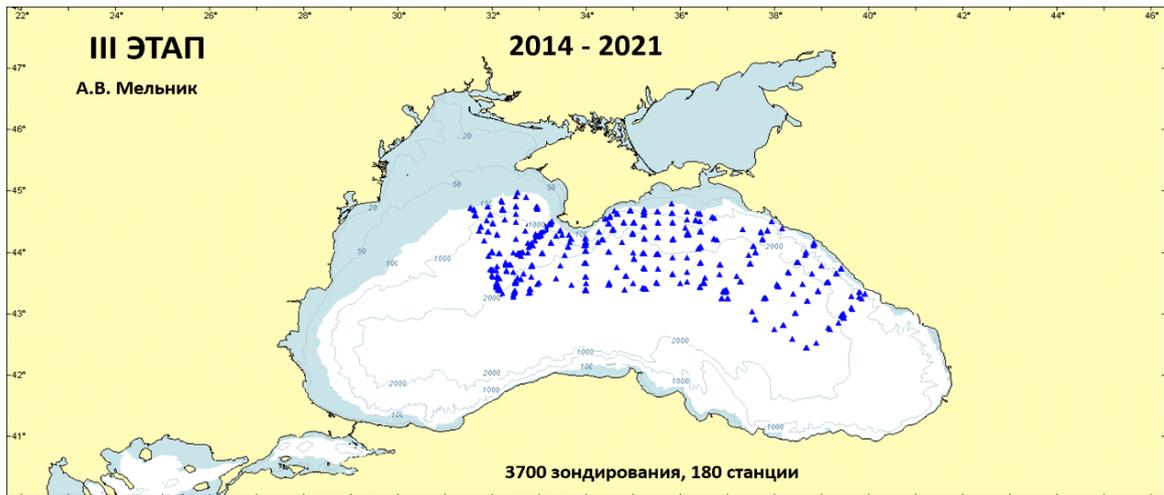


Рисунок 8 – Глубоководные районы исследований, станции III этап

## 1.4 Совершенствование приборов и методов

Эволюция методов изучения биолюминесценции в толще воды была бы невозможна без совершенствования приборного парка измерительной техники - от сравнительно простых батифотометров, работавших в логарифмическом режиме, до целого семейства специальных гидробиофизических комплексов с использованием современной вычислительной техники.

### 1.4.1 Приборы

Первые батифотометры, работавшие в линейном режиме измерения световых потоков, представляли собой контейнеры цилиндрической формы длиной 65 см и диаметром 15 см (Рисунок 9). На торцевой части прибора находился иллюминатор из органического стекла, оснащенный специальным фланцем для установки эталона яркости, который периодически использовался в качестве реперной точки для калибровки датчика биолюминесценции [130].

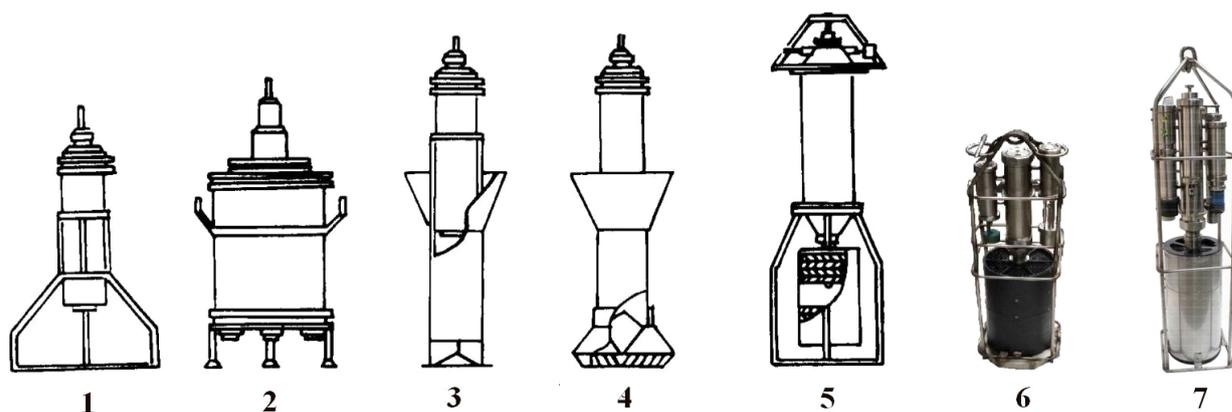


Рисунок 9 – Конструкции батифотометров, разработанных в разные годы в Севастополе:

1. со световым замком в виде 2-х параллельных пластин;
2. спектробатифотометр;
3. с дисковым тубусом;
4. со щелевым тубусом;
5. гидробиофизический комплекс «Сальпа» (до 100 м)
6. гидробиофизический комплекс «Сальпа -М» (до 100 м)
7. автономный комплекс «Сальпа-МА+» (до 250 м)

Первый прибор для измерения биолюминесценции в Черном море И.И. Гительсона представлял собой специально собранный высокочувствительный фотоумножитель, помещенный в герметичный водонепроницаемый корпус. Прибор погружался на стандартные горизонты и выдерживался на каждом из них по 10 – 15 минут, регистрируя световые сигналы. Сигналы фотоумножителя подавались на борт судна по отдельному кабелю и регистрировались на многолучевом шлейфовом осциллографе. Первые разработанные в ИнБЮМ батифотометры были предназначены для исследования биолюминесценции фитопланктона в фотическом слое (Рисунок 9). Они представляли собой контейнеры цилиндрической формы длиной 65 см и диаметром около 15 см. В нижней части зонда был встроен иллюминатор из оргстекла со специальным фланцем для установки эталона яркости, который иногда использовался в качестве эталона для калибровки датчика биолюминесценции [134].

Известно, что особенностью измерителей биоломинесценции является то, что микроорганизмы в измерительной камере переводят в возбужденное состояние. В частности, в измерителе биоломинесценции GLOWtracka компании Chelsea Instruments Ltd, используемом в проточных системах AQUA Shuttle, Nn-Shuttle, SeaSoar, Scanfish стимулирование микроорганизмов осуществляется методом «dinoflagellates», что обеспечивает в спектральном диапазоне от 400 до 700 нм интегральную чувствительность  $13 \cdot 10^{12}$ Вт [166]. Рабочая камера зондов семейства «Сальпа» также возбуждает организмы механическим методом при турбулентном формировании потока и регистрирует их свечение системой измерения интегральной интенсивности люминесценции — светопровода, обеспечивающего сбор энергии люминесценции микроорганизмов со всего объема рабочей камеры на фотоприемное устройство [66].

Основными достоинствами комплекса «Сальпа-МА+» являются:

- большое число датчиков: давление, температура, соленость, мутность, ФАР, хлорофилл а, кислород и биоломинесценция;
- автономность;
- простота, быстрое действие, линейность во всем диапазоне измерений;
- устойчивость к загрязнению иллюминаторов;
- возможность проведения работ с любого маломерного судна, пирса. Время развертывания составляет не более 5 минут;
- возможность работать в нижней части кислородной зоны в слое редоксклина и в субоксидной зоне;
- возможность исследовать вертикальную структуру ПБ в любой точке Мирового океана до глубины 250 м.
- возможность буксировки на разных горизонтах.

#### **1.4.2 Методы**

Среди существующих методов измерения сигналов биоломинесценции в толще воды (буксировке фотометров, вывешивании их на заданном горизонте,

зондировании определённых слоёв, установке с помощью специальных ферм на дне и т.д.) уже многие годы наиболее перспективными и точными признаются методы буксировки и вертикального зондирования [39]. Суть этих методов состоит в регистрации биолюминесценции движущимся с постоянной скоростью батифотометром. При этом, метод буксировки может использоваться только при движении судна и на ограниченном числе горизонтов - как правило, в диапазоне верхних 10 м. Суть метода зондирования состоит в опускании батифотометра с постоянной скоростью в заданном слое (обычно это верхний продуктивный (0 - 200 м) или фотический (0 - 100 м) в дрейфе судна.

Несмотря на важность и перспективность методики буксировки батифотометра, в частности, для экспресс-оценивания пространственного распределения биолюминесценции и некоторых связанных с нею биологических характеристик, ряд присущих этому методу недостатков, а именно – зависимость уровня возбуждения светоизлучения гидробионтов от скорости судна, воздействие астрономической освещённости на величину измеряемого биолюминесцентного потенциала, влияние волнения моря (качки судна), и, наконец, возможность исследования только приповерхностного слоя (1 - 10 м) – накладывает определённые ограничения на его использование [130].

Именно поэтому в последние 20 – 35 лет предпочтение при изучении ПБ отдано методу многократных (10 – 100) зондирований фотического слоя пелагиали [134]. Несмотря на необходимость остановки судна и критичность метода к скорости движения батифотометра при зондировании водной толщи, его преимущества перед другими способами исследования *in situ* биолюминесценции очевидны:

- постоянный уровень вносимого возмущения в среду и раздражения биолюминесцентной системы организмов;
- возможность детального исследования вертикальной структуры популяций светящихся организмов;
- практическое отсутствие влияния волнения поверхности моря на регистрируемый сигнал;

- достаточно простое решение вопроса о выделении астрономической составляющей регистрируемого свечения, поскольку законы её ослабления с глубиной известны;
- возможность исследования мозаичности пространственного распределения ПБ, формирующего его планктонного сообщества и фоновых характеристик среды.

На протяжении почти всей истории исследований билюминесценции в Черном море измерения интенсивности ПБ для уменьшения величины разброса данных на всех станциях выполняли описанным выше методом многократных зондирований (5 – 30 непрерывных зондирований). Измерения производились в фотическом слое 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 билюминесцентного 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 выполнялись не менее 10 зондирований. Такая методика, без выполнения работ на стандартной мониторинговой сетке данных, позволяла преимущественно исследовать процессы мелкомасштабного распределения и полностью исключала возможности для мезомасштабных обобщений. Кроме того, если иметь ввиду, что билюминесценция является универсальным показателем состояния структуры пелагических сообществ, то становится очевидным и другой недостаток описанной выше методики: исследовалась лишь фотическая зона и оставалась без внимания почти половина всей (нижней части) кислородной зоны Чёрного моря.

Решение этой проблемы найдено лишь в последние годы, когда по инициативе автора была разработана концепция автономного биофизического зонда «Сальпа-МА+», который можно не только опускать до нижней границы кислородной зоны (благодаря встроенному датчику кислорода), но и даже буксировать на ходу судна в слое 0 - 200 м.

Начиная с середины 60-х годов прошлого века для исследования черноморского планктона стали использовать биофизические методы. В ИнБЮМ были разработаны различные модели погружных батифотометров, вплоть до последнего времени они работали на кабеле, который связывал батифотометр и приборы на борту судна. В результате использования этих приборов получен обширный материал о биолюминесценции Чёрного моря. Однако весь этот материал собран в различных районах моря, в разные годы и разные сезоны. Измерения зачастую выполнялись попутно, при движении судна в Атлантику, либо на отдельных разрезах, т.е. не на основе регулярной сетки мониторинговых станций. Кроме того, измерения прошлых лет выполнялись только в слое 0 - 100 м (дно): исследования биолюминесценции всей толщи кислородных вод не проводились (зачастую в рейсах прибор опускали только для исследований фотической зоны).

Систематические исследования биолюминесценции вод Чёрного моря на основе регулярной сетки станций начались лишь в последние годы. В результате этого автором было выполнено более 6000 зондирований, что почти вдвое больше, чем за весь период прошлых исследований. В рамках данной работы выполнены синхронные съемки мониторинговых станций в прибрежных и глубоководных районах моря. Также, на основе использования нового типа батифотометра выполнен цикл исследований биолюминесценции всей толщи кислородных вод Чёрного моря, в ходе которого получен уникальный массив данных, позволяющий выполнить сопоставление особенностей биолюминесценции прибрежных и глубоководных районов Чёрного моря.

## ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Материал

Весь массив биологических и биофизических данных, использованный в данной работе, был сформирован на основе первичной информации банка океанографических данных ФИЦ ИнБЮМ РАН, которая была использована при создании авторской базы данных по биолюминесценции Чёрного моря: 46 рейсов за период с 1974 по 2021 гг., 10712 зондирований и более 1 млн. измерений (Рисунок 10).

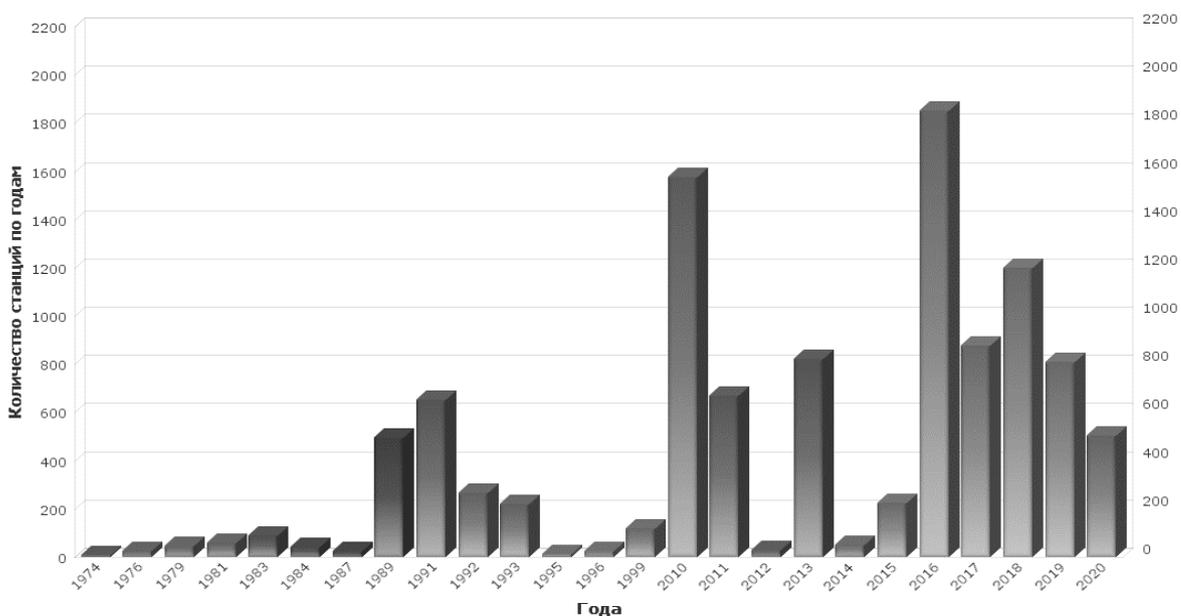


Рисунок 10 – Временное распределение биолюминесцентных зондирований Чёрного моря по годам

Несмотря на значительное общее количество зондирований за весь период исследований, существует неравномерность во времени проведения экспедиционных работ. Наиболее интенсивными периодами экспедиционной работы являются периоды начала 90-х годов и период с 2016 по 2020 гг. Наибольшее количество зондирований выполнено в 2010 и в 2016 - 2020 гг.

Количество зондирований убывает с глубиной: на глубине 100 м оно уменьшается в 2 раза по сравнению с поверхностными горизонтами. Также уменьшается с глубиной и количество лет наблюдений, в особенности, после 100 м.

## 2.2 Методика получения данных

Данные по биолюминесценции в Черном море были получены с использованием разных модификаций комплекса «Сальпа». Этот комплекс, созданный в 80-е годы прошлого века, изначально измерял интенсивность ПБ, температуру и электропроводность воды на горизонте погружения батифотометра с дискретностью измерений 0,2 м. Обычно выполнялось по 10 зондирований с интервалом в 1,5-5 мин со скоростью 1,2 м·с<sup>-1</sup>. Интенсивность биолюминесценции переводили в абсолютные величины суммарной мощности излучения (10<sup>-12</sup> Вт·см<sup>2</sup>·л<sup>-1</sup>), применяя соответствующие переводные коэффициенты, полученные с использованием радиоломинесцентных эталонных источников света [39, 130, 151, 156, 162, 183]. Эти эталоны (<sup>14</sup>C люминофоры с максимумом свечения около 500 нм) отличаются высокой стабильностью, поскольку их светимость определяется временем полураспада изотопа углерода, т.е. постоянна с высокой степенью точности [90]. С помощью разработанных методик метрологической аттестации, а также благодаря проведённой в 1996 г. международной экспедиции по интеркалибровке биолюминесцентных комплексов "NIDEX" (США) и «Сальпа» [184], появилась возможность представления результатов исследования интенсивности биолюминесцентного излучения в любых используемых в настоящее время научным сообществом единицах измерений - энергетических или световых, привязанных к объёму или телесному углу исследуемого пространства.

Все последующие модели батифотометров были построены на основе конструкции первой «Сальпы», т.е. оснащались светозащитными устройствами для уменьшения астрономической составляющей светового поля океана, механического возбуждения гидробионтов и увеличения яркости

биолюминесцентных вспышек. Измерения интенсивности ПБ выполнялись по единой схеме: в ночное время через час после наступления навигационных сумерек и прекращали не позднее, чем за 2 ч до восхода Солнца. Это исключало влияние вертикальных миграций и суточной изменчивости светоизлучения планктона. На большинстве станций выполнялось от 10 до 100 зондирований ПБ в 0 - 100 м слое водной толщи с интервалом в 2,5 – 4 мин. Поскольку дискретность вертикальных измерений комплекса «Сальпа» в режиме погружения составляла 0,2 м, она интегрировалась до 1 м. Из-за дрейфа судна зондирования выполнялись приблизительно через каждые 10 - 60 м, что формировало трансекту для исследования микромасштабного распределения планктона. Батифотометр «Сальпа М», разработанный в 2008 г., отличался от базовой модели большим числом каналов измерений: к биолюминесценции, температуре и солености добавили каналы измерений мутности и ФАР. Последняя модель «Сальпа МА+» дополнена каналами хлорофилла а и датчиком кислорода.

Все модели батифотометров семейства «Сальпа» [133, 134] созданы для измерений *in situ* биолюминесцентного потенциала (1) – усредненного по времени измерения и отнесенного к единице просмотренного объема потока света, излучаемого организмами, находящимися в объеме, в котором обеспечивается возбуждение их световой энергии:

$$B(p) = \int_0^t B(t)dt \quad (1)$$

где:  $B(p)$  – биолюминесцентный потенциал 1-метрового слоя;

$t$  - время нахождения батифотометра в этом слое;

$B(t)$  - интенсивность высвечивания единичного биолюминесцента в темновой камере батифотометра.

Темновая камера приборов имеет площадь около 0,1 м<sup>2</sup>. В камере происходит ослабление световой энергии в 2<sup>107</sup> раз, что позволяет работать ночью и днем. Достигается это тем, что вход воды в эту камеру происходит через систему импеллеров (роторных лопаток), которые не пропускают свет и

пропускают планктон. Максимальный размер проходящих через прибор организмов определяется расстоянием между лопастями импеллеров (около 22 мм) и плотностью тел биолюминесцентных организмов. В Черном море самыми крупными светящимися организмами являются гребневики-вселенцы, которые имеют мягкие тела и свободно проходят через систему импеллеров (целиком или по частям). Аборигенные гребневики плевробрахии, при относительно небольших размерах 19–22 мм [53], имеют пару щупалец, которые почти в 20 раз больше тела. В случае опасности, например, при приближении прибора, эти щупальца мгновенно втягиваются в тело. Это означает, что в естественных условиях эти животные с расправленными щупальцами распределены относительно равномерно и могут иметь концентрацию до  $30 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$  (скопления, наблюдаемые из ПЛ «Аргус», имели численность  $25 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$  [140]). А если учесть, что их дневные скопления у РК имеют толщину до 3–4 м, то проекция этого скопления на  $1 \text{ м}^2$  составляет около 75–100 объектов. Соответственно, при площади темновой камеры «Сальпы»  $0,1 \text{ м}^2$ , даже при втрое меньшей численности гребневиков – они будут эффективно регистрироваться прибором. Однако характер этого поля будет существенно отличаться от относительно равномерного поверхностного (свечение фитопланктона): в случае попадания батифотометра «Сальпа» в слой ктенофор наблюдается серия отдельных интенсивных вспышек.

### 2.3 Базы данных

Для обобщения, систематизации, статистического анализа и визуализации информации по морской биолюминесценции и фоновым характеристикам окружающей среды (температура, соленость) при участии автора была создана база данных (БД) по биолюминесценции Чёрного моря (Рисунок 11).

The screenshot shows the BIOCTD database interface. The main window displays a table titled 'Рейсы' (Traces) with columns for 'Рейсы' (Traces), 'Станции' (Stations), 'Данные' (Data), 'Карты' (Maps), 'Год/мес' (Year/Month), and 'Мес/Часы' (Month/Hours). The table lists various stations such as BP42, ML21A, ML24, ML25, ML25A, ML26, Ber10, ML27, ML27A, AV08, ML28, ML28A, AK75, ML30, ML30A, AK80nd, PV01A, PV01, PV02A, PV05A, AK86, PV35, AK88, PV10, PV10A, PV11A, PV13A, PV15, and AK96. Each row contains numerical data for these parameters. A dropdown menu is open, showing options like 'Station Map', 'Data Map', 'Monitoring Map', and 'Select All Regions'. The interface also includes a search bar, a 'Выбор' (Select) button, and a 'S data' icon.

Рейсы	Станции	Данные	Карты	Год/мес	Мес/Часы
BP42	S 307	18232	18232	18232	18232
ML21A	S 21	133	133	3504	0
ML24	S 15	143	134	1989	0
ML25	S 14	133	133	2473	0
ML25A	S 6	58	58	1146	0
ML26	S 39	243	196	4797	0
Ber10	S 7	0	0	680	0
ML27	S 10	46	18	1471	0
ML27A	S 23	269	126	3716	0
AV08	S 93	597	594	11019	0
ML28	S 18	114	114	2042	0
ML28A	S 18	114	114	2042	0
AK75	S 141	756	0	21996	0
ML30	S 68	62	62	3563	0
ML30A	S 93	331	266	12461	0
AK80nd	S 82	0	0	4702	0
PV01A	S 46	452	255	6813	0
PV01	S 10	45	0	1106	0
PV02A	S 83	524	303	8156	0
PV05A	S 99	155	155	8787	0
AK86	S 124	789	0	11521	0
PV35	S 661	27867	23600	28895	0
AK88	S 41	149	0	2649	0
PV10	S 65	1152	1153	6252	0
PV10A	S 441	2731	2709	43742	0
PV11A	S 587	2731	2731	57959	0
PV13A	S 797	4744	4744	79061	0
PV15	S 438	17931	17775	42803	0
AK96	S 64	0	0	5199	0

Рисунок 11 – Рабочий интерфейс БД

Эта БД обеспечивает возможность построения карт пространственного распределения для разных параметров, вертикальных профилей и горизонтальных разрезов, позволяет выполнить разные типы запросов: с критериями для извлечения необходимых данных, с комплексными операциями по данным из разных групп записей, формировать кросс-запросы для получения необходимой информации [84].

Она организована в виде серии объектно-реляционных взаимосвязанных таблиц и позволяет проводить детальный анализ изменчивости биолюминесценции и фоновых характеристик среды в мониторинговой точке с разверткой изменений в пространстве и времени с оценкой средних значений измеренных параметров ( $\bar{x}$ ), коэффициентов вариации ( $cv$  %), дисперсии ( $\sigma^2$ ) и стандартных отклонений ( $\sigma$ ) [149]. Благодаря использованию этой БД было рассчитано распределение количества зондирований в условных квадратах  $120' \times 120'$  (Рисунок 12).

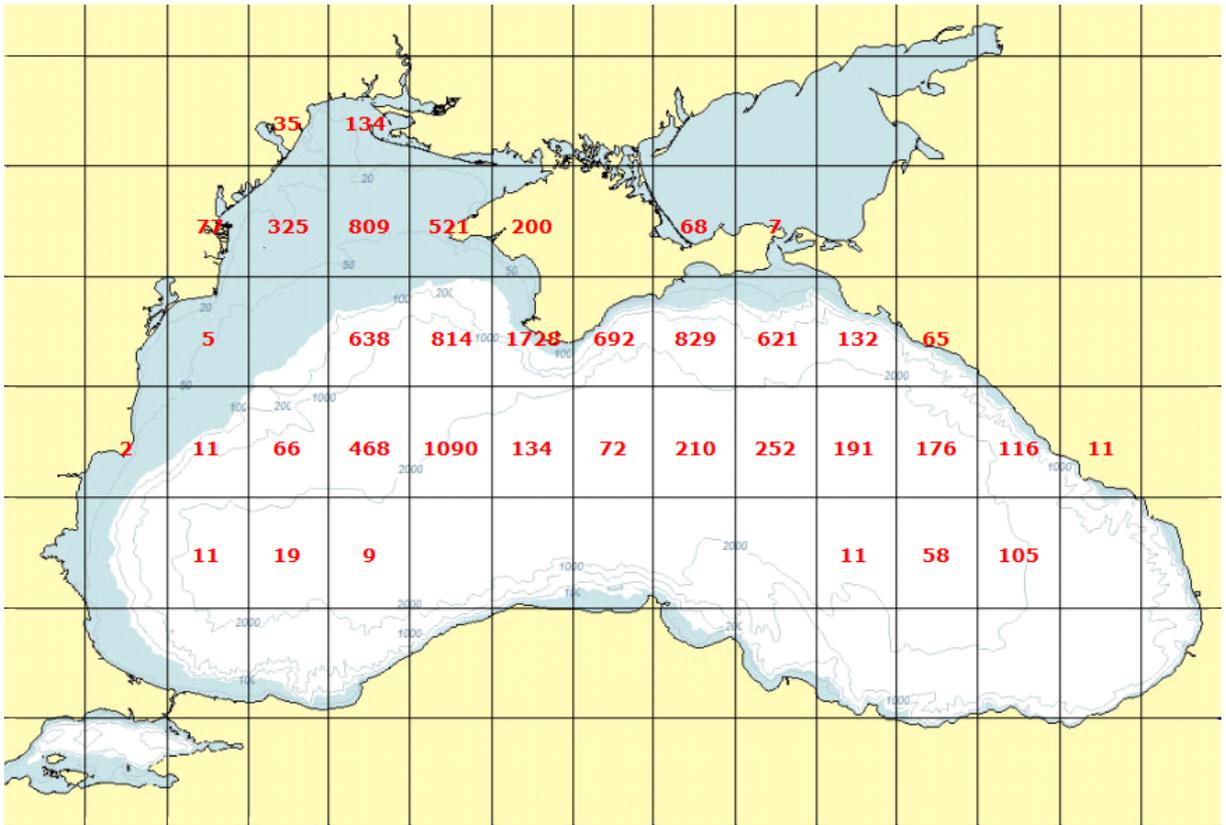


Рисунок 12 – Пространственное распределение общего числа билюминесцентных зондирований в Черном море по одноградусным квадратам за последние 50 лет

Весь массив данных, 10712 станций, представлен на рисунке 13. Прибрежные станции и станции с глубинами до 100 м представлены на рисунке 14, глубоководные – на рисунке 15. Результаты последних экспедиций имеют свидетельства о государственной регистрации авторских прав. БД содержит обширный раздел помощи, в котором расписаны все возможности программного обеспечения (Рисунок 16).

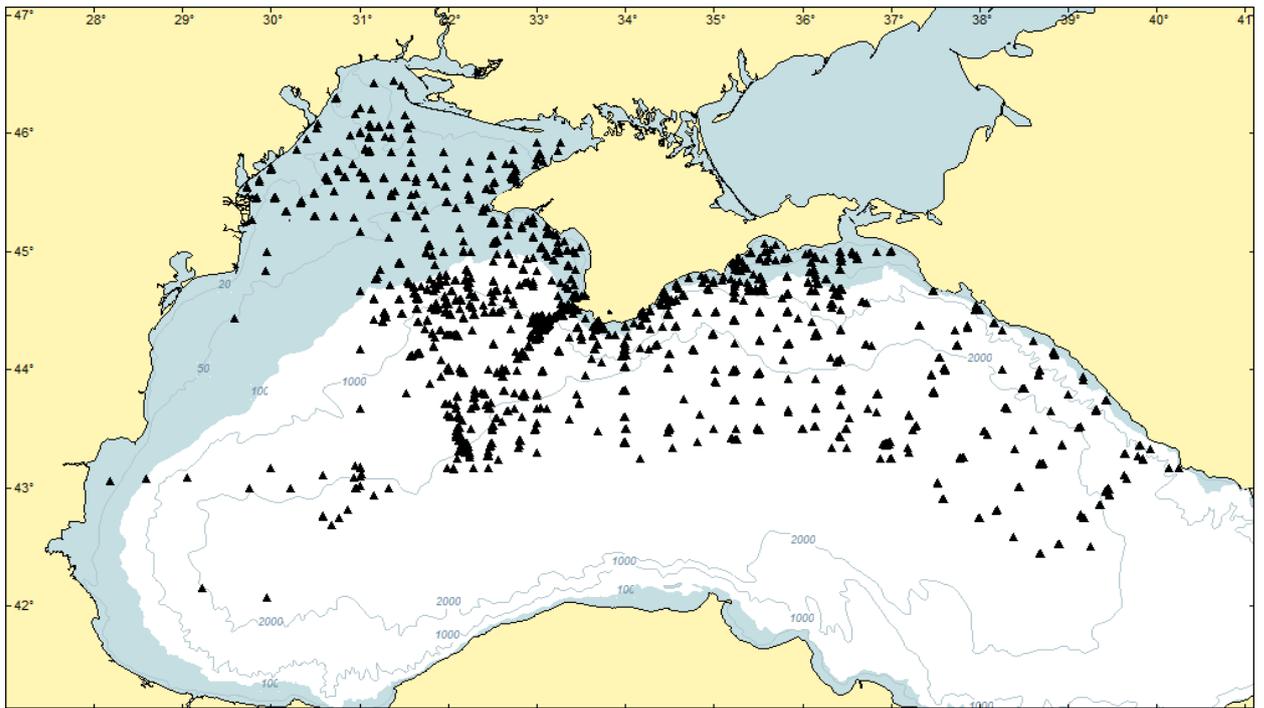


Рисунок 13 – Схема расположения станций, выполненных в Черном море  
в период с 1974 по 2021 г.

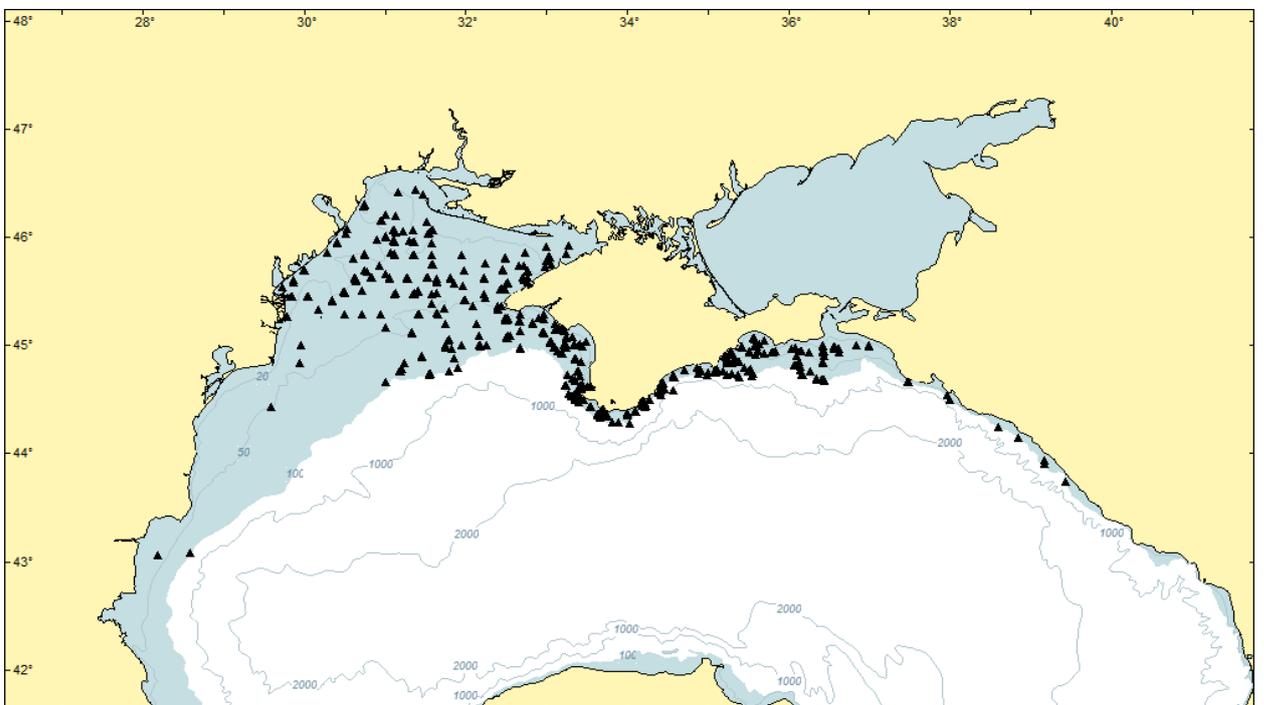


Рисунок 14 – Схема расположения станций, выполненных в мелководных  
регионах Чёрного моря

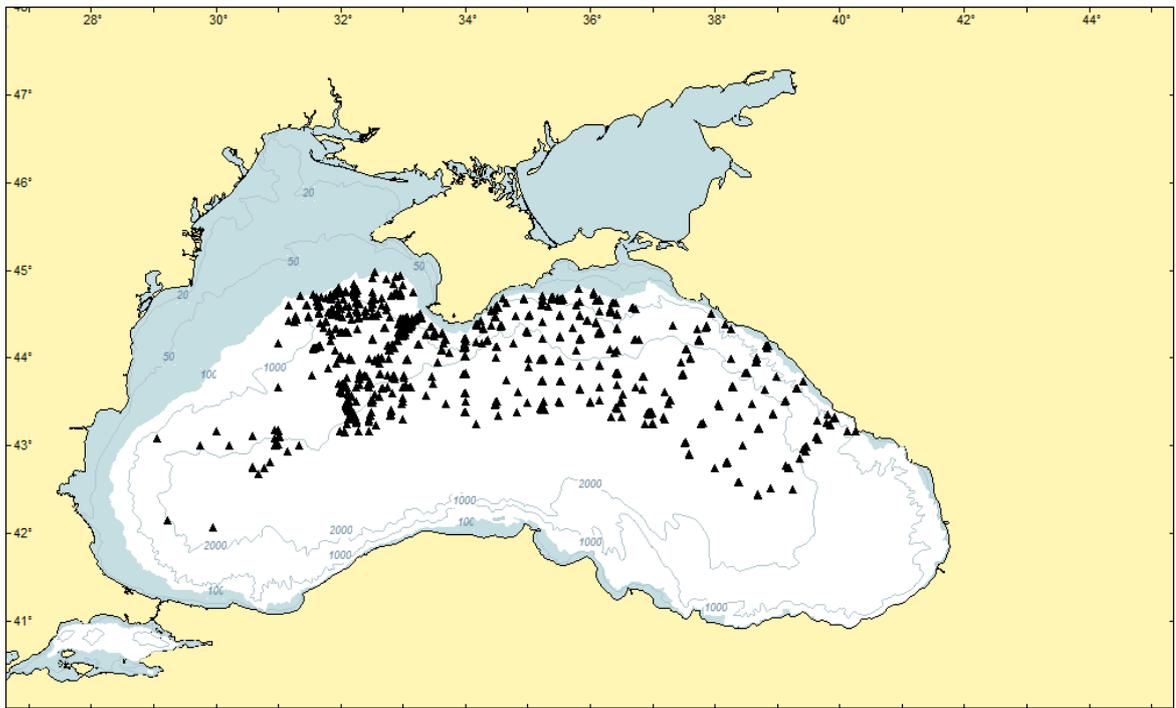


Рисунок 15 – Схема расположения станций, выполненных в глубоководных регионах Чёрного моря

Вспомогательное окно программы BIOCTD с заголовком "Помощь в разделе Рейсы".

Меню: File Edit View Insert Format Records Scripts Tools Window Help

## Помощь в разделе Рейсы

При входе в раздел Рейсы отображается список рейсов, которые можно отмечать значком "S" (Выбрано) или "X" (не выбрано).  
В таблице имеются следующие колонки: рейс, сумма станций, колонки с суммой измеренных параметров, начала и конца рейса, регион и тип данных

Поиск рейсов: для поиска необходимой рейсов необходимо нажать на значек "Лупа"

В верхней части экрана расположены следующие кнопки:

**ВЫБОР** (с иконкой лупы)

Нажатие на эту кнопку позволяет:  
 "Station Map" - построение карты-схемы станций (после выбора рейса и станций: значком S).  
 "Data Map" - построение карт с данными, для последующего построения профилей, разрезов и карт в программе Surfer  
 "Monitoring Map" - построение карт с данными, для последующего построения профилей, разрезов и карт в программе Surfer  
 "All to X" меняет все маркеры на X (т.е. они не выбраны)  
 "All to S" - меняет все маркеры на S (т.е. выбраны все станции).  
 "Show only S" - позволяет отобразить только те станции, которые были отмечены значком S.  
 "Show all" отображает все данные независимо от их отметки маркером.

**Сорт** (с выпадающим списком Year)

Нажатие на эту кнопку позволяет отсортировать данные по:  
 Рейсам, станциям, широте, долготе, дате и времени.

Иконки для дополнительных функций:

- Экспорт данных выбранного рейса по температуре и солености (с иконкой графика)
- Сохранение копии всей базы данных на рабочий стол (с иконкой папки)
- Экспорт данных того что на экране в Excel. (с иконкой Excel)

Рисунок 16 – Раздел помощь в БД

## 2.4 Мониторинговые исследования

Работы выполнялись на двух станциях внутри Севастопольской бухты и на одной станции на траверзе бухты Круглая (ранее съемки проводились сотрудниками Э.П. Битюкова в 1965 – 1966 гг.) (Рисунок 17).

В основе мониторинга лежат инструментальные измерения *in situ* в реальном масштабе времени амплитудно-частотных параметров биолюминесценции, а также выяснение их пространственной сопряженности с биологическими и гидрофизическими характеристиками водных масс. Исследования сезонной динамики ПБ проводились в рамках регулярного мониторинга Севастопольского взморья.

Для анализа сезонной изменчивости вертикальных профилей интенсивности ПБ было выделено три станции. Акватория на траверзе б. Круглая относительно глубоководная ( $h \geq 60$  м) (ст. № 1), имеет водообмен с открытой частью моря, характеризуется достаточно устойчивой стратификацией водной толщи, определяющей вертикальную структуру температуры и солёности. Две другие станции находятся в акватории Севастопольской бухты. Севастопольская бухта относится к водоёмам эстуарного типа, водообмен с открытым морем ограничен. Кроме того, Севастопольская бухта включает устьевое взморье реки Чёрной, которая является стоком пресных вод в бухту, в результате чего происходит смешение речных и морских вод [89, 97, 110]. В зависимости от величины стока реки, воздействие пресных вод распространяется на акваторию бухты в различной степени, что существенно влияет на экологические условия региона.

Константиновская бухта (ст. № 2), глубина которой не превышает 19 м, относится к относительно чистым районам [97, 109], в отличие от бухты Голландия (ст. № 3), которая находится в центральной части Севастопольской бухты и имеет глубину 18 м. На состояние последней оказывает существенное влияние тот факт, что это – зона активного смешивания речных и морских вод [34, 61, 89].



Рисунок 17 – Схема станций биофизического мониторинга в прибрежье Севастополя. Знаком ● обозначены точки выполнения вертикальных зондирований комплексом «Сальпа-М»

Интенсивность ПБ, а также температура и соленость регистрировались с помощью зондирующего комплекса «Сальпа - М» (Рисунок 18 г), методика работы с которым подробно описана ранее [133]. В результате обработки сигналов датчиков получали профили биолюминесценции, температуры, солености, а также рассчитанной по этим параметрам условной плотности воды. Все полученные данные по результатам зондирований обрабатывались и вносились в общую электронную базу [84]. Одновременно отбирали пробы фитопланктона. Работы выполнялись как в ночное время суток, соответствующее максимальному уровню развития ПБ, так и в дневное время суток, когда уровень развития ПБ минимален. Во время работ с борта фелюги, как правило, выполняли не менее двух зондирований на каждой станции приборным комплексом «Сальпа - М». При выполнении исследований с борта НИС «Профессор Водяницкий» и других научных судов (во время экспедиций) осуществлялись многократные зондирования (от 10 до 30).

## 2.5 CTD зонды и планктонные сети

В ходе выполнения научных рейсов на исследовательских судах использовался довольно широкий парк научной аппаратуры, который включал в себе гидробиофизические и гидробиологические комплексы, лабораторное оборудование и планктонные сети.

В работе использованы данные 33 рейса НИС «Мария С. Мериан» (Германия, ноябрь 2013 г.), в ходе которого применялись новые высокоточные приборы Института исследований Балтийского моря им. Лейбница (IOW, Warnemünde) для изучения распределения зоопланктона, гидрологических и гидрохимических параметров среды в тонких слоях вблизи редоксклина. Для этой цели использовался стандартный CTD зонд Sea-Bird 9 (Рисунок 18 а); Pump CTD (IOW) [169] – новый прибор (Рисунок 18 б), позволяющий выполнять подводные видеонаблюдения видеокамерами низкого и высокого разрешения с синхронным отбором проб воды по трубке в кабель-тросе из зоны видеорегистрации объектов (Рисунок 18 б) и многоразовая планктонная сеть MultiNet (Hydro-Bios) с пятью конусами (300 мкм), которые открывались на выбранных горизонтах (рисунок 18 в). Всего в 33 рейсе НИС «Мария С. Мериан» в районе западной халистазы на станции P0014 (43°31'92 с. ш., 32°30'91 в. д., 14–17 ноября 2013 г.) было выполнено: 20 буксировок MultiNet в разное время суток (по пять проб в серии), 13 профилей Pump CTD и 13 зондирований Sea-Bird CTD 9 и отснято 25 видеофильмов.

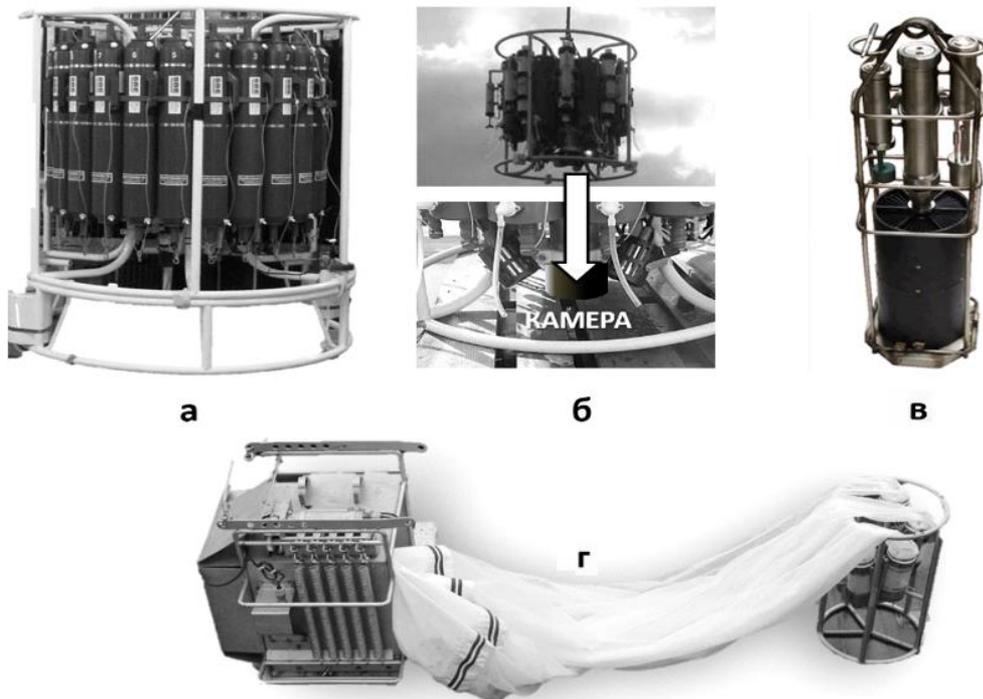


Рисунок 18 – Оборудование, использованное для исследований:

а – стандартный CTD зонд Seabird CTD 9; б – «подводный микроскоп» или зонд IOW Pump CTD; в – батифотометр «Сальпа»; г – многоразовая планктонная сеть фирмы Hydrobios (MultiNet)

Высокое качество полученной видеоинформации было обусловлено тем, что судно имело электрический ход, систему географического позиционирования и успокоитель качки. Перед использованием MultiNet судно останавливалось и выполнялось зондирование CTD зондом Sea-Bird 9. После этого начинал работу видео комплекс PCTD, с одновременной подачей воды из зоны наблюдений на борт судна с синхронными измерениями гидрохимических параметров. Скорость погружения PCTD составляла около  $5-10 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ . В случае появления гидробионтов скорость движения прибора замедляли вплоть до полной остановки. Камеры позволяли получать четкие изображения объектов от 0,5–1 мм до 1–2 м. Видеоинформация об обстановке за бортом судна выводилась на экран нескольких компьютеров, которые показывали изображения высокого и низкого разрешения, графики изменений параметров среды. Это позволяло выбрать

горизонты буксировки планктонной сети, которую затем прицельно опускали в слой скопления организмов. Видеокамера низкого разрешения имела в поле зрения два параллельных лазерных луча на расстоянии 30 см друг от друга, что позволяло давать приблизительную оценку обилия гидробионтов. Работы с сетью MultiNet выполнялись на скорости 2–3 узла, общее время одной серии (из пяти ловов) составляло около 45 минут. Первая сеть открывалась на требуемой глубине по команде с борта судна, при ее закрытии автоматически открывалась вторая и т.д. Последняя сеть совершала косой лов от последнего горизонта до поверхности. Внутри и снаружи сети были два счетчика для определения объема отфильтрованной воды. Каждая сеть в среднем фильтровала около 100 м<sup>3</sup> воды. Пробы макропланктона просматривались в живом виде на борту судна для определения качественного, количественного и размерного состава организмов. Мезопланктон фиксировали в 4% растворе формалина, идентификацию и измерение организмов проводили в камере Богорова под микроскопом МСП2–var2. Малочисленные формы просчитывали во всей пробе, массовые – в 1/20 или 1/10 части пробы, взятых с помощью штемпель-пипетки объемом 1 и 5 мл, в зависимости от количества планктона.

Пробы микропланктона собирали батометрами: серией располагавшихся через 10 м до глубин 120 - 130 м 1-литровых гидрологических батометров Нансена, либо 6-литровым батометром Ван-Дорна, крепившемся на кабель-трос несколько выше батифотометра. Сборы осуществляли прицельно по данным гидрологии или биолюминесцентных зондирований. В последние годы использовались кассетные батометры, закрытие которых выполнялось дистанционно на установленных горизонтах с борта судна. Батометрические пробы обрабатывали для определения характеристик крупного фитопланктона, клетки которого были крупнее 7 мкм, а затем зоопланктона. Пробы выливались в однолитровые бутылки и фиксировались 4 - 6 % нейтрализованным формалином. При определении численности и биомассы тотального фитопланктона пробы объемом до 500 мл сгущали на фильтрах с диаметром пор 0,45 мкм. Количественный и качественный состав ультрананнопланктона устанавливался

методом счёта в «живой капле». При обработке из осадка пипеткой отбирали последовательно 2 пробы объемом 0,05 мл. Под микроскопом при различных увеличениях в каждой пробе идентифицировалась таксономическая принадлежность и численность фитопланктона. Определялась численность и биомасса науплий, копеподитных стадий планктонных ракообразных и радиолярий. В группу прочие были отнесены сравнительно редко встречающиеся животные: личинки полихет, моллюсков, коловратки, аппендикулярии и др.

Сбор проб мезозoopланктона в других рейсах выполнялся также с использованием сети Джели с диаметром входного отверстия 36 см, мельничное сито № 49, в слое 0 - 200 м: в верхнем изотермическом слое максимальных градиентов и под ним. Кроме того, на ряде станций выполняли тотальные ловы в слое 0 - 200 м. При камеральной обработке пробы просматривались под биноклем МБС - 9 с целью изучения таксономического состава, выделения доминирующих групп и расчёта их численности. Кроме того, вертикальные обловы мезозoopланктона в слоях пиков биолюминесценции осуществляли с использованием сети Богорова-Расса с диаметром входного отверстия 80 см. Сетной конус этой сети оснащен газом, размер ячеей которой составлял 100 мкм.

## 2.6 Экспериментальные исследования

Биолюминесценцию зоопланктона исследовали в 116 рейсе НИС «Профессор Водяницкий» на борту судна. Исследования выполняли в центре западной халистазы 29.04.2021 в 11<sup>00</sup>-13<sup>00</sup>. Перед началом отбора живых проб выполнялось зондирование зондом «Сальпа МА+» для регистрации дневного максимума свечения у редоксклина, который в этой зоне регистрировался, как правило, в диапазоне глубин 60 - 70 м, где в это время формировались плотные скопления гребневикулов *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776). Пробы гребневикулов отбирали сетью БР с ячейей 100 мкм в слое 60 - 70 м. После замыкания сеть поднимали к поверхности со скоростью 0,4-0,5 м·с<sup>-1</sup>. Затем пробу аккуратно сливали в большую кювету и сразу отбирали группу одноразмерных

особей. Время между отбором пробы до проведения эксперимента было минимизировано до предела, поскольку животные прекращали светиться через 5-10 минут после вылова. Для изучения биофизических характеристик светоизлучения гребневиков использовали приборный комплекс «Свет», который включает высоковольтный блок питания (ВС-22); люминескоп, состоящий из приёмника светового излучения (ФЭУ-71) и темновой камеры для объекта, а также регистрирующее устройство – цифровой интерфейс. В темновую камеру люминескопа устанавливалась кювета объёмом 50 см<sup>3</sup> из прозрачного оргстекла, в которую отсаживали подопытные и контрольные организмы. [130]. Исследование биолюминесценции проводили в полной темноте в дневное время. Для высвечивания использовали метод механической и химической стимуляции [132]. Для создания естественной для гребневиков реакции на гидродинамические возмущения использовали механическую стимуляцию, которая реализовалась за счет ускорения потоков воды вокруг тела животного с помощью электронасоса [130]. Для регистрации максимальных вспышек использовали химическую стимуляцию спиртом (для чего в кювету вводили около 10 % 96 % этанола [134]. Всего выполнено 32 эксперимента.

## **2.7 Методы анализа и статистической обработки данных**

Весь полученный материал по характеристикам биофизических полей исследуемой акватории, биологическим и абиотическим параметрам среды подвергался различным формам математической обработки с помощью методов одномерной и многомерной статистики [2, 80, 135, 137]. Наиболее часто использовали вариационно-статистический, дисперсионный, корреляционный и спектральный анализы с помощью разнообразного математического аппарата.

Для анализа связей зависимых переменных (биофизических характеристик) с двумя и более независимыми переменными (биологическими и абиотическими факторами среды) применяли метод множественной линейной регрессии [2]. Для каждой независимой переменной были вычислены коэффициенты регрессии,

значения F-критерия для исключения и включения переменных на каждом шаге преобразований, коэффициенты частной корреляции с зависимой переменной [2].

Математическая обработка данных базировалась на стандартных формулах(2-13) и методах статистики [49, 122, 135].

среднее арифметическое

$$\bar{X} = \frac{\sum_{i=1}^n X_i}{n}, \quad (2)$$

где  $n$  - объём выборки;

доверительные интервалы среднего

$$\Delta\bar{X} = t_{\alpha} \cdot q_x, \quad (3),$$

где  $t$  - критерий Стьюдента при уровне значимости = 0,05 и числе степеней свободы  $f = n - 1$ ;

$q_x$  - ошибка средней

$$q_x = \frac{S}{\sqrt{n}}, \quad (4)$$

где  $S$ -несмещённая оценка стандартного отклонения

$$S = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2}{n-1}}; \quad (5)$$

коэффициент вариации

$$V = \frac{S}{\bar{X}} \cdot 100\%; \quad (6);$$

коэффициент корреляции ( $r$ ) между двумя параметрами ( $X$  и  $Y$ )

$$r = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X}) \cdot (Y_i - \bar{Y})}{S_x S_y}}, \quad (7);$$

где  $S_x$  и  $S_y$  - смещённые оценки стандартного отклонения

$$S_x = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2}{n}}, \quad S_y = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Y_i - \bar{Y})^2}{n}}; \quad (8);$$

ошибка коэффициента корреляции

$$q_x = \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}}; \quad (9);$$

коэффициенты линейной регрессии вида

$$Y = a + bX, \quad (10);$$

где

$$b_{y/x} = r \frac{S_y}{S_x}, \quad (11);$$

$$a = Y - bX; \quad (12);$$

ошибка коэффициента регрессии

$$q_b = \frac{S_y}{S_x} q_r. \quad (13).$$

Все данные по биолюминесценции Чёрного моря собраны батифотометрами типа «Сальпа», отличающимися только по числу каналов измерений, но с принципиально единой конструкцией темновой камеры. Это позволило выполнить корректное сопоставление прошлых и современных результатов.

Методика всех биолюминесцентных зондирований за весь период 50-летних исследований была одина: на каждой станции выполнялось от 5 до 30 зондирований с одновременными измерениями скорости дрейфа судна. Отличие старых моделей «Сальпы» от последней (автономной) заключалось в том, что в большинстве случаев возникали чисто технические проблемы для исследований нижних слоев кислородной зоны Чёрного моря. Последняя модель «Сальпы», в разработке которой принял участие автор данной работы, автономная, опускается на обычном стальном тросе и оснащена датчиком кислорода, что впервые дало дополнительные возможности для исследования всей толщи кислородной зоны Чёрного моря. Единообразие конструкций всех применяемых в работе батифотометров и методов их использования впервые позволило сформировать единый массив первичных данных по биолюминесценции за последние 50 лет. Весь массив первичной информации был использован для создания реляционной базы данных и ГИС системы, позволяющей выполнять запросы о временном распределении данных, распределении зондирований по квадратам моря, строить профили, разрезы и карты по всем параметрам, включая параметры среды по разным слоям, с использованием процедур сглаживания и интерполяции. Использование процедур сглаживания и интерполяции фактических данных снижает погрешность оценки изменчивости биолюминесцентных полей до 10-30%. Для уменьшения погрешности из-за влияния суточных колебаний биолюминесцентного потенциала все работы выполнялись либо в ночное время через час после наступления навигационных сумерек, либо в середине дня с дискретностью измерений 0,2 м. Для устранения влияния качки судна на каждой станции обычно выполнялось по 30 зондирований с интервалом в 2,5-3 мин со скоростью 1,2 м·с<sup>-1</sup>. Сопоставимость данных разных экспедиционных исследований обеспечивалась использованием эталонных радиоломинесцентных источников света. Интенсивность биолюминесценции всех данных переводили в абсолютные величины суммарной мощности излучения ( $10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>), применяя стандартные переводные коэффициенты.

В работе впервые использованы результаты видеонаблюдений и послойных обловов буксируемыми горизонтальными сетями с интервалом 1 м по вертикали. Впервые приведены результаты экспериментальных исследований по высвечиванию биолюминесценции отдельных гидробионтов прямо на борту судна.

## ГЛАВА 3 ПРОСТРАНСТВЕННО – ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ ЧЁРНОГО МОРЯ

### 3.1 Прибрежные районы

В настоящее время опубликовано большое количество работ по региональной и пространственно-временной изменчивости биолюминесценции прибрежных районов [6, 10, 17, 20, 115, 117]. Показано, что сезонная изменчивость биолюминесценции неритической зоны характеризуется двумя пиками в весеннее и осеннее время и формируется за счет свечения динофлагеллят [19, 21, 45, 118, 116]. Вертикальная структура поля биолюминесценции в теплый период времени характеризуется пиком в середине термоклина [85, 86, 130].

#### 3.1.1 Структура поля биолюминесценции прибрежных районов

В рамках настоящего исследования проанализированы ночные и дневные профили биолюминесценции в районах северо-западного шельфа (866 зондирований), западного Крыма (752 зондирования), у берегов южного берега Крыма (267 зондирований) и в районе восточного побережья Крыма (556 зондирований) (Рисунок 19). В летнее время наиболее интенсивное свечение свойственно водам северо-западной части моря (около  $2000 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ ) и у берегов западного Крыма (около  $1500 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ ). Почти вдвое меньшую светимость вод наблюдали у южного берега Крыма ( $1100 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ ) и у берегов восточного Крыма. Структура ПБ в ночное время во всех районах характеризовалась одномодальным пиком на глубине 20 - 30 м (в слое сезонного термоклина). В дневное время биолюминесценция практически отсутствовала во всех районах и во всем слое от поверхности до дна (Рисунок 20).

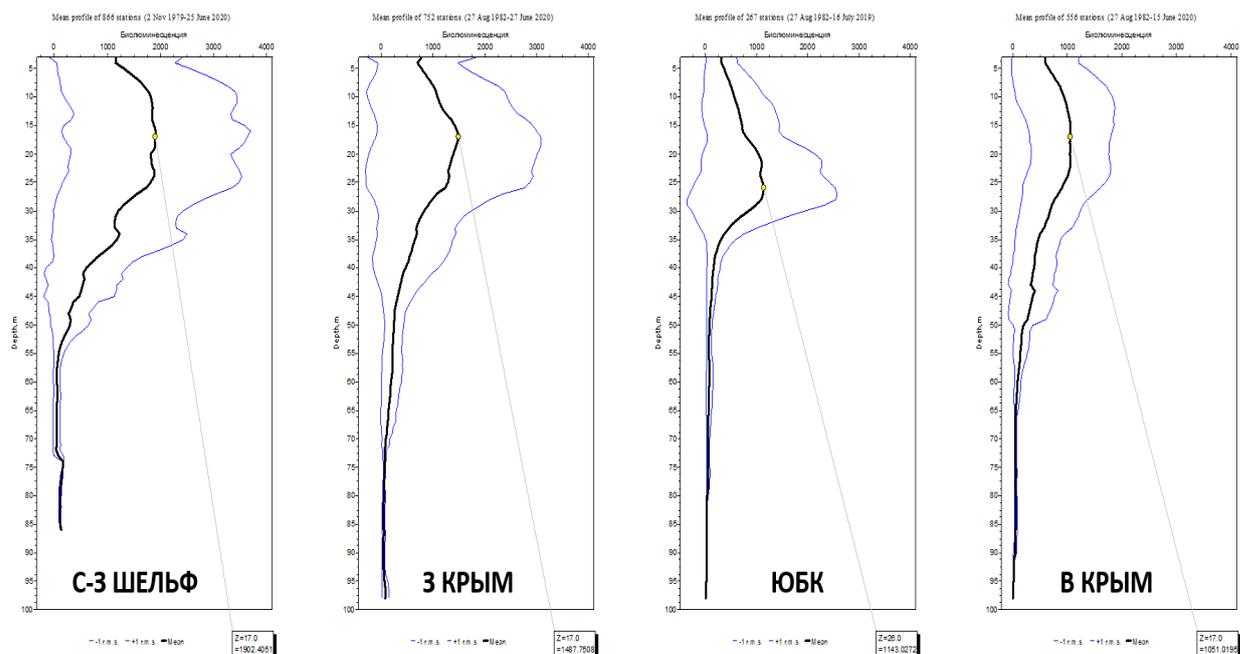


Рисунок 19 – Осредненные профили интенсивности биолуминесценции – черная линия, с.к.о. – синяя линия (горизонтальная ось,  $10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>) в ночное время в слое 0 - 100 м (вертикальная ось)

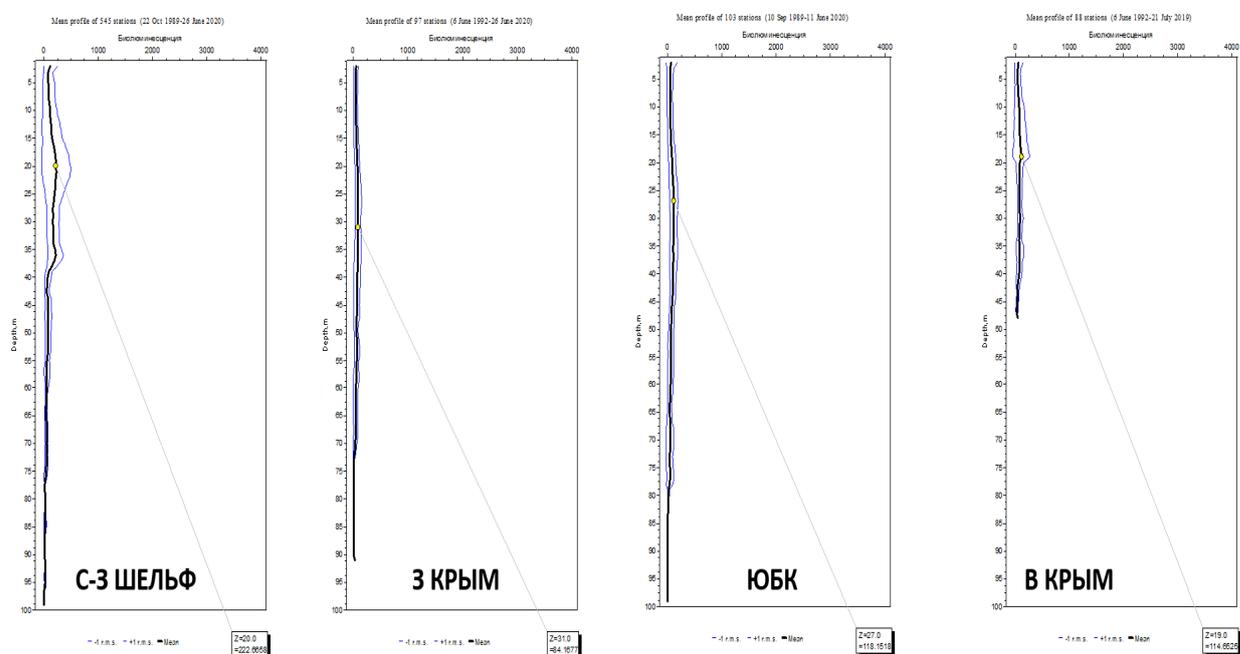


Рисунок 20 – Осредненные профили интенсивности биолуминесценции – черная линия, с.к.о. – синяя линия (горизонтальная ось,  $10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>) в дневное время в слое 0 - 100 м (вертикальная ось)

### 3.1.2 Суточная динамика биолюминесценции

Анализ всего массива прибрежных данных по времени суток в августе показал, что средние значения светимости вод в слое максимального свечения вод на глубине 20-30 м характеризуются резким увеличением в период с 20<sup>00</sup> до 21<sup>00</sup> часа и резким снижением в период с 2<sup>00</sup> до 3<sup>00</sup> ночи (Рисунок 21).

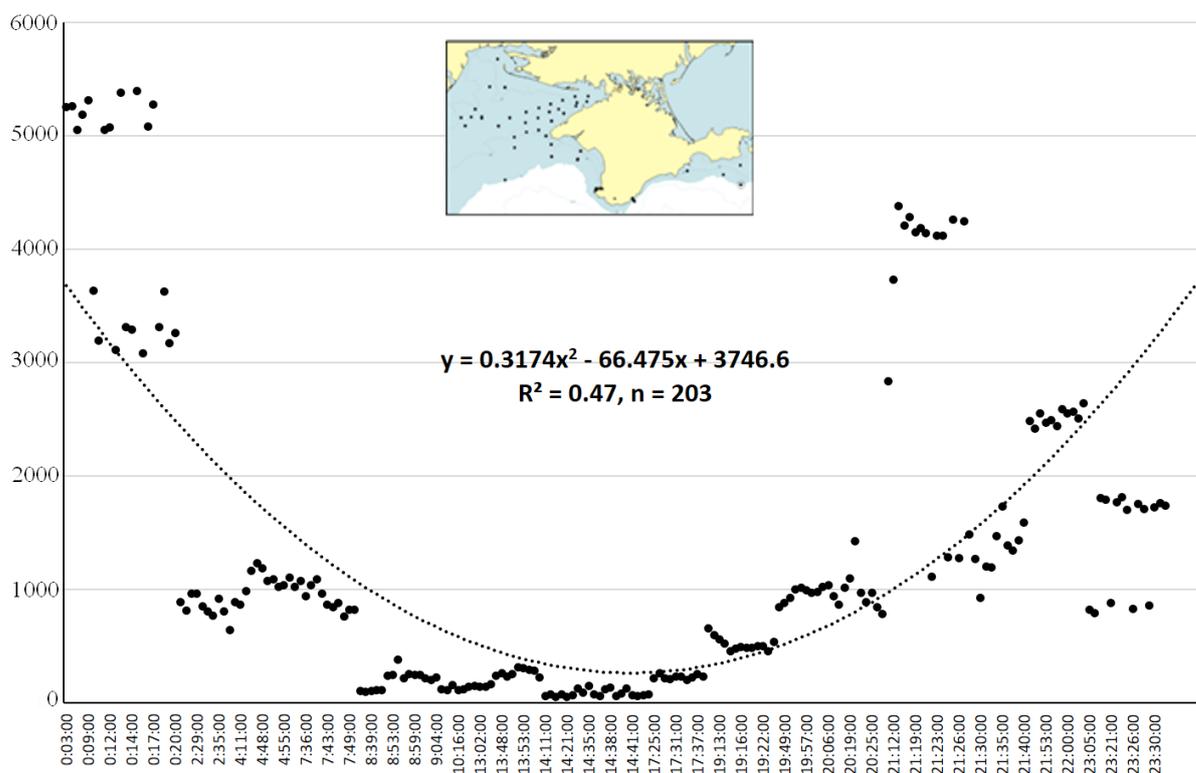


Рисунок 21 – Изменения суточной динамики биолюминесценции прибрежных районов в слое 20 - 30 м в августе

Одним из основных факторов, вызывающих суточную периодичность изменения интенсивности свечения многих видов организмов, является эндогенный (внутренний, сформированный в процессе эволюции) суточный ритм биолюминесценции. Значительную роль в суточной изменчивости свечения играет фотоингибирование. Среди динофлагеллят фотоингибирование свойственно фотосинтетическим видам [116]. В ночной период установилась

стабильная картина распределения интенсивности биолюминесценции по глубине, характеризующаяся мощными слоями биолюминесценции в верхнем квазиоднородном слое (ВКС). С 07<sup>00</sup> до 11<sup>00</sup> происходил процесс перераспределения энергии свечения по глубине. Наибольшие суточные изменения средней интенсивности биолюминесценции произошли в ВКС, в котором в ночной период сосредотачивалось более 80 % энергии свечения всей 60-метровой толщи.

Было показано, что тонкая структура поля биолюминесценции сохраняется на протяжении всего ночного периода наблюдений. В дневные часы также отслеживается сохранение тонкой структуры поля биолюминесценции. Ее перестройка происходит в утренние часы с 7<sup>00</sup> до 11<sup>00</sup> и вечерние с 16<sup>00</sup> до 18<sup>00</sup>, это показано на примере анализа данных, полученных в ноябре 2013 г., что связывается с суточным ритмом биолюминесценции отдельных организмов и, возможно, с миграциями слоев их скоплений (Рисунок 22).

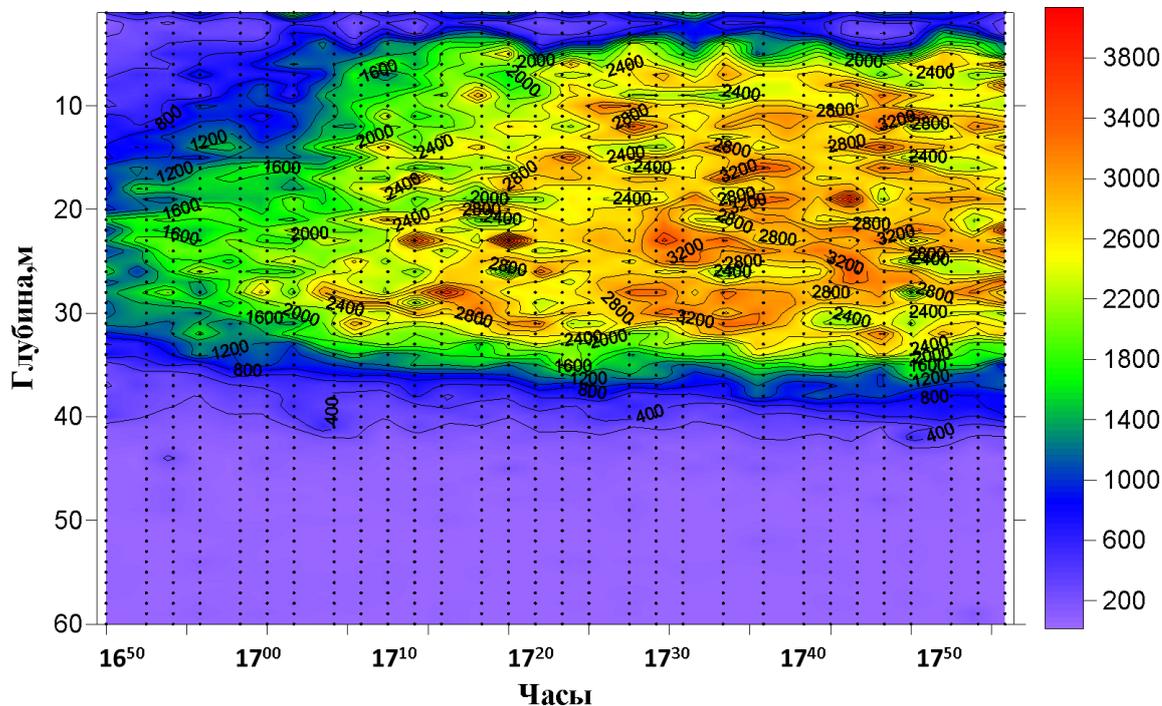


Рисунок 22 – Изменение интенсивности биолюминесценции в слое 0 - 60 м 11-08-2013 в период с 16.<sup>50</sup> до 18.<sup>00</sup> на станции №1

### 3.1.3 Сезонные изменения

Исследование сезонной изменчивости прибрежной биолюминесценции в ночное время за период с 2000 по 2021 гг. показало достоверное увеличение светимости вод в летне-осеннее время (Рисунок 23). Увеличение интенсивности поля биолюминесценции в исследованных водах в феврале – марте было обусловлено, по всей вероятности, улучшением снабжения биогенными элементами поверхностных вод и значительным повышением содержания усвояемого органического вещества. В поверхностном слое в соответствии с жизненным циклом происходит более интенсивное питание и размножение гидробионтов [8, 14, 44, 89, 114]. В весенний период (апрель, май) в открытой части моря начинается перестройка вертикальной термической структуры, прекращается охлаждение поверхностных вод и конвективное перемешивание, начинается образование температурного и плотностного расслоения [97, 130]. Незначительное повышение температуры и понижение солёности не оказывает существенного влияния на вертикальное распределение светящихся организмов планктона, хотя в отличие от зимы это распределение стало менее равномерным. В июле – августе продолжался прогрев поверхностных слоёв воды. Средняя температура поднималась до 24,5°C и пик интенсивности свечения сместился под слой термоклина. В это время наблюдались два пика интенсивности поля биолюминесценции, один из которых расположен ниже, причем его значение в 4 – 6 раз больше, чем в поверхностном слое, а другой – в слое температурного скачка. В начале осени ещё сохраняется тёплая устойчивая погода со слабыми ветрами и небольшим волнением. Значительный прогрев верхнего слоя ( $t = 23,0^\circ\text{C}$ ), период безветрия, отсутствие штормов приводят к дальнейшему повышению вертикальной устойчивости вод – стагнации. Характер вертикального изменения интенсивности поля биолюминесценции практически такой же, как и в летние месяцы. Для позднего осеннего периода характерно постепенное охлаждение поверхностных вод, что приводит к возникновению конвективного перемешивания, вследствие чего температурный скачок фиксируется уже на

глубине 28 - 30 м, он несколько размыт, и планктонные комплексы начинают смешиваться. Полученная картина полностью соответствует результатам предыдущих исследований [85, 116], за исключением одного: однажды при буксировке батифотометра в районе прибрежной зоны Севастополя мы зарегистрировали интенсивные пики биолюминесценции, которые были связаны с огромным скоплением мелких гребневиков вселенцев *Mnemiopsis leidyi*.

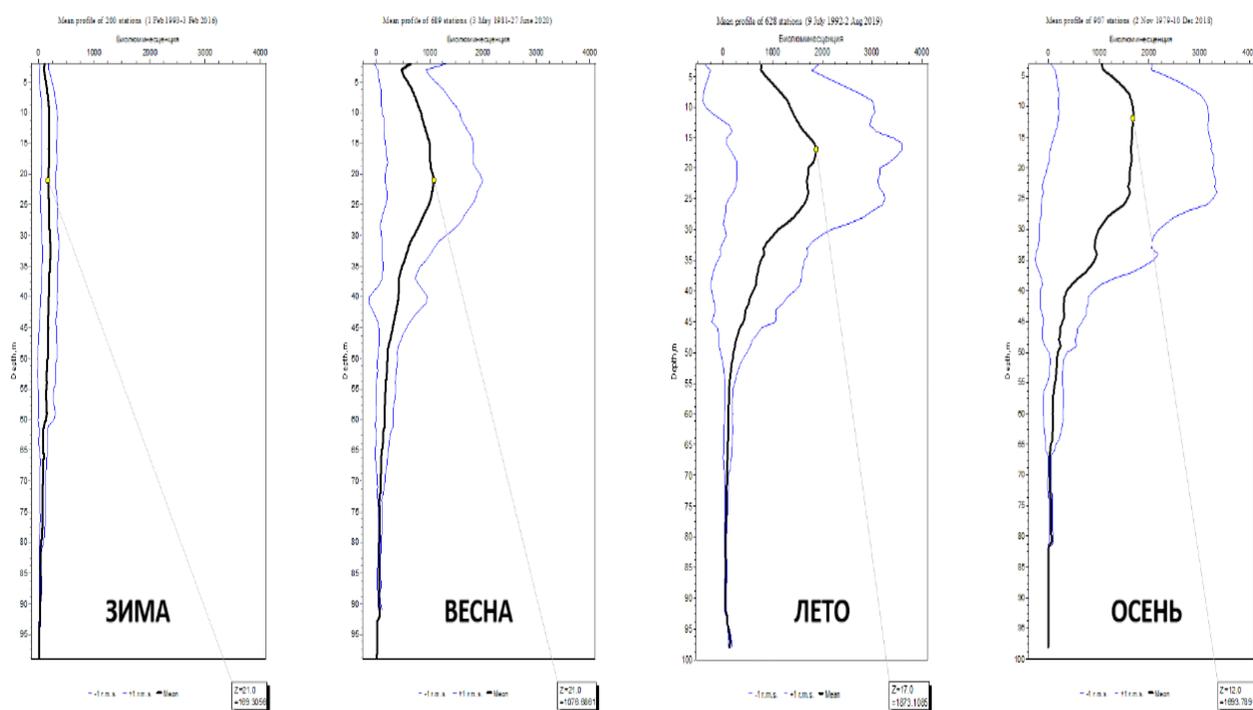


Рисунок 23 – Осредненные профили интенсивности биолюминесценции – черная линия, с.к.о. – синяя линия (горизонтальная ось,  $10^{-12}$  Вт.см $^{-2}$ л $^{-1}$ ) по сезонам ночное время в слое 0 - 100 м (вертикальная ось)

### 3.1.4 Результаты мониторинговых исследований.

Для анализа сезонной изменчивости интенсивности ПБ использованы материалы ежемесячных измерений 2011 г. Работы проводились на трёх станциях в районе Севастополя в темное время суток через 2 ч после наступления темноты (Рисунок 17).

**Характеристика района исследований в 2011 г.** Юго-западная часть Крыма является районом с интенсивной штормовой деятельностью. Среднемноголетние значения скорости ветра на гидрометеорологической станции Херсонесский маяк составляют 5,5 м/с. По отношению к другим районам Чёрного моря он уступает только районам о. Змеиный (6,7 м/с) и устья Дуная (Сулина, 7,4 м/с) [35, 121].

Для исследования ветро-волнового режима использованы ряды срочных 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 (Рисунок 24) [121].

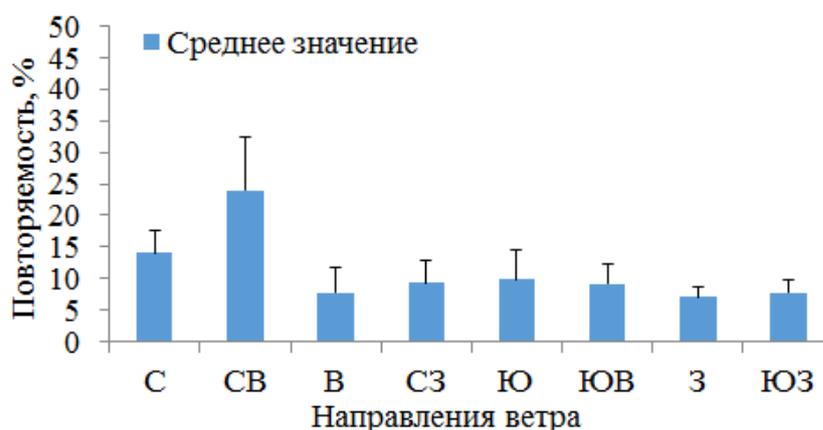


Рисунок 24 – Средние значения повторяемости ветров разных направлений в течение 2011 г. на метеостанции Херсонесский маяк. Тонкие вертикальные линии + $\sigma$

В летний период на ветровой режим большое влияние оказывает море, формирующее в прибрежной зоне бризовую циркуляцию, в результате которой днем ветры дуют с более прохладной поверхности моря на сильно прогретый берег, а ночью – с берега в море [110]. Основные направления ветра над юго-западной частью Крыма, как и над всем Черным морем, определяются распределением атмосферного давления в различные сезоны. Максимальную повторяемость в районе м. Херсонес имеют ветры северных (23 – 29 %) и южных (19 – 31 %) румбов, причем этим направлениям соответствует наибольшая повторяемость сильных ветров (Рисунок 25). В соответствии с особенностями режима ветра, максимальная интенсивность штормового волнения приходится также на холодный период года: с ноября по март. При этом высота волн может достигать в районе м. Херсонес 6 – 7 м и более [110].

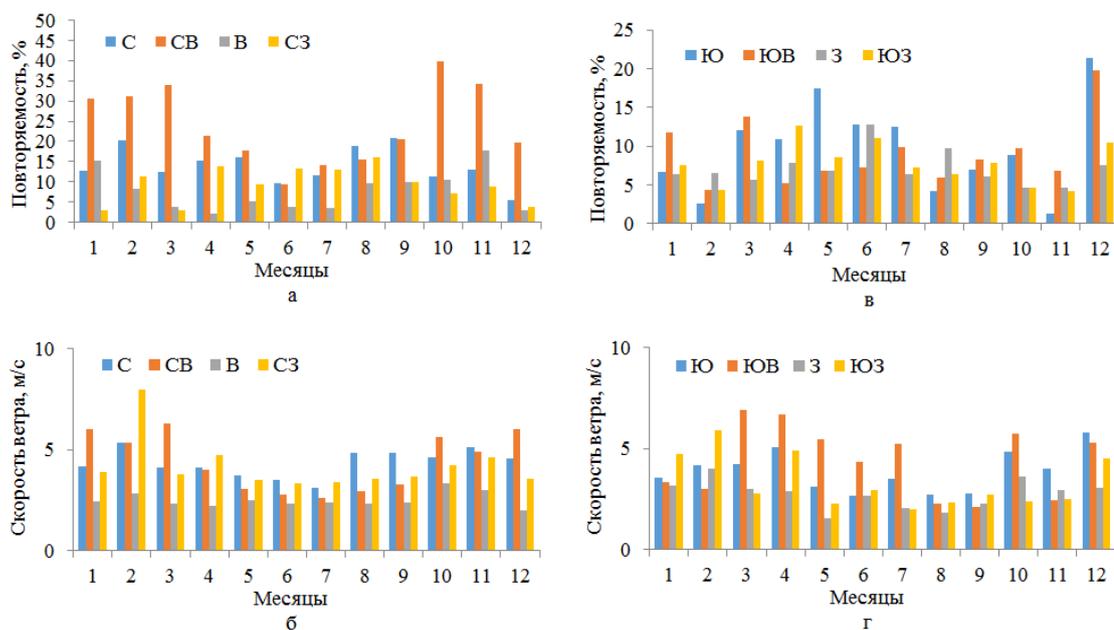


Рисунок 25 – Внутригодовая изменчивость повторяемости ветров (а, в) и скорости ветра, соответствующих направлений (б, г) на станции Херсонесский маяк, 2011 г.

В Черном море, в частности в районе Крыма, выделяются своими разрушительными последствиями осенние циклоны (Рисунок 26). Их особенность состоит в том, что они проходят над бассейном в период осеннего похолодания, когда некоторое время сохраняется относительно высокая температура воды. Скорость ветра, как и в других районах, имеет выраженный годовой ход с максимумом в холодный период и минимумом в теплый. Сезон с наибольшей повторяемостью штормовых ветров ( $> 7$  м/с) соответствует холодному периоду года с ноября по март. Штормовые ветры со скоростью более 10 м/с бывают в любое время года. Во все сезоны года и в любой части побережья бывают дни и периоды полного безветрия (штили). За последние 50 лет максимальное число таких случаев отмечено в мае, а также в летние месяцы. Однако в бухтах случаев полного штиля в 1,5 – 2 раза больше, чем в районе м. Херсонес, причем в бухтах периоды безветрия продолжительны не только в теплый сезон, но и в зимние месяцы [110].

В 2011 г. на станции Херсонесский маяк, за период с июня по ноябрь, зафиксировано выпадение большого количества осадков. Общая сумма выпавших за эти месяцы осадков в окрестностях станции Херсонесский маяк составила 149 мм и приблизилась к историческому максимуму.

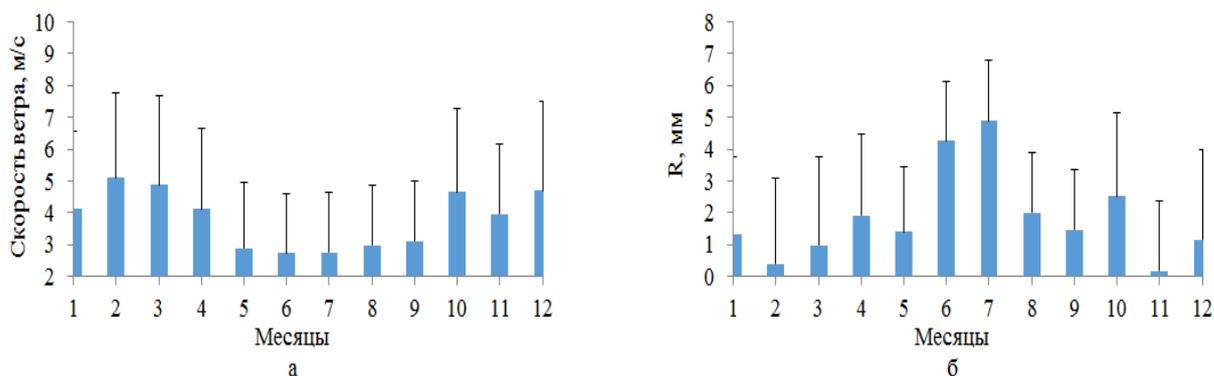


Рисунок 26 – Внутригодовая изменчивость скорости ветра (а) и осадков (б) на станции Херсонесский маяк, 2011 г. Тонкие вертикальные линии  $\pm\sigma$

На графиках, представленных на рисунке 27, отражена временная изменчивость вертикальных профилей температуры, солености, мутности и

биоломинесценции. В период сильных осадков резкое увеличение стоков привело к некоторому распреснению, соленость достигла значений 17,2‰ – 17,5‰.

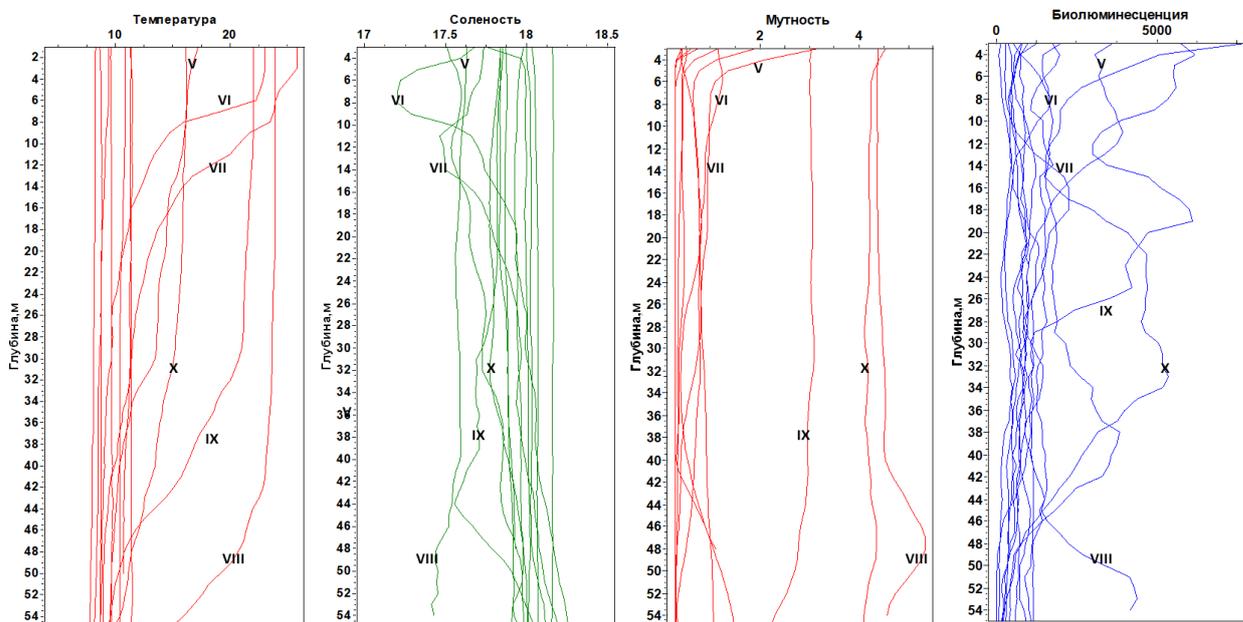


Рисунок 27 – Вертикальная изменчивость профилей температуры ( $^{\circ}\text{C}$ ), солености ( $\text{‰}$ ), мутности (ЕМС) и биоломинесценции ( $10^{-12} \text{ Вт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{л}^{-1}$ ) на ст. №1 в 2011 г. (римскими цифрами отмечены месяцы, 2011 г.)

**Станция № 1.** Находится на траверзе б. Круглая, глубина около 60 м (см. Рисунок 17). Зимний период характеризуется среднемесячными температурами, близкими к  $9,0^{\circ}\text{C}$  (Рисунок 28) и соленостью  $18,01\text{‰}$  (Рисунок 29). В интенсивность ПБ в этот период существенный вклад вносят холодолюбивые виды фитопланктона *Neoceratium furca*, *N. fusus*, *N. tripos* и *Protoperidinium divergens*, *P. pallidum*, *P. steinii*, *P. crassipes*, которые преобладают в открытом море [6, 18, 87, 113, 130, 143, 171]. Наибольшая интенсивность биоломинесценции в этот период (первый годовой пик) наблюдается в январе (Рисунок 30).

В весенний период в глубоководной акватории начинается перестройка вертикальной стратификации вод за счет начала прогрева водной толщи. По

сравнению с зимним периодом температура воды повышается до 13,0 °С (Рисунок 28), а соленость немного снижается до 17,82 (Рисунок 29). В этот период в открытом море происходит массовое развитие мелкоклеточных светящихся водорослей. Увеличивается численность и биомасса теплолюбивых светящихся видов динофлагеллят *Goniaulax apiculata*, *G. digitale*, *Scrippsiella trochoidea* и *Protoperdinium depressum*, *P. granii*, *P. pentagonum*, *P. diabolium* [6, 18, 87, 113, 130, 143, 171]. В этот период средняя интенсивность биолюминесценции возрастает в 1,3 раза по сравнению с зимним периодом [87]. Второй годовой пик интенсивности свечения организмов наблюдался в мае (Рисунок 30).

В летний период пики биолюминесценции регистрируются в термоклине, поскольку для большинства видов светящегося планктона оптимальная температура близка к 14,0 – 20,0 °С [17, 87, 130, 171].

В осенний период эта станция часто попадает в широкую полосу мутных вод прибрежной зоны (Рисунок 31). В это время наблюдается устойчивая стратификация вод [61, 110]. В глубоководной открытой акватории моря еще сохраняется теплая устойчивая погода со слабыми ветрами и небольшими волнениями. Начинается осеннее интенсивное развитие светящихся микроводорослей *Neoceratium inflatum*, *Goniaulax digitale*, *G. polygramma*, *G. Spinifera*, *Lingulodinium poliedrum*, *Protoperdinium claudicans*, *P. conicum*, *P. globules*, *P. oceanicum*, *P. pellucidum*, *P. sinaicum*, *P. solidicorne* [6, 18, 87, 113, 130, 143, 171]. При средней температуре 16,0 °С на ст. 1 в 2011 г. интенсивность свечения увеличилась в среднем в 2 раза по сравнению с летним периодом (Рисунок 30). Массовое осеннее развитие светящихся гидробионтов привело к тому, что осенний пик свечения наблюдался в октябре, который в 1,5 раза превосходил весенний (май).

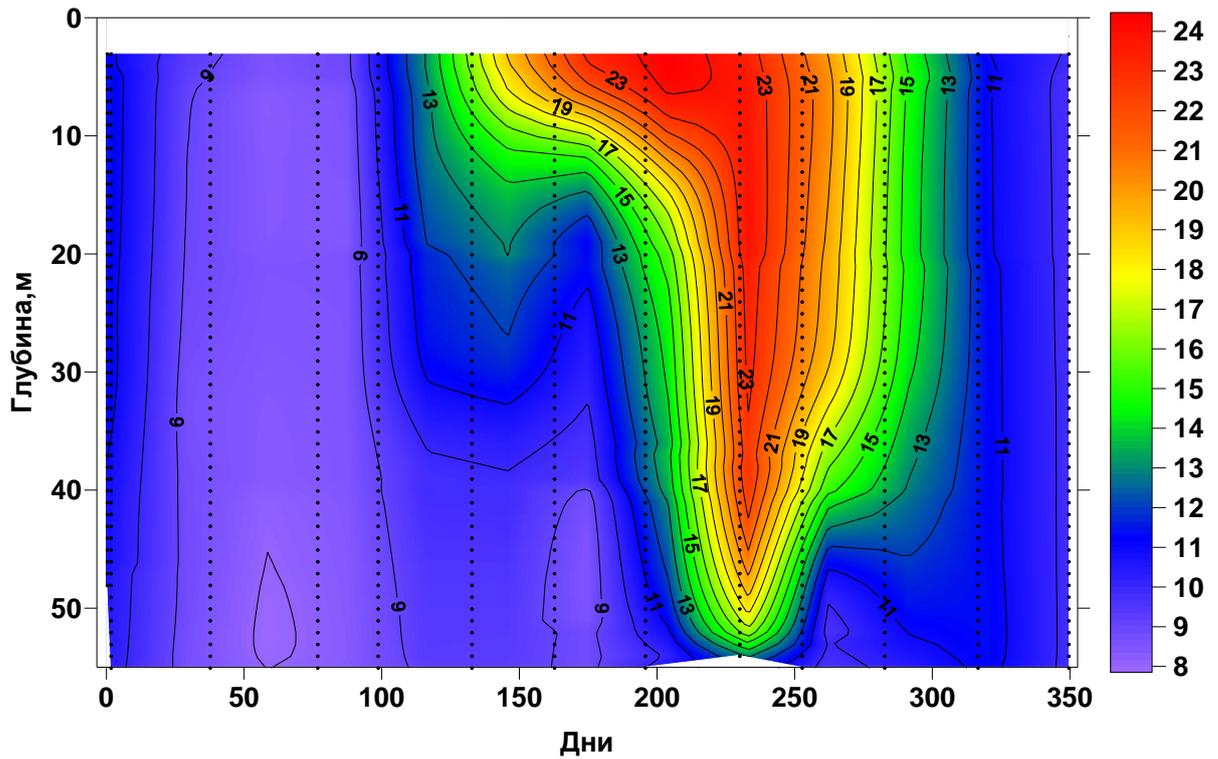


Рисунок 28 – Сезонный ход изменения температуры ( $^{\circ}\text{C}$ ) воды на станции №1 в 2011 г. в слое 0 - 55 м

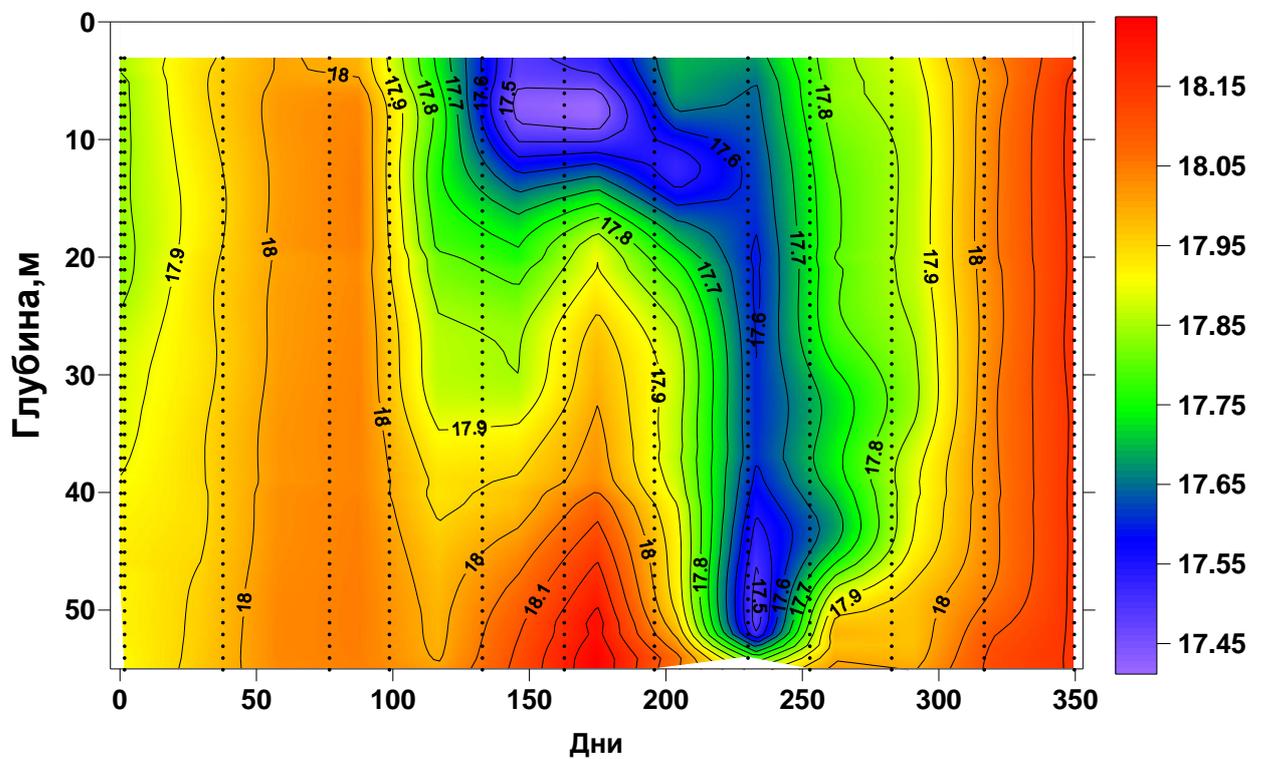


Рисунок 29 – Сезонный ход изменения солёности ( $\text{‰}$ ) морской воды на станции №1 в 2011 г. в слое 0 - 55 м

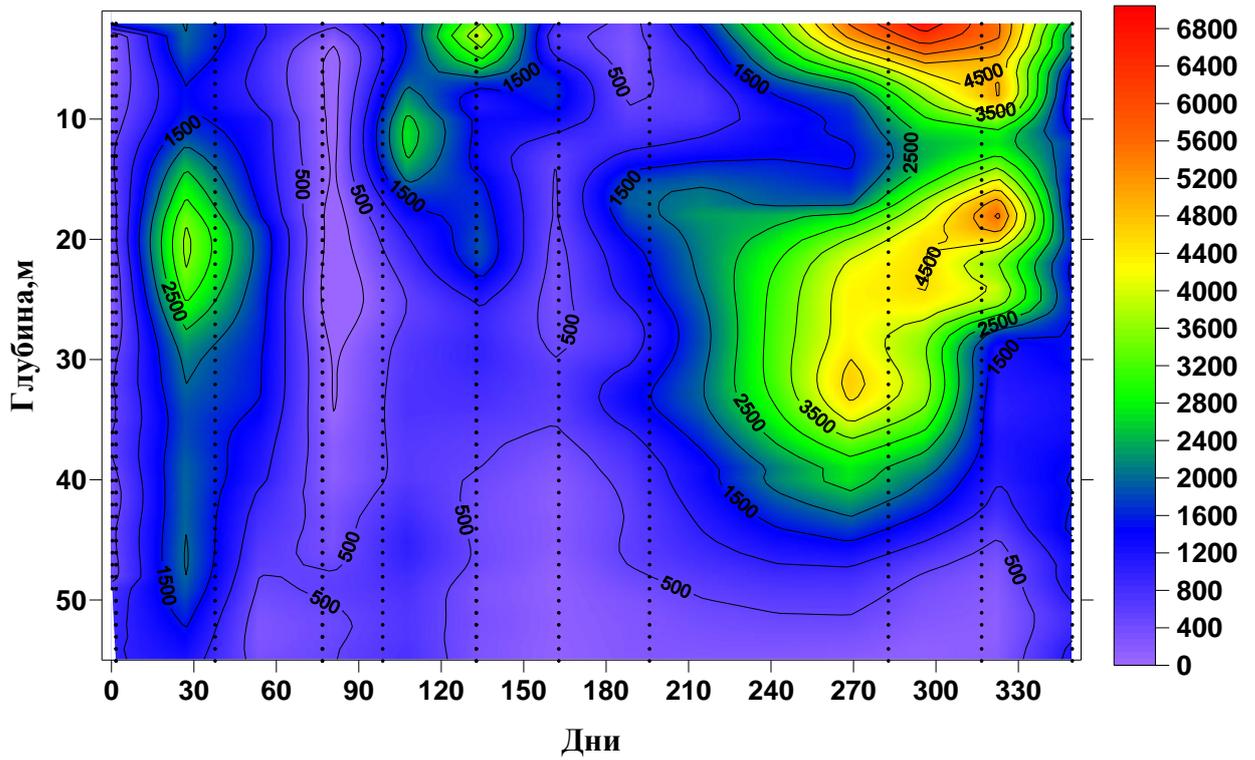


Рисунок 30 – Сезонный ход изменения билюминесценции ( $10^{-12}$  Вт.см $^{-2}$ .л $^{-1}$ ) на станции №1 в 2011 г. в слое 0 - 55 м

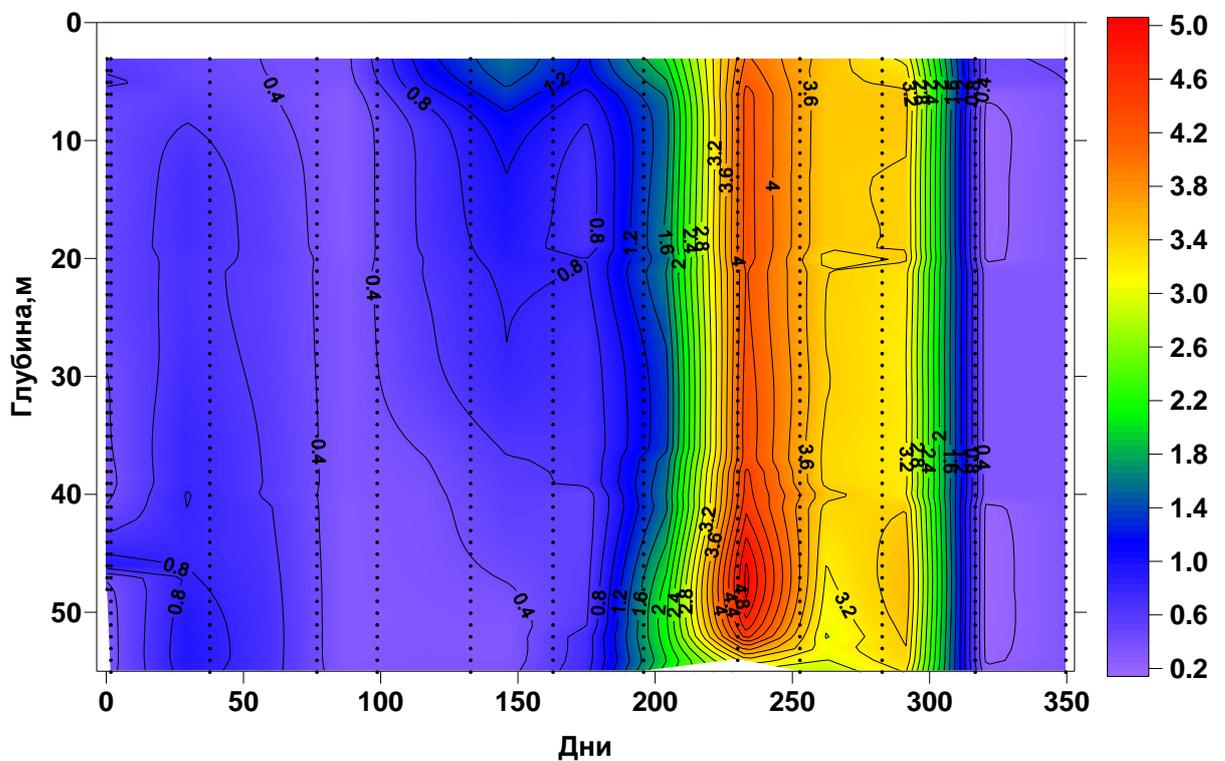


Рисунок 31 – Сезонный ход изменения мутности (EMC) морской воды на станции № 1 в 2011 г. в слое 0 - 55 м

**Станция № 2.** Находится на входе в Севастопольскую бухту (б. Константиновская), глубина около 14 м. Характеризуется интенсивным водообменном с открытым морем и водами бухты.

Зимний период в Севастопольской бухте в 2011 г. среднемесячные температуры и соленость были ниже, чем в глубоководной акватории (8 °С и 17,8 ‰ соответственно (Рисунок 32, 33)). Наибольшая интенсивность биолюминесценции в этот период (первый годовой пик) наблюдается в конце января - начале февраля (Рисунок 34).

В весенний период в Севастопольской бухте за счет ее мелководья прогрев по всей толще воды происходит быстрее, чем в глубоководном районе (Рисунок 32). Интенсивное весеннее развитие светящихся гидробионтов в 2011 г. в Севастопольской бухте привело к повышению интенсивности свечения организмов в этот период почти в 4 раза по сравнению с зимним периодом (Рисунок 34).

В летний период в Севастопольской бухте происходил интенсивный прогрев всего слоя воды до дна. Отсутствие температурной стратификации вод, повышение температуры выше 20,0 °С (Рисунок 32) и понижение солености до 17,55‰ (Рисунок 33) за счет стоков реки Черная привели к снижению интенсивности свечения организмов по сравнению с весенним периодом в 3 раза (Рисунок 34), хотя и наблюдалось в этот период развитие мелкоклеточных весенне-летних теплолюбивых видов (*G. apiculata*, *G. polygramma*, *L. Poliedrum*, *S. trochoidea*, *P. claudicans*, *P. conicum*, *P. globules*, *P. pellucidum*, *P. solidicorne*) [6, 18, 87, 113, 130, 143, 171].

В начале осеннего периода в Севастопольской бухте температура воды снизилась всего на 2,0 °С (Рисунок 32), а соленость увеличилась на 0,23‰ (Рисунок 33) по сравнению с летним периодом, интенсивность свечения за счет развития осенних видов увеличилась в 3,0 – 3,5 раза. В глубоководной акватории в позднеосенний период (ноябрь – декабрь) 2011 г. наблюдалось дальнейшее охлаждение водных масс. Температура снизилась до 10,5 °С, интенсивность

свечения организмов уменьшилась в 3 раза по сравнению с ранне-осенним периодом (Рисунок 34).

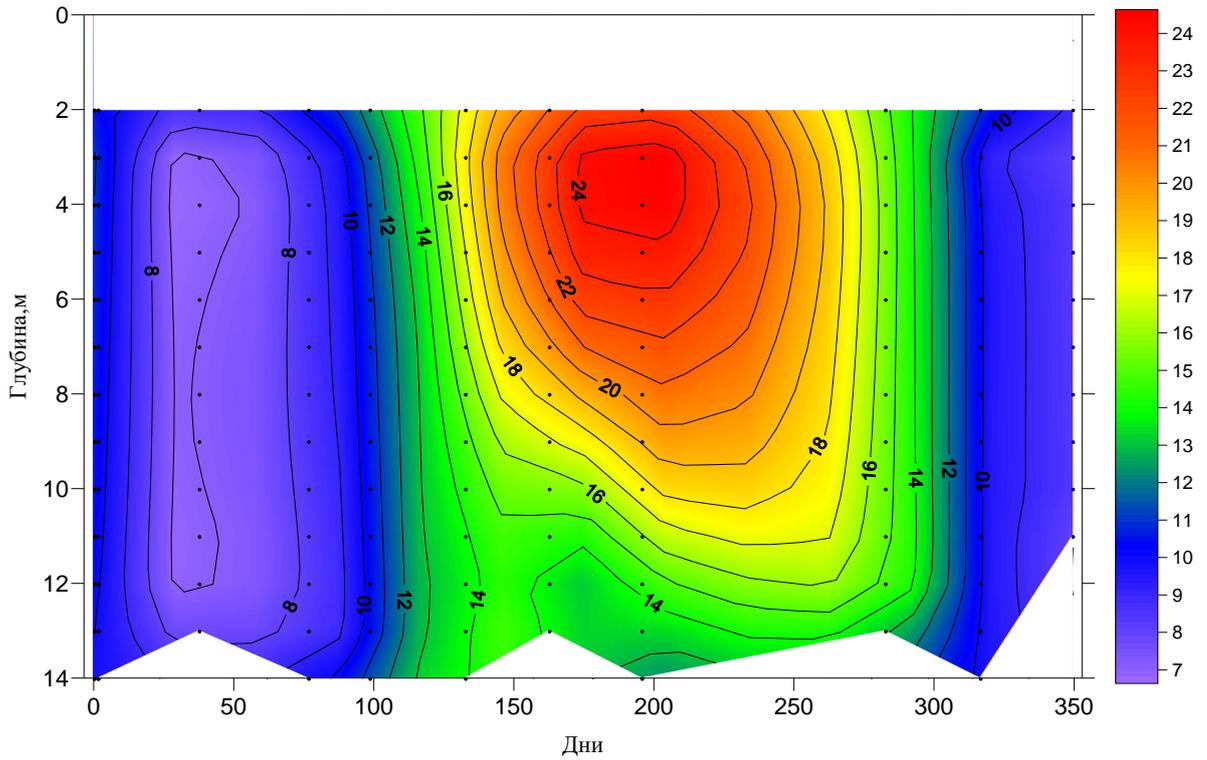


Рисунок 32 – Сезонный ход изменения температуры ( $^{\circ}\text{C}$ ) воды на станции № 2 в 2011 г. в слое 0 - 14 м

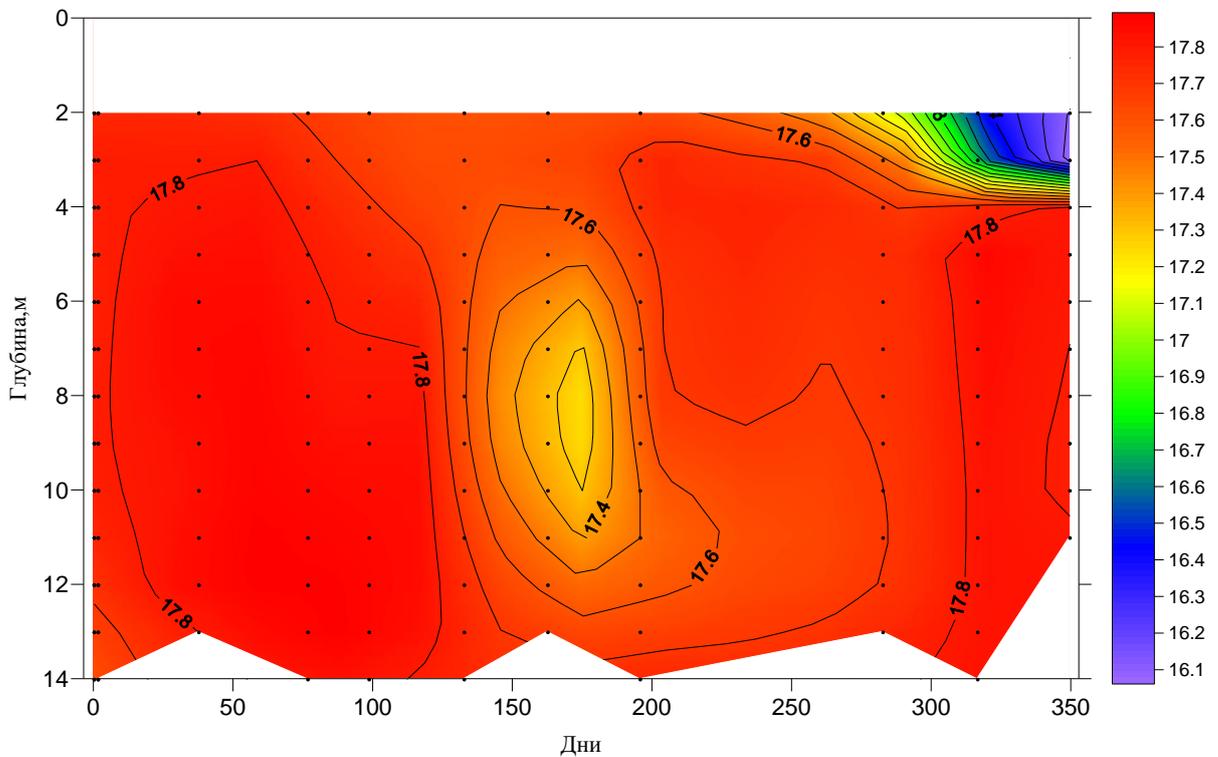


Рисунок 33 – Сезонный ход изменения солености ( $\text{‰}$ ) морской воды на станции № 2 в 2011 г. в слое 0 - 14 м

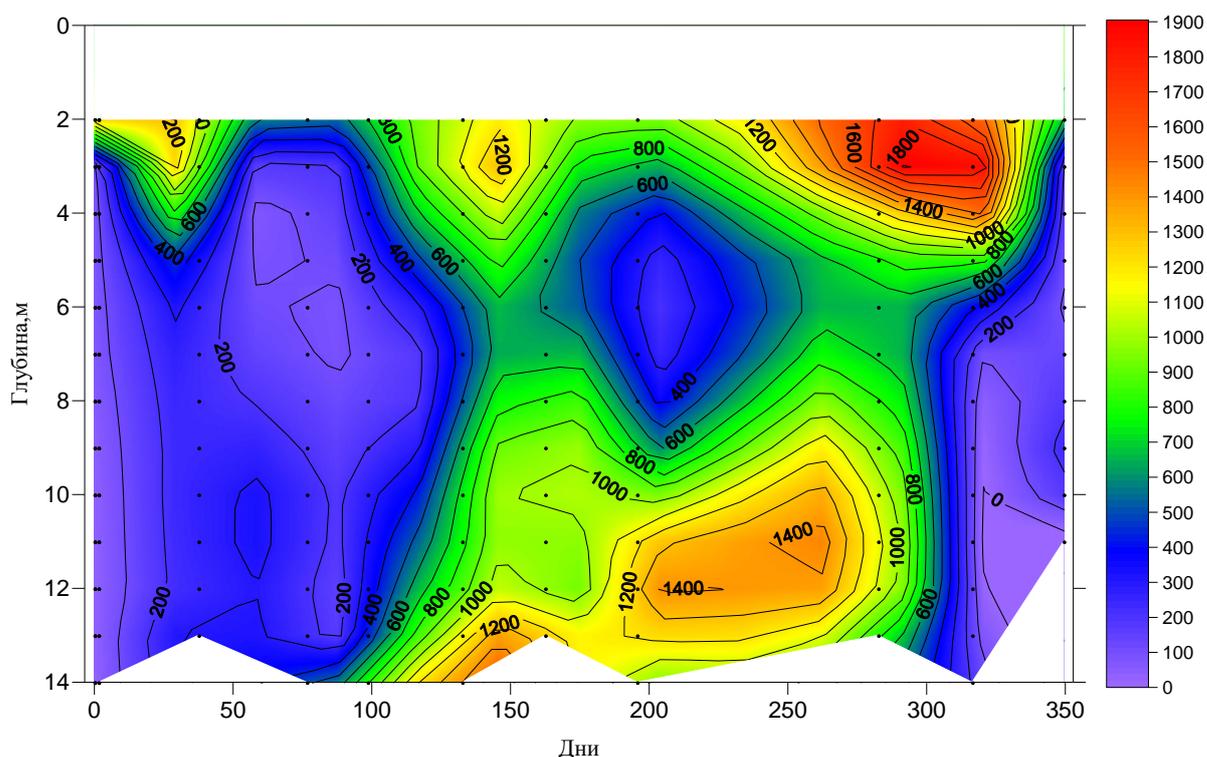


Рисунок 34 – Сезонный ход изменения билюминесценции ( $10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>) на станции №2 в 2011 г. в слое 0 - 14 м

**Станция № 3.** Находится в центре Севастопольской бухты (б. Голландия), глубина около 10 м. Наиболее подвержена влиянию пресных вод реки Чёрной, сток которой может распространяться на всю акваторию бухты в различной степени, что влияет на экологические условия региона [34, 61, 97, 110].

В зимний период в центральной части бухты наблюдается однородное распределение температуры по всей глубине на уровне 7 °С (Рисунок 35) и солёности от 17,7 в верхнем до 17,85 ‰ в придонном слое (Рисунок 36). Наибольшая интенсивность билюминесценции в этот период наблюдается только в поверхностном слое (Рисунок 37).

В весенний период прогрев по всей толще воды проходит интенсивнее до 14 °С в поверхностном слое (Рисунок 35). Средняя температура в Севастопольской бухте на 2,2 °С выше, чем в открытой части моря. Солёность в среднем составляет 17,8 ‰, что на 0,4 ‰ меньше, чем на ст. 1. При нарастании поступления пресных вод в весенний период происходит ускоренное распреснение бухты, при этом средняя солёность уменьшается до 17,6 ‰ (Рисунок 36). В поверхностном слое на

ст. 3 интенсивность биолюминесценции в мае возрастает так же значительно (Рисунок 37), как и на ст. 2.

В летний период с июня по август наблюдается типично летнее вертикальное распределение температуры. Интенсивный прогрев всей толщи воды (средняя температура 22,0 °С (Рисунок 35), солёность 17,7 ‰ (Рисунок 36)) привёл к тому, что слой температурного скачка отсутствует. Интенсивность поля биолюминесценции во всём слое постепенно возрастает, достигая к августу максимальных значений (Рисунок 37).

В осенний период на станции 3 в октябре – ноябре наблюдается уже практически однородное распределение температуры по вертикали с постепенным её снижением к ноябрю до 12 °С (Рисунок 35). Солёность во всей толще воды составляет 17,9 ‰ (Рисунок 36). Наибольшие значения интенсивности поля биолюминесценции регистрируются в этот период в поверхностном слое. Максимальная интенсивность поля биолюминесценции наблюдается в октябре и к ноябрю она уменьшается почти в 1,5 раза (Рисунок 37).

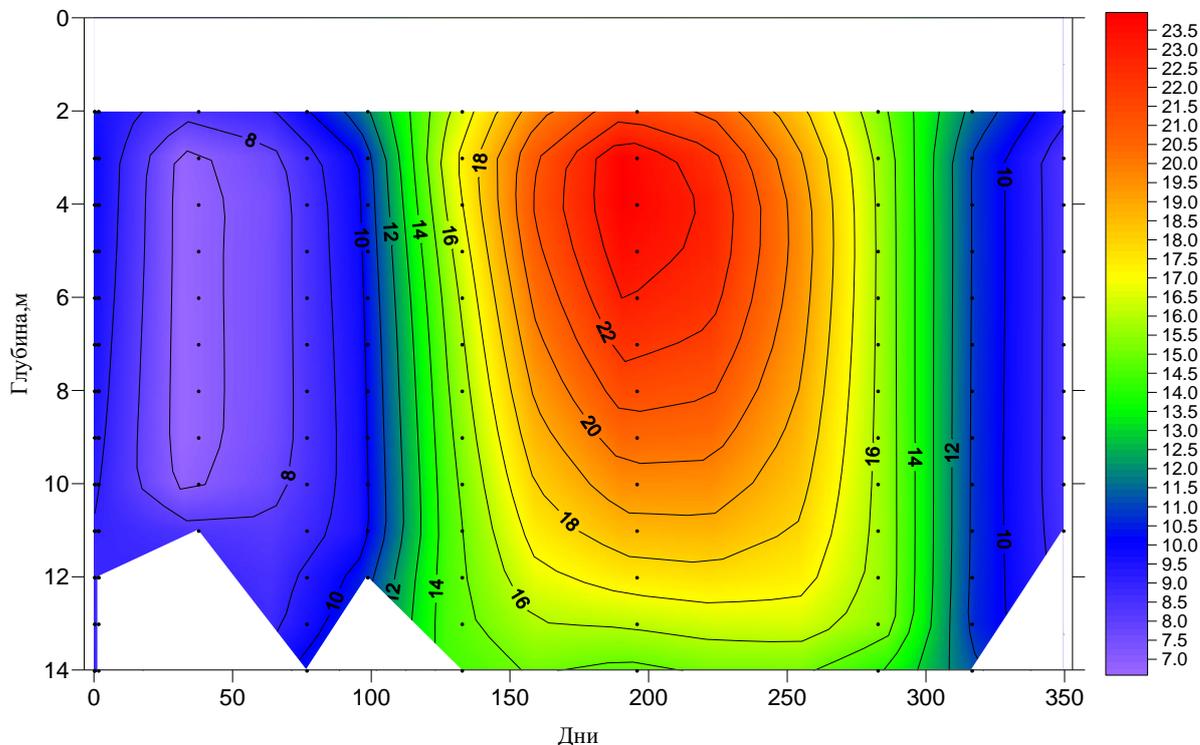


Рисунок 35 – Сезонный ход изменения температуры (°С) воды на станции № 3 в 2011 г. в слое 0 - 14 м

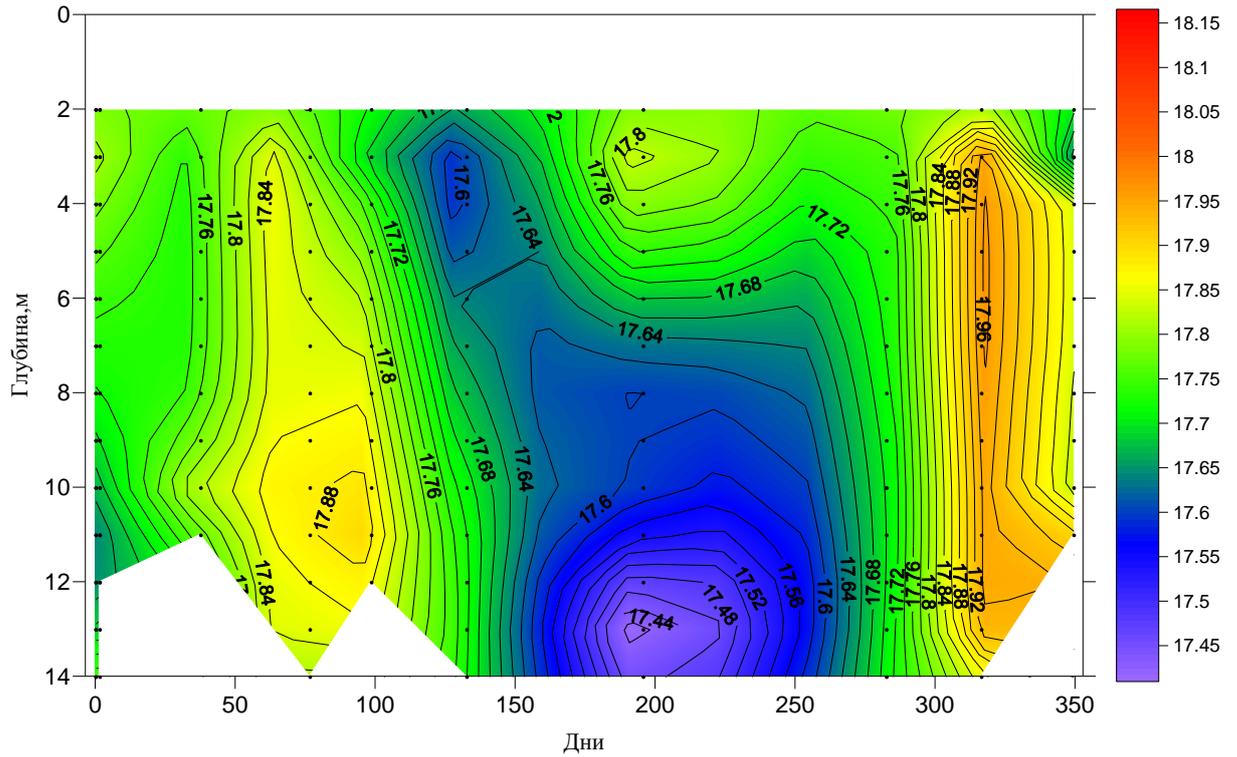


Рисунок 36 – Сезонный ход изменения солености (‰) воды на станции № 3 в 2011 г. в слое 0 - 14 м

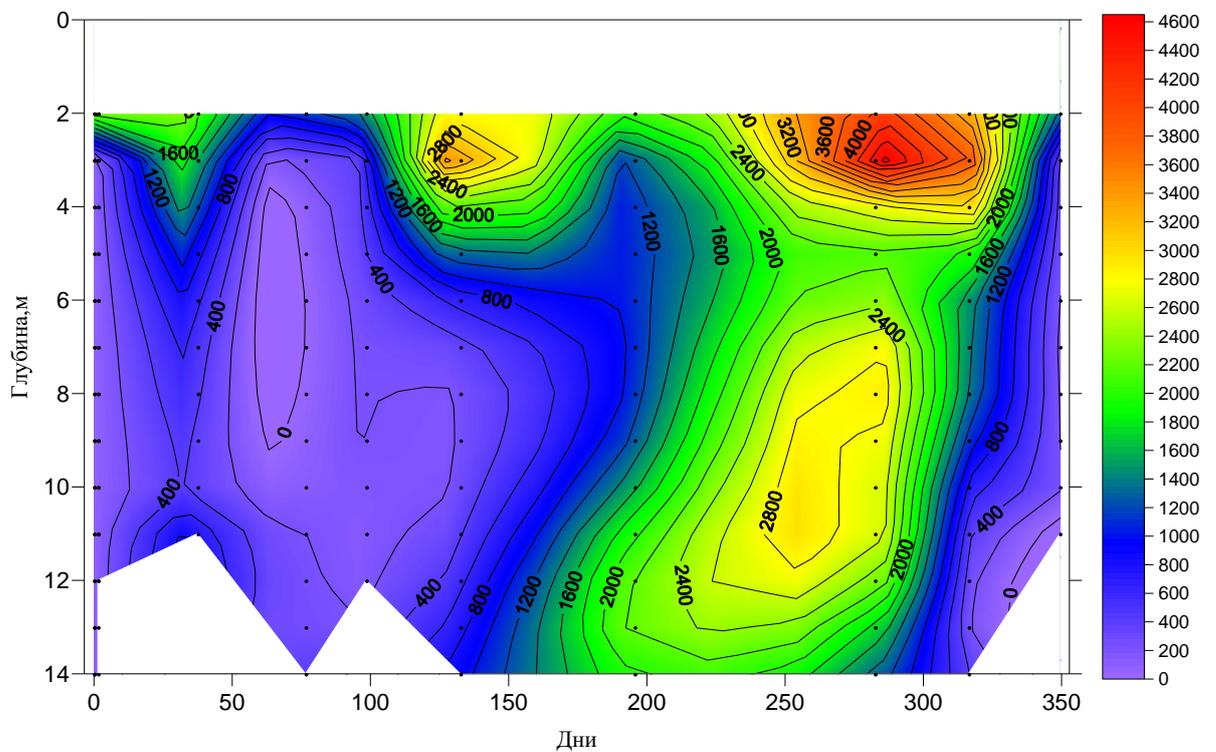


Рисунок 37 – Сезонный ход изменения биолуминесценции ( $10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>) на станции № 3 в 2011 г. в слое 0 - 14 м

## 3.2 Глубоководные районы

### 3.2.1 Структура поля биолюминесценции

Исследования автора, выполненные в последние годы, позволили обнаружить главное отличие структуры ПБ глубоководных районов от прибрежных: выяснилось, что в открытом море в большинстве случаев наблюдается бимодальная структура профилей биолюминесценции (Рисунок 38). Как и в прибрежных районах, так и в открытом море наблюдаются поверхностные пики биолюминесценции в слое термоклина, а также – дополнительные «глубинные» пики у нижней границы кислородной зоны.

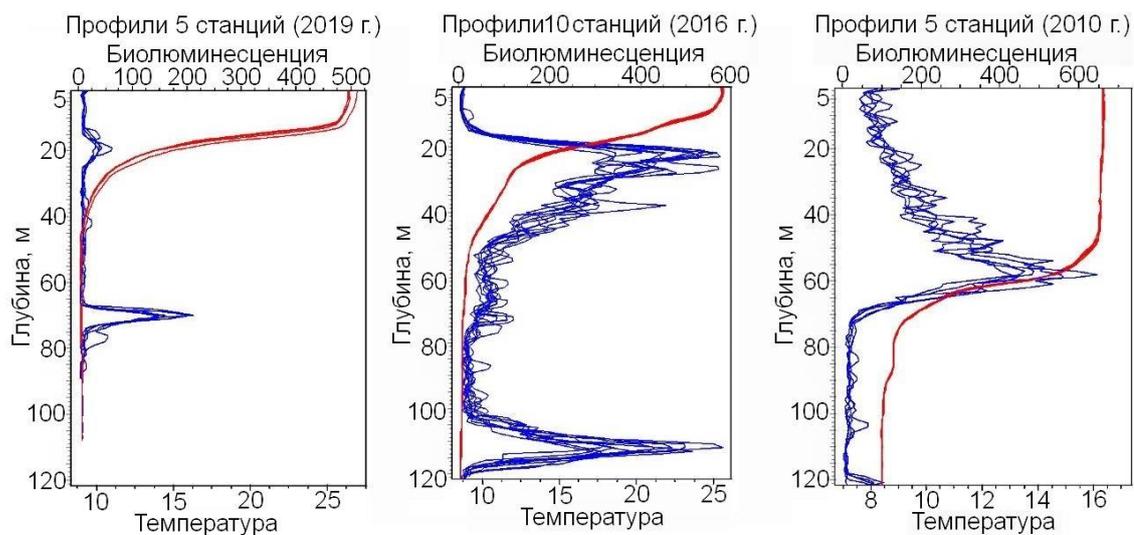


Рисунок 38 – Пример бимодальных профилей биолюминесценции (горизонтальная ось,  $10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>) в глубоководных районах Чёрного моря в слое 0 - 120 м (вертикальная ось)

В центральных районах моря большинство глубинных пиков приходится на слой 70 - 80 м, а в зоне основного черноморского течения пики заглубляются до глубины 110 - 120 м (Рисунок 39).

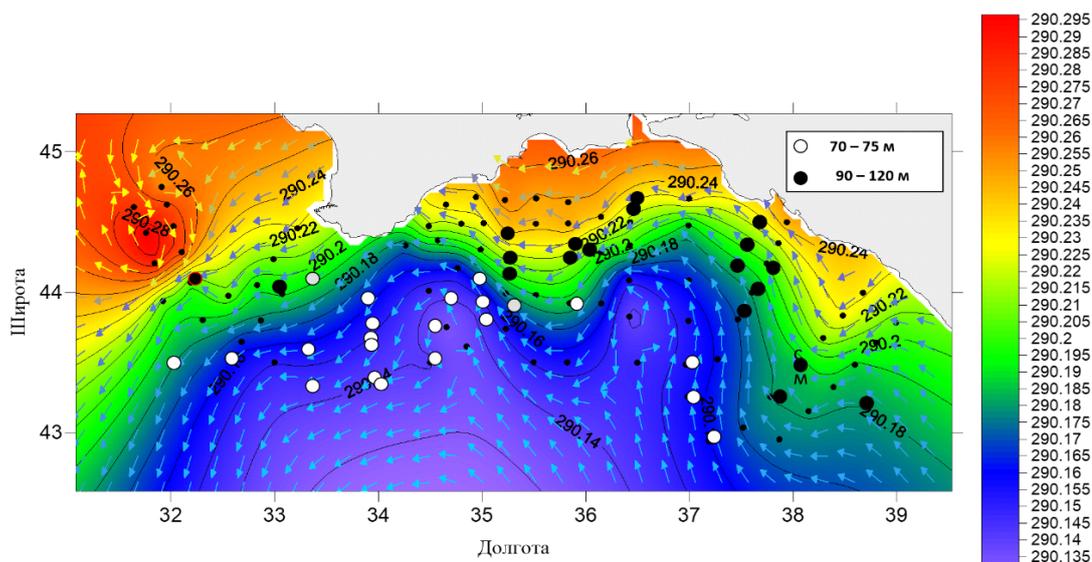


Рисунок 39 – Распределение станций с пиками биоллюминесценции у редоксклина (круги) в центральной глубоководной части моря и в зоне ОЧТ

Такая структура вертикального распределения нижних пиков свечения в точности соответствовала вертикальной структуре изооксигены  $0,2 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$  (Рисунок 40). Именно на этой глубине в 1985-1986 гг. с борта подводной лодки "Аргус" были впервые зарегистрированы сверхплотные слои зоопланктона в слое редоксклина [26, 140].

Вертикальное распределение зоопланктона в слоях вблизи редоксклина было приурочено к горизонтам с определённым содержанием растворенного кислорода. Для копепод *Calanus euxinus* Hulsemann эта граница находилась между  $0,22$  и  $0,26 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ ; для ктенофоры *Pleurobrachia pileus* (Müller O. F., 1776) она составляла  $0,45$ – $0,6 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ ; а для хетогнат *Sagitta setosa* (Müller O. F., 1847) – она находилась в пределах  $0,35$ – $0,5 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$  (Flint M., 1989). Важной особенностью распределения зоопланктона была граница содержания кислорода  $0,2$ – $0,5 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ , которую М.В. Флинт определил как «нижнюю границу жизни для зоопланктона» (Флинт М.В., 1989). В центре моря эта граница проходит на глубине пиков свечения у редоксклина (79 - 80 м), в зоне ОЧТ – она заглубляется до 110 - 120 м.

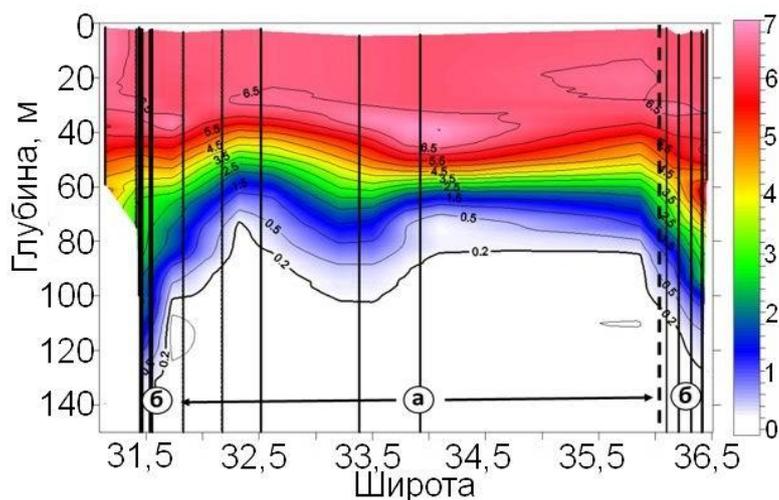


Рисунок 40 – Распределение кислорода в слое 0 - 150 м Чёрного моря в центральной глубоководной зоне (а) и районах континентального склона (б) (ноябрь 2013 г.). Изооксигена  $0,2 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$  – нижняя граница распределения зоопланктона [140]

### 3.2.2 Структура водных масс и биолюминесценция

Можно предположить существенное влияние параметров холодного промежуточного слоя (ХПС) на величину биолюминесцентного потенциала и его вертикальную компоненту.

Известно, что ХПС рассматривается как водная масса, включающая воды с температурой  $8 \text{ }^\circ\text{C}$  и ниже [98, 148]. Воды ХПС располагаются на глубинах от 30 до 80 м и с помощью T, S–диаграмм прослеживаются по всей акватории Чёрного моря, соответствуя схеме квазистационарных течений [15, 79, 119]. Механизмы образования и распространения вод ХПС, равно как и сезонные изменения его характеристик изучены сравнительно недавно [15, 78, 98, 148]. Выяснилось, в частности, что определяющая пространственную вариабельность биологических, гидрологических и гидрохимических параметров верхнего деятельного слоя (в т.ч. ХПС) циклоническая циркуляция Чёрного моря подвержена значительной сезонной изменчивости [4, 15, 148].

Зимой в мелководной части северо–западного шельфа происходит охлаждение и увеличение плотности вод, которые погружаются в придонные слои, опускаясь к зоне постоянного пикноклина, и формируют ХПС. Пространственная эволюция ядра ХПС заключается в его подпитке, преимущественно в западной части моря, и в последовательном циклоническом движении вдоль границы глубоководной части моря и материкового склона [4, 15, 98, 119, 148]. Так, с мая по октябрь воды ХПС располагаются по всей акватории моря на глубинах 30 - 80 м. В ноябре ХПС северо–западного шельфа исчезает, заменяясь водами ХПС открытой части моря, а в январе вновь начинается обновление вод этого слоя [15, 98, 99, 130]. Подобный механизм образования холодных прослоек прибрежных областей в зимний период свойствен целому ряду географических регионов Мирового океана [78, 99, 148].

По осредненным многолетним данным [123] в летнее время в водах ХПС наблюдаются обширные зоны кислородного дефицита (Рисунок 17). По мнению Т.Ф. Нарусевич, с биотической точки зрения, уменьшение содержания кислорода в водах ХПС делает их близкими по этому показателю к «редокс – зоне», образуя неблагоприятную среду обитания для большинства гидробионтов [91]. Кроме того, формируясь в северо–западной части Чёрного моря, эта водная масса содержит повышенные концентрации биогенных элементов и ряда поллютантов, приносимых с речным стоком.

Таким образом, вследствие эвтрофикации, антропогенного загрязнения, дефицита кислорода и пониженной температуры воды ХПС обладают неблагоприятными экологическими свойствами, что выявлено с помощью ряда видов – индикаторов, в том числе – планктонных билюминесцентных, и приводит к практически полному отсутствию свечения в этом слое [91]. Последнее легко объяснимо. Действительно, билюминесценция, как ферментативный биохимический процесс, очень чувствительна к изменениям температуры, химического состава среды, воздействию поллютантов [13, 39, 126]. Это показано, в частности, на фитопланктонных билюминесцентах, представленных 36 видами динофитовых водорослей, численность и сезонная динамика видового

состава которых определяет более 90% биолюминесцентного потенциала Чёрного моря [13, 128, 129].

Гораздо сложнее обстоит дело с объяснением сезонной изменчивости вертикальной структурированности биолюминесценции. На рисунке 41 рассмотрена взаимосвязь динамики параметров ХПС и сезонной изменчивости вертикальной структуры биолюминесцентного потенциала в центральной части западного циклонального круговорота Чёрного моря.

Как следует из представленного иллюстративного материала, зимой в период обновления ХПС и фактического отсутствия его чёткой вертикальной структурированности наступает изотермия практически во всём слое 0 - 100 м, температура в котором падает ниже 8°C. Это приводит к описанному выше резкому снижению интенсивности ПБ во всем 100-метровом слое и его реальному «изолуминированию», т.е. выравниванию амплитуды свечения по всему слою аналогично процессу изотермирования.

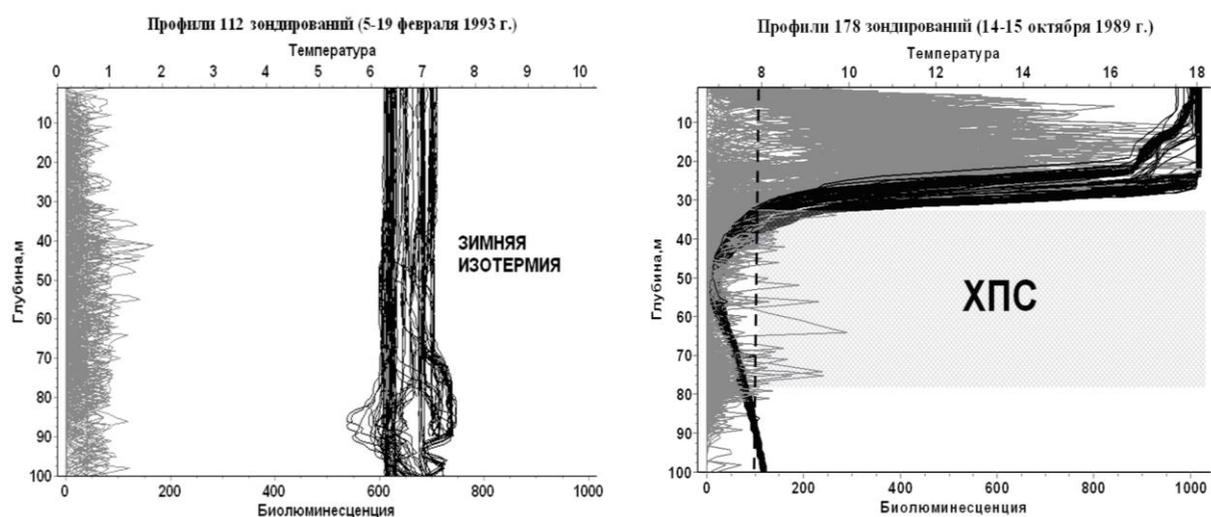


Рисунок 41 – Распределение биолюминесценции  $10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup> (серым) и профили температуры °С (черным) в слое 0 - 100 м в центральной части западного циклонального круговорота Чёрного моря в феврале и октябре [130]

В весеннее время начинается прогрев поверхностных вод и формирование ядра нового ХПС. В связи с этим, в мае в обогащенных биогенными элементами поверхностных водах начинается бурное развитие планктонных водорослей, вызывающее существенное увеличение интенсивности биолюминесценции, максимум которой ограничивается на глубинах 30 - 40 м изотермой 8 °С, т.е. изотермой верхней границы ХПС.

В летнее – осеннее время ХПС находится между хорошо прогретыми поверхностными водами (глубиной до 30 - 40 м) и более теплыми, чем ХПС водами верхней зоны основного пикноклина, поэтому начиная с мая до октября – ноября ПБ имеет два максимума: над сезонным термоклином и под ХПС. Летом в центре западной халистазы нижний максимум в несколько раз меньше верхнего, хотя в других районах он столь же интенсивен, а иногда и превосходит его (таблица 1).

Подобная картина наблюдалась практически по всей акватории моря. При этом большинство двухмаксимумных профилей было зафиксировано в 1984 – 1995 гг., когда наступил затяжной период выхолаживания поверхностных вод Чёрного моря, приведший к образованию мощного ХПС с неблагоприятными биотическими свойствами. Температура в ХПС составляла менее 8 °С и он разделял зону биолюминесценции в летне–осенний период на верхнюю и нижнюю (Рисунок 42). В последнем случае это происходило только при температуре под ХПС более 8 °С и при наличии кислорода. В тех же случаях, когда наблюдался «кислорододефицитный ХПС», летние пики биолюминесценции наблюдались только в приповерхностной зоне и были приурочены к сезонному термоклину на глубине 10 - 30 м (таблица 1).

Поздней осенью начинается процесс заглубления нижней границы ХПС, предшествующий последующему его исчезновению. В этот период перестраивается структура приповерхностных вод, что так же, как и весной, приводит к возрастанию интенсивности ПБ с сентября до середины ноября. В этот период наблюдаются наиболее выраженные максимумы биолюминесценции снова над ХПС.

Таблица 1 – Районы двухмаксимумных профилей ПБ ( $10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>) в Чёрном море за период 1984 – 1999 г.

Район	Дата	Координаты	Верхний пик ПБ		Нижний пик ПБ	
			Интенсив.	Глубина м.	Интенсив.	Глубина м.
Северо – западный шельф	23.11.89	45°23'.00 N 31°35'.00 E	1974	8	1603	25
	10.07.92	45°00'.00 N 32°15'.00 E	317	18	2279	50
Западная халистаза	16.07.84	43°00'.00 N 29°45'.00 E	504	23	191	57
	11.07.92	43°30'.00 N 32°15'.00 E	876	17	252	48
Восточная халистаза	11.09.89	43°20'.00 N 36°20'.00 E	524	9	199	77
	17.11.91	43°40'.00 N 36°44'.00 E	4950	8	4651	30
	19.07.92	43°29'.00 N 37°15'.00 E	681	25	51	35
	17.07.92	45°00'.00 N 36°50'.00 E	876	9	825	16
	21.07.92	43°10'.00 N 40°15'.00 E	94	10	259	35
Прибосфорский район	16.07.84	41°35'.50 N 29°00'.00 E	754	33	307	69

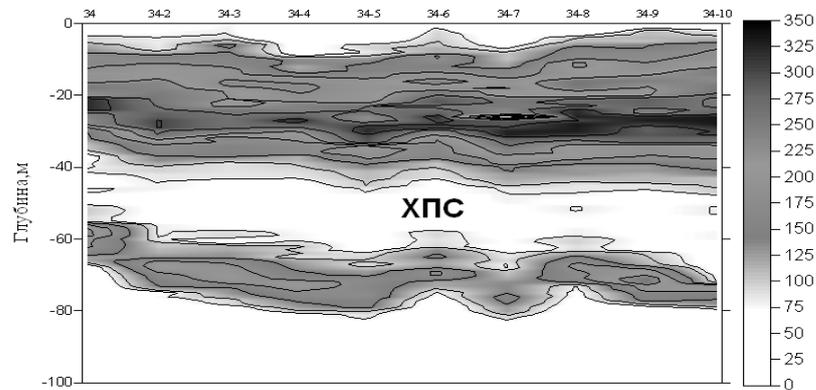


Рисунок 42 – Пример двухслойной топографии биолюминесцентного поля в прибосфорском районе (97 рейс НИС «Академик Ковалевский», 15-07-1984, 22.<sup>30</sup> – 23.<sup>00</sup>) [130]

Таким образом, сезонная изменчивость вертикального распределения биолюминесцентного потенциала в Черном море в значительной мере

определяется динамикой сезонной изменчивости топографии и биотических свойств ХПС.

### 3.2.3 Билюминесценция у редоксклина и зоопланктон

Зарегистрированные пики билюминесценции у нижней границы кислородной зоны Чёрного моря ранее объяснялись тем, что они могут быть связаны со скоплениями светящейся ночесветки *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid & Swezy 1921 [50]. Несмотря на имеющиеся публикации на эту тему [7, 12, 23-25, 27, 28, 52], обилие ноктилюки у нижней границы кислородной зоны исследовано еще недостаточно. Поскольку её численность в центральных районах Чёрного моря относительно невелика [52], логично предположить, что пики свечения у редоксклина в глубоководных зонах моря могут быть связаны с распределением гребневигов плевробрахий *Pleurobrachia pileus* (Müller O. F., 1776), которые, как считалось до недавнего времени [163], не относятся к билюминесцентам. Однако, недавние лабораторные эксперименты О.В. Машуковой показали, что этот вид также интенсивно светится, как и прочие гребневики [81].

Видеонаблюдения, выполненные в районе западной халистазы в слое 7 - 130 м со средним интервалом в 2 часа, показали, что плевробрахии совершали небольшие суточные вертикальные миграции в пределах 30 - 75 м. В период с 8.<sup>00</sup> до 14.<sup>00</sup> они формировали плотное скопление на горизонте 71 - 75 м, но уже в 16.<sup>00</sup> они практически исчезали с этой глубины и поднимались в слой 50 - 60 м. С 17.<sup>00</sup> вечера до 4.<sup>00</sup> утра они уже широко рассредоточивались в слое 30 - 60 м с максимумом на глубине 30 - 50 м. Прицельные дневные обловы MultiNet через каждые 2 метра в слое 69 - 77 м показали, что днем на расстоянии 10 м над редоксклином наблюдалась слоистая структура распределения зоопланктона (Рисунок 43).

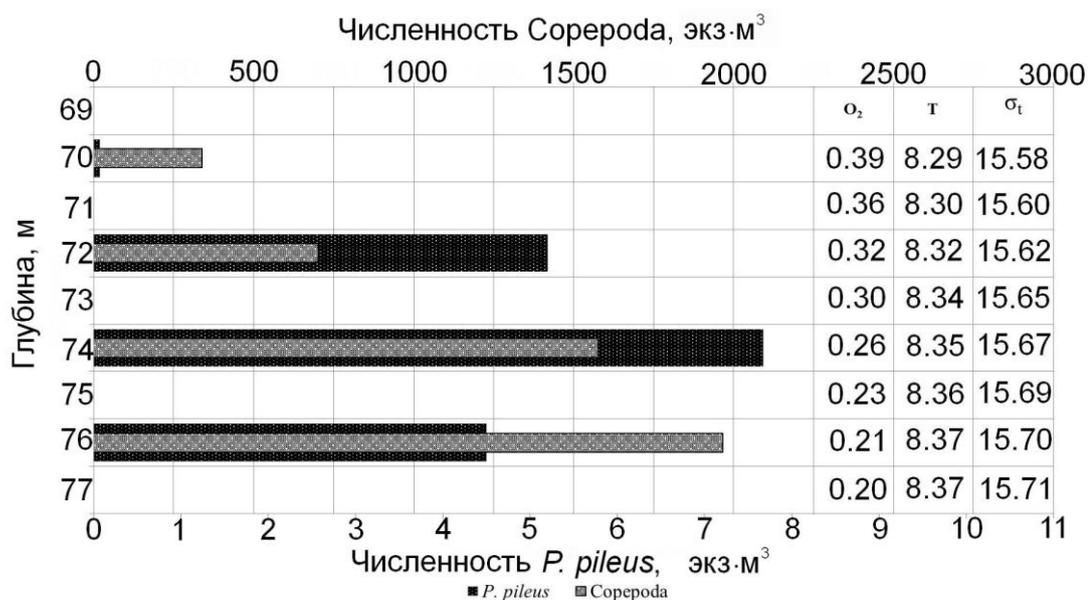


Рисунок 43 – Вертикальное распределение численности (экз·м<sup>-3</sup>) гребневиков плевробрахий и копепод на станции R0014 в дневное время 15-11-2013 в слое 70 - 77 м: O<sub>2</sub> — кислород, мл·л<sup>-1</sup>; T – температура, °C; σ<sub>t</sub> – условная плотность

Плевробрахии были распределены в слое 71 - 77 м с максимумом 8 экз·м<sup>-3</sup> на глубине 71 - 73 м (при концентрации кислорода около 0,30–0,36 мл·л<sup>-1</sup>) (Рисунок 44). На два метра глубже (75 - 77 м) гребневики исчезали и начиналось плотное скопление их пищи – рачков копепод, при концентрации кислорода 0,20–0,23 мл·л<sup>-1</sup>, с максимумом около 2000 экз·м<sup>-3</sup>. С глубины 86 м начиналась «мертвая зона» редоксклина в виде «молочного слоя», состоящего из частиц мертвой органики. Ноктилюка в пробах отсутствовала. В ночное время наблюдалась яркая биолюминесценция конусов сетей и планктонных проб из-за свечения плевробрахий. 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<sup>-3</sup> и существенно возросла (до 1,12 экз·м<sup>-3</sup>) в слое 0 - 69 м (таблица 2).

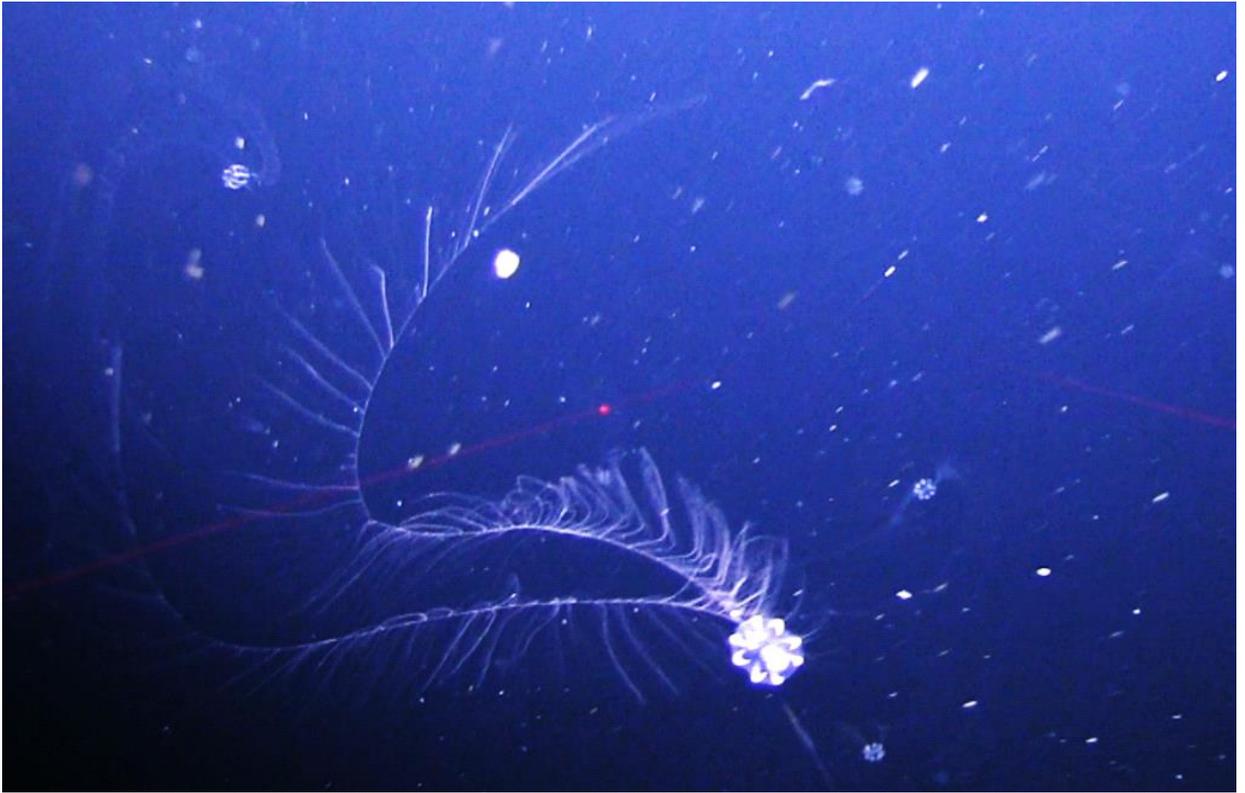


Рисунок 44 – Слой *P. pileus* на глубине 72 - 74 м (кислород, 0,32 мл·л<sup>-1</sup>) (33 рейс НИС «Мария С. Мериан», ноябрь 2013 г.)

Таблица 2 – 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 <sup>3</sup> )	Биомасса (мг·м <sup>3</sup> )	Кислород (мл·л)
<b>День</b>				
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	<b>7,669</b>	<b>64,859</b>	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
<b>Ночь</b>				
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	<b>0,063</b>	<b>0,341</b>	0,41–0,30
1:35:00	69-71 / горизонтальный	0,070	0,379	0,49–0,41
1:40:00	0-69 / косой	<b>1,117</b>	<b>8,762</b>	6,55–0,49

Логично предположить, что если светящиеся гребневики собираются днем в плотный слой над редоксклином, то и интегральная биолюминесценция в этом слое также должна иметь суточную ритмику: возрастать днем и уменьшаться ночью. Для проверки этого предположения были 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 ( $1008 \text{ пВт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{л}^{-1}$ ) приходился на верхний квазиоднородный слой (Рисунок 45). Дневной пик свечения у редоксклина наблюдался на глубине 72 м ( $67 \text{ пВт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{л}^{-1}$ ).

Для выяснения распространенности дневных пиков свечения у редоксклина были исследованы 1366 профилей биолюминесценции (160 ИС, относительно равномерно распределенных по всей центральной зоне моря, ограниченной изобатой 2000 м), выполненных в период с 1974 по 2018 гг. в 20 рейсах НИС «Академик Ковалевский» и «Профессор Водяницкий» в центральных глубоководных районах моря [84].

Анализ этих данных показал, что бимодальные профили (с пиками у поверхности и у нижней границы кислородной зоны) в дневное время наблюдались в 96,77%. 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, наблюдались более глубокие положения дневных пиков биолюминесценции (90 - 110 м), что, вероятно, связано с влиянием ОЧТ, в зоне которого редоксклин заглубляется. Ночью бимодальные профили биолюминесценции наблюдались только у поверхности в 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.

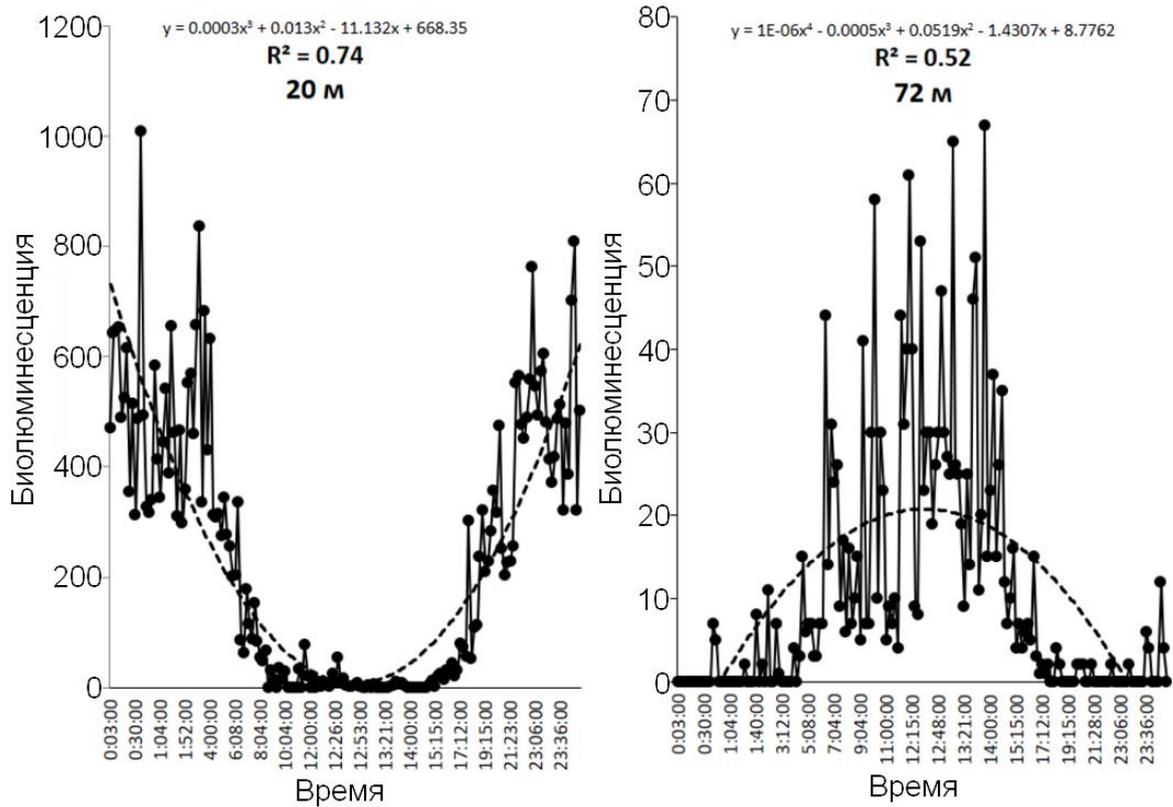


Рисунок 45 – Суточная динамика изменчивости интенсивности биоллюминесценции ( $\text{пВт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ ) в поверхностном слое (20 м) и у нижней границы кислородной зоны (72 м): по данным суточной станции 116 рейса НИС «Академик Ковалевский» (пунктир – полиномиальный тренд второй степени)

Впервые их миграции были зарегистрированы в устье р. Сены, где наблюдалась пассивная приливная адвекция и активные вертикальные перемещения ктенофор [182]. Суточные вертикальные миграции этого вида были зарегистрированы также и в Северном море, где они проводят ночь в верхних слоях воды, обычно чуть ниже термоклина и опускаются днем в слой 80 - 150 м. В Черном море миграции плевробрахий, вероятно, прекращаются зимой, когда они остаются на глубине. Наши исследования показали, что суточные миграции этих светящихся гребневиков в Черном море действительно существуют: днем они

формируют слой над редоксклином, непосредственно над плотным слоем копепод.

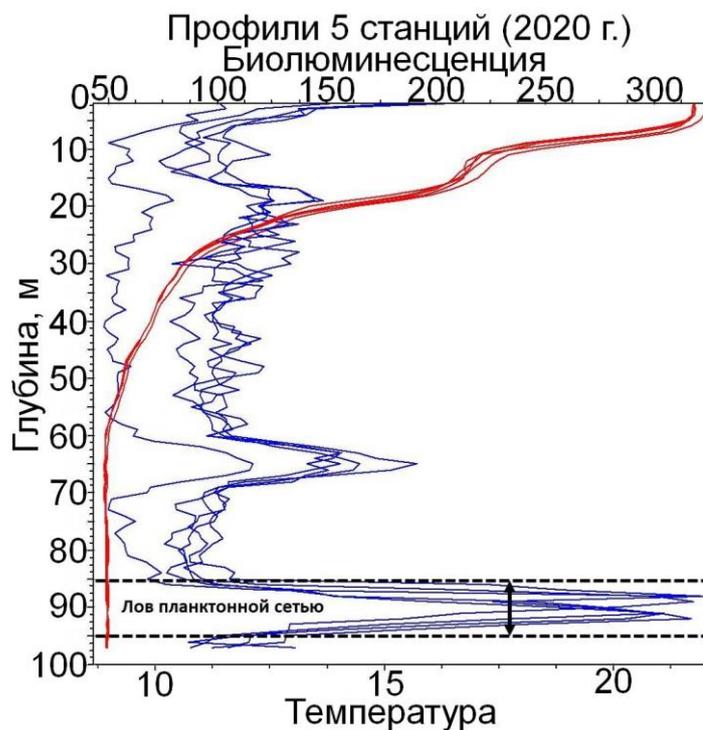


Рисунок 46 – Вертикальный профиль распределения биоломинесценции ( $10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>) и температуры (°C) на станции 220 в 113 рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в 12.<sup>00</sup> 13 июня 2020 г.

Синхронные измерения биоломинесценции и обловы планктонной сетью БР (ячейка 300 мк) впервые выполнены в 113 рейсе НИС «Профессор Водяницкий». Для этого на станции 22 44°17'.25 N 36°08'.88 E в 12.<sup>00</sup> сначала были выполнены 5 зондирований батифотометром «Сальпа М», которые показали, что на глубине 85 - 95 м наблюдается мощный пик биоломинесценции до  $300 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>. После этого выполнены 2 лова планктонной сетью с замыканием в слое 85 - 95 м в середине дня и в темное время суток (Рисунок 46).

Анализ содержимого планктонных проб показал, что в дневное время на глубине 80 - 90 м гребневики *P. pileus* сосредоточены с плотностью 3,2 экз·м<sup>-3</sup>. В ночное время в этом слое не наблюдалось никаких ктенофор и пик

билюминесценции также отсутствовал. Во всех образцах, собранных вблизи редоксклина, скоплений *Noctiluca* не наблюдалось.

Использование высокоточного оборудования позволило установить, что у нижней границы кислородной зоны в глубоководных районах Чёрного моря у редоксклина днем концентрируется мезопланктон и светящиеся гребневика плевробрахии. Средняя глубина регистрации дневных пиков билюминесценции у редоксклина в халистатических областях соответствует глубинам нахождения скоплений светящихся гребневиков на глубине около 72 м при концентрации кислорода около 0,30–0,36 мл·л<sup>-1</sup>. Суточный ход билюминесценции у редоксклина происходит в противофазе к таковому у поверхности, что соответствует динамике суточных миграций светящихся гребневиков плевробрахий, мигрирующих днем к редоксклину. Динамические и гидрохимические параметры ХПС определяют вертикальную структуру планктонного сообщества в фотическом слое Чёрного моря и динамику сезонной изменчивости вертикальной топографии билюминесценции. Нижняя граница верхнего максимума ПБ совпадает с верхней границей ХПС, регистрируемого по изотерме 8 °С. При температуре более 8 °С и достаточном количестве кислорода под ХПС в отдельные сезоны может регистрироваться второй максимум билюминесценции. Исследование сезонной изменчивости вертикальной структуры ПБ имеет важное практическое значение, являясь экспресс-маркёром топографии ХПС, характеристики которого оказывают существенное влияние на функционирование планктонного сообщества Чёрного моря.

**ГЛАВА 4 ИССЛЕДОВАНИЕ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ  
ЧЕРНОМОРСКОГО ГРЕБНЕВИКА *PLEUROBRACHIA PILEUS* (O. F.  
MÜLLER, 1776)**

На протяжении всей истории изучения биолюминесценции вод Чёрного моря батифотометры редко опускали глубже фотической зоны. В результате этого биолюминесценция нижней части кислородной зоны Чёрного моря была практически не исследована. Однако в конце прошлого века стало известно, что у редоксклина наблюдаются плотные слои копепод и гребневиков [140]. Поэтому возникло предположение [172], что глубинные пики биолюминесценции у нижней границы кислородной зоны связаны со свечением зоопланктонных организмов, среди которых наиболее вероятным претендентом на эту роль могли быть гребневики плевробрахии. Проблема заключалась в том, что эти животные считались не светящимися [163]. Поэтому потребовались дополнительные исследования, которые показали, что этот вид также светится. Эти работы, которые выполнялись при участии автора, можно разбить на два направления: исследования биолюминесценции *in situ* и лабораторные измерения интенсивности свечения отдельных организмов.

Исследования *in situ* проводились в 33 рейсе НИС «Мария С. Мериан», 100, 102, 105, 108, 113 и 116 рейсах НИС «Профессор Водяницкий». Использовались видеокамеры, с одновременным отбором проб воды в режиме реального времени из зоны наблюдений, горизонтальные буксировки многоразовых сетей, вертикальные обловы планктонными сетями и зондирования, выполненные в 113 и 116 рейсах. Выявлено, что скопления плевробрахий действительно светятся. Установлено, что биолюминесценция у редоксклина обладает суточной ритмикой, связанной с миграциями гребневиков: днем она усиливается, когда они плавно мигрируют к нижней границе кислородной зоны, а ночью это свечение пропадает. Динамика биолюминесценции ктенофор у редоксклина находится в противофазе к таковой в поверхностных слоях, где она связана с биолюминесценцией фитопланктона.

Таким образом, результаты, полученные нами *in situ*, находятся в явном противоречии с работой Хеддока и Кейса (1995) «Не все ктенофоры биолюминесцентны. Плевробрахия». Эти авторы выполнили обширные исследования в четырех регионах Мирового океана с использованием водолазов, которые собирали каждый организм по отдельности, помещали их в отдельные сосуды и адаптировали их как минимум за 30 минут до экспериментов к условиям темноты, в которой и проводили исследования биолюминесценции (Рисунок 47). В результате этих обширных физико-химических анализов авторы показали, что нет даже признаков того, что плевробрахии могут светиться (хотя все виды из других семейств дали положительные результаты).

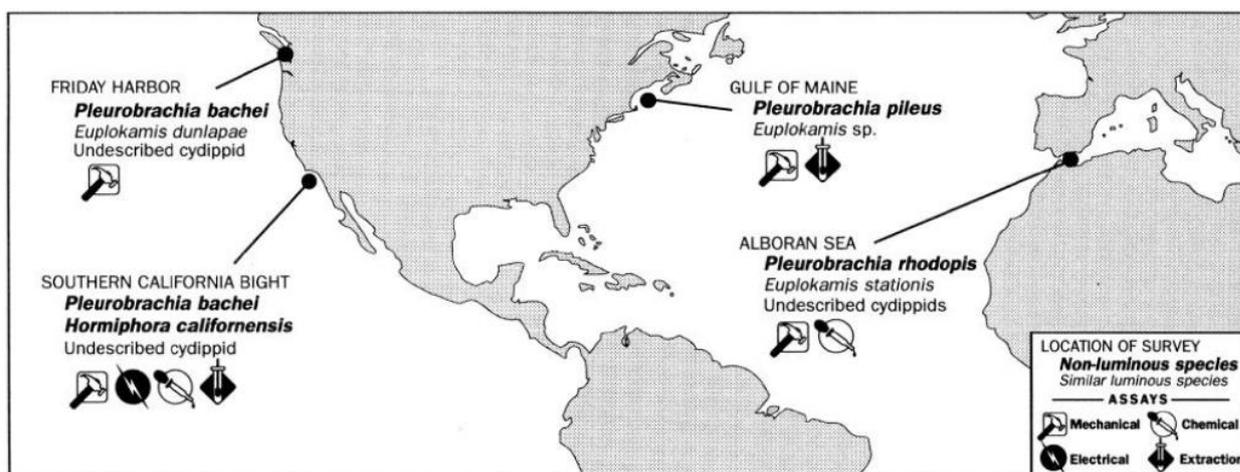


Рисунок 47 – Районы исследований с указанием видов и типов стимуляции по работе Хеддока и Кейса (1995)

Однако наш практический опыт сбора проб в Черном море говорил об обратном: плевробрахии интенсивно светились в пробах в ночное время. Это свечение продолжалось всего 5-10 минут, поскольку организмы переставали светиться предположительно из-за иного температурного режима. По данным Esser M. упоминалось, что при температуре 24 °C плевробрахия погибает почти мгновенно[160]. Повышение амплитуды биолюминесценции у *P. pileus* на несколько порядков при понижении температуры воды до 10 °C объясняется тем,

что похолодание гребневики хорошо переносят. Именно поэтому численность их популяции в позднеосенний и, особенно, в зимний период резко увеличивается. Столь быстрое исчезновение свечения навело нас на мысль, что длительная подготовка животных к экспериментам (как у Хеддока и Кейса (1995) - более 30 минут) может существенно ухудшать физиологическое состояние организмов или убивать их. Вполне вероятно, что у Хеддока и Кейса (1995) животные погибали до того, как их начинали стимулировать к свечению.

Первые детальные лабораторные эксперименты по исследованию биолюминесценции черноморской плевробрахии были выполнены в отделе биофизической экологии ИнБЮМ О.В. Машуковой (2018). Пробы гребневиков отбирали в районе Севастополя в период с июня по март 2018 г. на глубинах до 50 м с использованием сети Джели. Гребневиков содержали в емкостях объёмом 3-5 л с профильтрованной морской водой. Всего было механически стимулировано – 85, химически – 57 особей.

В результате этих экспериментов было установлено, что гребневики *P. pileus* имеют значительные сезонные изменения интенсивности биолюминесценции. Причем в летний период они не светились также, 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 (Рисунок 48). Сезонную вариабельность свечения этого вида можно объяснить, как сезонными колебаниями температуры воды в Черном море, так и особенностями его экологии: мелкие особи концентрируются в верхней части термоклина, а более крупные – у редоксклина, при концентрации кислорода чуть более 1 мл·л<sup>-1</sup> [26, 74]. Таким образом, взрослые особи плевробрахии предпочитают обитать под термоклином вплоть до нижней границы кислородной зоны [53, 64, 172, 174]

Цикл экспериментов О.В. Машуковой (2018) убедительно показал, что этот вид имеет сезонную изменчивость биолюминесценции (т.е. в определенные сезоны он светится, а в другие – нет). С другой стороны, все пробы в экспериментах Машуковой О.В. были собраны в зоне мелководья (до 50 м) и

поэтому вопрос о том, светятся ли они в холодных водах у редоксклина (на глубинах 70 - 120 м) по-прежнему оставался открытым.

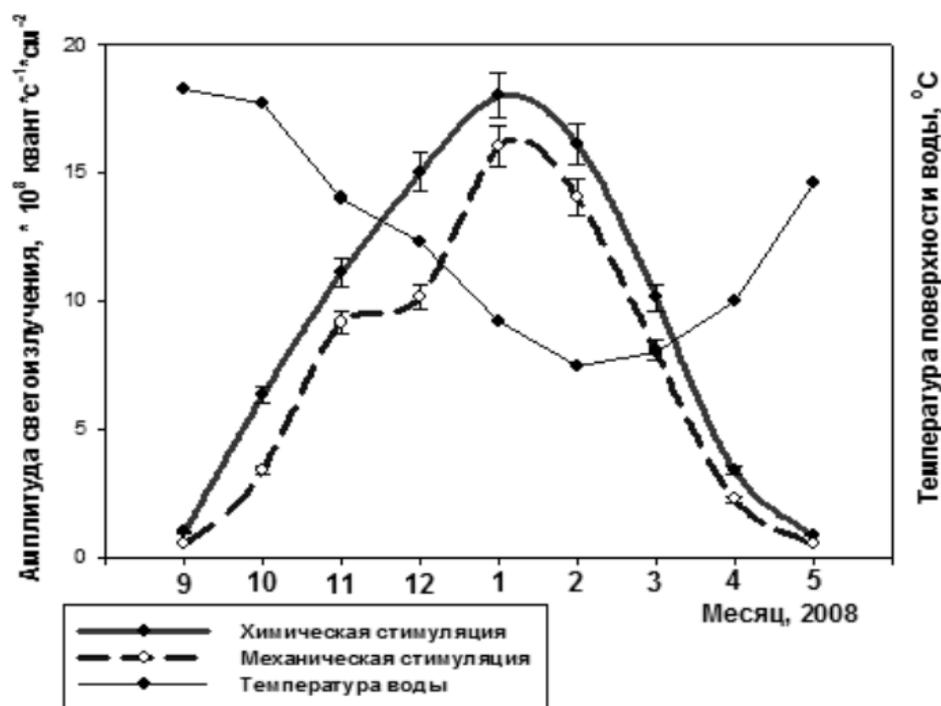


Рисунок 48 – Сезонная динамика амплитуды светоизлучения *P. pileus* при различных видах стимуляции [81]

Для выяснения этого обстоятельства в 116 рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в мае 2021 г. в центре восточной халистазы (Рисунок 49) были выполнены дополнительные эксперименты на материале, собранном планктонной сетью БР (диаметр устья 80 см, ячей 100 мкм) в слое 40-55 м, где на глубине 40-55 м был зарегистрирован устойчивый пик биолюминесценции с максимальным значением  $4738 \cdot 10^{-12} \cdot \text{Вт см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$  (Рисунок 50).

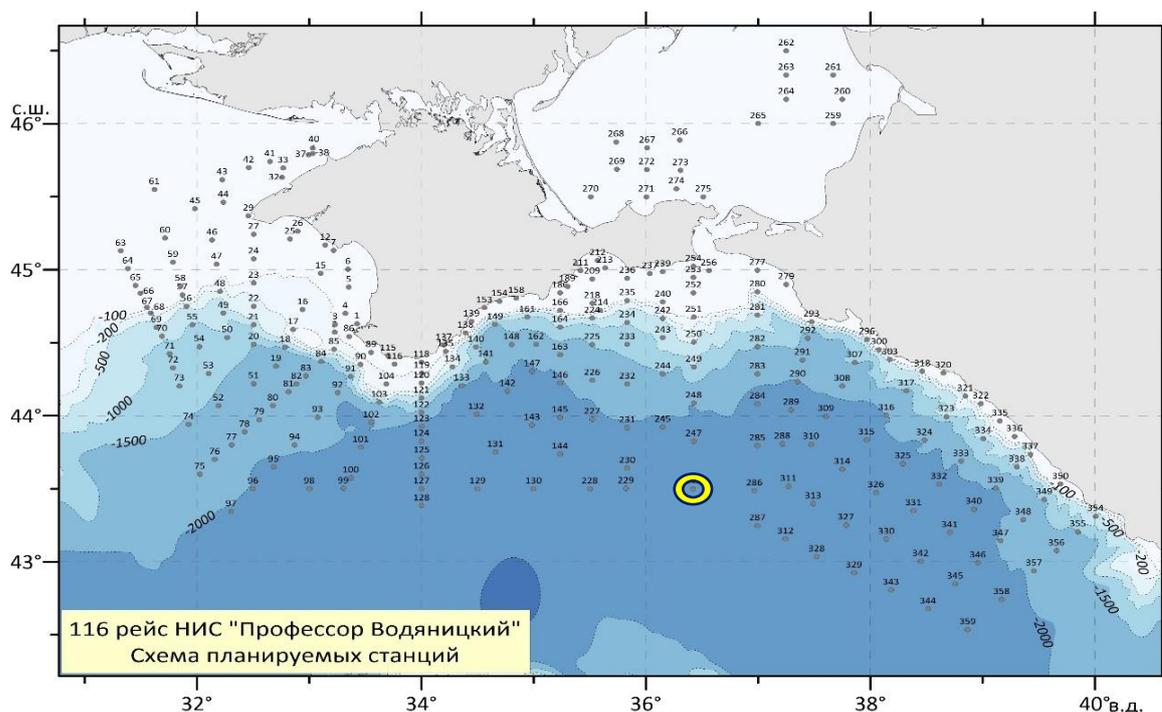


Рисунок 49 – Расположение станции № 246 отбора проб гребневиков *P. pileus* в мае 2021 г. (116 рейс НИС Профессор Водяницкий)

Планктонную сеть опускали на горизонт 50 м и замыкали посыльным грузом на глубине 40 м. После этого организмы поднимались на поверхность, помещались в сосуд объемом 10 л и переносились в лабораторию для экспериментов.

Для исследования светимости гребневиков использовался приборно-лабораторный комплекс «Свет». Определение характеристик билюминесценции 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) билюминесцентной системы планктонтов, а также изучать спектральное распределение их светоизлучения в оптическом диапазоне длин волн. Гребневиков содержали в емкостях объемом 3-5 л с профильтрованной (диаметр пор мембранных фильтров 35 мкм) морской водой. Далее организмы перемещались в отдельные кюветы.

43°30'.09 N 36°24'.55 E, 7 Мая 2021 12:07

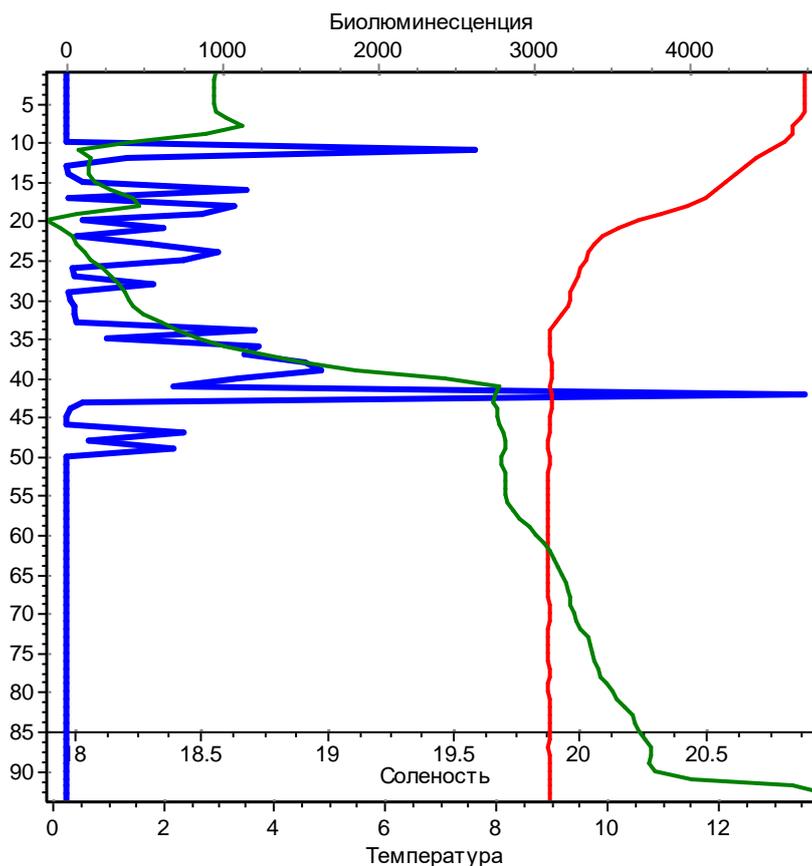


Рисунок 50 – Вертикальный профиль биолюминесценции (синий), температуры (красный) и солёности (зелёный) на станции № 246

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 [130]. Вторая фаза экспериментов, основанная на химической стимуляции, была выполнена для получения данных о максимальном биолюминесцентном потенциале. Для этого в кювету с гребневиками вводили не более 10% 96% этилового спирта.

При исследованиях черноморский гребневик *P. pileus* высвечивался, как при химической, так и при механической стимуляции, однако характер сигналов значительно отличался (Рисунок 51).

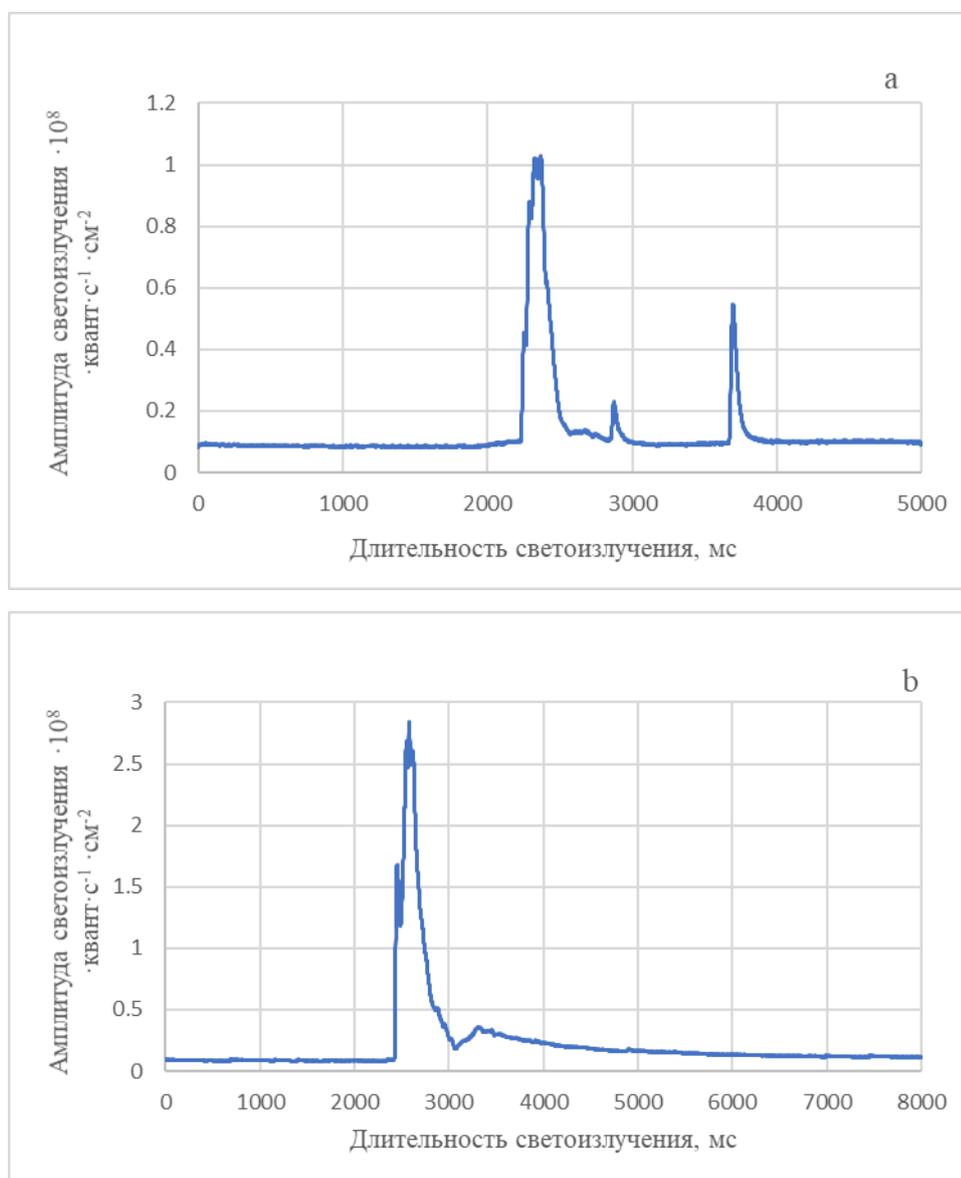


Рисунок 51 – Амплитуда билюминесцентных пиков *P. pileus* (экземпляр № 34) при разных методах стимуляции: а – механическая, б – химическая

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. Так, химическая стимуляция *P. pileus* приводит к полному высвечиванию особей, заканчивающемуся их гибелью [81]. 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 было выполнено 37 экспериментов по высвечиванию гребневиков плевробрахий (Рисунок 57, 58). 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. Результаты проведенных экспериментов полностью приведены в приложении А. Главным итогом этих работ является предположение, что гребневики создают светящиеся слои в слоях у редоксклина. Несмотря на огромный перепад давления и влияние планктонной сети, около трети животных оказались способными светиться (таблица 3).

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. Исследования Хеддока и Кейса (1995), вероятно, проводились без учета высокой чувствительности гребневиков плевробрахий к температурному режиму. Опыты, которые они проводили, содержали целый ряд этапов, которые были губительны для этих организмов. Главной их методической ошибкой было

использование водолазов, которые перемещали организмы достаточно долгое время без термостатирования.

Таблица 3 – Результаты экспериментальных исследований светимости гребневиков *P. pileus* по материалам сборов 116 рейса НИС «Профессор Водяницкий» в мае 2021 г.

Номер эксперимента	Вид организма	Размер тела, мм	Механическая стимуляция	Химическая стимуляция
1	<i>P. pileus</i>	12	-	-
2	<i>P. pileus</i>	10	-	-
3	<i>P. pileus</i>	16	-	-
4	<i>P. pileus</i>	20	-	-
5	<i>P. pileus</i>	10	+	-
6	<i>P. pileus</i>	16	+	+
7	<i>P. pileus</i>	16	-	-
8	<i>P. pileus</i>	8	-	-
9	<i>P. pileus</i>	11	+	+
10	<i>P. pileus</i>	13	-	-
11	<i>P. pileus</i>	9	-	-
12	<i>P. pileus</i>	17	-	-
13	<i>P. pileus</i>	7	-	-
14	<i>P. pileus</i>	9	-	-
15	<i>P. pileus</i>	8	+	-
16	<i>P. pileus</i>	7	-	-
17	<i>P. pileus</i>	17	-	-
18	<i>P. pileus</i>	8	+	+
19	<i>P. pileus</i>	7	-	-
20	<i>P. pileus</i>	10	-	-
21	<i>P. pileus</i>	7	-	-
22	<i>P. pileus</i>	9	+	-
23	<i>P. pileus</i>	13	-	-
24	<i>P. pileus</i>	8	-	-
25	<i>P. pileus</i>	7	-	-
26	<i>P. pileus</i>	6	-	-
27	<i>P. pileus</i>	11	+	+
28	<i>P. pileus</i>	8	+	+
29	<i>P. pileus</i>	8	-	-
30	<i>P. pileus</i>	8	-	-
31	<i>P. pileus</i>	8	+	-
32	<i>P. pileus</i>	18	-	+
33	<i>P. pileus</i>	7	-	-
34	<i>P. pileus</i>	12	+	+
35	<i>P. pileus</i>	8	-	-
36	<i>P. pileus</i>	6	+	-
37	<i>P. pileus</i>	8	+	+

В результате этого были получены ошибочные данные о том, что этот род не обладает способностью светиться. Опыты О.В. Машуковой у берегов Севастополя (2018) опровергли существовавшее почти 25 лет мнение о том, что плевробрахии не светятся. Более того они показали, что Хеддок и Кейс (1995) проводили опыты без представлений о том, что плевробрахии имеют сезонную изменчивость свечения (вполне вероятно, они собирали пробы летом, когда этот вид не светится). Исследования автора однозначно закрыли вопрос о том, способна ли плевробрахия светиться в зоне глубинных пиков биолюминесценции. Эти опыты, ставшие логическим продолжением работы О.В. Машуковой, убедительно показали способность слоев плевробрахий у редоксклина создавать нижний пик биолюминесценции. Открытие этого нового феномена позволяет использовать биолюминесцентные методы для быстрой оценки глубины дневных слоев зоопланктона для последующих обловов планктонными сетями. Это значительно расширяет возможности изучения структуры и функционирования пелагической экосистемы Чёрного моря и других морских бассейнов с редоксклином.

## ГЛАВА 5 БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ И ВСЕЛЕНЦЫ

Климатические изменения экосистемы Чёрного моря привели к появлению огромного количества новых светящихся видов-вселенцев [145]. Анализ данных Э.П. Бютюкова показывает, что в конце прошлого века ПБ формировалось скоплениями светящихся динофлагеллят [6], которые наряду с другими группами микроводорослей, являются важнейшим компонентом морских экосистем. Однако в начале 1980-х гг. в Чёрном море появился светящийся гребневик-вселенец *M. leidyi*, что привело к существенному сокращению планктона и кормовой базы рыб. В конце 1990-х гг. в Черное море появился другой светящийся гребневик – *B. ovata* – хищник, потребляющий первого вселенца [41]. Оба этих вида интенсивно светятся и в случае образования скоплений существенно меняют интенсивность ПБ.

### 5.1 Спутниковые данные по побережью Севастополя

На основе анализа спутниковых данных были проанализированы сезонные изменения температуры поверхности моря (ТПМ) в районе Севастополя за период 2008 – 2017 гг., среднегодовые значения хлорофилла *a* за период 1998 – 2017 гг.; среднегодовые значения аномалий уровня моря (АУМ) за период 1993 – 2018 гг.; среднегодовые значения модулей поверхностного ветра (ПВ) за период 1988 – 2017 гг.; среднегодовые значения зональных компонент ПВ за период 1988 – 2017 гг.; среднегодовые значения меридиональных компонент ПВ за период 1988 – 2017 гг.

Общая картина сезонных изменений ТПМ за период 2008 – 2017 гг. представлена на Рисунок 52.

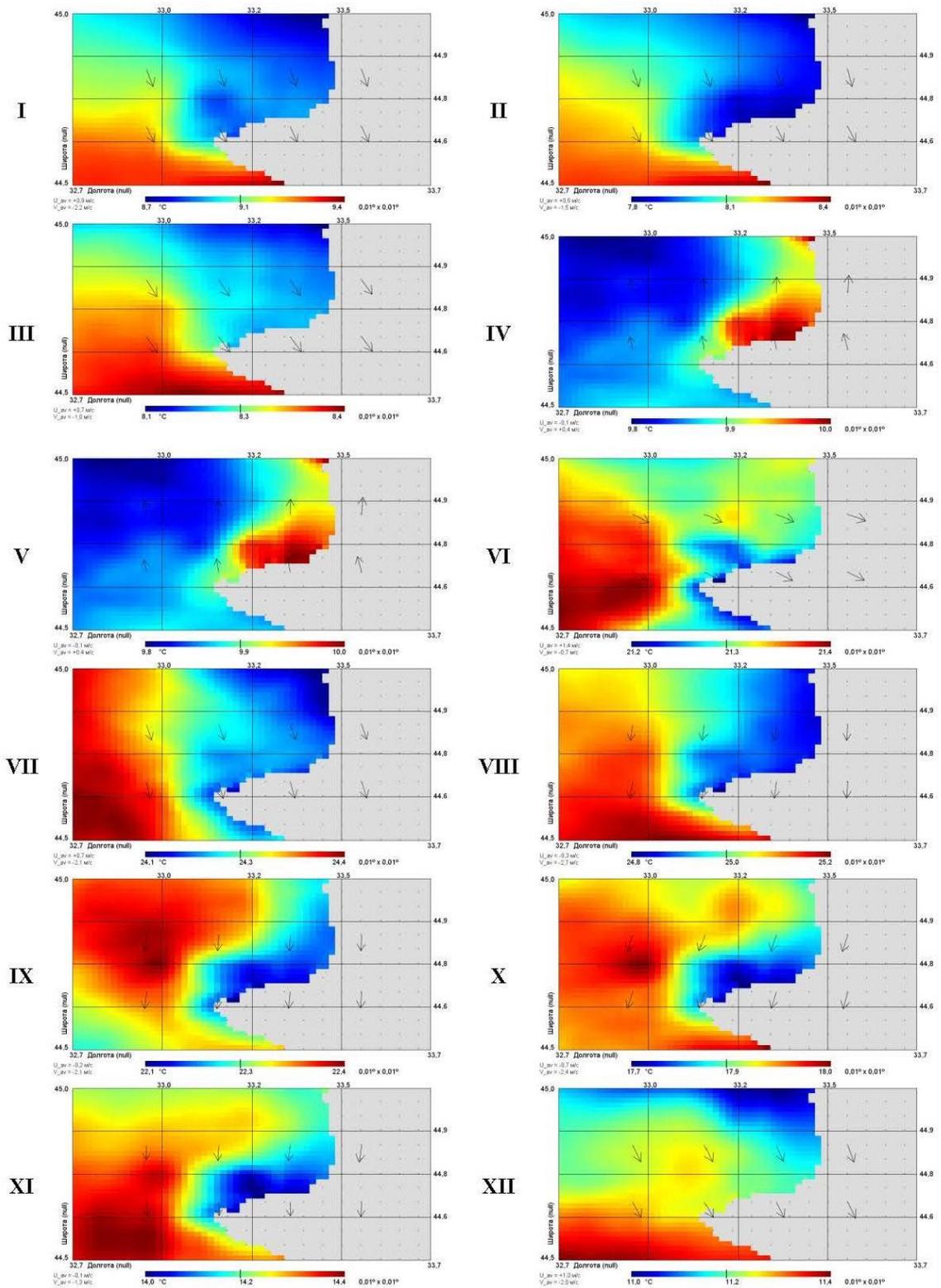


Рисунок 52 – Среднемесячные климатические значения ТПМ и ПВ (стрелки) за период 2008 – 2017 гг. (пространственное разрешение для ТПМ –  $0.01^\circ$  по широте и долготе, для ПВ –  $0.25^\circ$ ). Римскими цифрами показаны месяцы

Только в апреле – июне ТПМ имеет более высокие значения, чем в открытом море, что связано с тем, что в этот период времени начинают действовать южные ветры. Анализ многолетних данных показал, что в исследуемом районе наблюдается многолетнее уменьшение концентрации хлорофилла *a* (Рисунок 53 а), но его достоверность по критерию Фишера для уровня значимости 0,05 ниже критической ( $F_{crit}$  больше  $F$ ). Среднегодовые значения ТПМ в °С, рассчитанные за период 1982 – 2017 гг. (Рисунок 53 б) характеризуются значимым положительным трендом. Среднегодовые значения АУМ, рассчитанные за период 1993 – 2018 гг., характеризуются незначительным положительным трендом (Рисунок 53 в).

Среднегодовые значения зональных компонентов и модулей ПВ в м/с, рассчитанные за период 1988 – 2017 гг., показывает близкий к значимому тренд, свидетельствующий об усилении восточной составляющей скорости ПВ (Рисунок 53г, д).

На всех графиках рисунка 53, где показан тренд, применяются следующие обозначения: R-squared ( $R^2$ ) – коэффициент детерминации;  $F$  – F-критерий Фишера;  $F_{crit}$  – критическое значение критерия Фишера для рассматриваемых данных при принятой доверительной вероятности  $\alpha$ , доверительный интервал для коэффициентов уравнения тренда или уровень значимости. Поскольку линии тренда строились путем расчета по методу наименьших квадратов, то достоверность аппроксимации оценивалась величиной коэффициента детерминации. Коэффициент детерминации принимает значения от 0 до 1. Чем ближе значение коэффициента к 1, тем лучше аппроксимация. При  $F > F_{crit}$  коэффициент детерминации статистически значим при определенном уровне значимости  $\alpha$ . Уровень значимости  $\alpha$  – вероятность отвергнуть правильную гипотезу при условии, что она верна. Для всех графиков  $\alpha = 0,05$ . Эта величина соответствует 95% -му уровню доверия или надежности.

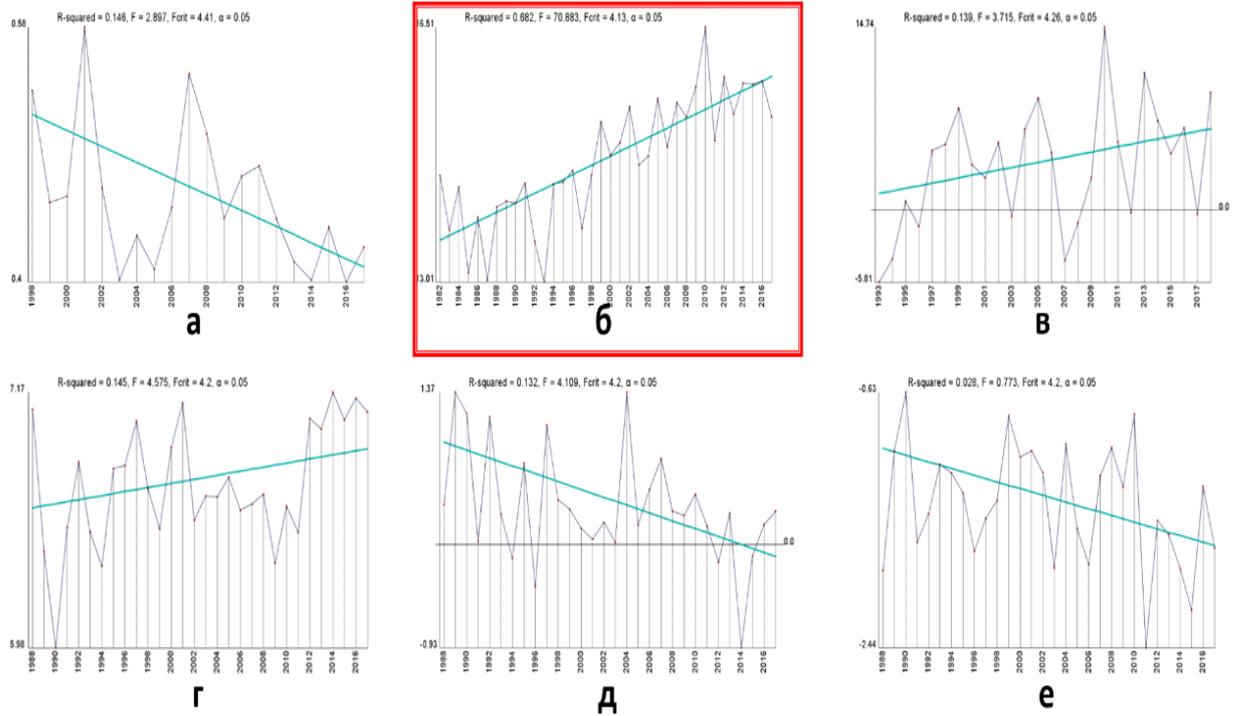


Рисунок 53 – Среднегодовые значения ТПМ в °С, рассчитанные за период 1982 – 2017 гг. с пространственным разрешением –  $0.0417^\circ$  по широте и долготе [82]

Анализ сезонных изменений ТПМ за период 2008 – 2017 гг. показывает, что зона мониторинговых работ у Севастополя имеет более низкие значения ТПМ, чем в открытом море. Только в апреле – июне ТПМ имеет более высокие значения, чем в открытом море, что связано с тем, что в этот период времени начинают действовать южные ветры.

## 5.2 Влияние вселенцев.

Экосистема Чёрного моря подверглась значительным изменениям вследствие техногенного пресса и глобального изменения климата. Одно из проявлений этого – вселение в Чёрное море в 1980-е годы ктенофоры *M. leidyi*, что привело к существенному сокращению планктона и кормовой базы рыб. В конце 1990-х гг. в Черное море появился другой гребневик – *V. ovata*, ставший потреблять первого вселенца, что привело к уменьшению биомассы *Mnemiopsis* и, как следствие, улучшению трофического состояния пелагических рыб и

рыболовства [145]. Таким образом, вклад гребневиков в круговорот веществ и энергии в экосистеме и важность изучения их эколого-физиологических характеристик трудно переоценить. Вместе с тем, наряду с хорошо изученными эколого-физиологическими параметрами гребневиков [22, 130, 139, 142, 145, 161], биолюминесцентные характеристики их жизнедеятельности, являющиеся важными показателями функционального состояния организмов и элементом их экологии, исследованы недостаточно.

Оба этих вида интенсивно светятся и в случае образования скоплений существенно меняют интенсивность ПБ. При благоприятных условиях гребневики *V. ovata* могут давать резкие вспышки численности, зачастую сменяющиеся спадом, вплоть до их полного исчезновения, что, например, характерно для побережья вод Северной Америки [175]. В результате этого произошел существенный дисбаланс сезонной динамики свечения.

Для анализа этого явления мы использовали данные биофизического мониторинга за период с 2010 по 2014 г.

В последние годы глобальное потепление внесло изменения в эту ритмику, что обусловлено вспышками развития тепловодных вселенцев гребневиков в летнее время: сезонная динамика биолюминесценции характеризуется появлением добавочных пиков в теплое время года (Рисунок 54 а) [128]. Это связано со вспышками развития тепловодных гребневиков – вселенцев *M. leidy* и *V. ovata*. В результате этого произошел существенный дисбаланс сезонной динамики свечения прибрежных вод Севастополя.

Межгодовая динамика температуры и биолюминесценции (Рисунок 54 б, таблица 4) характеризовалась наличием положительного среднегодового тренда увеличения средних значений температуры воды в слое 0–55 м: с 12,11 °С в 2008 г. до – 12,87°С. В 2010 г. максимальные летние значения средней температуры возросли с 18,00 °С (в августе 2008 г.) до 22,62 °С (в августе 2011 г.).

Пики биолюминесценции в последние годы наблюдались в июне 2008 г. ( $3594 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>), в июле 2019 г. ( $4200 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>), сентябре 2009 г. ( $6029 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>), а также в весеннее и осеннее время, за счет цветения

фитопланктона [181] (Рисунок 54 б). При этом надо отметить некоторые общие закономерности: интенсивность биолюминесценции увеличивалась у верхней границы слоя температурного скачка и уменьшалась к его нижней границе. Наиболее четкое формирование второго слоя повышенной светимости происходило с началом дифференциации водных масс, когда градиенты температуры достигали своего максимума, от  $0,9$  до  $2,37$   $^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$ . Эта закономерность наблюдается с мая по сентябрь. В зимнее время (в период гомотермии), когда градиенты температуры снижаются до значений  $0,02$ – $0,09$   $^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$ , интенсивность поля плавно уменьшается с глубиной.

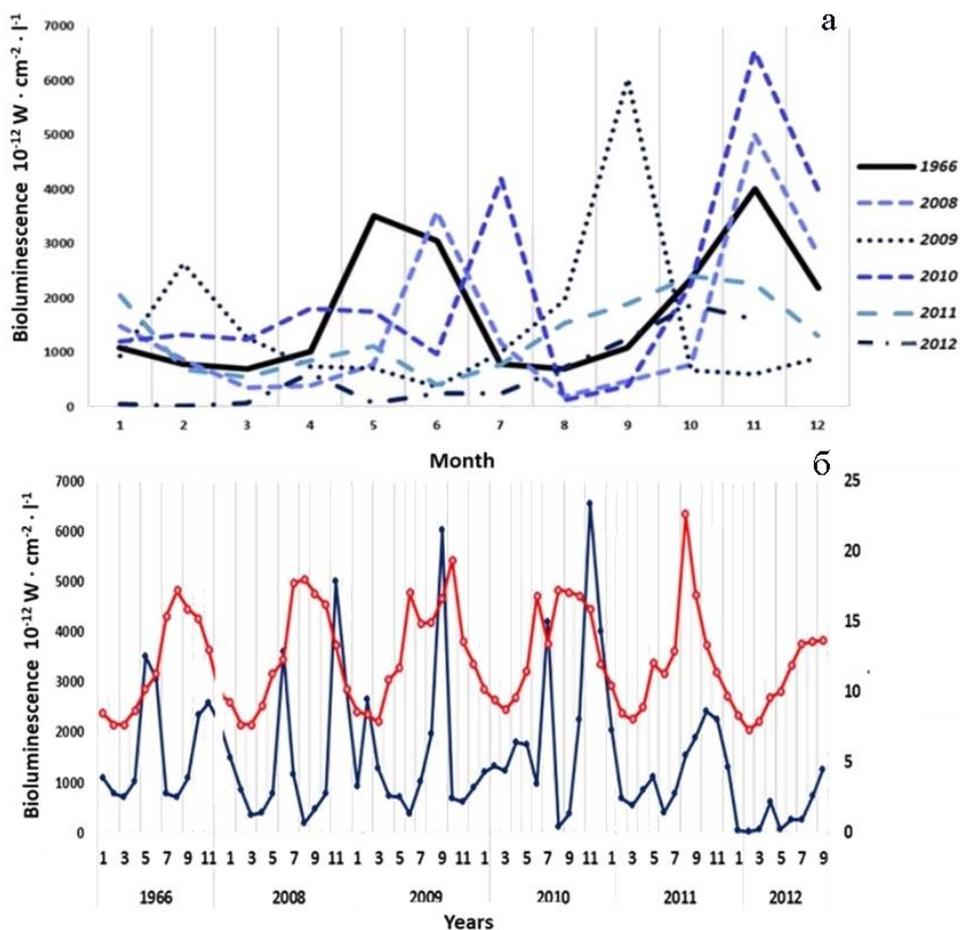


Рисунок 54 – Сезонная динамика 1966, 2008-2012 гг. интенсивности поля биолюминесценции в разные годы (а), межгодовая динамика биолюминесценции и температуры воды (б) в прибрежной акватории Севастополя (показаны средние значения биолюминесценции и температуры в 55м слое зондирования) [82]

Таблица 4 – Значения биолюминесценции и температуры воды на станции № 1

Года			январь		февраль		март		апрель		май		июнь		июль		август		сентябрь		октябрь		ноябрь		декабрь		
	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	$\bar{x}$ temp °C	$\bar{x}$ biol·10 <sup>-12</sup> vt·sm <sup>-2</sup> l <sup>-1</sup>	
1966																											
	8,5	1094	7,7	781	7,7	703	8,7	1016	10,2	3516	11,3	3047	15,4	781	17,2	703	15,9	1094	15,2	2344	13	2574	9,8	2188			
2008																											
	9,3		7,7	859	7,7	352	9	391	11,3	781	12,3	<b>3594</b>	17,7	1172	18	195	17	469	16,2	781	13,3	<b>5000</b>	10,2	2813			
2009																											
	8,62	929	8,38	2643	7,9	1274	10,84	733	11,75	700	17,03	371	14,9	1011	14,91	1970	16,62	<b>6029</b>	19,36	675	13,57	608	900				
2010																											
	10,16	1204	9,42	1326	8,72	1233	9,62	1801	11,48	1754	16,81	974	13,43	4200	17,24	126	17,07	386	16,81	2257	15,87	<b>6545</b>	12	4000			
2011																											
	10,45	2048	8,5	691	8,07	544	8,92	850	12,04	1104	11,27	412	12,89	772	22,62	1534	16,92	1898	13,3	2410	11,37	2256	1304				
2012																											
	8,35	42	7,29	17	7,94	68	9,58	618	10,06	76	11,88	249	13,46	248			13,71	1254									

Для проведения корреляционно – регрессионного анализа были отобраны три выборки данных, полученных в результате научных исследований, которые

проводились в прибрежье Севастополя с 2008 г. по 2010 г. В шельфовых районах крымского побережья Чёрного моря у Севастополя в 2008 – 2010 гг. исследована численность и биомасса желетелых *M. leidy* и *B. ovata*, в тех же районах получены данные по интенсивности билюминесценции (Рисунок 55). Было проведено 13 измерений, соответственно, получено 13 результатов (таблица 5).

Таблица 5 – Межгодовая динамика биомассы *Mnemiopsis leidy*, *Beroe ovata* и значение интенсивности билюминесценции  $10^{-12}$  вт·см<sup>-2</sup>л<sup>-1</sup>.

Месяц	Биомасса <i>M. leidy</i> , г м <sup>-2</sup>	Биомасса <i>Beroe ovata</i> , г м <sup>-2</sup>	Биолюм $10^{-12}$ вт·см <sup>-2</sup> л <sup>-1</sup>
9	31,64	123,41	469
10	12,65	60,12	781
11	9,56	405,06	5000
12	10,1	218,35	2813
9	56,96	240,5	6029
10	56,97	85,44	675
11	164,55	41,13	608
7	56,96	22,15	4200
8	237,34	79,11	126
9	88,6	332,27	386
10	15,82	234,18	2257
11	9,49	379,75	6545
12	6,32	120,25	4000

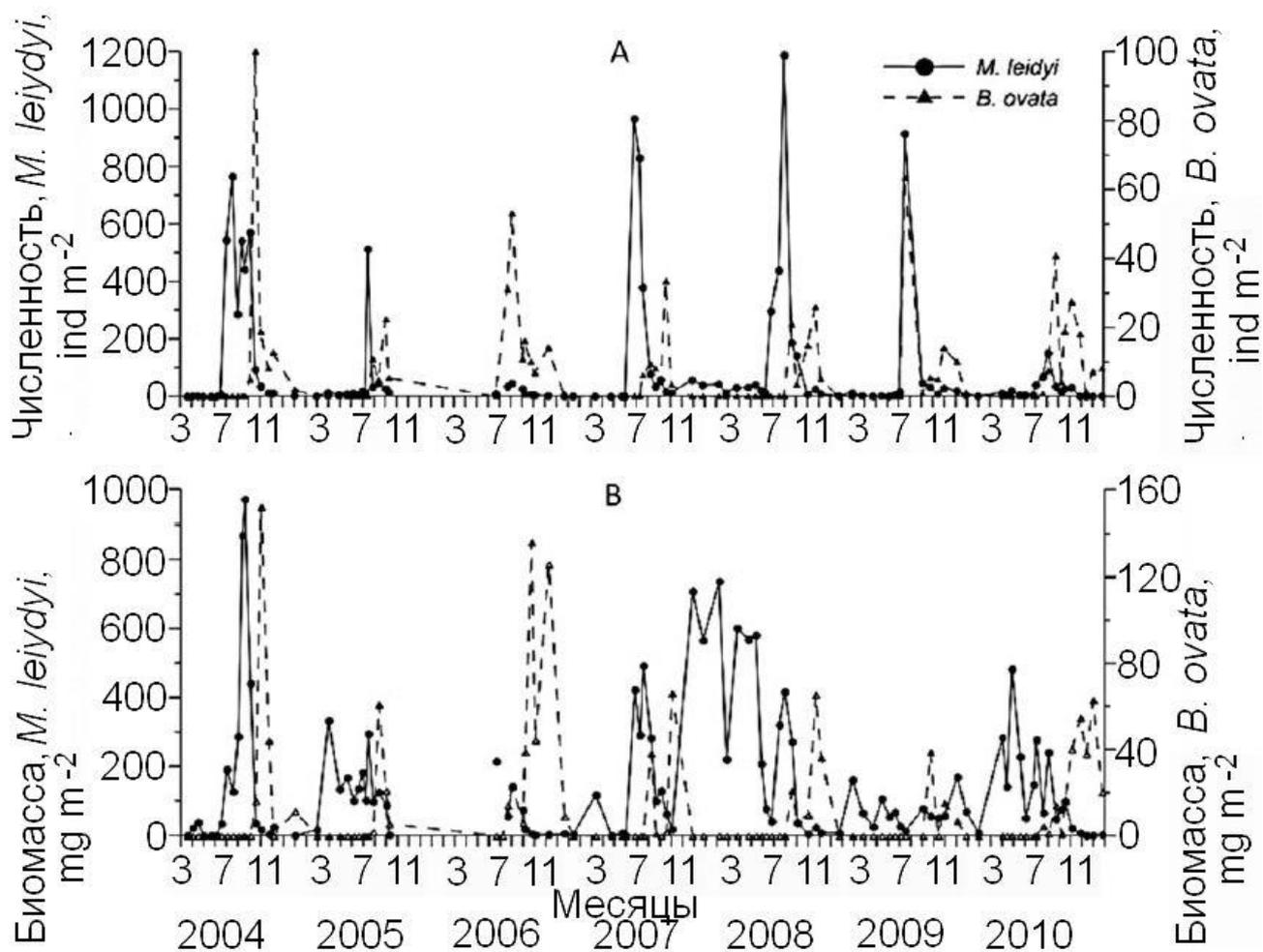


Рисунок 55 – Межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* [1]

Связи между признаками оцениваем по шкале Чеддока. Критерии оценки:

0,1 < r < 0,3: слабая;

0,3 < r < 0,5: умеренная;

0,5 < r < 0,7: заметная;

0,7 < r < 0,9: высокая;

0,9 < r < 1: весьма высокая.

Связь между исследуемыми признаками у группы *M. leidyi* и биолюминесценция оценивается как слабая. Связь между исследуемыми признаками у группы *B. ovata* и биолюминесценцией оценивается как заметная.

Можно сделать вывод, что в случае, когда коэффициент корреляции  $r = -0,24$ , увеличение биомассы *M. leidyi* слабо влияет на уменьшение интенсивности

биолюминесценции (Рисунок 56 а). А в случае, когда коэффициент корреляции  $r=0,51$ , увеличение биомассы *B. ovata* заметно влияет на повышение интенсивности биолюминесценции (Рисунок 56 б).

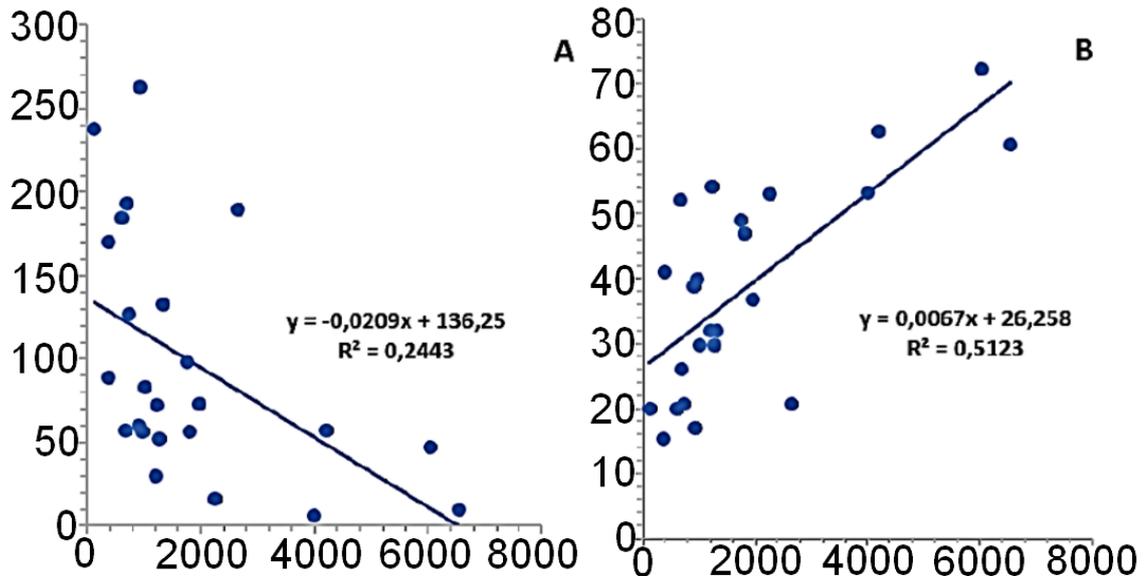


Рисунок 56 – Зависимость биолюминесценции от биомассы гребневиков: а – *Mnemiopsis leidyi*; б – *Beroe ovata* (для слоя 0 - 10 м)

Было установлено, что в результате глобального потепления в районе Севастопольской бухты и в двухмильной зоне от неё (ст. №1) в последние годы произошли значительные сезонные колебания интенсивности биолюминесценции, обусловленные сезонной динамикой видовой структуры и количественного развития планктона. Биолюминесцентное поле в исследуемом регионе образуется преимущественно за счет высвечивания *Noctiluca scintillans*, *Ceratium fusus*, *Gonyaulax polyedra* и других видов перединой [118]. 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 наблюдались при аномальных изменениях ветра и, соответственно, температуры водной толщи.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате выполненного исследования получены новые данные о принципиальных различиях изменчивости и структуры ПБ Чёрного моря в прибрежных и глубоководных районах. Эти различия отражают главную особенность функционирования пелагической экосистемы этого водоема: наличие в глубоководных районах моря целого комплекса мигрирующих организмов, которые в дневное время опускаются в обедненные кислородом воды у редоксклина. Поскольку биолюминесценция является универсальным показателем состояния планктонных сообществ, то и эта особенность пелагического сообщества отразилась на структуре профилей биолюминесценции глубоководных районов. Настоящее исследование впервые сфокусировано на особенностях биолюминесценции во всей толще кислородных вод Чёрного моря (а не только фотической зоны, как это делалось на протяжении многих десятилетий до этого). В результате установлено, что у нижней границы кислородной зоны, где зафиксированы плотные слои планктона, наблюдается второй от поверхности пик свечения. Причем в центральных частях моря он регистрируется в слое 60 - 70 м, а в зоне ОЧТ на глубинах 80 - 120 м. Впервые показано, что динамика интенсивности биолюминесценции у редоксклина находится в противофазе к поверхностной: т.е. она усиливается днём, когда зоопланктон мигрирует в более глубокие слои.

Облов различными планктонными сетями в слоях «глубинных» пиков свечения в глубоководных районах моря в последние годы впервые выявил проникновение гребневи́ков-вселенцев *M. leidyi* в слои у редоксклина. Анализ многолетних данных по биолюминесценции и обилию гребневи́ков-вселенцев показал, что во время вспышек развития всеядного гребневи́ка *M. leidyi* происходит уменьшение интенсивности свечения вод. В периоды массового развития второго гребневи́ка-вселенца *B. ovata*, который питается мнемии́псисом, происходит увеличение интенсивности биолюминесценции.

Таким образом, результаты настоящего исследования привели к открытию нового феномена в Черном море: биолюминесценции вод у нижней границы кислородной зоны Чёрного моря. Использование знаний об этом явлении, а также тех методов и приборов, которые разработаны при участии автора, могут послужить основой для целого спектра дальнейших исследований закономерностей функционирования морских экосистем пелагиали Чёрного моря.

## ВЫВОДЫ

На основании выполненных работ сделаны следующие выводы:

1. В прибрежных районах 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 чёрноморского 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 светящимися динофлагеллятами, но и некоторыми желетельми, такими как *Pleurobrachia pileus*, *Mnemiopsis leidy* 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. leidy*. Экспериментально доказана способность слоев 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 СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

А	амплитуда светоизлучения биоломинесцентного организма, $\text{квант} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$ ;
АН	Академия наук
ТПМ	температура поверхности моря
БП (Вр)	биоломинесцентный потенциал:  $B(p) = \int_0^t B(t)dt$ <p>- усредненный по времени измерения, отнесённый к единице просмотренного объёма световой поток <math>B(t)</math>, регистрируемый в темновой камере батифотометра за промежуток времени <math>t</math>;</p>
л	литр;
мг	миллиграмм
мкм	микрометр
$\text{мкВт} \cdot \text{см}^{-2}$	энергия высвечивания планктонных организмов в микроваттах, приходящаяся на $1 \text{ см}^2$ фотокатода ФЭУ;
см	сантиметр
нм	нанометр
Вт	ватт
$\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$	метр в секунду
с.к.о.	среднеквадратическое отклонение
БД	база данных
РК	редоксклин
СЗ	субоксидная зона

БР	сеть планктонная Богорова–Расса
ГИС	географическая информационная система
РФФИ	Российский фонд фундаментальных исследований
СССР	Союз Советских Социалистических Республик
ФИЦ РАН	ИнБЮМ Федеральный исследовательский центр Институт биологии южных морей Российской Академии Наук
МГИ	Морской Гидрофизический Институт Российской Академии Наук
АУМ	аномальный уровень моря
НИС	научно-исследовательское судно
ОЧТ	основное черноморское течение
ПБ	поле биолюминесценции
ХПС	холодный промежуточный слой
ПВ	поверхностный ветер
САЛЬПА	гидробиофизический комплекс для исследования биолюминесценции и параметров среды
ВКС	верхний квазиоднородный слой
ФАР	фотосинтетически активная радиация

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аболмасова, Г. И. Состояние желетелого макрозоопланктона в шельфовой зоне крымского побережья Чёрного моря в 2009 – 2010 гг. / Г. И. Аболмасова, Г. А. Финенко, З. А. Романова, Н. А. Дацык, Б. Е. Аннинский // Морской экологический журнал. – 2012. – Т. 11, № 3. – С. 17–24.
2. Афифи, А. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ / А. Афифи, С. Эйзен. – Москва : Мир, 1982. – 488 с.
3. Барабанов, Е. И. Ботаника : учебник для студентов высших учебных заведений / Е. И. Барабанов, С. Г. Зайчикова. – Москва : Академия, 2010. – 448 с.
4. Белокопытов, В. Н. Термохалинная и гидролого – акустическая структура вод Чёрного моря : дис. ... канд. геогр. наук : 11.00.08 / В. Н. Белокопытов ; Морской гидрофизический институт. – Севастополь, 2004. – 160 с.
5. Биолюминесценция в пелагиали Атлантического океана и морях Средиземноморского бассейна : отчёт по госбюджетной теме № 5. № госрегистрации 72.024.221. – 1975. – 298 с.
6. Битюков, Э. П. Годовая изменчивость интенсивности поля биолюминесценции в неритической зоне Чёрного моря / Э. П. Битюков, В. П. Рыбасов, В. Г. Шайда // Океанология. – 1967. – Т. 7, № 6. – С. 1089–1099.
7. Битюков, Э. П. Распределение и экология *Noctiluca miliaris* в Чёрном море / Э. П. Битюков // Биология моря. – 1969. – Вып. 17. – С. 76–95.
8. Битюков, Э. П. Биолюминесценция *Noctiluca miliaris* в разных температурных условиях / Э. П. Битюков // Биология моря. – 1971. – Вып. 24. – С. 70–77.
9. Битюков, Э. П. Планктон и его биолюминесценция в центральной и северной частях тропической области Атлантического океана / Э. П. Битюков, Э. П. Балдина, В. И. Василенко // Результаты исследований северной части тропической зоны Атлантического океана по программе “Декалант”. – Севастополь : МГИ НАН Украины, 1975. – С. 171–186.

10. Битюков, Э. П. Билюминесценция в неритической зоне Чёрного моря и её связь с характеристиками планктона / Э. П. Битюков, Л. М. Хлыстова // Биология моря. – 1975. – Вып. 34. – С. 100–109.
11. Битюков, Э. П. О спектральном составе билюминесцентного поля в Черном и Средиземном морях и в Атлантическом океане / Э. П. Битюков, В. И. Василенко, Ю. Н. Токарев // Биология моря. – 1978. – Вып. 47. – С. 40–48.
12. Битюков, Э. П. Горизонтальная неоднородность билюминесцентного поля как показатель агрегированного распределения планктона / Э. П. Битюков // Гидробиологический журнал. – 1984. – Т. 20, № 5. – С. 24–31.
13. Битюков, Э. П. Светящиеся Dinoflagellata Чёрного моря и влияние на них антропогенных факторов / Э. П. Битюков, П. В. Евстигнеев, Ю. Н. Токарев // Гидробиологический журнал. – 1993. – Т. 29, № 4. – С. 27–34.
14. Битюков, Э. П. Результаты и перспективы исследования билюминесценции в Чёрном море / Э. П. Битюков, В. И. Василенко, И. М. Серикова, Ю. Н. Токарев // Экология моря. – 1996. – Вып. 45. – С. 19–24.
15. Богуславский, С. Г. Чёрное море / С. Г. Богуславский, В. А. Иванов, С. И. Козаков, А. И. Кубряков, А. С. Кузнецов // Развитие морских наук и технологий в Морском гидрофизическом Институте за 75 лет / под ред. В. Н. Еремеева. – Севастополь : МГИ НАН Украины, 2004. – С. 375–393.
16. Брайко, В. Д. Класс Мшанки – Bryozoa / В. Д. Брайко // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. – Киев : Наукова думка, 1968. – Т. 1. – С. 406–407.
17. Брянцева, Ю. В. Использование новых методик обработки данных по фитопланктону при проведении биофизического мониторинга / Ю. В. Брянцева, А. М. Лях, М. И. Силаков // Рибне господарство України. – 2009. – № 4. – С. 26–27.
18. Брянцева, Ю. В. Динофлагелляты побережья г. Севастополя (Чёрное море, Крым) / Ю. В. Брянцева, А. Ф. Крахмальний, В. Н. Великова, А. В. Сергеева // Альгология. – 2016. – Т. 26, вып. 1. – С. 74–89.

19. Бурмистрова, Н. В. Термохалинная структура вод на траверсе бухты Круглая и её влияние на интенсивность поля биолюминесценции / Н. В. Бурмистрова, В. Ф. Жук, Е. Б. Мельникова // Природничий альманах. Серія : Біологічні науки. – 2011. – № 15. – С. 14–25.

20. Бурмистрова, Н. В. Сезонная и суточная динамика интенсивности поля биолюминесценции в прибрежье Севастополя и её связь с гидрологическими характеристиками среды / Н. В. Бурмистрова // Актуальні проблеми та перспективи розвитку природничих наук : зб. матеріалів 2-й Всеукр. науч.-практ. конф. ст. та мол. вчених, 20 мая 2011 г., Запоріжжя. – Запоріжжя, 2011. – С. 56–58.

21. Бурмистрова, Н. В. Структуризация сезонной изменчивости интенсивности поля биолюминесценции в прибрежных водах методом кластерного анализа / Н. В. Бурмистрова, Е. Б. Мельникова // Современные проблемы гидроэкологии. Перспективы, пути и методы исследований : материалы III Междунар. науч. конф., 17-19 мая 2012 г., Херсон. – Херсон, 2012. – С. 227–230.

22. Верещака, А. Л. Особенности микромасштабного распределения желетелого макропланктона в Чёрном море у побережья Геленджика (август 2000 г.) / А. Л. Верещака // Океанология. – 2002. – Т. 42, № 1. – С. 91–97.

23. Виноградов, М. Е. Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков и калянуса с помощью наблюдений из подводной лодки Аргус / М. Е. Виноградов, Е. А. Шушкина // Океанология. – 1982. – Т. 22, № 3. – С. 473–479.

24. Виноградов, М. Е. Визуальная оценка концентрации планктона: обитаемые транспортные средства, телекамеры, фотоматериалы / М. Е. Виноградов, Н. В. Парин // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. – Москва : Наука, 1983. – С. 237–246.

25. Виноградов, М. Е. Вертикальное распределение мезозoopланктона в открытых водах Чёрного моря / М. Е. Виноградов, М. В. Флинт, Г. Г. Николаева // Современное состояние экосистемы Чёрного моря. – Москва : Наука, 1987. – С. 144–162.

26. Виноградов, М. Е. Исследование вертикального распределения мезопланктона с использованием подводного аппарата Аргус / М. Е. Виноградов, М. В. Флинт, Е. А. Шушкина // Современное состояние экосистемы Чёрного моря. – Москва : Наука, 1987. – С. 172–185.

27. Виноградов, М. Е. Вертикальное распределение планктона в глубоководных районах Чёрного моря (март – апрель 1988) / М. Е. Виноградов, Г. Г. Николаева, Э. И. Мусаева // Изменчивость экосистемы Чёрного моря. – Москва : Наука, 1991. – С. 211–223.

28. Виноградов, М. Е. Вертикальное распределение черноморского мезозoopланктона зимой 1991 г. / М. Е. Виноградов, Е. А. Шушкина, Э. И. Мусаева, Г. Г. Николаева // Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря. – Москва : ИОАН, 1992. – С. 103–108.

29. Виноградов, М. Е. Вертикальная структура зоопланктонных сообществ олиготрофных районов северной Атлантики и влияние на неё экосистем гидротермальных полей / М. Е. Виноградов, А. П. Верещака, Э. А. Шушкина // Океанология. – 1996. – Т. 36, № 1. – С. 71–79.

30. Владимиров, В. Л. Исследования биолюминесцентного поля / В. Л. Владимиров, В. Л. Урденко, Г. Г. Неуймин, А. И. Парамонов, Л. А. Земляная // Морские Гидрофизические Исследования. – 1972. – № 2. – С. 187–196.

31. Водяницкий, В. А. О естественно-историческом районировании Чёрного моря и, в частности, у берегов Крыма / В. А. Водяницкий // Труды Севастопольской биологической станции. – 1949. – Т. 7. – С. 249–255.

32. Галаджиев, М. А. Материалы по фауне коловраток Чёрного моря / М. А. Галаджиев // Труды Севастопольской биологической станции. – 1948. – Т. 6. – С. 224–235.

33. Галаджиев, М. А. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в районе Южного берега Крыма / М. А. Галаджиев // Труды Севастопольской биологической станции. – 1948. – Т. 6. – С. 173–223.

34. Геворгиз, Н. С. Результаты мониторинга гидрохимической структуры Севастопольской бухты в тёплый период года / Н. С. Геворгиз, С. И. Кондратьев, С. В. Ляшенко, Е. И. Овсяный, А. С. Романов // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2002. – Вып. 1 (6). – С. 139–156.
35. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Том IV. Черное море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. – Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1991. – 429 с.
36. Гительзон, И. И. Билюминесценция как гидрооптический и биологический фактор в море / И. И. Гительзон, О. Н. Бакланов, В. С. Филимонов, А. С. Артемкин, В. Ф. Шатохин // Труды Московского общества испытателей природы. – 1965. – Т. 21. – С. 147–155.
37. Гительзон, И. И. Люминесценция *Noctiluca miliaris* как пример авторегулируемой реакции в клетке / И. И. Гительзон, Р. И. Чумакова // Труды Московского общества испытателей природы. – 1968. – Т. 28. – С. 207–211.
38. Гительзон, И. И. Живой свет океана / И. И. Гительзон. – Москва : Наука, 1976. – 120 с.
39. Гительзон, И. И. Билюминесценция океана / И. И. Гительзон, Л. А. Левин, Р. Н. Утюшев, О. А. Черепанов, Ю. В. Чугунов. – Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1992. – 284 с.
40. Гребницкий, Н. А. Предварительное сообщение о сродстве фауны Чёрного моря / Н. А. Гребницкий. – Одесса : тип. Л. Нитче, 1873. – 23 с.
41. Дацык, Н. А. Структура зоопланктонного сообщества в прибрежных водах Крыма (район Севастополя) и трофические отношения в пищевой цепи зоопланктон – мнемнописис в 2004 – 2008 гг. / Н. А. Дацык, З. А. Романова, Г. А. Финенко, Г. И. Аболмасова, Б. Е. Аннинский // Морской экологический журнал. – 2012. – Т. 11, № 2. – С. 28–38.
42. Долгопольская, М. О. Зоопланктон Чорного моря в районі Карадагу / М. О. Долгопольская // Труды Карадагской биологической станции. – 1940. – № 6. – С. 57–111.

43. Долгопольская, М. А. Материалы по фенологии личиночных стадий Decapoda Севастопольской бухты / М. А. Долгопольская // Труды Севастопольской биологической станции. – 1948. – Т. 6. – С. 236–255.
44. Долотов, В. В. Внутригодовые (сезонные) изменения общего содержания биогенных элементов и кислорода в различных районах Севастопольской бухты / В. В. Долотов, С. И. Кондратьев, С. В. Ляшенко // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2005. – Вып. 12. – С. 167–176.
45. Евстигнеев, П. В. Планктонные светящиеся водоросли и специфичность их светоизлучения / П. В. Евстигнеев, Э. П. Битюков ; АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь, 1990. – 44 с. – Деп. в ВИНТИ 16.01.90, № 279–В90.
46. Евстигнеев, П. В. Билюминесценция морских копепод / П. В. Евстигнеев, Э. П. Битюков. – Киев : Наукова думка, 1990. – 144 с.
47. Евстигнеев, П. В. Светящиеся планктонные животные и их билюминесценция в восточной части Центральной Атлантики / П. В. Евстигнеев, Л. М. Хлыстова // Вестник зоологии. – 1992. – № 6. – С. 68–72.
48. Евстигнеев, П. В. Видовой состав и специфичность билюминесценции водорослей Dypophyceae / П. В. Евстигнеев, Э. П. Битюков, Ю. Б. Околотков // Ботанический журнал. – 1993. – Т. 78, № 6. – С. 1–15.
49. Ефимова, М. Р. Общая теория статистики : учебник. 2-е изд., доп. и перераб. / М. Р. Ефимова, Е. В. Петрова, В. Н. Румянцев. – Москва : Инфра-М, 2010. – 416 с.
50. Заворуев, В. В. Суточные изменения билюминесценции планктона Чёрного и Эгейского морей и корреляция свечения с концентрацией хлорофилла / В. В. Заворуев // Исследовано в России. – 2002. – С. 2204–2214.
51. Загоровский, Н. А. Очерки по черноморскому планктону. Материалы к фауне ветвистоусых раков Чёрного моря / Н. А. Загоровский // Труды Первого Всероссийского гидрологического съезда в Ленинграде 7–14 мая 1924 г. – Ленинград, 1925. – С. 493–495.

52. Заика, В. Е. Экология ноктилюки *Noctiluca scintillans* (Macartney) в Чёрном море / В. Е. Заика // Морской экологический журнал. – 2005. – Т. 4, № 3. – С. 42–48.
53. Заика, В. Е. Размеры гребневика плевробрахии в Чёрном море соответствуют виду *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776) / В. Е. Заика // Морской экологический журнал. – 2012. – Т. 11, № 3. – С. 53–55.
54. Зернов, С. А. Планктон Азовского моря и его лиманов. (Результаты зоологических экскурсий на пароходе «Ледокол Донских гирл» с 10 по 20 мая 1900 г.) / С. А. Зернов // Ежегодник Зоологического музея Императорской академии наук. – 1901. – Т. 6, вып. 4. – С. 559–584.
55. Зернов, С. А. Отчет о командировке в северо-западную часть Чёрного моря для изучения фауны и для собирания коллекций для Зоологического музея Академии наук / С. А. Зернов // Ежегодник Зоологического музея Императорской академии наук. – 1908. – Т. 13. – С. 154–166.
56. Зернов, С. А. Фация филофоры (*Algae-Rhodophceae*): Филлофорное поле в северо-западной части Чёрного моря / С. А. Зернов // Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук. – 1909. – Т. 14, вып. 3/4. – С. 181–191.
57. Зернов, С. А. Краткий отчет о командировке для собирания коллекций в Черном море у берегов Румынии и Болгарии в 1911 г. / С. А. Зернов // Ежегодник Зоологического музея Императорской академии наук. – 1911. – Т. 16, вып. 4. – С. 185–188.
58. Зернов, С. А. Список станций и сборов коллекций, произведенных по поручению Зоологического музея Академии наук в Черном море у берегов Крыма в 1909 г., у берегов Кавказа в 1910 г. и у берегов Румынии и Болгарии в 1911 г. / С. А. Зернов // Ежегодник Зоологического музея Императорской академии наук. – 1912. – Т. 17, вып. 1. – С. 3–14.
59. Зернов, С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря / С. А. Зернов. – Санкт-Петербург, 1913. – 299 с. – (Записки Императорской академии наук. Сер. 8: физико-математическое отделение ; Т. 32, № 1).

60. Зернова, В. В. О биолюминесценции планктона в Индийском океане по материалам 35-го рейса экспедиционного судна «Витязь» / В. В. Зернова // Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия. – Москва : Наука, 1967. – С. 46–52.
61. Иванов, В. А. Модель Севастопольской бухты. Воспроизведение вертикальной структуры полей температуры и солености в 1997 – 1999 гг. / В. А. Иванов, Э. Н. Михайлова, Н. Б. Шапиро, Л. Н. Репетин // Морской гидрофизический журнал. – 2003. – № 4. – С. 15–35.
62. Ключарев, К. В. К вопросу о размножении и развитии некоторых веслоногих рачков (Copepoda) Чёрного моря / К. В. Ключарев // Доклады академии наук УССР. – 1948. – Т. 1. – С. 32–37.
63. Ключарев, К. В. Материалы для количественной характеристики зоопланктона Чёрного моря у Карадага / К. В. Ключарев // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 78–95.
64. Ковалев, А. В. Макропланктон / А. В. Ковалев, В. В. Мельников, Н. А. Островская, И. Ю. Прусова // Планктон Чёрного моря. – Киев : Наукова думка, 1993. – С. 183–193.
65. Коваль, Л. Г. Зоопланктон північно-західної частини Чорного моря / Л. Г. Коваль // Наукові записки Одеської біологічної станції. – 1961. – Вип. 3. – С. 27–44.
66. Комплекс гидробиофизический зондирующий «Сальпа-МА» : руководство по эксплуатации. Версия 1.0. – 2008. – С. 6–9. – URL: <http://ecodevice.com.ru/wp-content/manuals/salpa-manual.pdf> (дата обращения: 10.03.2022).
67. Конопльов, Г. І. Сезонні зміни зоопланктону Одеської затоки / Г. І. Конопльов // Праці Одеського держуніверситету. Сер. Біологія. – 1937. – Вип. 2. – С. 25–36.
68. Конопльов, Г. І. Зоопланктон Одеської затоки (Еколого-фауністична характеристика) / Г. І. Конопльов // Праці Одеського держуніверситету. Сер. Біологія. – 1938. – Вип. 3. – С. 25–36.

69. Косякина, Е. Г. Вертикальное распределение зоопланктона в Новороссийской бухте / Е. Г. Косякина // Труды Новороссийской биологической станции. – 1936. – Т. 2, вып. 1. – С. 65–68.

70. Косякина, Е. Г. Сезонная смена зоопланктона Новороссийской бухты / Е. Г. Косякина // Труды Новороссийской биологической станции. – 1937. – Т. 1, вып. 6. – С. 78–81.

71. Косякина, Е. Г. Количественное изучение зоопланктона Новороссийской бухты / Е. Г. Косякина // Труды Новороссийской биологической станции им. В. М. Арнольди. – 1940. – Т. 2, вып. 3. – С. 145–146.

72. Кричагин, Н. А. Отчет о фаунистических исследованиях, произведенных по поручению КОЕ на восточном берегу Чёрного моря летом 1872 г. / Н. А. Кричагин // Записки КОЕ. – 1873. – Т. 3, вып. 3. – С. 346–370.

73. Кусморская, А. П. Зоопланктон Чёрного моря и его выедание промысловыми рыбами / А. П. Кусморская // Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – 1954. – Т. 28. – С. 203–216.

74. Лазарева, Л. П. О поглощении кислорода гребневиками *Pleurobrachia pileus* O. F. Müller разных размеров в зависимости от температуры и солёности окружающей среды / Л. П. Лазарева // Труды Карадагской биологической станции. – 1961. – Вып. 17. – С. 86–97.

75. Левин, Л. А. Билюминесценция в ультраабиссали / Л. А. Левин, В. С. Филимонов // Билюминесценция моря. – Москва : Наука, 1969. – С. 168–171.

76. Левич, А. П. Теоретическая и экспериментальная экология фитопланктона: управление структурой и функциями сообществ / А. П. Левич, В. Н. Максимов, Н. Г. Булгаков. – Москва : Изд-во НИЛ, 1997. – 192 с.

77. Левич, А. П., Максимов В. Н., Булгаков Н. Г. Описание, происхождение и применение рангового распределения в экологии сообществ / А. П. Левич, В. Н. Максимов, Н. Г. Булгаков // Общая и прикладная ценология. – 2007. – № 5. – С. 14–19.

78. Леонов, А. К. Региональная океанография. Часть 1. Берингово, Охотское, Японское, Каспийское и Чёрное моря / А. К. Леонов – Ленинград : Гидрометеиздат, 1960. – 765 с.
79. Мамаев, О. И. T, S – анализ вод Чёрного моря / О. И. Мамаев, В. С. Архипкин, В. С. Тужилкин // Океанология. – 1994. – Т. 34, № 2. – С. 178–192.
80. Марпл-младший, С. Л. Цифровой спектральный анализ и его приложения / С. Л. Марпл-младший. – Москва : Мир, 1990. – 584 с.
81. Машукова, О. В. К вопросу о свечении черноморского гребневика *Pleurobrachia pileus* Muller, 1776 / О. В. Машукова // Вестник Прикаспия. – 2018. – Т. 3, № 22. – С. 15–20.
82. Мельник, А. В. Характеристики поля биолюминесценции в прибрежье Севастополя: результаты многолетнего мониторинга / А. В. Мельник, В. В. Мельников, А. Н. Серебренников, Л. А. Мельник, О. В. Машукова // Системы контроля окружающей среды. – 2019. – Вып. 1 (35). – С. 79–87. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2019-1-79-87>
83. Мельник, А. В. Influence of invader stenophores on bioluminescence variability off the coast of Western Crimea / А. В. Мельник, В. В. Мельников, Л. А. Мельник, О. В. Машукова // Морской биологический журнал. – 2020. – Т. 5, № 2. – С. 67–75. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.2.06>
84. Мельников, В. В. Историческая база данных по морской биолюминесценции / В. В. Мельников, А. В. Мельник, Л. А. Мельник, Ю. Б. Белогурова, В. Ф. Жук // Системы контроля окружающей среды. – 2018. – Вып. 2 (32). – С. 44–51. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2018-2-44-51>
85. Мельникова, Е. Б. Сезонные изменения интенсивности биолюминесценции в прибрежных водах г. Севастополя (Чёрное море) / Е. Б. Мельникова, Ю. Н. Токарев, Н. В. Лямина // Морской экологический журнал. – 2012. – Т. 11, № 4. – С. 55–63.
86. Мельникова, Е. Б. Закономерности изменения интенсивности поля биолюминесценции прибрежных вод Чёрного моря / Е. Б. Мельникова, Ю. Н.

Токарев, Н. В. Лямина // Гидробиологический журнал. – 2013. – Т. 49, № 1. – С. 112–120.

87. Мельникова, Е. Б. Сезонная изменчивость интенсивности свечения гидробионтов на юго-западном шельфе Крыма / Е. Б. Мельникова // RUDN Journal of Ecology and Life Safety. – 2017. – Vol. 25. no. 1. – P. 36–49. <https://doi.org/10.22363/2313-2310-2017-25-1-36-49>

88. Мечников, И. И. История развития *Nebalia*: Сравнительно-эмбриологический очерк / И. И. Мечников. – Санкт-Петербург : тип. Имп. Акад. наук, 1868. – Т. 13, прил. № 1. – 48 с.

89. Миньковская, Р. Я. Роль устьевых областей крупных рек Украины в поступлении биогенных веществ в Чёрное море / Р. Я. Миньковская, Ю. П. Ильин, Н. Г. Хоролич, Л. А. Мишина // Современное состояние экосистем Чёрного и Азовского морей : материалы Междунар. конф., Крым, Донузлав, 13–16 сентября 2005 г. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. – С. 52–53.

90. Михальченко, Г. А. Радиолюминесцентные источники света / Г. А. Михальченко // ПТЭ. – 1965. – Вып. 1. – С. 157–161.

91. Нарусевич, Т. Ф. Биотические свойства вод холодного промежуточного слоя в современных условиях / Т. Ф. Нарусевич // Планктон Чёрного моря. – Киев : Наукова думка, 1993. – С. 20–30.

92. Никитин, В. Н. Севастопольская биологическая станция в 1925 г. / В. Н. Никитин // Отчет о деятельности Академии наук СССР за 1925 г. – Ленинград, 1926. – С. 194–201, 307–311.

93. Никитин, В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. 1. *Soropoda Cladocera* / В. Н. Никитин // Труды Особой зоологической лаборатории и Севастопольской биологической станции Академии наук СССР. – 1926. – серия 11, № 9. – С. 93–136.

94. Никитин, В. Н. Севастопольская биологическая станция / В. Н. Никитин // Отчет о деятельности Академии наук СССР за 1926 год. (Отчет о научных командировках и экспедициях). – Ленинград, 1927. – Ч. 2. – С. 145–150.

95. Никитин, В. Н. Планктон Батумской бухты и его годовые количественные изменения / В. Н. Никитин // Сборник, посвящённый деятельности проф. Н. М. Книповича. – Москва ; Ленинград : Пищепромиздат, 1939. – С. 63–86.

96. Никитин, В. Н. Распределение биомассы планктона в Чёрном море / В. Н. Никитин // Доклады академии наук СССР. – 1945. – Т. 47, вып. 7. – С. 529–532.

97. Овсяный, Е. И. Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона / Е. И. Овсяный, А. С. Романов, Р. Я. Миньковская, И. И. Красновид, Б. А. Озюменко, И. М. Цымбал // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2001. – Вып. 2. – С. 138–152.

98. Овчинников, И. М. Формирование холодного промежуточного слоя в Чёрном море / И. М. Овчинников, Ю. И. Попов // Океанология. – 1987. – Т. 27, вып. 5. – С. 739–746.

99. Овчинников, И. М. Особенности формирования холодного промежуточного слоя в Чёрном море при экстремальных зимних условиях / И. М. Овчинников, Ю. И. Попов // Труды ГОИН. – 1990. – Вып. 190. – С. 132–151.

100. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. В 3-х т. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные / под ред. В. А. Водяницкого. – Киев : Наукова думка, 1969. – 536 с.

101. Остроумов, А. А. Предварительный отчет об участии в черноморской глубоководной экспедиции 1891 г. / А. А. Остроумов // Известия Императорского Русского географического общества. – 1892. – Т. 28. – С. 69–79.

102. Остроумов, А. А. Поездка на Босфор, совершенная по поручению Академии наук / А. А. Остроумов. – Санкт-Петербург : тип. Императорской академии наук, 1893. – 55 с.

103. Остроумов, А. А. Дальнейшие материалы к естественной истории Босфора / А. А. Остроумов. – Санкт-Петербург : Изд-во Императорской академии наук, 1894. – С. 2.

104. Остроумов, А. А. О гидробиологических исследованиях в устьях южно-русских рек в 1896 г. / А. А. Остроумов // Известия Академии наук. – 1897. – Т. 6, № 4. – С. 343–362.

105. Остроумов, А. А. Разбор книги В. К. Совинского «Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна», рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции / А. А. Остроумов // Учёные записки Императорского Казанского университета. – 1903. – С. 1–17.

106. Павлова, Е. В. Влияние водообмена через Босфор на распределение и состав зоопланктона прибосфорского района // Водообмен через Босфор и его влияние на гидрологию и биологию Чёрного моря / Е. В. Павлова, Э. П. Болдина. – Киев : Наукова думка, 1969. – С. 220–232.

107. Переяславцева, С. М. Дополнение к фауне Чёрного моря / С. М. Переяславцева // Труды Харьковского общества испытателей природы. – 1891. – Т. 25. – 40 с.

108. Петипа, Т. С. Вертикальное распределение зоопланктона в Чёрном море / Т. С. Петипа, Л. И. Сажина, Е. П. Делало // Труды Севастопольской биологической станции. – 1963. – Т. 16. – С. 119–137.

109. Репетин, Л. Н. Влияние океанографических факторов на экосистему полузамкнутой антропогенно нагруженной Севастопольской бухты (Чёрное море) / Л. Н. Репетин, А. Д. Гордина, Е. В. Павлова, А. С. Романов, Е. И. Овсяный // Морской гидрофизический журнал. – 2003. – № 2. – С. 66–80.

110. Репетин, Л. Н. Ветры и волнение в прибрежной зоне юго-западной части Крыма / Л. Н. Репетин, В. Н. Белокопытов, М. М. Липченко // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2003. – Вып. 9. – С. 13–28.

111. Рубинштейн, Д. Л. Непериодические миграции планктонных организмов в Одесском заливе / Д. Л. Рубинштейн // Русский зоологический журнал. – 1926. – Т. 6, вып. 1. – С. 1–60.

112. Рудяков, Ю. А. Планктон и биолюминесценция в Красном море и Аденском заливе / Ю. А. Рудяков, Н. Н. Воронина // *Океанология*. – 1967. – Т. 7, вып. 1. – С. 1076–1084.

113. Сеничева, М. И. Годичные изменения фитопланктонного сообщества в районе Севастопольского океанариума / М. И. Сеничева // *Экология моря*. – 2000. – Вып. 53. – С. 15–19.

114. Сеничкина, Л. Г. Изменение структуры фитопланктона в локальных зонах моря под воздействием антропогенных факторов / Л. Г. Сеничкина // *Планктон Чёрного моря*. – Киев : Наукова думка, 1993. – С. 55–68.

115. Серикова, И. М. Тонкая структура поля биолюминесценции как показатель агрегированности планктонных организмов и ее связь с динамическим режимом водных масс : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17 / Ирина Михайловна Серикова. – Севастополь, 2005. – 25 с.

116. Серикова, И. М. Суточная изменчивость тонкой структуры поля биолюминесценции в Чёрном море / И. М. Серикова, Ю. Н. Токарев // *Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. – 2008. – Т. 46. – С. 125–132.

117. Серикова, И. М. Биолюминесценция как показатель пространственных измерений планктонных полей / И. М. Серикова, Ю. Н. Токарев, Ю. А. Загородняя, В. И. Василенко // *Екологічні проблеми Чорного моря : Міжнар. наук.-практ. конф.* – Одеса, 2009. – С. 207–209.

118. Серикова, И. М. Особенности сезонной динамики поля биолюминесценции и биомассы светящихся динофлагеллят у Севастополя (2008–2009 гг.) / И. М. Серикова, Ю. В. Брянцева, Ю. Н. Токарев // *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. Спец. Вип. Гідроекологія*. – 2010. – Т. 44, № 3. – С. 230–234.

119. Симонов, А. И. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Чёрное море. Гидрометеорологические условия / А. И. Симонов, Э. Н. Альтман. – Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1991. – Т. 4, вып. 1. – 429 с.

120. Совинский, В. К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоо-географической провинции / В. К. Совинский. – Киев : Киев тип. ун-та св. Владимира АО Н. Т. Корчак-Новицкого, 1902. – 727 с.
121. Справочник по климату Чёрного моря / под ред. А. И. Соркиной. – Москва : Гидрометеиздат, 1974. – 405 с.
122. Статистика: учебно-практическое пособие / под ред. М. Г. Назарова. – 2-е изд. – Москва : КНОРУС, 2011. – 480 с.
123. Стунжас, П. А. Оценка баланса кислорода в поверхностных водах Чёрного моря в летне – осенний период // Экосистемы пелагиали Чёрного моря / П. А. Стунжас, Ю. М. Гусев. – Москва : Наука, 1980. – С. 45–50.
124. Тарасов, Н. И. Свечение моря / Н. И. Тарасов. – Москва : Изд-во АН СССР, 1956. – 204 с.
125. Токарев Ю. Н. Билюминесценция как экспрессивный показатель жизнедеятельности *Noctiluca miliaris* Surigaу : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17 / Ю. Н. Токарев. – Севастополь, 1990. – 26 с.
126. Токарев, Ю. М. Біофізичні аспекти екології пелагіалі : дис. ... д-ра біол. наук : 03.00.17 / Ю. М. Токарев. – Київ, 2000. – 340 с.
127. Токарев, Ю. Н. Роль некоторых фракций планктона в формировании поля билюминесценции в морях Средиземноморского бассейна / Ю. Н. Токарев, И. М. Серикова, Т. Ф. Нарусевич, П. В. Евстигнеев // Морской гидрофизический журнал. – 2002. – № 3. – С. 51–60.
128. Токарев, Ю. Н. Видовое разнообразие планктонных билюминесценто́в в Чёрном море и характеристики формируемого ими поля билюминесценции в неритической зоне Крыма / Ю. Н. Токарев, Э. П. Битюков, В. И. Василенко, П. В. Евстигнеев, Д. Н. Бородин, Т. Ф. Нарусевич, Б. Г. Соколов, О. В. Машукова, И. М. Серикова, Т. Н. Побежко, Д. Я. Слипецкий // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь : ЭКОСИ МГИ НАН Украины, 2003. – С. 121–151.

129. Токарев Ю. Н. Основы биофизической экологии гидробионтов / Ю. Н. Токарев. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 342 с.
130. Токарев, Ю. Н. Билюминесценция океана: история исследований, развитие методической базы, нерешенные проблемы / Ю. Н. Токарев, В. В. Мельников, П. В. Евстигнеев, В. И. Василенко, Д. Я. Слипецкий // Экология моря. – 2006. – Вып. 72. – С. 92–102.
131. Токарев, Ю. Н. Некоторые аспекты формирования синоптической изменчивости поля билюминесценции и скоплений планктона в Чёрном море / Ю. Н. Токарев, В. В. Мельников, В. Н. Белокопытов, А. В. Темных, Н. В. Бурмистрова // Морской экологический журнал. – 2007. – Т. 6, № 4. – С. 69–79.
132. Токарев, Ю. Н. Билюминесценция черноморских гребневиков вселенцев *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* при механической и химической стимуляции / Ю. Н. Токарев, О. В. Машукова, В. И. Василенко // Экология моря. – 2008. – Вып. 76. – С. 61–66.
133. Токарев, Ю. Н. Новый гидробиофизический комплекс для экспрессной оценки состояния прибрежных экосистем / Ю. Н. Токарев, В. И. Василенко, В. Ф. Жук // Современные методы и средства океанологических исследований : материалы XI Междунар. науч.-техн. конф., Москва, 25–27 ноября 2009 г. – Москва : Изд-во РАН, 2009. – С. 23–27.
134. Токарев, Ю. Н. Планктонные билюминесцентные мирового океана: видовое разнообразие, характеристики светоизлучения в норме и при антропогенном воздействии / Ю. Н. Токарев, П. В. Евстигнеев, О. В. Машукова. – Симферополь : Н.Оріанда, 2016. – 340 с.
135. Тьюки, Д. Анализ результатов наблюдений. Разведочный анализ / Д. Тьюки. – Москва : Мир, 1981. – 693 с.
136. Уломський, С. М. Визначник Calanoida і Cyclopoidea Чорного моря / С. М. Уломський // Труды Карадагской биологической станции. – 1940. – Вып. 6. – С. 145–172.
137. Урбах, В. Ю. Биометрические методы / В. Ю. Урбах. – Москва : Наука, 1964. – 415 с.

138. Филимонов, В. С. Измерение биолюминесценции в Карибском море, северной и центральной Атлантике / В. С. Филимонов, А. С. Артемкин // Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия. – Москва : Наука, 1967. – С. 40–46.
139. Финенко, Г. А. Питание, потребление кислорода и рост гребневика *Mnemiopsis mcsgradyi* в зависимости от концентрации пищи / Г. А. Финенко, Г. И. Аболмасова, З. А. Романова // Биология моря. – 1995. – Т. 20, № 5. – С. 315–320.
140. Флинт, М. В. Вертикальное распределение массовых видов мезопланктона в нижних слоях аэробной зоны в связи со структурой поля кислорода / М. В. Флинт // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. – Москва : Наука, 1989. – С. 187–212.
141. Христофорова, Н. К. Основы экологии / Н. К. Христофорова. – Владивосток : Дальнаука, 1999. – 516 с.
142. Цихон-Луканина, Е. А. Уровень потребления личинок рыб гребневиком мнемииопсисом в прибрежье Чёрного моря / Е. А. Цихон-Луканина, О. Г. Резниченко, Т. А. Лукашева // Океанология. – 1993. – Т. 33, № 6. – С. 895–899.
143. Черепанов, О. А. Связь биолюминесценции с биомассой и численностью светящегося и всего планктона. 2. Чёрное море / О. А. Черепанов, Л. А. Левин, Р. Н. Утюшев // Морской экологический журнал. – 2007. – Т. 6, вып 3. – С. 84–89.
144. Чернявский, В. И. Материалы для сравнительной зоографии Понта, долженствующие послужить основанием для генеалогии ракообразных / В. И. Чернявский // Труды 1-го съезда русских естествоиспытателей и врачей в СПб, с 28 декабря 1867 по 4 января 1868 г. – Санкт-Петербург : Типография Императорской Академии наук, 1868. – С. 19–136.
145. Шушкина, Э. А. Роль желетелого макропланктона: медуз аурелий, гребневииков мнемииопсиса и берое в планктонных сообществах Чёрного моря / Э. А. Шушкина, Э. И. Мусаева, Л. Л. Анохина, Т. А. Лукашева // Океанология. – 2000. – Т. 40, № 6. – С. 859–861.

146. Anggoro, S. Bioluminesensi Laut. *Marine Bioluminescence* / S. Anggoro, A. Indarjo, S. Gazali, K. Handayani, J. Ransangan, A. Jabarsyah ; Ed. F. Hacky. – Universitas Borneo Tarakan, 2021. – 106 p.
147. Backus, R. H. Bioluminescence in the surface waters of the sea / R. H. Backus, Ch. Yentch, A. S. Wing // *Nature*. – 1961. – Vol. 192. – P. 518–592.  
<https://doi.org/10.1038/192518a0>
148. Belokopytov, V. Long–Term Variability of Cold Intermediate Layer Renewal Conditions in the Black Sea / V. Belokopytov // *Ecosystem Modelling as a Management Tool for the Black Sea* / Eds: L. Ivanov, T. Oguz. – Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 1998. – Vol. 1. – P. 47–52.
149. Belokopytov, V. Ocean Station Tool: Software package for processing and analysis of oceanographic data / V. Belokopytov // *Conference International Marine Data and Information – IMDIS (Brest, France, May 31–June 3 2005)* : abstr. – Brest, 2005. – P. 67.
150. Beurskens, J. E. M. Trends of priority pollutants in the Rhine during the Last Fifty years / J. E. M. Beurskens, H. J. Winkels, J. de Wolf, C. G. C. Dekker // *Water Science & Technology*. – 1994. – Vol. 29, iss. 3. – P. 77–85.  
<https://doi.org/10.2166/wst.1994.0068>
151. Bivens, J. R. Advances in bioluminescence instrumentation / J. R. Bivens, M. L. Geiger, J. L. Bird, D. Lapota // *MTS/IEEE Oceans 2001. An Ocean Odyssey : Conference Proceedings*. – 2001. – Vol. 3. – P. 1895–1898.  
<https://doi.org/10.1109/OCEANS.2001.968135>
152. Boden, B. P. Records of bioluminescence in the ocean / B. P. Boden, E. M. Kampa // *Pacific Science*. – 1957. – Vol. 11 (2). – P. 229–235.
153. Boden, B. P. Planktonic Bioluminescence / B. P. Boden, E. M. Kampa // *Oceanography and Marine Biology. Annual Review* / Ed. H. Barnes. – London : George Allen and Unwin Ltd, 1964. – Vol. 2. – P. 341–371.
154. Breslau, L. R. Triggered Underwater Cameras for Marine Biology / L. R. Breslau. – Cambridge : Massachusetts Institute of Technology, 1957. – 48 p.

155. Buskey, E. J. Epipelagic planktonic bioluminescence in the marginal ice zone of the Greenland Sea / E. J. Buskey // *Marine Biology*. – 1992. – Vol. 113. – P. 689–698. <https://doi.org/10.1007/BF00349712>
156. Case, J. Bioluminescence bathyphotometer for naval oceanographic use : Technical Report / J. Case, E. Widder, D. Cook. – Santa Barbara : California Univ., 1987. – 61 p.
157. Cermakian, N. Multilevel regulation of the circadian clock / N. Cermakian, P. Sassone-Corsi // *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. – 2000. – Vol. 1. – P. 59–67. <https://doi.org/10.1038/35036078>
158. Clarke, G. L. Measurement of illumination at great depth and at night in the Atlantic Ocean by means of a new bathyphotometer / G. L. Clarke, G. K. Wertheim // *Deep Sea Research*. – 1956. – Vol. 3, iss. 3. – P. 189–205. [https://doi.org/10.1016/0146-6313\(56\)90003-X](https://doi.org/10.1016/0146-6313(56)90003-X)
159. Clarke, G. L. Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep-sea animals / G. L. Clarke, R. H. Backus // *Deep Sea Research*. – 1957. – Vol. 4. – P. 1–4. [https://doi.org/10.1016/0146-6313\(56\)90026-0](https://doi.org/10.1016/0146-6313(56)90026-0)
160. Esser, M. Effects of temperature and the presence of benthic predators on the vertical distribution of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* / M. Esser, W. M. Greve, M. Boersma // *Marine Biology*. – 2004. – Vol. 145. – P. 595–601. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1348-0>
161. Finenko, G. A. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea / G. A. Finenko, Z. A. Romanova, G. I. Abolmasova, B. Anninsky, L. Svetlichny, E. Hubareva, L. Bat, A. E. Kideys // *Journal of Plankton Research*. – 2003. – Vol. 25, iss. 5. – P. 539–549. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.5.539>
162. Geiger, M. L. A prototype bioluminescence photometer : Technical Report / M. L. Geiger. – Suitland : US. Naval Oceanographic, 1982. – 37 p.

163. Haddock, S. H. D. Not all ctenophores are bioluminescent: Pleuro-brachia / S. H. D. Haddock, J. F. Case // *Biological Bulletin*. – 1995. – Vol. 189, no. 3. – P. 356–362. <https://doi.org/10.2307/1542153>

164. Haddock, S. H. D. Bioluminescence in the Sea / S. H. D. Haddock, M. A. Moline, J. F. Case // *Annual Review of Marine Science*. – 2010. – Vol. 2. – P. 443–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081028>

165. Harvey, E. N. *Bioluminescence* / E. N. Harvey. – New York : Academic press inc. publishers, 1952. – 649 p.

166. Herren, C. M. A multi-platform bathyphotometer for fine-scale, coastal bioluminescence research / C. M. Herren, S. H. D. Haddock, C. Johnson, C. M. Orrico, M. A. Moline, J. F. Case // *Limnology and Oceanography, Methods*. – 2005. – Vol. 3 iss. 5. – P. 247–262. <https://doi.org/10.4319/lom.2005.3.247>

167. Herring, P. J. *Bioluminescence in the plankton and nekton* / P. J. Herring, E. A. Widder // *Encyclopedia of Ocean Science* / Eds: J. H. Steele, S. A. Thorpe, K. K. Turekian. – San Diego : Academic Press, 2001. – Vol. 1. – P. 308–317.

168. Kampa, E. M. Light-generation in a sonic-scattering layer / E. M. Kampa, B. P. Boden // *Deep Sea Research*. – 1957. – Vol. 4. – P. 73–92. [https://doi.org/10.1016/0146-6313\(56\)90038-7](https://doi.org/10.1016/0146-6313(56)90038-7)

169. Krüger, S. *Operating Manual, Integrated IOW/MPI PUMP CTD System*, IOW, Warnemuende Germany. – 2004.

170. Lapota, D. Coastal and oceanic bioluminescence trends in the Southern California Bight using MOOREX bathyphotometers / D. Lapota, S. Paulen, D. Duckworth, D. E. Rosenberg, J. F. Case // *Bioluminescence and Chemiluminescence* / Eds: A. K. Campbell, L. J. Kricka, P. E. Stanley. – Chichester, UK : John Wiley & Sons, 1994. – P. 127–130.

171. Mel'nikova, Ye. B. Vertical Distribution of Bioluminescence Field Intensity in Water of the Black Sea in Autumn / Ye. B. Mel'nikova, N. V. Liamina // *Hydrobiological Journal*. – 2015. – Vol. 51, iss. 4. – P. 3–11.

<https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v51.i4.10>

172. Melnikov, V. Bioluminescence of ctenophores near the boundary of oxygen depleted waters at the redoxcline of the Black Sea / V. Melnikov, A. Melnik, O. Mashukova, S. Kapranov, L. Melnik // *Luminescence*. – 2021. – Vol. 36, iss. 4. – P. 1063–1071. <https://doi.org/10.1002/bio.4037>
173. Morin, J. G. Coastal bioluminescence: patterns and functions / J. G. Morin // *Bulletin of Marine Science*. – 1983. – Vol. 33, iss. 4. – P. 787–817.
174. Mutlu, E. Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* / E. Mutlu, F. Bingel // *Marine Biology*. – 1999. – Vol. 135, iss. 4. – P. 589–601. <https://doi.org/10.1007/s002270050660>
175. Nelson, T. C. On the occurrence and food habits of Ctenophores in New Jersey coastal waters / T. C. Nelson // *Biological Bulletin*. – 1925. – Vol. 48, no. 2. – P. 92–111. <https://doi.org/10.2307/1536706>
176. Nikitin, W. N. Die untere Planktongrenze unri dereii Verteilung im Schwarzen Meer / W. N. Nikitin // *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. – 1930. – 25 p.
177. Poupin, J. Plancton Marin Bioluminescent. Inventaire documenté des espèces et bilan des formes les plus communes de la mer d'Iroise : [Rapport de recherche] / J. Poupin, A.-S. Cussatlegras, P. Geistdoerfer. – Ecole Navale, Laboratoire d'Océanographie, 1999. – 64 p. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01074799>
178. Tett, P. B. The relation between dinoflagellates and bioluminescence of sea water / P. B. Tett // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 1971. – Vol. 51, iss. 1. – P. 183–206. <https://doi.org/10.1017/S002531540000655X>
179. Tett, P. B. Marine bioluminescence / P. B. Tett, M. G. Kelly // *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. – 1973. – Vol. 11. – P. 89–175.
180. Tokarev, Yu. N. The bioluminescence field as an indicator of the spatial structure and physiological state of the planktonic community at the Mediterranean sea basin / Yu. N. Tokarev, E. P. Bitjukov, R. Williams, V. I. Vasilenko, S. A. Piontkovski,

B. G. Sokolov // The eastern Mediterranean as a laboratory basin for the assessment of contrasting ecosystems / Eds: P. Malanotte-Rizzoli, V. N. Eremeev. Dordrecht, The Netherlands : Kluwer Academic Publishers, 1999. – P. 407–416.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-011-4796-5\\_26](https://doi.org/10.1007/978-94-011-4796-5_26)

181. Tokarev, Yu. N. Bioluminescence of the Black Sea ctenophores-aliens as an index of their physiological condition / Yu. N. Tokarev, O. V. Mashukova // Luminescence – An Outlook on the Phenomena and their Applications / Ed. J. Thirumalai. – Croacia : InTech, 2016. – Ch. 14. – P. 351–378.  
<https://doi.org/10.5772/65063>

182. Wang, Z. Spring abundance and distribution of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in the Seine estuary / Z. Wang, E. Thiébaud, J. C. Dauvin // Marine Biology. – 1995. – Vol. 124, iss. 2. – P. 313–324. <https://doi.org/10.1007/BF00347135>

183. Widder, E. A. HIDEX Generation II: a new and improved instrument for measuring marine bioluminescence / E. A. Widder, C. L. Frey, L. J. Borne // MTS/IEEE Oceans 2003 : Conference Proceedings. – 2003. – Vol. 4. – P. 2214–2222.  
<https://doi.org/OCEANS.2003.178245>

184. Williams, R. Intercalibration of the bathyphotometers SALPA (Ukraine) and HIDEX (USA) in the Marmara Sea / R. Williams, Yu. N. Tokarev, A. Mishonov, S. A. Piontkovski, E. P. Bituykov, A. V. Kovalev, O. A. Cherepanov, B. G. Sokolov, V. I. Vasilenko, M. A. Geiger, I. A. Bird, A. Yilmaz, H. Sur, M. Demirel // Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Seas : Similarities and differences of two interconnected basins : Scientific Report. – Greece, 1999. – P. 178.

## Приложение А

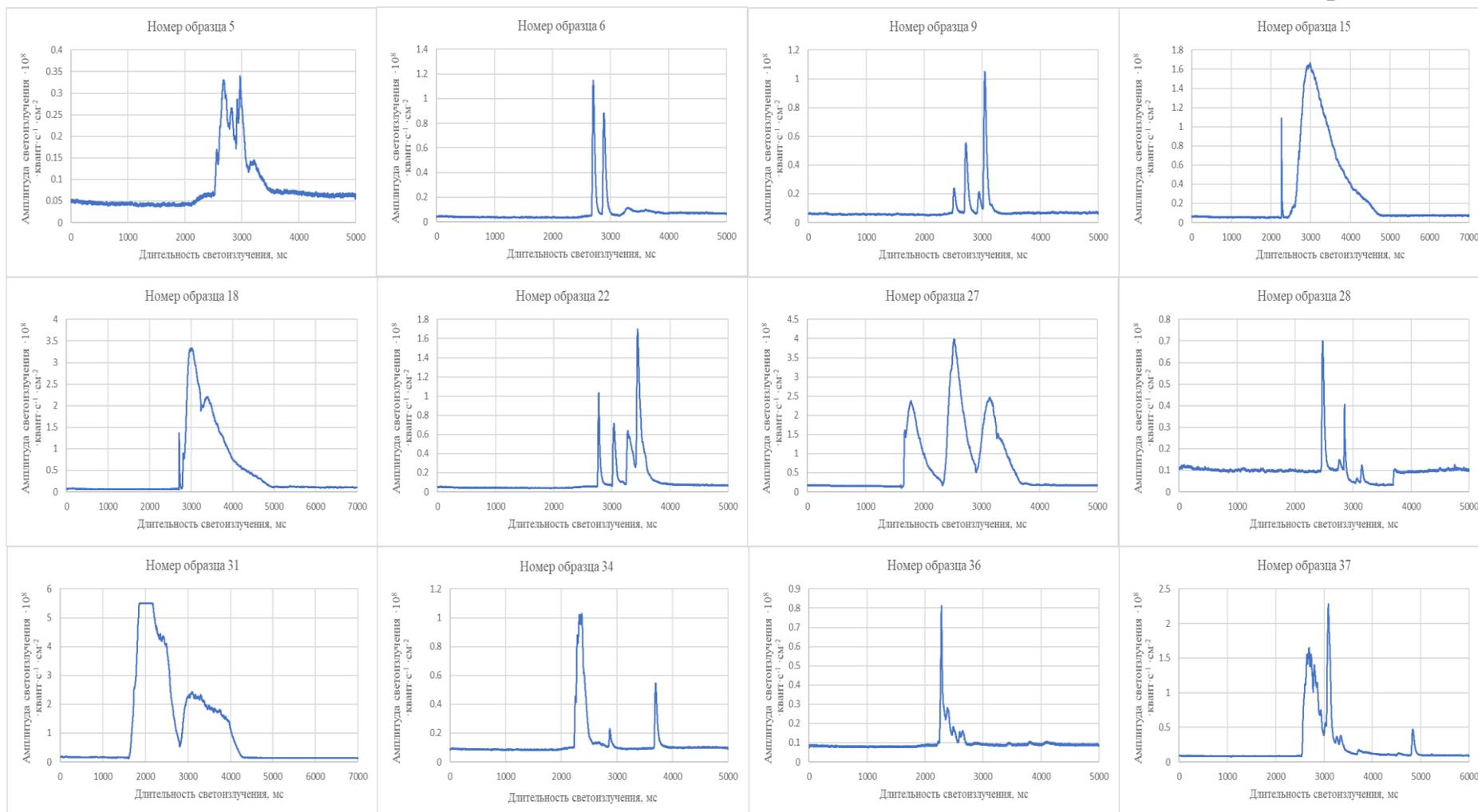


Рисунок 57 – Амплитуда биолуминесцентных пиков *P. pileus* при механической стимуляции.

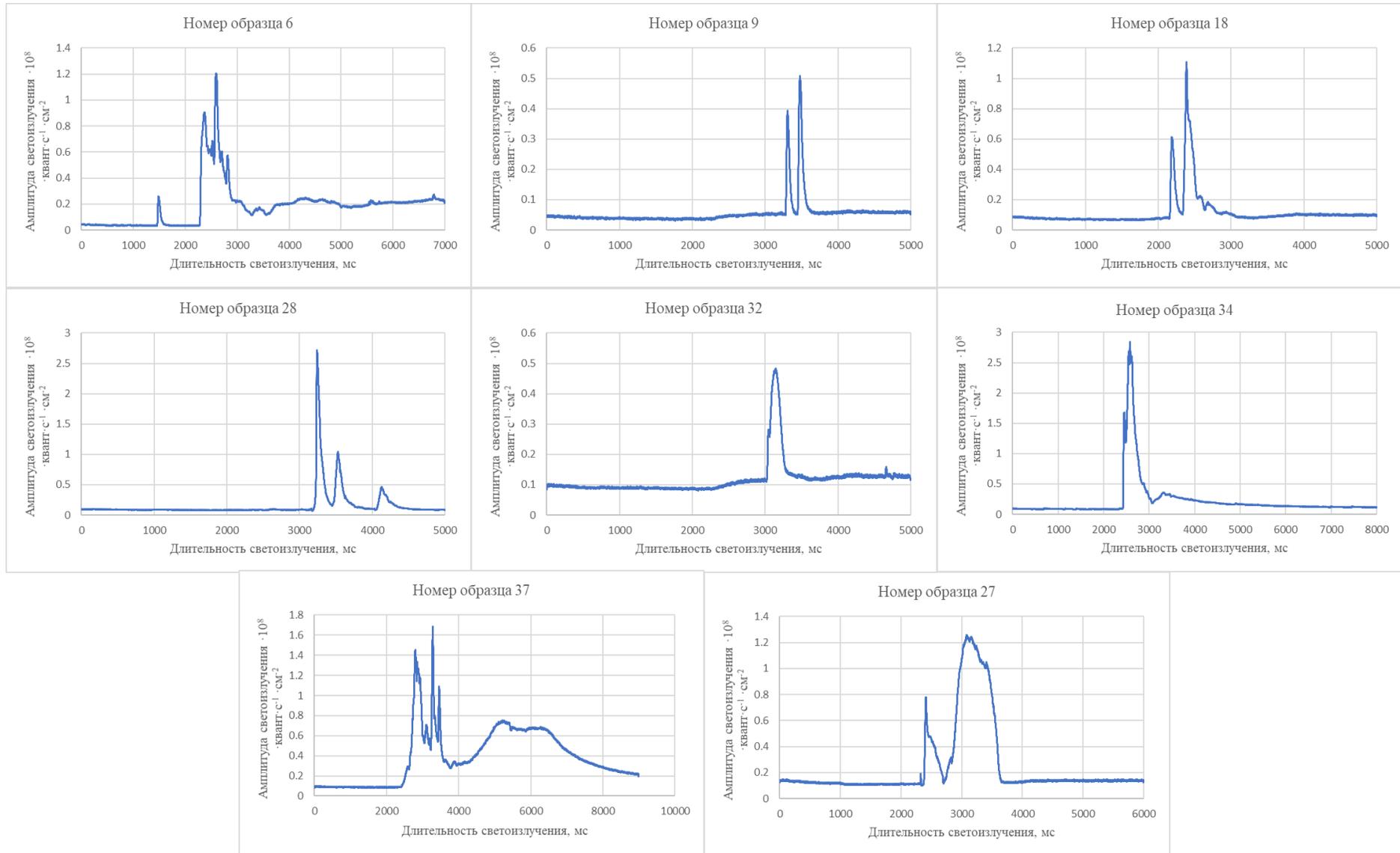


Рисунок 58 – Амплитуда билюминесцентных пиков *P. pileus* при химической стимуляции.