

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

Лямина Наталья Викторовна

УДК 591.148:574.52(262.5)

ДИНАМИКА ПАРАМЕТРОВ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В ЧЁРНОМ
МОРЕ И ИХ СОПРЯЖЁННОСТЬ С ФАКТОРАМИ СРЕДЫ

03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание учёной степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель
д.б.н., профессор Ю. Н. Токарев

Севастополь - 2014 г.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И СОКРАЩЕНИЙ, СИМВОЛОВ, ЕДИНИЦ И ТЕРМИНОВ.....	4
ВВЕДЕНИЕ.....	5
РАЗДЕЛ I. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ, РАЗВИТИЕ МЕТОДИЧЕСКОЙ БАЗЫ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНОГО МАТЕРИАЛА).....	14
РАЗДЕЛ II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	30
2.1. Методика сбора материала для анализа сезонной и суточной динамики параметров поля биолюминесценции и фоновых характеристик среды.....	30
2.2. Методика сбора биологических проб и оценка видового разнообразия планктонных биолюминесцентных Чёрного моря.....	37
2.3. Методы статистической обработки материалов.....	48
РАЗДЕЛ III. СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В ЧЁРНОМ МОРЕ.....	52
3.1. Анализ сезонных процессов в прибрежных водах г. Севастополя (Чёрное море).....	53
3.2. Структуризация внутригодовой изменчивости интенсивности поля биолюминесценции методами многомерного статистического анализа.....	69
РАЗДЕЛ IV. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В ЧЁРНОМ МОРЕ.....	73
4.1. Закономерности вариабельности интенсивности поля биолюминесценции прибрежных вод Чёрного моря.....	74

4.2. Выявление методом разложения в ряд Фурье биологических ритмов гидробионтных сообществ.....	82
4.3. Анализ факторов, влияющих на изменение интенсивности поля билюминесценции в тёмное время суток.....	89
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	104
ВЫВОДЫ.....	106
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	108

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ, СИМВОЛОВ, ЕДИНИЦ,
СОКРАЩЕНИЙ И ТЕРМИНОВ

ИнБЮМ	Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского
ПБ	Поле биолюминесценции – суммарный световой эффект, создаваемый в толще воды совокупностью морских биолюминесценто
БП (B(p))	Биолюминесцентный потенциал $(Bp) = \int_0^t B(t) dt$ - усредненный по времени измерения и отнесённый к единице просматриваемого объёма лучистый поток, излучаемый планктонными организмами, находящимися в темновой камере батифотометра;
НИС	Научно-исследовательское судно
«Пр. Водяницкий»	«Профессор Водяницкий»
«Ак. Ковалевский»	«Академик Ковалевский»
пВт·см ⁻² ·л ⁻¹	энергия высвечивания планктонных биолюминесценто в пиковаттах, падающая на 1 см ² фотокатода ФЭУ из просматриваемого объёма в 1 литр
м	метр
ст.	станция
б.	бухта
‰	промилле
%	процент
°С	градус Цельсия
ч	час
табл.	таблица
рис.	рисунок

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Биолюминесценция – проявление жизнедеятельности организма в виде электромагнитного излучения в видимой области спектра – является важнейшим экологическим и оптическим фактором морской среды [33, 129, 149, 168, 199]. Создаваемый совокупностью морских организмов в толще воды суммарный световой эффект называется полем биолюминесценции (ПБ) [129].

Исследование пространственного распределения интенсивности поля биолюминесценции, создаваемого планктонными биолюминесцентами, в Чёрном море проводили многие исследователи [11, 36, 102, 129, 202]. Известны работы, посвященные выяснению связи характеристик интенсивности поля биолюминесценции в Чёрном море с видовым разнообразием и распределением планктонных сообществ, с гидрофизическими характеристиками среды обитания, сезонными изменениями интенсивности поля биолюминесценции [9, 11, 62, 121, 144, 149]. Однако исследования региональных особенностей сезонной динамики вертикальной структуры поля биолюминесценции, структуризации процессов биолюминесценции, протекающих в поверхностном и придонном слоях в прибрежных водах Чёрного моря не проводилось.

Исследование суточной динамики жизненных ритмов биолюминесцентоидов имеет важное значение для выявления общих закономерностей в суточном ритме интенсивности поля биолюминесценции, а также причин, вызывающих эти изменения. Известно, что различные фракции планктона (бактерио-, фито-, мезозоо- и макрозоопланктон) играют разную роль в изменении интенсивности поля биолюминесценции в течение суток [5, 102]. Так, Э.П. Битюков [11] отметил флюктуации характеристик поля биолюминесценции на различных горизонтах на протяжении ночи как по интенсивности, так по числу составляющих его вспышек. Однако, какой-либо информации о закономерностях отмеченных изменений сделано не было.

Изменение интенсивности поля биолюминесценции, создаваемое в Черном море гидробионтными сообществами, обусловлено действием множества разнообразных факторов. Поэтому исследование процессов, влияющих на изменение интенсивности поля биолюминесценции, предполагает изучение не только общих закономерностей развития биолюминесцентных гидробионтов, но и выявление скрытых (латентных) факторов, оказывающих влияние на изменение интенсивности свечения гидробионтов, а также оценку значимости этих факторов.

В связи с вышеизложенным, представляется крайне важным продолжить изучение сезонной и суточной динамики параметров поля биолюминесценции в Черном море, исследовать региональные особенности сезонной динамики вертикальной структуры поля биолюминесценции, структурировать процессы биолюминесценции, выявить скрытые (латентные) факторы, оказывающие влияние на изменение интенсивности свечения гидробионтов, а так же оценить значимость этих факторов.

Связь работы с научными программами, планами, темами.
Диссертационная работа выполнена в отделе биофизической экологии ИнБЮМ в рамках научных исследований ИнБЮМ: «Разработка технологий культивирования и повышения адаптационной способности морских и пресноводных микроводорослей с целью сохранения существующего генетического фонда растений и рационального использования фиторесурсного потенциала Украины» (№ гос. регистрации 0102U004004, 2002 – 2006), «Разработка научных основ, методов и технологий сохранения и воспроизводства биоразнообразия морских экосистем» (№ гос. регистрации 0106U012579, 2007 – 2011), «Создание системы информационного обеспечения биоресурсных и экологических исследований в Азово-черноморском бассейне, других акваториях Мирового океана» (№ гос. регистрации 0107U005128, 2007 – 2009), «Разработка методов оценки воздействия ценоза обрастания пилотной установки на экологическую обстановку в районе размещения» (№ гос.

регистрации 0107U005583, 2007 – 2009), «Создание системы информационного обеспечения биоресурсных и экологических исследований в Азово-черноморском бассейне, других акваториях Мирового океана» (№ гос. регистрации 0110U006203, 2010 – 2012). «Адаптации экосистем приморских элементов экосети Украины при действии биотических и абиотических факторов» № гос. регистрации 0112U001629, 2012-2016); «Разработка критериев оценки чувствительности планктонных сообществ пелагиали к антропогенной нагрузке по характеристикам биофизических полей» (№ гос. регистрации 0113U003469; 2013-2017); «Комплексная оценка состояния биологических ресурсов и морской среды Черного моря с использованием современных радиохемоекологических, биологических и информационных технологий» (№ гос. регистрации 0113U00360; 2013-2015). В перечисленных темах автор участвовал в период обучения в аспирантуре (2005 – 2008), а в 2009 – 2014 гг. в качестве исполнителя разделов тем. Диссертант является секретарём темы № гос. регистрации 0113U00360.

Цель и задачи исследований. Целью диссертационной работы является исследование сезонной и суточной изменчивости поля биолюминесценции различных районов Чёрного моря в связи с вариабельностью факторов среды.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- модифицировать методику обработки и анализа полученных материалов;
- провести уточнение списка планктонных биолюминесцентных Чёрного моря;
- исследовать сезонную изменчивость биолюминесцентного потенциала пелагиали и характеристик водной толщи исследуемых регионов;
- определить суточную динамику интенсивности ПБ и характеристик среды прибрежных и глубоководных регионов;
- провести анализ корреляционных зависимостей между временной изменчивостью интенсивности ПБ и фоновыми факторами среды;

- выявить процессы, влияющие на изменчивость параметров биолюминесценции в поверхностном и придонном слоях прибрежных регионов в тёмное время суток.

Объектом исследований является поле биолюминесценции Чёрного моря.

Предметом исследований является пространственная и временная изменчивость параметров поля биолюминесценции и их связь с параметрами среды.

Материалом исследований, используемым в настоящей работе, являются полевые сборы данных по интенсивности поля биолюминесценции и фоновых характеристик среды в 2007 – 2014 годах в Севастопольской бухте и в двухмильной зоне от неё, а также материалы исследований поля биолюминесценции в 64-м – 76-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий», выполненных в 2010 – 2013 гг. Кроме того, в сравнительном аспекте привлечены некоторые данные, собранные сотрудниками отдела биофизической экологии ИнБЮМ НАНУ в акватории Чёрного моря в 1966 – 1999 гг.

Методы исследования. В основе методов исследования лежат инструментальные измерения *in situ* в реальном масштабе времени амплитудно – частотных параметров биолюминесценции, а также выяснение их сопряженности с фоновыми характеристиками среды.

Достоверность полученных результатов определяется тем, что в работе использованы приборы, прошедшие метрологическую аттестацию, отвечающую международным стандартам.

Научная новизна полученных результатов.

- Впервые с помощью нового приборного комплекса «Сальпа-М» исследована временная изменчивость ПБ различных регионов Чёрного моря;

- уточнена систематическая принадлежность фитопланктонных биолюминесцентных Чёрного моря;
- оценена кинетика суточной и сезонной изменчивости амплитудных характеристик ПБ;
- впервые исследованы общие закономерности сезонной вариабельности вертикальной структуры интенсивности биолюминесценции в прибрежных водах Чёрного моря и проведена их структуризация методами многомерной статистики;
- выявлена сезонная изменчивость интенсивности ПБ в поверхностных и глубинных слоях регионов;
- исследованы закономерности изменения интенсивности ПБ в тёмное время суток, а также проведен анализ факторов, влияющих на эти процессы в прибрежной акватории Крыма;
- выделены основные гармонические составляющие изменения ПБ и рассчитаны их характеристики;
- методами многомерного статистического анализа выявлено влияние на периодичность нарастания и убывания интенсивности ПБ в тёмное время суток биотических и абиотических факторов среды.

Практическое значение полученных результатов. Результаты исследования могут быть использованы в:

- экспрессных методах экологического мониторинга функционального состояния пелагического сообщества;
- моделях прогнозирования изменения экосистемы побережья Севастополя.
- для повышения эффективности рыболовного промысла в черноморском регионе.

Личный вклад автора. В диссертации использованы материалы, полученные при активном участии автора в сборе данных на территории

Севастопольской бухты и в прибрежной акватории Севастополя. В процессе выполнения исследовательской работы автором проведен анализ и систематизированы литературные данные по параметрам поля биолюминесценции, сопутствующим абиотическим и биотическим факторам среды; составлена база данных по параметрам поля биолюминесценции и фоновым характеристикам в исследуемом регионе.

Исследования общих закономерностей сезонной variability вертикальной структуры интенсивности поля биолюминесценции в прибрежных водах Чёрного моря, структуризация методами многомерной статистики сезонных изменений интенсивности поля, исследование закономерностей суточной динамики интенсивности поля биолюминесценции, проведение анализа факторов, влияющих на эти процессы, выделение основных гармонических составляющих изменения поля биолюминесценции проводились автором при консультациях с его научным руководителем.

Все результаты исследований обработаны методами математической статистики автором самостоятельно. Основная часть выводов, представленных в диссертации, получены автором самостоятельно.

Апробация результатов диссертации. Основные результаты работы докладывались на следующих научных конференциях, проводившихся в Украине и в странах ближнего и дальнего зарубежья: Научно–техническая конференция «Актуальные вопросы теоретической и прикладной физики и биофизики. Физика. Биофизика», (Севастополь, Украина, 2007, 2008); Международная конференция молодых ученых «Современные проблемы рационального природопользования в прибрежных морских акваториях Украины», (Севастополь, п. Качивели, Украина, 2007); Научная конференция «Ломоносовские чтения – 2007» и Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2007», (Севастополь, Украина, 2007); III International Young scientist conference «Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution», dedicated to 100 anniversary from birth of famous Ukrainian

lichenologist Maria Makarevych, (Одесса, Украина, 2007); 42nd European Marine Biology Symposium, (Киль, Германия, 2007); Международная научно-практическая конференция молодых ученых по проблемам водных экосистем «Pontus Euxinus», (Севастополь, Украина, 2007, 2011); Eighth International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, «MEDCOAST – 07», (Александрия, Египет, 2007); 2nd biannual and Black sea scene es project joint conference climate change in the Black sea – hypothesis, observations, trends scenarios and mitigation strategy for the ecosystem «BS – HOT 2008», (София, Болгария, 2008); Marine Biodiversity Research at the World Marine Biodiversity Conference, (Валенсия, Испания, 2008); Международная научная конференция «Современные проблемы морской инженерной экологии (изыскания, ОВОС, социально-экономические аспекты)», (Ростов-на-Дону, Россия, 2008); Международный научно - технический семинар «Системы контроля окружающей среды - 2008», (Севастополь, Украина, 2008); Всеукраинская научно-практическая конференция «Устойчивое развитие Азово-Черноморского региона», посвященная 10-летию кафедры «Экология моря» Керченского государственного морского технологического университета, (Керчь, Украина, 2009); Материалы международной научной конференции «Экологические проблемы Чёрного моря», (Одесса, Украина, 2010); Вторая всеукраинская конференция студентов и молодых ученых «Актуальні проблеми та перспективи розвитку природничих наук» (Запорожье, Украина, 2011 г); VI международная научная конференция. «Zoocenosis – 2011. Биоразнообразие и роль животных в экосистемах» (Днепропетровск, Украина, 2011); 3rd Biannual BS Scientific Conference and UP-GRADE BS-SCENE Project Joint Conference, (Одесса, Украина, 2011); X международная научная конференция студентов и молодых ученых «Шевченківська весна 2012: Біологічні науки», (Киев, Украина, 2012); III международная научно-практическая конференция «Сучасні проблеми біології, екології та хімії», (Запорожье, Украина, 2012); III международная научная конференция «Современные проблемы гидроэкологии.

Перспективы, пути и методы исследований». (Херсон, Украина, 2012); Вторая международная научно-практическая конференция «Биоразнообразие и устойчивое развитие». (Симферополь, Украина, 2012); VII международная научная конференция «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона», (Керчь, Украина, 2012).

Публикации. Результаты работы базируются на опубликованных данных. Всего по теме диссертации опубликовано 36 работ, отражающих её основное содержание. Из них 15 статей и 12 публикаций в сборниках материалов конференций, 9 тезисов конференции. 1 статья без соавторов и 9 статей с соавторами опубликованы в журналах, рекомендованных ДАК МОН Украины; 3 статьи опубликованы в журналах, включённых в международную наукометрическую базу «SCOPUS».

В работах, опубликованных в соавторстве, вклад соискателя состоит в получении экспериментальных данных (вместе с соавторами) и их математической обработке, анализе материала, написании текста статей. Права соавторов публикаций не нарушены.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из вступления, четырех разделов, заключения, выводов и списка использованных источников; содержит 133 страницы машинописного текста, 13 таблиц и 24 рисунка.

Благодарности. Настоящая работа выполнена в отделе биофизической экологии Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной Академии Наук Украины.

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю доктору биологических наук, профессору Юрию Николаевичу Токареву за внимание к работе на всех её этапах и оказанную помощь в её реализации, ценные научные советы и замечания, консультации при разработке новых гипотез и требовательность к их апробации, проявленное им терпение и понимание трудностей, с которыми столкнулся автор при подготовке диссертации. Именно он привил мне интерес к научному поиску, и уделял

постоянное, по отечески доброжелательное внимание к результатам моих исследований.

Для автора всегда будут примером пунктуальность в работе с материалами исследований, которые характерны для сотрудников отдела биофизической экологии ИнБЮМ НАНУ, в первую очередь н.с. В. Ф. Жука, ведущих инженеров В. И. Василенко и Ю.Б. Белогуровой, оказавших огромную помощь автору в сборе первичных материалов. Особая признательность н.с., к.б.н. Е. Б. Мельниковой за постоянную поддержку и помощь в работе в процессе её выполнения, а также сотрудникам научной библиотеки ИнБЮМ за информационную помощь.

РАЗДЕЛ I

ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ, РАЗВИТИЕ МЕТОДИЧЕСКОЙ БАЗЫ
БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ (ОБЗОР)

*Пробуждая пред мчащимся челном
Стаи молний, пронзающих волны,
Разжигая пожар в океане,
Ты волнуешь лиловым нас глянцем,
Буйным гребней светящихся танцем,
Опьяняя, как бренди в стакане!
Подарив россыпь красок нам сочных,
В темноте восхитительной ночи
И даря наслажденье нирваны....*

Сэр Вальтер Скотт
(перевод Ю. Н. Токарева)

Первым научным сообщением о биолюминесценции моря в современную эпоху можно считать сообщение биолога К. Бенкса [143], который в 1768 г. совершил путешествие на борту корабля Д. Кука «Индевер». Однажды ночью на переходе между островом Мадейрой и Бразилией он увидел сильное свечение моря. Удивившись, он отобрал пробу воды, посмотрел на нее в темном помещении и был поражен: светились две группы животных – медузы и ракообразные. Дневник К. Бенкса, в котором он описал это явление, был опубликован, животные переданы в музей, где позднее были каталогизированы. Именно это событие можно считать отправной точкой биологических исследований биолюминесценции моря [6].

Следующим научным событием можно считать открытие в 1828 г. Г.В. Томпсона [187], который описал светящиеся в темноте, как бриллианты, организмы. Решив, что открыл новый род светящихся организмов, он назвал их *Noctiluca banksii*. Это, разумеется, была не хорошо известная нам одноклеточная ноктилюка в современном понимании, а животное, похожее на маленькую креветку, рисунок, опубликованный им в «Зоологических исследованиях», показывает, что это была эвфаузида. Поэтому первые

представления о том, что светится в море, были связаны с медузами и рачками отряда Shizopoda (расщепленноногие), как в то время считали [6].

Важнейший вклад в понимание сути билюминесценции как явления внес Ч. Дарвин [46] во время кругосветного путешествия на корабле «Бигль» в 1831 – 1836 гг.: «...Перед носом корабля вздымались две волны как бы из жидкого фосфора, а за ним тянулся млечный след. Кругом, насколько было видно, светился гребень каждой волны, а на горизонте воздух, отражая блеск этих синеватых огней, не был так темен, как отдаленный небесный свод... Чем далее мы продвигались к югу, тем реже нам встречалась эта фосфоричность... Это обстоятельство находится, вероятно, в тесной связи с малым количеством организмов в этой части океана». Таким образом, Ч. Дарвин первый сопоставил интенсивность свечения моря с обилием биоты в различных географических широтах и водных массах [6].

Кроме того, Ч. Дарвин первым отметил, что в тропиках вода светится интенсивнее, чем в холодных регионах. Именно он отметил, что свечение моря бывает двух типов: непрерывное и в виде отдельных вспышек. Но самое поразительное, что Ч. Дарвин выяснил, что главной причиной свечения моря являлись не только мелкие животные, а какая-то невидимая субстанция, которую, как мы теперь знаем, составляет бактерио- и фитопланктон: «разорванные и неправильные частицы студенистого вещества составляют... обыкновенную причину явления и в южном и северном полушарии. Частицы эти столь мелки, что легко проходили сквозь тонкий газ, но многие можно было ясно различить невооруженным глазом. Вода, налитая в бокалы и взболтанная, издавала искры... Замечу также, что, дав сети немного просохнуть после ночного ее употребления и взявшись за нее снова через двенадцать часов, я нашел, что вся ее поверхность светилась также ярко, как будто она была только что вынута из воды» [6, 46].

Новый этап интенсивного изучения морской билюминесценции начался после знаменитых исследований Г.О. Сарса, выполненных им в период

экспедиции на «Челленджере» [187]. По результатам этих исследований впервые было установлено, что почти каждый вид эвфаузиид (шизопод) имеет около 10 фотофоров, служащих в качестве люминесцентных органов этих рачков. В 1896 г. К. Чун выполнил анатомические срезы фотофоров и описал строение органов свечения у эвфаузиид [156].

Таким образом, до начала XX века представления о морской билюминесценции ограничивались описаниями отдельных случаев свечения и его носителей. Однако уже тогда учёных поражал масштаб этого таинственного явления. При этом важно отметить, что тысячи лет человечество знало только о поверхностном свечении моря, не подозревая о реальных масштабах этого феномена [6].

Настоящий переворот в понимании роли свечения моря для жизнедеятельности его обитателей произошел после погружения в океанские глубины на батискафе У. Биба, показавшего, что жизнь на огромных глубинах действительно существует и что организмы на этих глубинах общаются с использованием билюминесцентных сигналов [142]. По подсчетам У. Биба, во время погружения в 1938 г. у Бермудских о-вов на глубине 700 – 5500 м светятся 39 % семейств рыб: 81 % родов, 66 % видов и 97 % особей [43].

Первый список из 300 светящихся наземных, пресноводных и морских организмов был составлен Н. Гарвеем [168]. Отдельные сводки по морским билюминесцентам были составлены Н. И. Тарасовым [124] и группой сотрудников во главе с И. И. Гительзоном [1-2], которые обобщили обширные материалы советских экспедиций того времени, проанализировав записи в сотнях судовых журналов о визуально наблюдавшейся интенсивности билюминесценции в различных районах Мирового океана [6].

Первая инструментальная регистрация билюминесценции в толще пелагиали произошла достаточно случайно: Б. Боден и Е. Кампа [146, 172] погружали аппаратуру с использованием фотоумножителей для определения границы исчезновения солнечного света и, к своему удивлению, с глубины

250 м и глубже стали фиксировать яркие вспышки света, которые могли давать только морские организмы. Так гидробиология обрела аппаратуру для изучения биолюминесценции [6].

Уже первые исследования биолюминесценции в океане показали, что изменения интенсивности биолюминесценции с глубиной носит сложный характер. Так, Д. Кларк с соавторами, проводя первые зондирования глубоководным батифотометром, установили, что пики биолюминесценции располагались на глубинах 7 – 150 м, после чего происходило убывание интенсивности свечения до глубин 800 – 1000 м., где наблюдался второй максимум биолюминесценции [6, 157, 158].

Через несколько лет в неритической зоне у Севастополя начались регулярные исследования суточных и сезонных колебаний биолюминесценции на основе еженедельных измерений [11], а в начале 70-х кабинет биолюминесценции ИнБЮМ первым в мире начал регулярное изучение оптического спектра поля биолюминесценции в различных регионах бассейна Атлантического океана [3, 6, 14, 129] (рис.1.1).

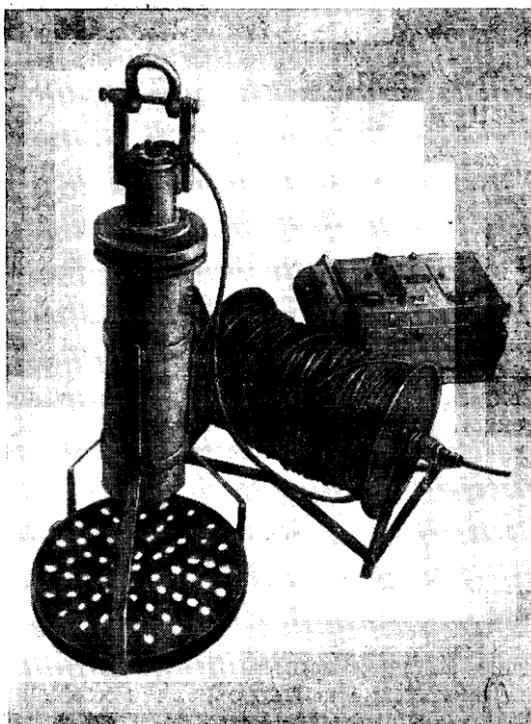


Рис.1.1. Один из первых батифотометров, разработанных в ИнБЮМ [11]

В отделе оптики МГИ АН УССР комплекс аппаратуры для исследования характеристик биолюминесцентного светового поля начал создаваться в 1970 г.

[63]. Основные требования к аппаратуре:

1. Возможность исследования характеристик биолюминесценции на дрейфовых станциях до глубины 2000 м как на отдельных горизонтах, так и методом зондирования.
2. Регистрация характеристик биолюминесценции и некоторых связанных с ней параметров в подповерхностном водном слое на ходу судна по всему маршруту движения (в темное время суток).
3. Возможность получения значительного объема информации с минимальными затратами времени заборных работ. Высокая надежность датчиков.
4. Наличие визуального контроля за изменениями исследуемых характеристик.
5. Представление информации в виде удобном, для ввода в ЭВМ и последующего хранения, и возможность обработки информации в реальном масштабе времени.

Наступил период интенсивных исследований биолюминесценции в разных странах и список морских светящихся организмов (биолюминесцентных) увеличился до 800 видов [3, 6, 16, 53, 57, 82, 111, 129, 207].

Было установлено, что биолюминесценция распространена в Мировом океане повсеместно, может носить спонтанный характер, но, в основном, проявляется в ответ на раздражение (возбуждение), что интенсивность свечения тем выше, чем больше концентрация живых организмов и т.д. [6, 12, 15, 43, 63, 69, 105, 111, 131, 140, 152, 160].

Таким образом, только около 50 лет назад начала вырисовываться целостная картина морской биолюминесценции, и были составлены предварительные списки светящихся организмов. Переход к инструментальным методам исследований дал больше знаний об этом явлении, чем за всю

предыдущую историю человечества. Появились новая методология исследования биолюминесценции, в том числе до максимальных в океане глубин [6].

В последние годы изучение биолюминесценции приобрело характер прогностического инструмента, который используется в коммерческих и экологических целях: биолюминесценция стала индикатором структуры и функционального состояния экосистемы, скоплений промысловых видов рыб, инструментом навигации, токсикологическим показателем и т.д. [4, 6, 8, 12, 16, 33, 76, 102, 125, 129, 136, 149, 204]. Ныне простое аэрокосмическое сканирование может в считанные часы дать столько же информации, сколько ранее требовалось многим научным экспедициям. Кроме того, появилась возможность проводить оперативные глобальные аэрокосмические съемки свечения, чего невозможно достичь иными способами [129, 136].

Однако, поскольку биолюминесценция – это полифункциональный синтез ряда информационных характеристик, расшифровка любого космического снимка требует знания многих факторов – биологических, гидрологических, гидрохимических и др. в регионе наблюдений. Поэтому в ряде стран продолжают интенсивные разработки батифотометров и гидробиофизических комплексов различного назначения [1, 7, 9, 14, 63, 69, 129, 139, 160, 201].

Важно отметить, что первые исследования биолюминесценции с помощью погружных батифотометров проводились приблизительно по единой методике: выполнялось одно зондирование до глубин 500 – 600 м и затем прибор вывешивался на горизонтах экстремального свечения [3, 4, 15, 59, 110]. В нескольких экспедициях пространственную неоднородность поля биолюминесценции (ПБ) изучали с помощью буксируемой фотометрической аппаратуры, закреплённой в шахте судна или буксируемой на тросе в кильватерной струе корабля [9, 63, 128, 140, 189, 192]. Таким образом, реализовался статистико-географический подход, обеспечивающий

определение синоптического и мезомасштабного распределения характеристик ПБ Мирового океана [2, 3, 7, 15, 105, 129]. Именно по такой методике были исследованы ПБ в Дэвисовом проливе, Гольфстриме, Саргассовом и Средиземном морях (1968), Тропической Атлантике (1970), ряде районов Тихого океана и т.д. [2, 3, 9, 11, 14].

Однако по мере реализации статистико-географического подхода выяснилось, что такая технология имеет много недостатков, которые в некоторых случаях полностью перечеркивали затраченные на сбор информации средства и усилия [2, 129]. Действительно, поле биолюминесценции (ПБ) как всякое физическое поле характеризуется интенсивностью, энергией и частотным спектром. Поскольку это поле формируется гидробионтами, оно характеризуется также биологическими признаками, а именно - числом составляющих его вспышек отдельных организмов, а также гетерогенной структурой (неоднородностью) их распределения во времени и пространстве. [129, 190, 191, 199, 200]. Между тем, именно исследование структурно-динамического аспекта функционирования пелагических сообществ оказалось невозможным с помощью технологии одноразовых зондирований [129]. Абсолютно не приемлемой подобная методология оказалась, в частности, для изучения тонкой вертикальной структуры и пространственных мелкомасштабных неоднородностей распределения светящихся популяций [119, 129]. Поэтому уже во второй половине 70-х годов стало очевидным, что необходима более совершенная аппаратура и другая методология исследования распределения и состава биолюминесцентных.

Попытку решения этой проблемы предприняли Л. Бреслау и Х. Эджвиртон [147], предложившие оригинальную схему батифотометра, который при получении импульса делал вспышку и снимал объект. Эта разработка дала толчок для развития нового направления – биофизических комплексов, совмещенных с компьютерами [2, 160, 201]. Очень важным стало не только зафиксировать сигнал, но и определить генерирующие его организмы. Поэтому

в институте физики СО АН СССР был разработан первый гидробиофизический комплекс «Ромашка» для сбора данных по свечению, с одновременным отбором проб кассетой батометров и определением ряда гидрологических и гидрохимических характеристик среды (рис. 1.2.) [2].

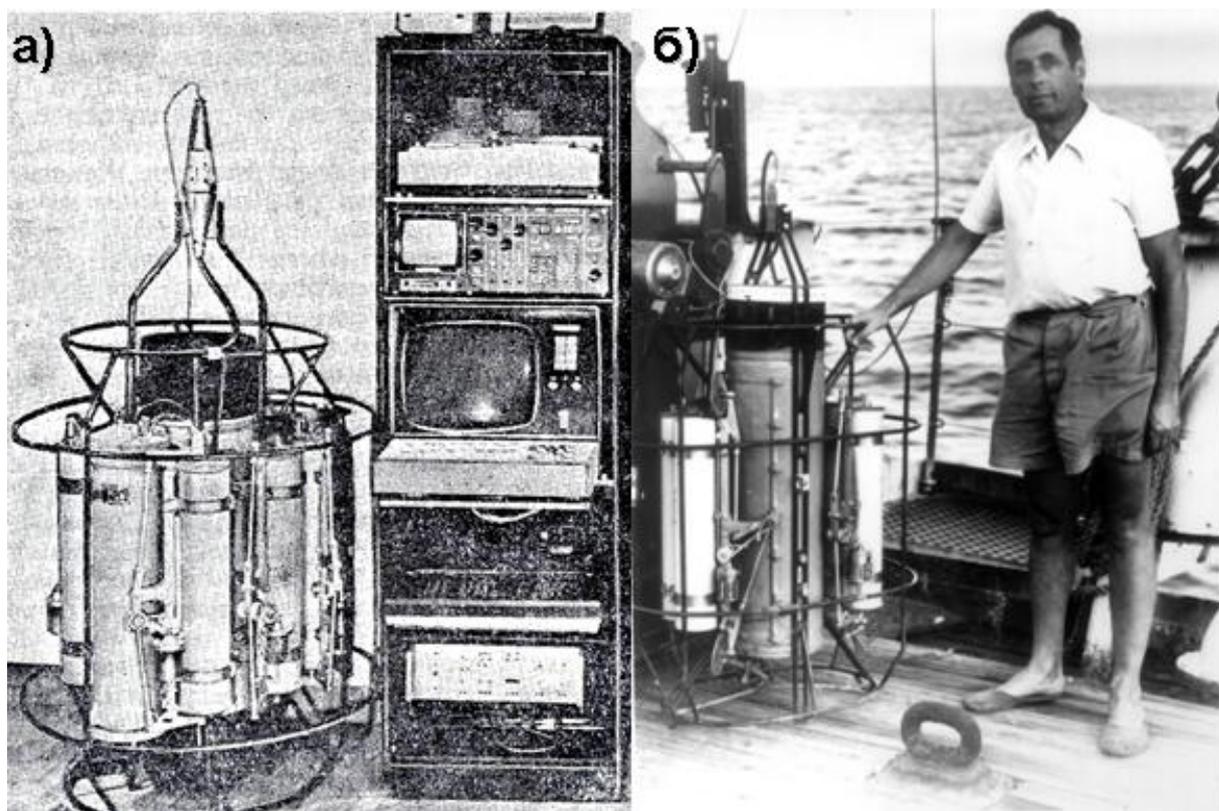


Рис. 1.2. а) – Гидробиофизический комплекс «Ромашка» (Институт физики СО РАН) [2]; б) – Пионер исследований билюминесценции в СССР, академик РАН И.И. Гительзон с биогидрофизическим комплексом «Ромашка» (Институт физики СО РАН) (фото Ю. Н. Токарева)

В лаборатории билюминесценции и биоакустики ИнБЮМ АН Украины (ныне отдел биофизической экологии) на протяжении последних 50 лет создан целый парк оригинального оборудования, который начинался с простого, но надежного батифото метра с возбуждающей решеткой (рис. 1.3.)

и завершился созданием сложных гидробиофизических комплексов «СВЕЧА» и «САЛЬПА» [129].

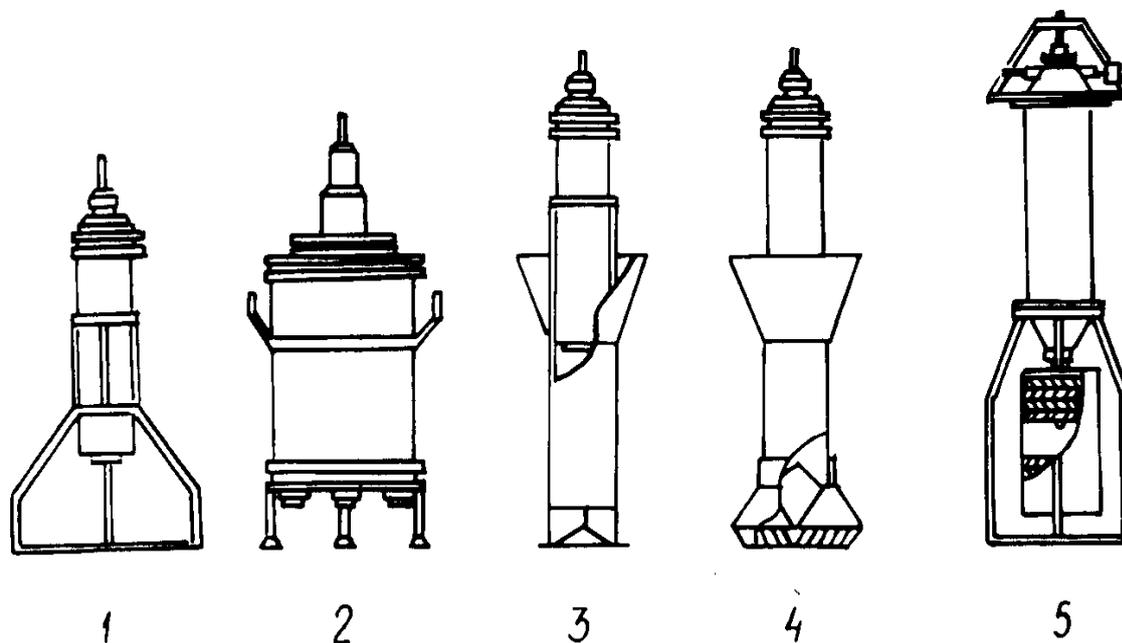


Рис. 1.3. Эволюция погружных устройств приборного парка в ИнБЮМ НАНУ для исследования поля билюминесценции: 1 - батифотометр со световым замком в виде 2-х параллельных пластин; 2 - спектробатифотометр; 3 - батифотометр с дисковым тубусом; 4 - батифотометр с щелевым тубусом; 5 - гидробиофизический комплекс “САЛЬПА” [129]

В приборах современного поколения использована новая конструкция темновой камеры для датчика билюминесценции с роторной системой светозащиты, уменьшающей астрономическую составляющую оптического поля океана в 10^6 раз (рис. 1.4), что позволило измерять поле билюминесценции в дневное время [129]. В новой методологии основное внимание уделялось повышению достоверности получаемых данных, которое достигалось выполнением многократных комплексных, синхронных, фотометрических и гидрологических зондирований слоя 0 – 100 м. В результате по материалам исследований были сформированы два

различающиеся по методологии измерений массива данных, объединенных затем в единую базу данных по биолюминесценции Мирового океана [198]

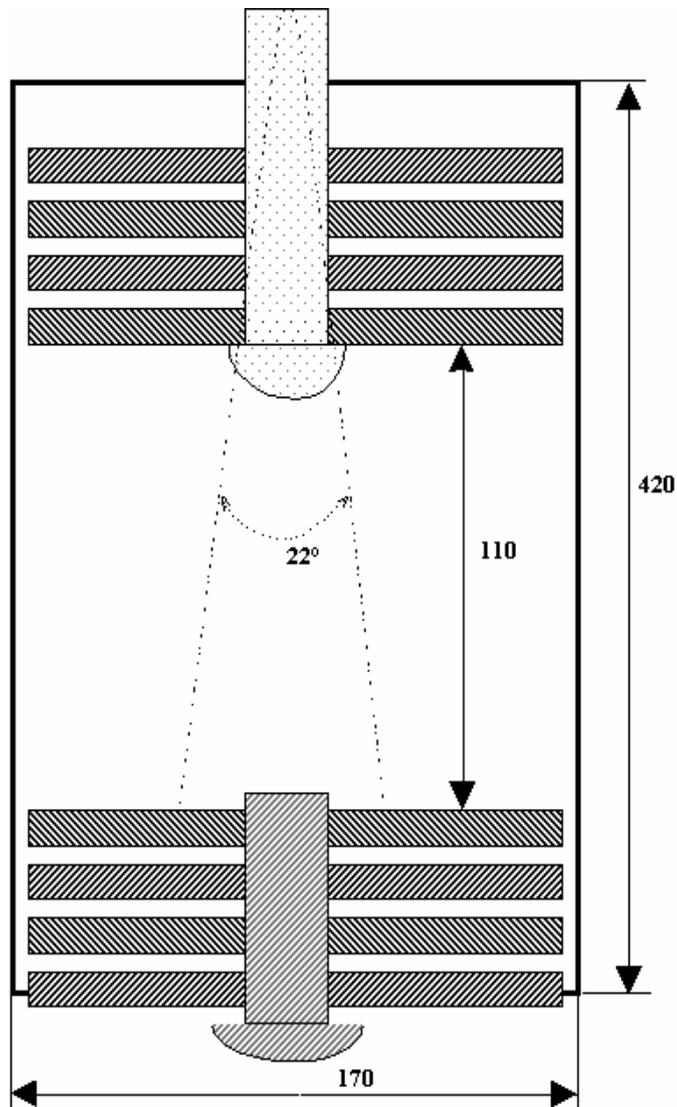


Рис.1.4. Конфигурация и основные размеры темновой камеры гидробиофизических комплексов «Свеча» и «Сальпа» [129]

В настоящее время в ИнБЮМ НАН Украины используется следующая технология комплексных исследований биолюминесценции [7, 12, 105, 129, 202]:

- метод многократных зондирований батифотометром в дрейфе в фотическом слое (0 – 100 м);

- оценка крупномасштабной изменчивости приповерхностной биолюминесценции с помощью буксируемого фотометра;
- параллельные измерения гидрологических характеристик среды на горизонте погружения прибора, отбор сетных, насосных и батометрических проб по стандартным горизонтам и в слоях экстремальных величин биолюминесценции [62, 121];
- обловы гидробионтов (мезо- и макропланктона, мелкого нектона) в слоях максимальной интенсивности биолюминесценции с помощью тралов Айзекса-Кидда [129], Мельникова [60, 81-82, 129, 104, 178]; кассетного планктонометра «Мельникова-Темных» [80, 98, 99]; каталогизация биолюминесцентных и лабораторные исследования характеристик их высвечивания [17, 20, 38, 52, 54, 61, 74-79, 125, 126, 177].

В таблице 1.1 приведен приборный парк батифотометров, созданных нашими западными коллегами [138]. Все эти приборы используют разные способы генерирования, измерения и записи, среди них возможна стандартизация (интеркалибровка), однако, некоторых из них уже больше не существует. Сотрудниками отдела биофизической экологии при совместном научном рейсе с нашими западными коллегами была проведена интеркалибровка двух приборов биофизического комплекса «Сальпа» и «HIDEX», были получены калибровочные коэффициенты, и стал возможен анализ совместных данных.

Использование различных методов для исследования биолюминесценции дали ценные результаты. При этом, однако, возникло много вопросов, на которые современный уровень знаний об этом феномене не позволяет дать однозначных ответов.

Таблица 1.1

Этапы развития батифотометров [138].

Разра- ботчик	Назва- ние	Способ примене- ния	Стиму- ляция	Ско- рость прото- ка (л/с)	Вход ной диа- метр (см)	Время изме- рения (мс)	Объем камеры обна- руже- ния (л)
-1-	-2-	-3-	-4-	-5-	-6-	-7-	-8-
Clark and Kelly (1965)	–	Зондиро- вание (до 2000 м)	Механи- ческая	0,37	2,5	500	–
Soli (1966)	–	Зондиро- вание на мелководье	Механи- ческая	Изменя емая	2,54	–	0,1
Seliger (1969)	–	Буксировка за лодкой	Механи- ческая	0,2	1,3	225	–
Hall and Staples (1978)	–	Зондиро- вание (до 200 м)	Механи- ческая	–	–	25	0,025
Aiken and Kelley (1984)	GlowT racka	Буксировка на судне зондирован ие (до 1000 м)	Механи- ческая	1-5 дм ³ /с до 5 м ³ /с	2,8	25	0,02
Green- blatt (1984)	–	Зондиро- вание, буксировка на судне	Механи- ческая	1,1	1,6	20	0,03
Nealson (1985)	JHU/A PL-VP	Зондиро- вание (до 300 м) Буксировка на параване бортовой самописец	Механи- ческая	1	2,5	200	0,1

Продолжение таблицы 1.1

-1-	-2-	-3-	-4-	-5-	-6-	-7-	-8-
Swift (1985)	–	Зондирование	Механическая	0,25	1,4	1000	–
Buskey (1992)	HIDEX-type BP	Зондирование	Механическая	6,3	–	750	4,7
Widder (1993)	HIDEX	Зондирование	Механическая	16-44	12	260-5200	11,3
Neilson (1995)	MOORD EX	Установка на глубине	Механическая	1-12	12,7	–	5
Fucile (1996)	SSBP	Зондирование со скоростью 2 м/с	Механическая	15,7	10	140	2
Geistdoerfer and Vincendeau (1999)	–	Зондирование (до 600 м)	Механическая	0,5	1,7	450	0,19
McDuffey and Bird (2002)	Biolite	Буксировка на судне	Механическая	1	1,3	49	0,049
Bivens (2002)	OTiS	Зондирование	Механическая	1	1,5	25	0,025
Herren (2005)	MBBP-G2	Многофункциональный	Механическая	0,5	3,2	10,000	0,5

В отделе биофизической экологии ИнБЮМ НАН Украины продолжаются непрерывные лабораторные и полевые исследования билюминесценции.

В 2005 году И. М. Серикова в диссертационной работе «Тонкая структура поля билюминесценции как показатель агрегированности планктонных организмов и ее связь с динамическим режимом водных масс» исследовала связи между параметрами поля билюминесценции и концентрацией отдельных групп планктонного сообщества; оценила горизонтальные и

вертикальные размеры мелкомасштабных неоднородностей поля биолюминесценции и сопоставила их с таковыми гидрофизических полей; определила диапазоны изменчивости параметров тонкой структуры поля биолюминесценции в районах с различной гидродинамической активностью и исследовала процессы структурообразования планктона; выявила механизмы образования тонких слоев скоплений планктона.

Ю. Н. Токарев с соавторами [92] показал, что токсические соединения оказывают существенное влияние на параметры биолюминесценции планктонных организмов, приводя к изменению энергетических и временных характеристик их светоизлучения; параметры биолюминесценции планктонтов могут служить чувствительным экспресс-индикатором степени их резистентности к воздействию поллютантов и экспрессивным показателем регионального загрязнения морской среды.

В работе [159] представлены материалы исследования долгопериодной изменчивости характеристик поля биолюминесценции и фоновых характеристик среды в Черном море. Показано, что основные биологические процессы в Черном море, определяющие структурированность поля биолюминесценции и его амплитудные характеристики, зависят от долгопериодных изменений климата в черноморском регионе.

В работе [5] исследована сезонная динамика биомассы светящихся динофлагеллят, а также изменчивость вертикальной структуры поля биолюминесценции в течение годового цикла.

О. В. Машукова в 2011 году в диссертационной работе “Биолюминесценция черноморских гребневиков-вселенцев как тест их физиологического состояния” изучила сезонную вариабельность характеристик биолюминесценции гребневиков и их изменчивость в онтогенезе; параметры биолюминесценции черноморских гребневиков *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и *Beroe ovata* Mayer, 1912; влияние абиотических факторов среды на биолюминесценцию гребневиков при различных условиях питания; влияние

тяжёлых металлов на биолюминесценцию гребневиков. В настоящее время проводятся работы по исследованию свечения некоторых черноморских культур грибов при разных методах их стимуляции.

Однако, до сих пор не получили научного толкования многие удивительные факты, которые зафиксированы в судовых журналах мореплавателей. «Нам неизвестно описание этих явлений учеными, но нет оснований не доверять десяткам записей, сделанных за несколько десятков лет штурманами ряда стран» - писал Н. И. Тарасов [124]. Одно из таких явлений – фигурное свечение: многокилометровые гигантские колеса, вращающиеся с большой скоростью, четкие светящиеся полосы, перечеркивающие океан от горизонта до горизонта, огромные флюоресцирующие пятна, поднимающиеся из глубин или «молочные моря» [170]. Появление таких странных биолюминесцентных явлений в океане, по всей вероятности, прежде всего, можно объяснить недостаточной изученностью биоразнообразия светящихся организмов.

Использование батифотометров для исследования вертикального распределения светящихся организмов не может быть признано определяющим, в первую очередь, из-за проблем с размерами их темновых камер. Действительно, с помощью батифотометров регистрируется биолюминесценция фитопланктона, мелкого мезозoopланктона и бактерий. Все прочие организмы избегают попадания в роторную систему светозащиты. Именно поэтому макропланктон и nekton остаются недостаточно изученными объектами в плане биолюминесценции. Между тем, с учетом стайности поведения эвфаузиид или рыб это становится особенно актуальным. [6, 129].

Таким образом, несмотря на впечатляющие достижения науки в изучении феномена биолюминесценции океана и определения её причинно-следственных связей с рядом биологических, гидрохимических и гидрофизических

характеристик среды, нерешённых проблем и необъяснённых явлений в этом направлении все еще остаётся достаточно.

РАЗДЕЛ II

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Методика сбора материала для анализа сезонной и суточной динамики параметров поля биолюминесценции и фоновых характеристик среды

Для выполнения настоящей работы была применена оригинальная методология, разработанная и сертифицированная во второй половине 2007 г. в отделе биофизической экологии ИнБЮМ НАНУ. Основные черты новой методологии органично сочетают в себе многолетнюю апробацию наработок отдела в этой области [9, 13, 27, 29, 32, 33, 36, 55, 76, 94, 105, 128, 129, 149, 190, 197], а также опыт научной кооперации с коллегами из МГИ НАНУ и Института биофизики Красноярского Отделения РАН [2, 192]. Прежде всего, это касается измерений биофизических (биолюминесценция) и гидрологических (температура, гидростатическое давление, элетропроводность) характеристик водных масс.

В основе метода лежат инструментальные измерения *in situ* в реальном масштабе времени амплитудно-частотных параметров гидрофизических и биолюминесцентного полей, выяснение их пространственной сопряженности и корреляционных соотношений с биологическими и гидрофизическими характеристиками водных масс [2, 105, 198].

Биолюминесценция – важный элемент функционирования пелагического сообщества [183], который может быть использован для экспресс-оценки его структурированности и функционального состояния [9, 55, 105, 111, 128, 131, 184, 189, 203, 207].

Важнейшей энергетической характеристикой ПБ является биолюминесцентный потенциал – усредненный по времени измерения и отнесённый к единице просмотренного объёма лучистый поток, излучаемый

организмами, находящимися в объёме, в котором обеспечивается возбуждение их световой энергии [70]:

$$B(p) = \int_0^t B(t) dt \quad (2.1),$$

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.

Суть метода зондирования состоит в подъеме (или опускании) батифотометра с постоянной скоростью в заданном слое (обычно это верхний продуктивный (0-200 м) или фотический (0-100 м) слой) в дрейфе судна [2, 29, 94, 129].

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 [15, 70, 129]:

- 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;
- при использовании метода многократных зондирований становится возможным исследовать мозаичность пространственного

распределения БП, формирующего его планктонного сообщества и фоновых характеристик среды.

В качестве физического (гидрологического) параметра водной толщи исследовали его температуру и солёность – важнейшие факторы формирования пространственной структуры планктонного биотопа [41], определяющие, в частности, обилие зоопланктонных форм в поверхностном слое [154].

К сожалению, в силу объективных обстоятельств исследование прибрежных акваторий г. Севастополя в последнее десятилетие возможно в ИнБЮМ НАН Украины только с маломерных судов. На судах подобного типа отсутствует электропитание 220 В и грузоподъёмность установленных на них лебедок не позволяет производить исследование традиционными приборными комплексами. Вследствие этого, сотрудниками отдела биофизической экологии ИнБЮМ НАН Украины совместно со специалистами фирм «Гидрооптик - Ltd» и «Аквастандарт – Юг» разработан, изготовлен и испытан новый приборный комплекс «Сальпа-М», предназначенный для исследования интенсивности биолюминесцентного излучения в деятельном слое водной среды (0 – 200 м) в режиме многократного вертикального зондирования со скоростью до $1,2 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Кроме характеристик ПБ приборный комплекс «Сальпа-М» также позволяет проводить непрерывные измерения температуры водной среды, гидростатического давления и электропроводности (расчетная солёность) на горизонте нахождения прибора [29, 94].

На каждой станции проводился одновременный отбор биологических коллекций из зон экстремальных значений биофизических и гидрологических параметров в толще воды [29, 94].

Измерения интенсивности ПБ в ночное время начинали не ранее чем через 2 часа после окончания навигационных сумерек в исследуемом регионе. [129]. Координаты каждого зондирования фиксировали с помощью

судовой системы навигации и портативной GPS-станции (эхолот Lowrance LMS-527).

Вес «Сальпа-М» не превышает 15 кг. Он рассчитан на автономное электропитание 24 в и имеет более широкий спектр исследуемых параметров водной среды, чем ранее применявшийся для этих целей гидробиофизический комплекс «Сальпа». Сравнительные габаритные размеры комплексов «Сальпа-М» и «Сальпа» приведены на рис. 2.1. Сотрудниками отдела биофизической экологии проведена интеркалибровка этих приборов, введены калибровочные коэффициенты.



1. Измерительный канал температуры.
2. Измерительный канал гидростатического давления.
3. Измерительный канал электропроводности (расчетная соленость)
4. Измерительный канал интенсивности биоллюминесценции.
5. Проточная темновая камера возбуждения интенсивности биоллюминесценции.

Рис. 2.1. Сравнительные габаритные размеры гидробиофизического комплекса «Сальпа» (А) и нового портативного комплекса «Сальпа-М» (Б)

Перевод биолюминесцентом в активное состояние, при котором они испускают световую энергию, производится механическим методом. Для этого применена измерительная камера, состоящая из восьми лопастных импеллеров, которые, располагаясь в камере двумя, разнесенными по оси, группами по четыре импеллера в каждой. Для уменьшения влияния солнечного света четыре ряда зачерненных импеллеров, состоящие из двух групп рядов взаимно перпендикулярных углов атаки, образуют подвижную световую ловушку и обеспечивают при минимальном сопротивлении набегающему потоку водной среды ослабление световой энергии в $2 \cdot 10^7$ раз. При осевом движении измерителя биолюминесценции набегающий поток исследуемой водной среды поступает в измерительную кювету. Проходя четыре ряда лопастных импеллеров, водная среда активно перемешивается и биолюминесценты, находящиеся в ней, возбуждаются [29, 94].

Оригинальное программное обеспечение нового гидробиофизического комплекса «САЛЬПА-М» позволяет обеспечить его работу в режимах зондирования и буксировки. При этом информационный интерфейс и разработанное программное обеспечение предусматривает возможность применения дополнительных измерительных каналов.

В настоящей работе приводится анализ полевых данных, полученных при участии автора на территории Севастопольской бухты и в прибрежной акватории Севастополя (2007-2013 гг) (рис. 2.2, табл. 2.1), а также данных, предоставленных сотрудниками отдела биофизической экологии, материалы исследований поля биолюминесценции в 64-м – 76-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий», выполненных в 2010 – 2013 гг (табл. 2.1). Кроме того, в сравнительном аспекте привлечены некоторые данные, собранные сотрудниками отдела биофизической экологии ИнБЮМ НАНУ в акватории Черного моря в 1966-1999 гг.

В таблице 2.2 представлено количество привлеченных для анализа планктонных проб на территории Севастопольской бухты и в прибрежной акватории Севастополя (2007 – 2013 гг)

Таблица 2.1

Данные, полученные при участии автора в акватории Севастопольской бухты и в прибрежной зоне Севастополя (2007-2013гг)

Год	Число зондов		
	Биолюминесценция	Температура	Электропроводность (расчетная соленость)
2007 (ст.1, 2, 3)	120	120	-
2008 (ст.1, 2, 3)	288	288	288
2009 (ст.1, 2, 3)	450	450	450
2010 (ст.1, 2, 3)	510	510	510
2011 (ст.1, 2, 3)	596	596	596
2012 (ст.1, 2, 3)	580	580	580
2013 (ст.1, 2, 3)	490	490	490
Общее число зондов: 8982			

Таблица 2.2

Привлеченные для анализа биологические коллекции планктона

Характеристика планктона	Год						
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Фитопланктон	42	37	32	24	26	37	34
Зоопланктон	36	36	34	32	35	31	36
Общее число проб: 472							

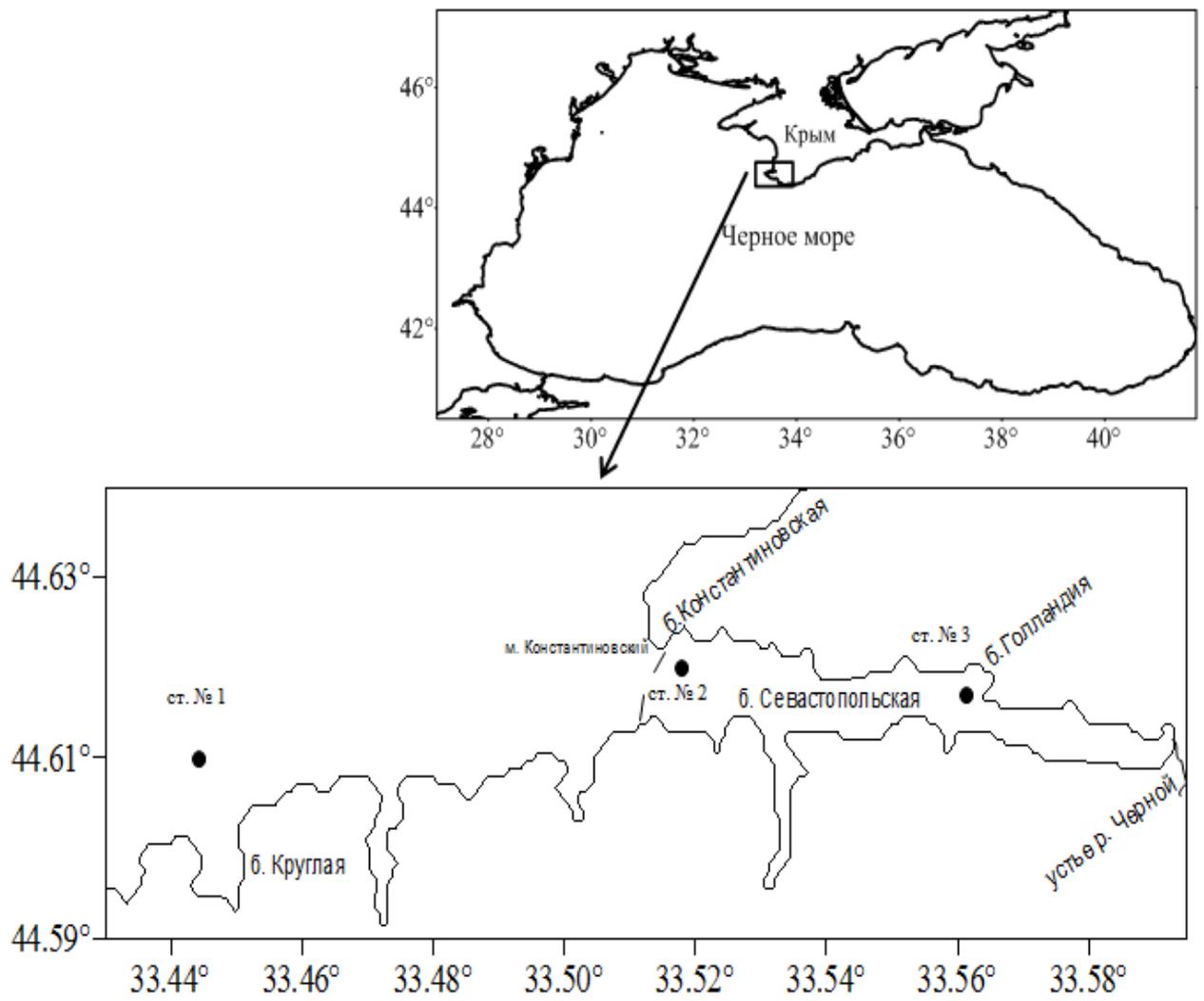


Рис. 2.2. Схема района исследования

2.2. Методика сбора биологических проб и оценка видового разнообразия планктонных биолюминесцентных Чёрного моря

Лаборатория биолюминесценции отдела биофизической экологии ИнБЮМ НАН Украины проводит регулярные исследования состава светящихся организмов (биолюминесцентных) Чёрного моря.

ПБ в Чёрном море формируется 36-мя видами водорослей Dinophyceae, а также тремя видами гребневиков, несколькими видами копепоид и двумя родами светящихся бактерий [7, 76]. Установлено, что доминирующая роль в свечении черноморских вод принадлежит Dinophyceae. Из них у 30 видов характеристики светоизлучения определены инструментально в условиях Чёрного моря сотрудниками отдела биофизической экологии ИнБЮМ НАН Украины [36, 105]. В таблице 2.3. приведено систематическое положение светящихся планктонных водорослей. В табл. 2.4. приведено систематическое положение зоопланктонных биолюминесцентных Чёрного моря. В табл. 2.5. приведен список светящихся Dinophyceae Чёрного моря и основные характеристики их светоизлучения.

Важной группой светящихся организмов в Чёрном море являются гребневиковые *Pleurobrachia pileus* Müller, 1776, а также сравнительно недавно появившиеся здесь *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и *Beroe ovata* Mayer, 1912 [76]. Органы биолюминесценции у них представляют собою специализированные гранулярные структуры, находящиеся вдоль радиальных каналов и на щупальцах [181,182]. Свечение внутриклеточное.

Среди ракообразных в Крымских регионах Чёрного моря светящихся видов нет. Исключением могут быть случайно попавшие через пролив Босфор или занесенные с балластными водами танкеров планктонные веслоногие рачки, а также ракушковые и аппендикулярии. Однако, в связи с регулярным обнаружением в последнее время ряда светящихся копепоид в планктонных пробах уже у берегов Крыма, они включены нами в список не только прибосфорной части Чёрного моря (табл. 2.6). Очевидно, что с продолжением осолонения черноморских вод они могут появиться в массовых количествах по всей акватории [129].

Систематическое положение светящихся планктонных водорослей

-1-	-2-	-3-	-4-	-5-
<u>Царство:</u> Chromista; <u>Тип:</u> Myzozoa; <u>Класс:</u> Dinophyceae	<u>Отряд</u> Gonyaulacales	<u>Семейство</u> Ceratiaceae	<u>Род</u> Neoceratium	<u>Вид</u>
				<i>Neoceratium_candelabrum</i> (Ehrenberg) F.Gómez, D.Moreira & P.López-Garcia, 2001
				<i>N. extensum</i> (Gourret) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia, 2009
				<i>N. furca</i> (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009
				<i>N. fusus</i> (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009
				<i>N. inflatum</i> (Kofoid) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia, 2009.
				<i>N. macroceros</i> (Ehrenberg) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia, 2009
				<i>N. tripos</i> (O.F.Müller) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia, 2009.
		<u>Семейство</u> Gonyaulacaceae	<u>Род</u> Gonyaulacaceae	<i>Gonyaulax apiculata</i> (Pénard, 1891) Entz, 1904
				<i>G. digitale</i> (Pouchet, 1883) Kofoid, 1911
<i>G. polygramma</i> Stein, 1883				
<i>G. spinifera</i> (Claparède & Lachmann, 1859) Diesing, 1866				
<u>Род</u> Lingulodinium	<i>Lingulodinium poliedrum</i> (Stein, 1883) Dodge, 1989			
	<i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney, 1810) Kofoid et Swezy, 1921			
<u>Отряд</u> Noctilucales	<u>Семейство</u> Noctilucaceae	<u>Род</u> Noctilucaceae		

Продолжение таблицы 2.3

-1-	-2-	-3-	-4-	-5-
<u>Царство:</u> Chromista; <u>Тип:</u> Myzozoa; <u>Класс:</u> Dinophyceae	<u>Отряд</u> Peridinales	<u>Семейство</u> Protoperidiniaceae	<u>Род</u> Protoperidinium	<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen, 1908) Balech, 1974
				<i>P.brochii</i> (Kofoid & Swezy) Balech
				<i>P. claudicans</i> (Paulsen, 1907) Balech, 1974
				<i>P. conicum</i> (Gran, 1900) Balech, 1974
				<i>P. crassipes</i> (Krofoid, 1907) Balech, 1974
				<i>P. depressum</i> (Bailey) Balech, 1974
				<i>P. diabolium</i> (Cleve) Balech, 1974.
				<i>P. divergens</i> (Ehrenberg, 1841) Balech, 1974
				<i>P. elegans</i> (Cleve, 1900) Balech, 1974
				<i>P. globulus</i> (Stein, 1883) Balech, 1974
				<i>P.granii</i> (Ostenfield, 1906) Balech, 1974
				<i>P. leonis</i> (Pavillard, 1916) Balech, 1974
				<i>P. oceanicum</i> (VanHöffen, 1897) Balech, 1974
				<i>P. pallidum</i> (Ostenfeld, 1899) Balech, 1973
				<i>P. pedunculatum</i> (Schütt) Balech, 1895
				<i>P. pellucidum</i> Bergh, 1882
			<i>P. pentagonum</i> (Gran, 1902) Balech, 1974	
			<i>P. sinaicum</i> (Matzenauer, 1933) Balech, 1974	
			<i>P. solidicorne</i> (Mangin, 1922) Balech, 1974	
			<i>P. spiniferum</i> (Schiller) Balech, 1974	
			<i>P. steinii</i> (Jørgensen) Balech, 1974	
<u>Род</u> Scrippsiella	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein, 1883) Balech ex Loeblich III, 1965			
<u>Род</u> Pyrocystis	<i>Pyrocystis lunula</i> (Schütt) Schütt, 1896			

**Систематическое положение зоопланктонных биолюминесценто
в Чёрного моря**

		Класс	Отряд	Семейство	Род	Вид
		Царство Animalia	Тип Arthropoda	Maxillopoda	Cyclopoida	Oithonidae
<i>Oithona nana</i> Giesbrecht, 1893						
Branchiopoda	Cladocera			Cercopagididae	Evadne	<i>Evadne spinifera</i> Müller 1867
						Podonidae
				<i>Podon (Pleopis) leuckarti</i> Sars, 1862		
Тип Chordata	Appendicularia			Copeleda	Oikopleuridae	Oikopleura
			Тип Stenophora			
Cydippida	Pleurobrachiidae			Pleurobrachia	<i>Pleurobrachia pileus</i> Müller, 1776	
Atentaculata	Beroidea			Beroidae	Beroe	<i>Beroe ovata</i> Mayer, 1912

**Своящиеся Dinophyceae Чёрного моря и основные характеристики их
светоизлучения [36]**

	Вид	Параметры световой эмиссии		
		Интенсивность: 1 – ($\cdot 10^{-5}$ мкВт·см ⁻²); 2 – (фотон·клетка ⁻¹).	Длитель- ность, (с)	Литературный источник
-1-	-2-	-3-	-4-	-5-
1	<i>Neoceratium candelabrum</i> (Ehrenberg) F.Gómez, D.Moreira & P.López-Garcia, 2001	3.92 (1)	1.42 – 2.21	[53]
2	<i>N. extensum</i> (Gourret) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia, 2009	8.16 (1)	0.52 – 0.92	[53]
3	<i>N. furca</i> (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009	12.6 – 18.20 (1)	0.18 – 1.02	[53]
4	<i>N. fusus</i> (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009	6.24 – 12.00 (1) 5.3·10 ⁸ (2) 3.0 ± 1,7×10 ⁸ (2) 1.1 – 3.8×10 ⁸ (2)	1.04 – 2.05	[53] [165]* [188]
5	<i>N. inflatum</i> (Kofoid) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia, 2009.	14.6 (1)	0.39 – 0.74	[53]
6	<i>N. macroceros</i> (Ehrenberg) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia, 2009	84.8 (1)	6.9 – 9.7	[53]
7	<i>N. tripos</i> (O.F.Müller) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia, 2009.	5.03 – 27.06 (1)	0.48 – 1.88	[53]

Продолжение таблицы 2.5

-1-	-2-	-3-	-4-	-5-
8	<i>Gonyaulax apiculata</i> (Pénard, 1891) Entz, 1904	15.85 – 19.90 (1)	0.18 – 0.97	[57]
9	<i>G. digitale</i> (Pouchet, 1883) Kofoid, 1911	3.84 – 4.40 (1) 0.21 ± 0.11 × 10 ⁸ (2)	0.36 – 0.68	[53] [163]
10	<i>G. polygramma</i> Stein, 1883	0.16 × 10 ⁸ (2)	0.1 – 0.27	[132]* [150]
11	<i>G. spinifera</i> (Claparède & Lachmann, 1859) Diesing, 1866	0.30 × 10 ⁸ (2)		[163]
12	<i>Lingulodinium poliedrum</i> (Stein, 1883) Dodge, 1989.	1.17 × 10 ⁸ (2) 2.26 × 10 ⁸ (2) 1.2 × 10 ⁸ (2) 0.31 × 10 ⁸ (2) 1.2 – 3.5 × 10 ⁸ (2) 1.2 ± 1.2 × 10 ⁸ (2) 1.26 × 10 ⁸ (2)	0.14 0.13 0.13 0.25 0.132	[193] [167] [169]* [180] [174] [176]* [161]* [188]* [196]*
13	<i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney, 1810) Kofoid et Swezy, 1921	0.094 – 0.179 (1) 1.0 (1) 105 (1) 100 × 10 ⁸ (2) 27 × 10 ⁸ - 4000 × 10 ⁸ (2) 20 – 50 × 10 ⁸ (2) 210 × 10 ⁸ (2) 3700 × 10 ⁸ (2) 27 × 10 ⁸ (2)	0.1 – 0.25 1.68 0.16	[17]* [1] [53] [151] [153] [162]* [167] [195]* [196]*
14	<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen, 1908) Balech, 1974	64 – 107.1 (1) 2.0 × 10 ⁸ (2)	1.12 – 1.99	[57] [188]
15	<i>P. brochii</i> (Kofoid & Swezy) Balech	52.70 – 250.00 (1)	1.45 – 6.18	[53]
16	<i>P. claudicans</i> (Paulsen, 1907) Balech, 1974	11.50 – 15.30 (1)	0.14 – 0.15	[53]
17	<i>P. conicum</i> (Gran, 1900) Balech, 1974	34 ± 8 × 10 ⁸ (2)	0.11	[174]* [150]
18	<i>P. crassipes</i> (Kofoid, 1907) Balech, 1974	55.6 – 146 (1)	0.94 – 7.38 0.08	[53] [132]*

Продолжение таблицы 2.5

-1-	-2-	-3-	-4-	-5-
19	<i>P. depressum</i> (Bailey) Balech, 1974	73.60 – 182.00 (1) 130 – 470 × 10 ⁸ (2) 50 ± 17 × 10 ⁸ (2) 105 × 10 ⁸ (2)	1.58 – 8.80 0.055 – 0.095	[53] [132]* [151] [163] [164]*
20	<i>P. diabolium</i> (Cleve) Balech, 1974.	49.40 – 125.00 (1)	1.12 – 4.05	[53]
21	<i>P. divergens</i> (Ehrenberg, 1841) Balech, 1974	63.80 – 226.00 (1) 30 – 290 × 10 ⁸ (2) 144 – 18.6 × 10 ⁸ (2)	1.79	[53] [151] [173]
22	<i>P. elegans</i> (Cleve, 1900) Balech, 1974	4.95 – 9.63 (1)	0.14 – 0.32	[53]
23	<i>P. globulus</i> (Stein, 1883) Balech, 1974	63.60 – 103.00 (1) 45 ± 17 × 10 ⁸ (2)	2.40 0.078 – 0.122	[53] [132]* [145]
24	<i>P. granii</i> (Ostenfield, 1906) Balech, 1974	45.10 – 73.40 (1) 8.1 ± 2.0 × 10 ⁸ (2)	1.65 – 12.50	[53] [163]
25	<i>P. leonis</i> (Pavillard, 1916) Balech, 1974	42.10 – 59.60 (1)	0.58 – 0.68	[53]
26	<i>P. oceanicum</i> (VanHöffen, 1897) Balech, 1974	78.20 – 112.00 (1)	2.44 – 4.68	[53]
27	<i>P. pallidum</i> (Ostenfeld, 1899) Balech, 1973	43.40 – 2.70 (1) 14 ± 2.8 × 10 ⁸ (2)	0.93 – 2.03 0.11 – 0.14	[53] [132]* [145]
28	<i>P. pedunculatum</i> (Schütt) Balech, 1895	5.28 – 7.86 (1)	0.13 – 0.27	[53]
29	<i>P. pellucidum</i> Bergh, 1882	11.70 – 15.30 (1) 2.0 ± 0.6 × 10 ⁸ (2)	0.11 – 0.13	[53] [163]
30	<i>P. pentagonum</i> (Gran, 1902) Balech, 1974	37.40 – 84.00 (1) 80 ± 50 × 10 ⁸ (2) 50 ± 9 × 10 ⁸ (2) 51 × 10 ⁸ (2)	0.37 – 0.68	[53] [151] [163] [164]*
31	<i>P. sinaicum</i> (Matzenauer, 1933) Balech, 1974	1.32 – 2.02 (1) 2.0 ± 0.9 × 10 ⁸ (2)	0.11 – 0.21	[53] [188]
32	<i>P. solidicorne</i> (Mangin, 1922) Balech, 1974.	37.70 – 104.00 (1)	0.75 – 1.76	[53]

Продолжение таблицы 2.5

-1-	-2-	-3-	-4-	-5-
33	<i>P. spiniferum</i> (Schiller) Balech, 1974	45.40 – 75.60 (1)	0.44 – 0.54	[39]
34	<i>P. steinii</i> (Jørgensen) Balech, 1974	47.50 – 221.00 (1) 14 ± 3.0 × 10 ⁸ (2)	0.41 – 3.96	[39] [163]
35	<i>Scrippsiella</i> <i>trochoidea</i> (Stein, 1883) Balech ex Loeblich III, 1965	83.60 – 144.00 (1)	3.58 – 13.30	[57]
36	<i>Pyrocystis lunula</i> (Schütt) Schütt, 1896	31 × 10 ⁸ (2) 38.9 × 10 ⁸ (2) 18 – 73 × 10 ⁸ (2) 40 ± 11 % × 10 ⁸ (2) 39 – 63 × 10 ⁸ (2)	0.42	[193] [180] [161]* [188]* [196]*

* характеристики свечения зарегистрированы в других морских бассейнах, известны из литературных источников.

Таблица 2.6

Зоопланктонные биолюминесценты Чёрного моря [129]

Вид	Способ регистрации	Интенсивность световой эмиссии (10 ⁻⁵ · мкВт/см ²)	Литературный источник
<i>Pleuropbrachia pileus</i> Müller, 1776	Визуальный		[3] [168]
<i>Beroe ovata</i> Mayer, 1912	Инструментальный	(16.95; 8538.5) · 10 ⁻⁴ на 1 м	[3] [182]
<i>Mnemiopsis leidyi</i> A. Agassiz, 1865	Инструментальный	(12.5; 18.75) · 10 ⁻⁴ на 1 м	[181]
<i>Evadne spinifera</i> Müller 1867	Визуальный		[3] [109,110]
<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg, 1853	Визуальный		[3]
<i>Podon (Pleopis) leuckarti</i> Sars, 1862	Визуальный		[3]
<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	Визуальный		[3] [52]
<i>Oithonina nana</i> Giesbrecht, 1893	Визуальный		[52]
<i>Oikopleura dioica</i> Fol, 1872	Визуальный		[206]

Самые мелкие из светящихся организмов Чёрного моря - светящиеся бактерии – по современной классификации относятся к родам *Photobacterium* и *Vibrio* (табл. 2.7). Интенсивность свечения бактерий составляет в среднем от десятков до тысяч квантов в секунду на одну бактериальную клетку [135, 168]. Свечение бактерий в благоприятных условиях довольно яркое, от зеленовато-голубого до желтого цвета. Так, энергия свечения одной клетки *Vibrio indicus* определена в $4.95 \cdot 10^{-10}$ мкВт·см⁻² при максимуме в 510 нм [135]. Для сравнения, энергия одного биолюминесцентного импульса динофлагелляты *N. scintillans* превышает $400.0 \cdot 10^{-5}$ мкВт·см⁻², а у гребневика *M. leydii* составляет более 1.0 мкВт·см⁻² на расстоянии 1 м от фотокатода ФЭУ, т. е. превышает энергию свечения клетки *Vibrio indicus* в миллиарды раз [129].

Как и у более высокоорганизованных организмов, интенсивность свечения бактерий может изменяться в десятки тысяч раз в зависимости от экологических условий. Именно это обстоятельство наряду с простотой культивирования позволяет уже сегодня использовать светящиеся бактерии в качестве тест-организмов в различных аппаратурных комплексах, используемых для целей мониторинга окружающей среды [129].

Таблица 2.7

Светящиеся бактерии Чёрного моря [129]

Род	Вид	Штамм*	Источник
Vibrio	<i>Vibrio fischeri</i>	F1	
	<i>V. fischeri</i>	F2	[206]
	<i>V. fischeri</i>	Sh 1	[141]
	<i>V. fischeri</i>	Sh2	[168]
	<i>V. logei</i>	Sq2	[168]
	<i>V. harvei</i>	Ms1	[206]
Photobacterium	<i>Ph. phosphoreum</i>	F2	[170]
	<i>Ph. phosphoreum</i>	Sq3	[141, 206]

*штаммы выделены А. М. Кацевым в 1999 году.

Отбор проб фитопланктона проводился кассетой батометров Rozetta с CTD – зондом MARK – III «NELL BROWN», 5-ти и 10-ти литровыми пластиковыми батометрами или сетью Нансена (размер ячеек 35 мкм). Пробы собирали прицельно с горизонтов экстремальных значений биофизических и гидрологических параметров в толще воды [40, 121]. Обработка проб фитопланктона выполнена по общепринятой методике с дополнениями, принятыми в отделе биофизической экологии ИнБЮМ НАНУ [22, 40, 115, 116, 120]. Пробы воды объемом 2 л сгущали в воронках обратной фильтрации через нуклеопоровый фильтр с диаметром пор 1 мкм [120] и фиксировали 40% формалином.

Клетки водорослей объемом менее 15 мкм учитывали в камере Ножжота объемом 0,01 мл, равные и более 15 мкм – в камере объемом 0,7 мл под световым микроскопом при увеличении $\times 150$, $\times 300$. Объемы клеток рассчитывали по методу «истинного объема», используя формулы геометрического подобия клеток [114-116].

За период исследований в пробах фитопланктона, собранных в прибрежье Севастополя из 36 светящихся видов, известных для Черного моря [129], было определено 14 видов [17, 21, 53, 96, 117], которые вносили значимый вклад в формирование суммарного потенциала поля биолюминесценции в неритической зоне, остальные встречались в пробах эпизодически:

- 1) *N. furca* (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009;
- 2) *N. fusus* (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009;
- 3) *N. tripos* (O.F.Müller) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia, 2009;
- 4) *P. crassipes* (Krofoid, 1907) Balech, 1974;
- 5) *P. depressum* (Bailey) Balech, 1974;
- 6) *P. divergens* (Ehrenberg, 1841) Balech, 1974;
- 7) *P. steinii* (Jørgensen) Balech, 1974;
- 8) *P. pallidum* (Ostenfeld, 1899) Balech, 1973;
- 9) *P. pellucidum* Bergh, 1882;

- 10) *S. trochoidea* (Stein, 1883) Balech ex Loeblich III, 1965;
- 11) *G. apiculata* (Pénard, 1891) Entz, 1904;
- 12) *G. digitale* (Pouchet, 1883) Kofoid, 1911;
- 13) *N.scintillans* Kofoid & Swezy, 1921;
- 14) *L. poliedrum* (Stein, 1883) Dodge, 1989.

Из них в бухтах Севастополя регулярно встречающимися в пробах было 4 вида [06, 117]:

- 1) *N. fusus* (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009;
- 2) *P. divergens* (Ehrenberg, 1841) Balech, 1974;
- 3) *P. steinii* (Jørgensen) Balech, 1974;
- 4) *P. pellucidum* Bergh, 1882.

Сборы зоопланктона осуществляли сетями Джели (площадь входного отверстия 0.1 м², ячей сита газа 115 мкм и 150 мкм) с замыкателем Нансена [123]. Выполняли послойные ловы: 0 – 10, 10 – 25, 25 – 45, 45 – 65 м, а также проводились прицельные ловы с горизонтов экстремальных значений биофизических и гидрологических параметров в толще воды. Материал фиксировали 4 % формалином и обрабатывали порционным методом [137]. Малочисленные и крупные организмы считали во всей пробе. Определение копепод проводили до вида на всех копеподитных стадиях развития. Численность организмов пересчитывали на 1 м³. Для расчёта биомассы использованы стандартные веса планктонных организмов, полученные Т. С. Петипа и номограммы Л. Л. Численко, обобщенные в [5, 63, 65, 90]/

Основными светящимися видами зоопланктона в исследуемом регионе были [79, 123]:

- 1) *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865;
- 2) *Pleuropbrachia pileus* Müller, 1776;
- 3) *Beroe ovata* Mayer, 1912;
- 4) *Oithona similis* Claus, 1866.

2.3. Методы статистической обработки материалов

Весь материал по изменению интенсивности поля биolumинесценции и фоновых характеристик среды подвергали различным формам математической обработки с помощью методов одномерной и многомерной статистики. Для анализа данных применяли методы корреляционного, кластерного, дискриминантного и факторного анализа; вычисления проводили по следующим формулам:

1. Коэффициент парной корреляции [107]:

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \sqrt{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}} \quad (2.2)$$

где r – коэффициент парной корреляции; i – текущий номер месяца, для которого сравнивается интенсивность поля биolumинесценции; n – количество месяцев, для которых были измерены интенсивность поля биolumинесценции; x_i – интенсивность поля биolumинесценции на первой из двух сравниваемых станций в i -ом месяце; \bar{x} – среднегодовое значение интенсивности поля биolumинесценции на первой станции; y_i – интенсивности поля биolumинесценции на второй из двух сравниваемых станций в i -ом месяце; \bar{y} – среднегодовое значение интенсивности поля биolumинесценции на второй станции.

2. Оценку достоверности полученных значений коэффициента корреляции производили по формуле определения средней ошибки, применяемой в тех случаях, когда количество измерений мало ($n < 30$) [107].

$$S_r = \frac{\sqrt{1-r^2}}{\sqrt{n-2}}, \quad (2.3)$$

где S_r — средняя ошибка, r — коэффициент корреляции, n — количество месяцев, в которые проводились исследования.

3. Для расчета t распределения по Стьюденту применили формулу: [107]:

$$t = \frac{r\sqrt{n-2}}{\sqrt{1-r^2}} \quad (2.4)$$

где r — коэффициент корреляции, n — количество месяцев, в которые проводились исследования.

4. В качестве меры сходства групп билюминесцентоов использовали манхэттенское расстояние, определяемое по формуле [51, 71]:

$$d_{ij} = \sum_{k=1}^n |x_{ik} - x_{jk}|, \quad (2.5)$$

где d_{ij} — расстояние между i -ой и j -ой группами; x_{ik} — численное значение k -ой переменной для i -той группы; x_{jk} — численное значение k -ой переменной для j -ой группы.

5. Для определения расстояния $dis(Y, X)$ между кластерами X и Y брали прирост суммы квадратов расстояний объектов до центров кластеров, получаемый в результате их объединения [71, 205]:

$$\dots \quad (2.6)$$

где \bar{X}, \bar{Y} — радиус-векторы центров кластеров; n_x, n_y — число элементов в кластерах. Верхний индекс T означает транспонирование.

6. При определении продолжительности периодов и амплитудно-фазовых характеристик интенсивности поля билюминесценции использовали быстрое преобразование Фурье [18, 48, 64]:

$$\dots \quad (2.7)$$

где $a = \frac{1}{N} \sum_{t=0}^{N-1} y_0(t)$ — постоянная составляющая или нулевая гармоника;

$y_0(t)$ — значения исходного временного ряда; $T_j = \frac{N}{j}$ — период j -го гармонического колебания; N — количество данных исходного временного ряда; $m = \frac{N}{2}$, m — количество гармоник; a_j, b_j — коэффициенты

ряда Фурье; $c_j = \sqrt{a_j^2 + b_j^2}$ амплитуда j -ой гармоники; $j=1, 2, \dots, \frac{N}{2}$ – номер гармоники; $\varphi_j = \arctg \frac{a_j}{b_j}$ начальная фаза j -ой гармоники.

7. При проведении факторного анализа использовали метод главных компонент. Модель компонентного анализа в применении к изменению интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток имеет следующий вид [133]:

$$P_i = a_{i1}F_1 + a_{i2}F_2 + \dots + a_{im}F_m \quad (2.8)$$

где P_i – экспериментально измеренная интенсивность поля биолюминесценции в разные моменты времени; $a_{i1}, a_{i2}, \dots, a_{im}$ – коэффициенты или факторные нагрузки, выражающие меру влияния фактора на интенсивность биолюминесценции; F_1, F_2, \dots, F_m – компоненты (факторы), влияющие на изменения интенсивности биолюминесценции (как биотические, так и абиотические); $i = 1, 2, \dots, m$; m – число факторов.

8. Для вычисления собственного значения суммировали квадраты факторных нагрузок a_{ji} по всем значениям интенсивности поля биолюминесценции для данного фактора F_i [103]:

$$\lambda_i = \sum_{j=1}^m a_{ji}^2 \quad (2.9)$$

где $i = 1, 2, \dots, m$.

9. Вес фактора рассчитывали по формуле [103]:

$$F_i = \left(\sum_{j=1}^m a_{ji}^2 \right)^{-1/2} \quad (i = 1, 2, \dots, m). \quad (2.10)$$

10. Математическая обработка результатов проводилась на персональном компьютере с использованием программ *Microsoft Excel 7.0*, *SPSS*, *Statistica 6.0*.

РАЗДЕЛ III

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В ЧЁРНОМ МОРЕ

Изменения интенсивности поля биолюминесценции являются важным элементом функционирования планктонного сообщества. Известно, что интенсивность ПБ позволяет выявить пространственную структурированность планктонного сообщества, и является важным показателем экологического состояния его популяций [24, 29, 32, 33, 36, 92, 102, 129, 144, 149, 159, 190, 191, 199, 202].

Исследование пространственного распределения интенсивности поля биолюминесценции, создаваемого планктонными биолюминесцентами в Черном море, проводили многие исследователи [11, 36, 102, 129]. Известны работы, посвященные выяснению связи характеристик интенсивности поля биолюминесценции в Черном море с видовым разнообразием и распределением планктонных сообществ, с гидрофизическими характеристиками среды обитания, сезонными изменениями интенсивности поля биолюминесценции [9, 11, 62, 96, 117, 119, 121]. Однако, исследования региональных особенностей сезонной динамики вертикальной структуры поля биолюминесценции, структуризации процессов биолюминесценции, протекающих в поверхностном и придонном слоях в прибрежных водах Чёрного моря, не проводилось.

3.1. Анализ сезонных процессов в прибрежных водах г. Севастополя (Чёрное море)

Исследования сезонной изменчивости вертикальной структуры интенсивности поля биолюминесценции провели в поверхностном и придонном слоях открытой акватории моря на траверсе б. Круглая (ст. № 1), а также в акватории Севастопольской бухты в районе б. Константиновская (ст. № 2) и б. Голландия (ст. № 3) (рис. 2.2.). Для анализа сезонной изменчивости вертикальных профилей интенсивности поля биолюминесценции были использованы данные 2009 – 2010 гг. [23-26, 28, 30, 31, 84-85, 89, 130, 148].

Акватория на траверсе б. Круглая (ст. 1) относительно глубоководная ($h \geq 60$ м), имеющая водообмен с открытой частью моря, характеризуется достаточно устойчивой стратификацией водной толщи, определяющей вертикальную структуру температуры и солёности. Севастопольская бухта относится к водоёмам эстуарного типа и имеет ограниченный водообмен с открытым морем. Кроме того, Севастопольская бухта включает устьевое взморье реки Чёрной, в результате чего происходит смешение речных и морских вод [37, 95, 108]. 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 Севастопольской бухты [37, 95], 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 [91, 106, 108] (рис. 2.1).

Интенсивность поля биолюминесценции регистрировали начиная от поверхности до придонных глубин. На рис. 3.1. изображены вертикальные профили средних значений интенсивности поля биолюминесценции для ночного времени четырех сезонов – холодного (январь, февраль, март), весеннего (апрель, май), летнего (июнь, июль, август) и осеннего (сентябрь, октябрь, ноябрь).

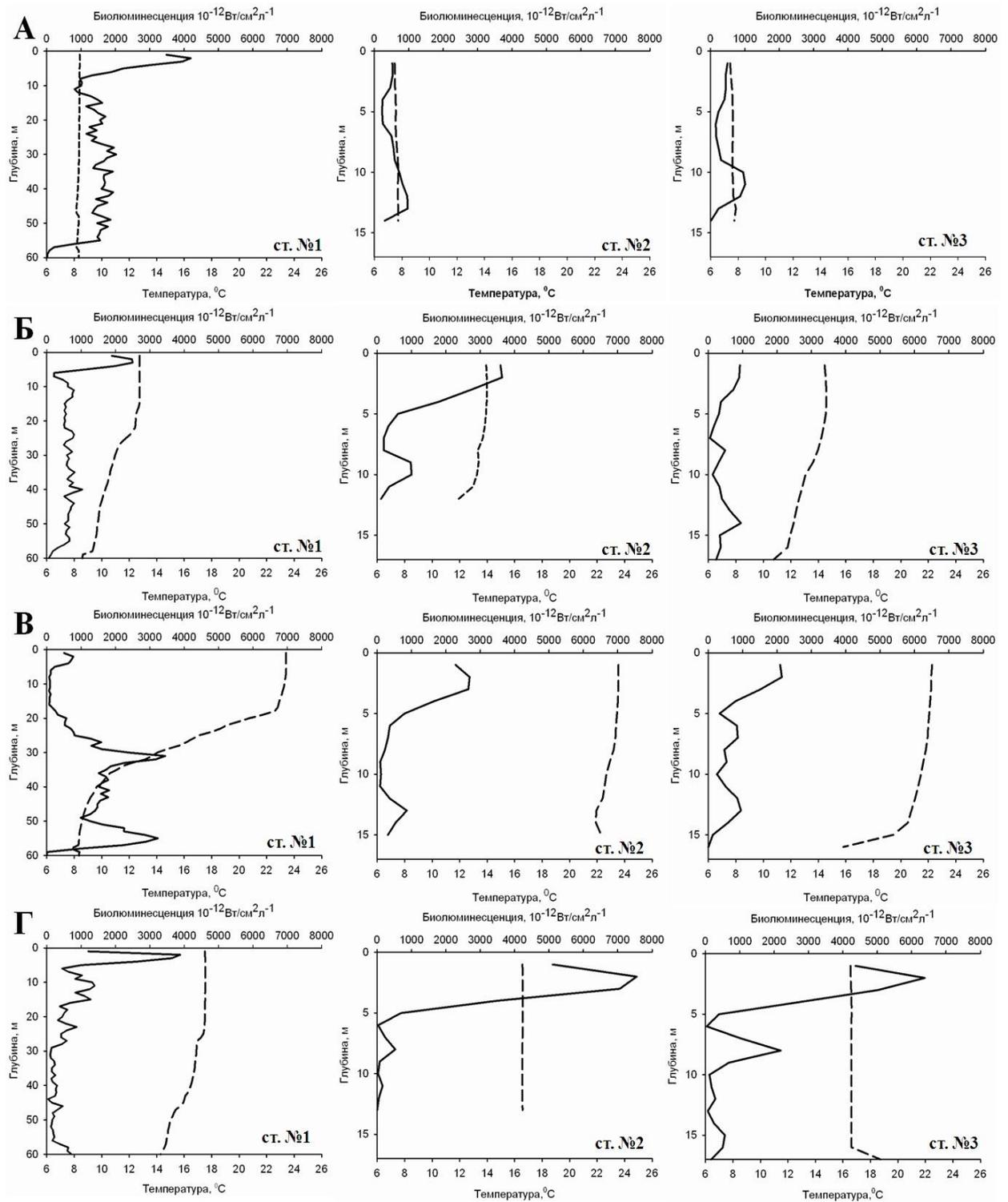


Рис. 3.1. Сезонная изменчивость вертикальных профилей средних значений интенсивности поля биолюминесценции и температуры в прибрежных водах Севастополя. А – зимний (январь, февраль, март); Б – весенний (апрель, май), В – летний (июнь, июль, август), Г – осенний (октябрь, ноябрь) сезоны 2009 года

При анализе вертикальных профилей интенсивности поля биолюминесценции открытой и закрытой акваторий моря выяснилось, что имеются две области повышенной интенсивности поля биолюминесценции, сезонные процессы в которых протекают по разным законам.

Для более подробного изучения сезонной динамики интенсивности поля биолюминесценции всю толщу воды условно разбили на две части, в которых расположены локальные максимумы интенсивности поля биолюминесценции: поверхностный слой (0–5 м) и глубинный или придонный слой. Глубинный слой на траверсе б. Круглая расположен на глубине 30 – 50 м, а придонный слой в Севастопольской бухте (ст. № 2, № 3) – на глубине 10 – 17 м.

Интенсивность поля биолюминесценции в этих слоях усреднялась, и нормировалась на максимальное годовое значение в данном слое. Полученные результаты по сезонной динамике интенсивности поля биолюминесценции для поверхностного и глубинного (придонного) слоев изображены на рис. 3.2 и 3.3 соответственно.

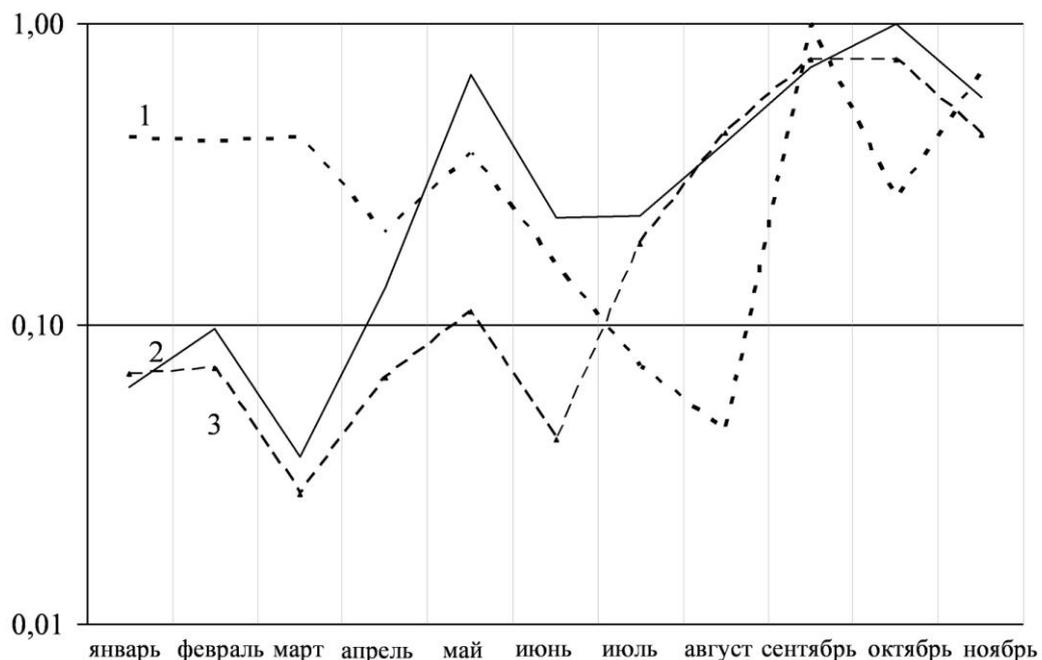


Рис. 3.2. Сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции в поверхностном слое: 1 – на ст. № 1; 2 – на ст. № 2; 3 – на ст. № 3

Сравнивая данные по интенсивности поля биолюминесценции, полученные в поверхностном слое открытой акватории Черного моря (ст. № 1) с результатами исследований в поверхностном слое Севастопольской бухты на ст. № 2 и ст. № 3, можно отметить, что в целом в поверхностных слоях исследованного региона сохраняются общие черты годовой динамики интенсивности поля биолюминесценции (рис. 3.3).

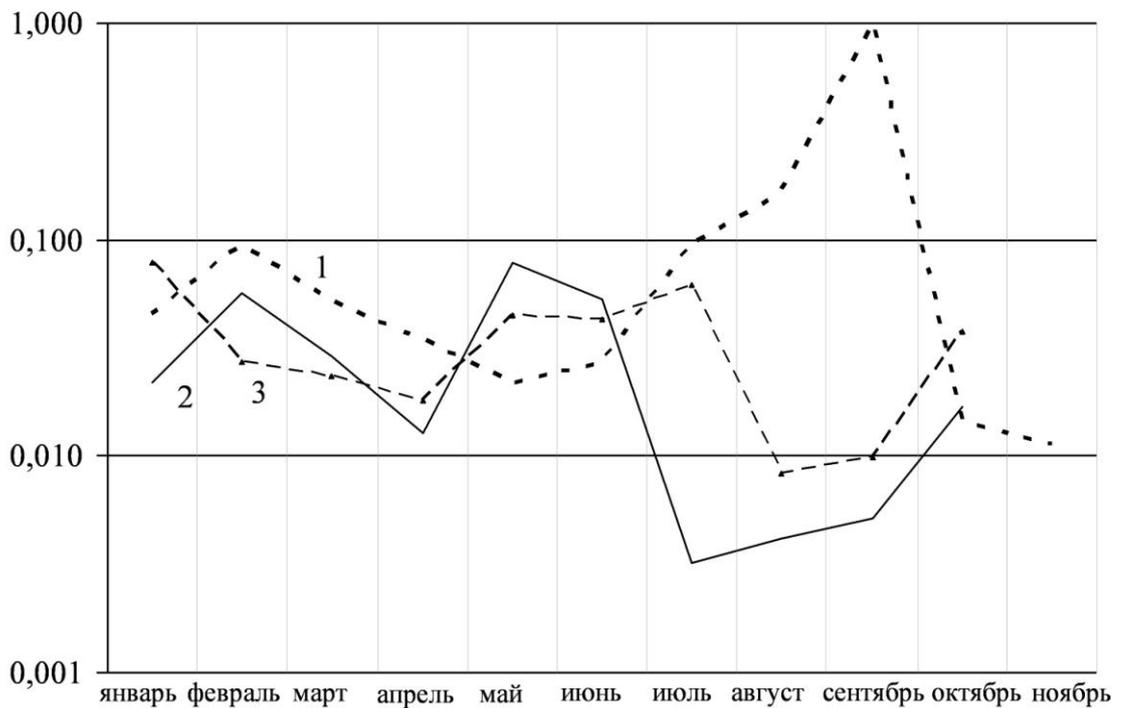


Рис. 3.3. Сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции в придонном (глубинном) слое: 1 – на ст. № 1; 2 – на ст. № 2; 3 – на ст. № 3

В открытой акватории моря (ст. № 1) в холодное время года (январь, февраль, март) несмотря на активную вертикальную конвекцию, максимумы концентрации биолюминесцентных организмов в темное время суток находятся в верхнем 10-ти метровом слое [89]. Увеличение интенсивности поля биолюминесценции в исследованных водах в начале года (январь–март) было обусловлено, по всей вероятности, улучшением снабжения биогенными элементами поверхностных вод и значительному повышению содержания в

воде усвояемого органического вещества [42]. В поверхностном слое в соответствии с жизненным циклом происходит более интенсивное питание и размножение гидробионтов [10, 36, 50, 102, 108, 115]. «Зимний» максимум биолюминесценции был обусловлен развитием преимущественно видов, которые имеют максимальные объёмы клеток относительно других месяцев года, благодаря чему возрастает их суммарная биомасса, несмотря на минимальную численность. К ним относятся два вида рода *Neoceratium* – *N. fusus* (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009, *N. tripos* (O. F. Müller) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009, и представители рода *Protoperidinium*: *P. divergens* (Ehrenberg, 1841) Balech, 1974, *P. crassiepes* (Krofoid, 1907) Balech, 1974, *P. pallidum* (Ostenfeld, 1899) Balech, 1973. Распределение видов равномерно по слоям и количество их мало. На январь – февраль приходится минимум видового богатства светящихся и не светящихся видов динофлагеллят [21, 96, 117]. Также, в январе-феврале следует отметить массовое развитие *Pleuropbrachia pileus* Müller, 1776 [72, 93].

Температура по всей толще воды в холодный период на траверсе б. Круглая на 0,9⁰С и солёность на 0,22 ‰ оказались выше, чем в Севастопольской бухте. В Севастопольской бухте на ст. № 2 (б. Константиновская) и ст. № 3 (б. Голландия) в холодный период прослеживалась та же картина – однородное распределение температуры и солёности в верхнем и придонном слоях [89].

Из-за слабого зимнего конвективного перемешивания вод в Севастопольской бухте слои, обогащенные биогенными элементами, являющимися питательной средой для фитопланктона располагаются в придонном слое [50, 95, 108, 115]. Именно поэтому, максимальная интенсивность поля биолюминесценции (в отличие от акватории б. Круглая) в Севастопольской бухте наблюдалась в придонном слое. При этом интенсивность поля биолюминесценции на траверсе б. Круглая в

поверхностном слое в среднем в 6 раз выше, чем в Севастопольской бухте [89].

В весенний период (апрель, май) в открытой части моря начинается перестройка вертикальной термической структуры, прекращается охлаждение поверхностных вод и конвективное перемешивание. В этот период начинается образование температурного и плотностного расслоения [50, 95, 129].

С мая до конца июня происходит увеличение видового богатства, которое достигает своего максимума в мае (или в июне, как в 2009 г.) [21]. Весенний период характеризуется массовым развитием мелкоклеточных представителей светящихся динофлагеллят: виды рода *Goniaulax*: *G. apiculata* (Pénard, 1891) Entz, 1904, *G. digitale* (Pouchet, 1883) Kofoid, 1911, также *S. trochoidea* (Stein, 1883) Balech ex Loeblich III, 1965 и *L. polyedrum* (Stein, 1883) Dodge, 1989 [21]. «Вспышка» этих видов приводит к значительному увеличению суммарной биомассы, тогда как средний объём клеток светящихся видов снижается до минимальных значений [117]. Также в этот период происходит массовое развитие гетеротрофной динофлагелляты *Noctiluca scintillans* (Macartney, 1810) Kofoid et Swezy, 1921 и *Oithona similis* Claus, 1866 [49].

Количество светящихся видов планктона в верхнем слое повысилось за счёт эпипланктонных форм [129] за счёт чего увеличилась интенсивность свечения, которая возросла до значения, равного 0,37 от максимальной сезонной величины (рис. 3.2) [83,85]. С увеличением глубины происходит снижение численности светящегося планктона и на глубине 30–40 м интенсивность свечения уменьшилась в весенний период в 3 раза по сравнению с февральскими значениями (рис. 3.3) [85, 89].

В Севастопольской бухте на станциях № 2 и № 3, в весенний период прогрев по всей толще воды проходит интенсивнее. Средняя температура в Севастопольской бухте на 2,2⁰С выше, чем в открытой части моря. Солёность в среднем на 0,3 ‰ меньше, чем на ст. № 1. При нарастании поступления

пресных вод в весенний период происходит ускоренное распреснение бухты. При этом средняя солёность в бухте уменьшается [37, 91, 108].

Интенсивность поля биолюминесценции в поверхностном слое на ст. № 2 (б. Константиновская) увеличивается, достигая к концу мая значения близкого к максимальному сезонному (рис. 3.2) [85, 89]. В поверхностном слое на ст. № 3 (б. Голландия) интенсивность в мае возрастает не так значительно, как на ст. № 2, достигая лишь уровня 0,1 от сезонного максимума. За счёт незначительной глубины и относительно чистой акватории [50,91] интенсивность поля биолюминесценции в верхнем слое б. Константиновская в 1.6 раз выше, чем в открытой части моря и в 4,6 раза выше, чем в б. Голландия. В придонном слое акватории (рис. 3.3) на траверсе б. Круглая интенсивность поля биолюминесценции к маю уменьшается, а в Севастопольской бухте – увеличивается [89].

В акватории на траверсе б. Круглая постепенный прогрев водной толщи при переходе к летнему периоду вследствие возникающей температурной стратификации вод затрудняет процессы вертикального обмена и вынос к поверхности биогенных веществ. Светящиеся организмы уходят в ниже лежащие области с оптимальной для них температурой, расположенной в зоне температурного скачка (для большинства светящихся видов оптимальная температура близка к 14,0–22,0⁰С) [9, 34. 115,129].

В летний период клетки были крупнее в термоклине, чем у поверхности. При этом их численность существенно отличалась по слоям в теплый период (до 100 раз) и была выше в слое термоклина. В этом слое условия летом более благоприятные для развития динофлагеллят благодаря тому, то градиент плотности создает эффект «жидкого дна», поддерживающий относительно более крупные клетки [96].

В наиболее жаркие месяцы лета (июль-август) в вертикальной структуре наблюдался 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 это

время максимальные значения биолюминесценции формировались в основном за счет увеличения клеток *N. fusus* (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009, которые имели объемы значительно меньше, чем в зимний период [96]. Летние месяцы (июль-август) характеризуются массовым развитием светящегося гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz [79].

В Севастопольской бухте с июня по август интенсивный прогрев всей толщи воды привел к тому, что слой температурного скачка отсутствовал. Интенсивность поля биолюминесценции в поверхностном слое на ст. № 2 и на ст. № 3 были в 2–3 раза выше, чем на траверсе б. Круглая. В придонном слое интенсивность поля биолюминесценции на ст. № 2 и ст. № 3 были незначительными, в то время как на траверсе б. Круглая она увеличилась к августу в 6 раз [89].

В начале осени (сентябрь) на траверсе б. Круглая еще сохраняется теплая устойчивая погода со слабыми ветрами и небольшим волнением. Характер вертикального изменения интенсивности поля биолюминесценции практически такой же, как и в летние месяцы. Максимальное значение интенсивности поля биолюминесценции наблюдалось в сентябре в слое максимального градиента температуры на глубине 32 м [89].

Для позднее-осеннего периода характерно постепенное охлаждение поверхностных вод, что приводит к возникновению конвективного перемешивания. Вследствие этого температурный скачок несколько размывает и планктонные сообщества начинают смешиваться. К ноябрю устанавливается слабая неустойчивая вертикальная температурная стратификация, которая легко разрушается ветро-волновым перемешиванием, и сменяется гомотермией [91, 95]. В глубоководном слое уровень интенсивности поля биолюминесценции в эти месяцы был в среднем в 5–6 раз меньше по сравнению с поверхностным 5-ти метровым слоем [89].

В осенний период наблюдается как интенсивное развитие светящихся мелкоклеточных форм *L. polyedrum* (Stein, 1883) Dodge, 1989., (средний

объём клеток 11.500 мк^3), так и обилием более крупного вида *N. furca* (Ehrenberg) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia, 2009 (средний объём клеток около 50.000 мк^3), что обусловило увеличение биомассы светящихся видов до $58 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) [117]. После осенней вспышки наблюдается период зимней стагнации, который сопровождается снижением видового богатства и всех количественных показателей светящихся динофлагеллят [117]. Также в этот период в пробах присутствуют *Noctiluca scintillans* (Macartney, 1810) Kofoid et Swezy, 1921 и *Oithona similis* Claus, 1866 [49]. В сентябре-октябре следует отметить период массового развития *Beroe ovata* Mayer, 1912, который вносит существенный вклад в ПБ осеннего периода [79].

На станциях № 2 и № 3 в октябре–ноябре наблюдалось уже практически однородное распределение температуры по вертикали с постепенным её снижением к ноябрю. Наибольшие значения интенсивности поля биолюминесценции регистрировались в этот период в поверхностном слое. Максимальная интенсивность поля биолюминесценции наблюдалась в октябре, а к ноябрю интенсивность поля биолюминесценции уменьшилась почти в 1,5 раза (рис. 3.2) [85,89].

Если общие черты сезонных изменений интенсивности поля биолюминесценции в поверхностном слое в Севастопольской бухте мало отличались от интенсивности поля биолюминесценции открытого моря на траверсе б. Круглая, то сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции в глубоководном слое открытой части моря существенно отличается от сезонных процессов в придонном слое закрытой акватории (Севастопольская бухта) [89].

Общий ход сезонных изменений интенсивности поля биолюминесценции в придонном слое Севастопольской бухты на ст. № 2 и № 3 показан на рис. 3.3 [85,89]. Сезонная динамика характеризуется невысоким уровнем интенсивности поля биолюминесценции, максимальное значение отмечено в мае в б. Константиновская (ст. № 2), это в 4,5 раза меньше, чем интенсивность поля биолюминесценции в этой бухте в

поверхностном слое. Средние сезонные данные отражают незначительные увеличения интенсивности поля биолюминесценции зимой (февраль), весенний максимум в мае и небольшое осеннее увеличение интенсивности, приходящееся на октябрь месяц. Уже к ноябрю отмечается значительный спад интенсивности поля биолюминесценции [89].

В открытой акватории на траверсе б. Круглая в глубоководном слое в течение года был зарегистрирован один максимум интенсивности поля биолюминесценции в сентябре месяце. Этот максимум в 3 раза выше, чем интенсивность поля биолюминесценции в этот же месяц в поверхностном слое, и является абсолютным максимумом интенсивности поля биолюминесценции в исследуемый период [89].

Чтобы охарактеризовать уровень связи сезонной изменчивости интенсивности поля биолюминесценции в поверхностном и глубинном слоях открытой и закрытой акваторий моря в районе г. Севастополя использовали коэффициент парной корреляции (формула 2.2) [107]:

При расчёте коэффициентов парной корреляции для станций № 1, № 2, № 3 были получены следующие результаты [85]:

Поверхностный слой:

Ст. № 1 – № 2, $r_{1-2} = 0.63$;

Ст. № 1 – № 3, $r_{1-3} = 0.56$;

Ст. № 2 – № 3, $r_{2-3} = 0.83$.

Глубинный (придонный) слой:

Ст. № 1 – № 2, $r_{1-2} = 0.37$;

Ст. № 1 – № 3, $r_{1-3} = 0.44$;

Ст. № 2 – № 3, $r_{2-3} = 0.74$.

Из полученных результатов видно, что сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции в поверхностном слое на разных станциях внутри закрытой акватории (ст. № 2 – б. Константиновская и ст. № 3 б. Голландия), расположенных в Севастопольской бухте, имеют близкий характер, – коэффициент корреляции $r_{2-3} = 0.83$ [85].

В тоже время сравнение сезонных изменений интенсивности поля биолюминесценции в поверхностном слое открытой акватории (ст. № 1, траверз б. Круглая) с закрытой акваторией (ст. № 2, б. Константиновская и ст. № 3, б. Голландия) показало практически идентичные величины средней корреляционной связи – $r_{1-2} = 0.63$; $r_{1-3} = 0.56$ [85].

На станциях, расположенных в б. Севастопольская (№ 2 и № 3) в придонном слое наблюдается достаточно тесная корреляционная связь ($r_{2-3} = 0.74$), причем на ст. № 2 (б. Константиновская) на процессы биолюминесценции влияет обмен с открытой частью побережья, а на ст. № 3 (б. Голландия) – распреснение вод, связанное со стоком реки Чёрная. На наш взгляд, это влияние не столь значительно, как влияние сезонных изменений температуры и видового состава биолюминесцентофитов [85].

В тоже время сравнение сезонных изменений интенсивности поля биолюминесценции в глубинном (придонном) слое открытой и закрытой акватории показало несхожесть сезонного характера изменения интенсивности биолюминесценции (коэффициенты корреляции ($r_{1-2} = 0.37$; $r_{1-3} = 0.44$), связанных с различным термохалинным характером этих регионов [85].

Для открытой акватории (ст. № 1, траверз б. Круглая) после анализа и статистической обработки данных была получена корреляционная связь в верхнем 10-ти метровом слое между интенсивностью поля биолюминесценции и температурой (коэффициент корреляции $r = -0,61$), а также корреляционная связь между интенсивностью поля биолюминесценции и соленостью ($r = 0,60$) (рис. 3.4) [26]. В слое 20 – 30 м зарегистрирована корреляционная связь между интенсивностью поля биолюминесценции и температурой ($r = 0,60$), интенсивностью поля биолюминесценции и соленостью ($r = -0,56$) (рис. 3.5) [26]. В слое 30 – 40 м нами также вычислена корреляционная связь между интенсивностью поля биолюминесценции и температурой ($r = 0,65$), и между интенсивностью поля биолюминесценции и соленостью ($r = -0,62$) (рис. 3.6) [26].

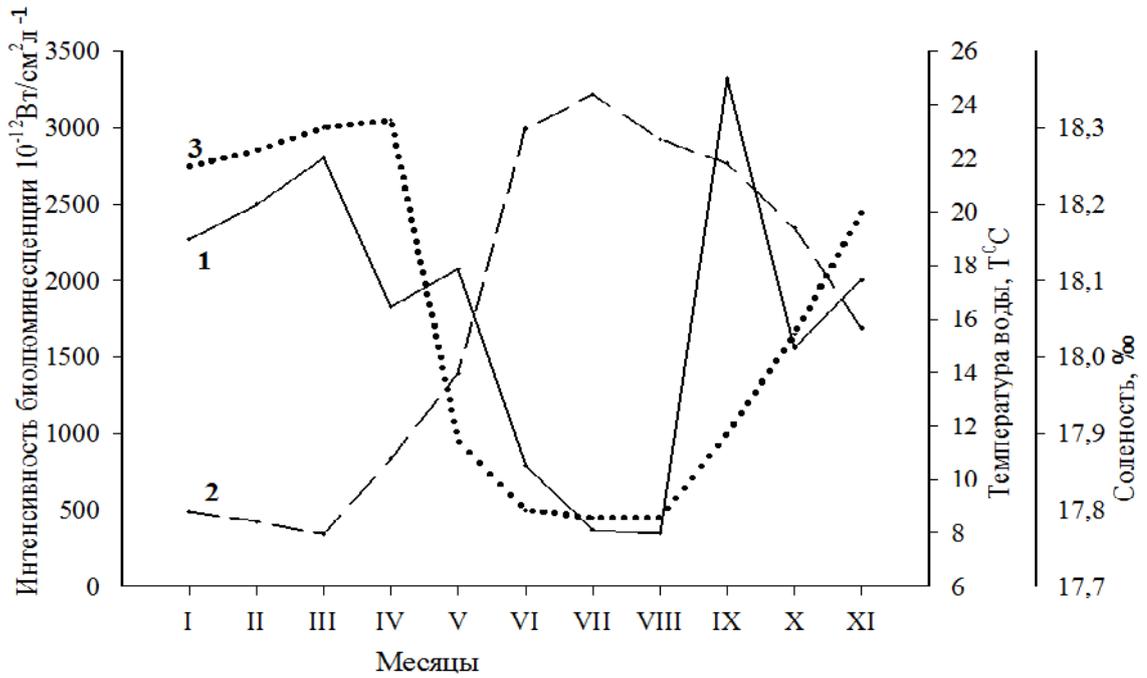


Рис. 3.4 Сезонная вариабельность интенсивности поля биолуминесценции (1), температуры (2) и солености (3) в верхнем 10-ти метровом слое воды на траверзе бухты «Круглая».

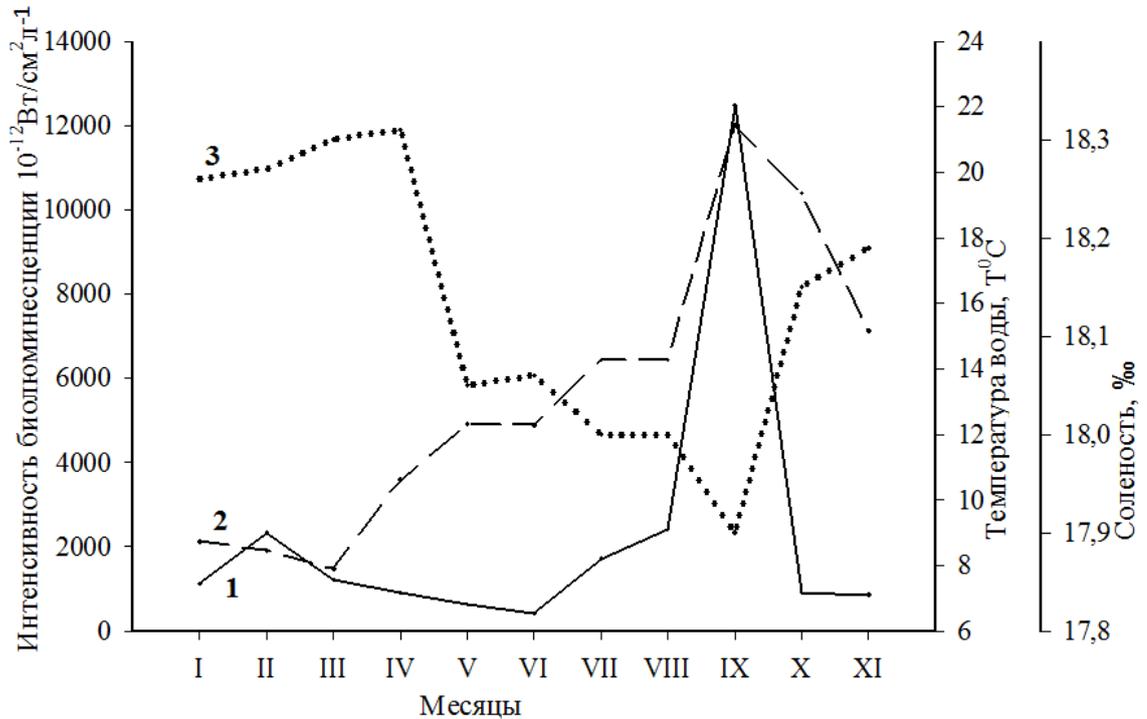


Рис. 3.5. Сезонная вариабельность интенсивности поля биолуминесценции (1), температуры (2) и солености (3) на глубинах 20 – 30 м на траверзе бухты «Круглая».

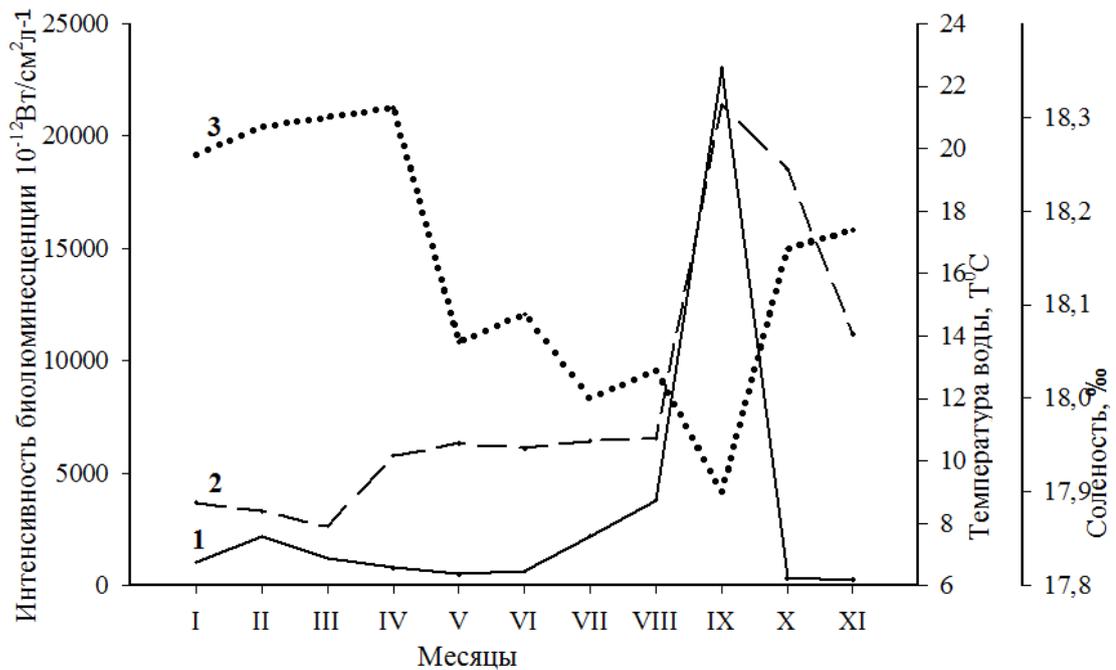


Рис. 3.6. Сезонная вариабельность интенсивности поля биолуминесценции (1), температуры (2) и солёности (3) на глубинах 30-40 м на траверзе бухты «Круглая».

Оценку достоверности полученных значений коэффициента корреляции проводили по формуле 2.3 определения средней ошибки, применяемой в тех случаях, когда количество измерений мало ($n < 30$) [107].

Для расчета t распределения по Стьюденту применили формулу 2.4. [107]. Поскольку исследования проводились в течение 11 месяцев, $n = 11$.

Для верхнего слоя 0 – 10 м также был рассчитан коэффициент корреляции между интенсивностью поля биолуминесценции и температурой. Коэффициент корреляции получили равным $r = -0,61$.

Подставив в формулу (2.4.) числовые значения получаем:

$$t = \frac{0,61 \cdot \sqrt{11}}{\sqrt{1 - 0,61^2}} = 2,309$$

По таблицам площади кривой вероятностей по Стьюденту в пределах $\pm t$ для малого числа наблюдений [107] для полученных значений $t = 2,309$ и $n = 11$ находим, что вероятность полученного значения корреляции равна 0,955, т.е. уровень значимости оказывается равен 0,045.

Для биологических исследований в качестве приемлемого принимается уровень значимости равный 0,05. В этом случае надежность полученного коэффициента корреляции достаточна.

Полученные значения коэффициента корреляции и результаты оценки достоверности для различных глубин при рассмотрении корреляционной связи между интенсивностью поля биолюминесценции и температурой, а также интенсивностью поля биолюминесценции и соленостью приведены в таблицах 3.1 и 3.2 [26].

Таблица 3.1

Коэффициенты корреляции и уровни значимости для интенсивности поля биолюминесценции и температуры

Глубина, м	Коэффициент корреляции	Количество месяцев	Критерий значимости по Стьюденту t	Уровень значимости
0 – 10	- 0,61	11	2,309	0,045
21 – 30	0,60	11	2,25	0,049
31 – 40	0,65	11	2,566	0,03

Таблица 3.2

Коэффициенты корреляции и уровни значимости для интенсивности поля биолюминесценции и солености

Глубина, м	Коэффициент корреляции	Количество месяцев	Критерий значимости по Стьюденту t	Уровень значимости
0 – 10	0,60	11	2,25	0,049
21 – 30	-0,56	11	2,028	0,071
31 – 40	-0,62	11	2,371	0,039

Таким образом, исследования особенностей вертикальной структуры интенсивности поля биолюминесценции при изменении глубины (с шагом 10 м) на траверзе бухты «Круглая» показало, что имеется корреляционная связь между интенсивностью поля биолюминесценции и температурой, а также интенсивностью поля биолюминесценции и соленостью. Уровень корреляционной связи определен нами как средний – коэффициент корреляции лежит в пределах 0,56 – 0,65. Сопоставление количественных оценок вертикальной структуры поля биолюминесценции и гидрофизических характеристик свидетельствует о дифференциации структурных показателей в верхнем слое (0 – 10 м) и в слоях 21 – 30 м и 31 – 40 м [26].

Сезонные процессы, проходящие в поверхностных слоях неритической зоны, существенно отличаются от таковых в глубинных слоях. Максимальная интенсивность поля биолюминесценции в поверхностном слое наблюдалась в сентябре – октябре, как в открытой, так и закрытой акваториях прибрежных вод Севастополя. В глубинном слое максимальная интенсивность поля биолюминесценции наблюдается в открытой акватории моря на глубинах расположенных ниже слоя термоклина. Интенсивность поля биолюминесценции в придонном слое бухты в этот период примерно на один – два порядка ниже, чем в открытой акватории.

Сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции в поверхностном слое разных районов внутри Севастопольской бухты характеризуются достаточно высокой корреляционной связью ($r = 0.83$). Сезонная изменчивость биолюминесценции в поверхностном слое открытой и закрытой акваторий в районе г. Севастополя имеют среднюю корреляционную связь ($r = 0.56 - 0.63$), что свидетельствует о различных механизмах ее формирования.

Исследования особенностей вертикальной структуры интенсивности поля биолюминесценции при изменении глубины (с шагом 10 м) на траверзе бухты «Круглая» показали, что зарегистрирован средний уровень (0.56 – 0.65) корреляционной связи между интенсивностью поля биолюминесценции

и температурой, а также интенсивностью поля биолюминесценции и соленостью.

Сопоставление количественных оценок вертикальной структуры поля биолюминесценции и гидрофизических характеристик свидетельствует о дифференциации структурных показателей в верхнем слое (0 – 10 м) и в слоях 21 – 30 м и 31 – 40 м.

3.2. Структуризация внутригодовой изменчивости поля биолюминесценции методами многомерного статистического анализа

Применение методов многомерного статистического анализа для исследования количественных закономерностей внутригодовой изменчивости интенсивности поля биолюминесценции дает возможность структурировать информацию, полученную на основе многочисленных экспериментальных исследований, обнаружить внутренние связи между процессами, протекающими в наблюдаемых совокупностях и выявить общие закономерности развития гидробионтных сообществ [19, 51, 71].

При проведении структуризации сезонных изменений интенсивности поля биолюминесценции использовали агломеративно-иерархический метод группировки кластерного анализа. Этот метод предполагает последовательное объединение групп в кластеры по степени их близости друг к другу. В этом случае кластерное решение представляет собой иерархическую структуру вложенных друг в друга кластеров [19, 51, 71].

В качестве меры сходства групп биолюминесцентных использовали манхэттенское расстояние, определяемое по формуле 2.5 [51, 71].

При проведении кластеризации использовали метод Варда (Ward) [19, 51, 71, 205]. Этот метод позволил вначале каждую группу представить в виде отдельного кластера. Затем находится минимальное расстояние между парами кластеров, которые объединяются в единый кластер, после чего процесс объединения кластеров повторяется. Метод Варда для оценки расстояний между кластерами использует методы дисперсионного анализа. В качестве расстояния $dis(Y, X)$ между кластерами X и Y берется прирост суммы квадратов расстояний объектов до центров кластеров, получаемый в результате их объединения, формула 2.6 [71, 205].

Метод Варда минимизирует сумму квадратов для любых двух (гипотетических) кластеров, которые могут быть сформированы. На каждом шаге объединяются такие два кластера, которые приводят к минимальному

увеличению внутригрупповой суммы квадратов расстояний. Этот метод направлен на объединение близко расположенных кластеров и имеет тенденцию к нахождению (или созданию) кластеров приблизительно равных размеров. Метод является достаточно эффективным для относительно небольших совокупностей данных [51, 71, 205] и поэтому применим для структуризации внутригодовой изменчивости интенсивности поля биолюминесценции [30, 87, 88].

При проведении кластерной структуризации сезонной изменчивости интенсивности поля биолюминесценции на первом этапе на основе проведенного выше анализа было выделено шесть отдельных монокластеров (групп) [89].

В открытой части моря (ст. № 1) выделено две группы сезонных изменений интенсивности поля биолюминесценции: в поверхностном и глубинном слоях. В закрытой акватории моря (в б. Севастопольская) было выделено четыре группы сезонных изменений интенсивности поля биолюминесценции, наблюдаемых в поверхностном и придонном слоях соответственно на станциях № 2 (б. Константиновская) и № 3 (б. Голландия) [89].

На втором этапе кластеризации сравнивались сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции в выделенных слоях и по формуле (2.5) рассчитывались матрицы расстояний между группами, после чего исходные группы (кластеры) группировались агломеративно-иерархическим методом с использованием соотношения (2.6).

На рис. 3.7. изображена полученная дендрограмма кластеризации сезонных изменений процессов интенсивности поля биолюминесценции и указаны межкластерные расстояния [89].

На дендрограмме хорошо виден процесс агломерации (слияние отдельных групп в единый окончательный кластер). Для каждого узла в дендрограмме (там, где формируется новый кластер) можно видеть величину

расстояния, для которого соответствующие группы связываются в новый объединяющий кластер [89].

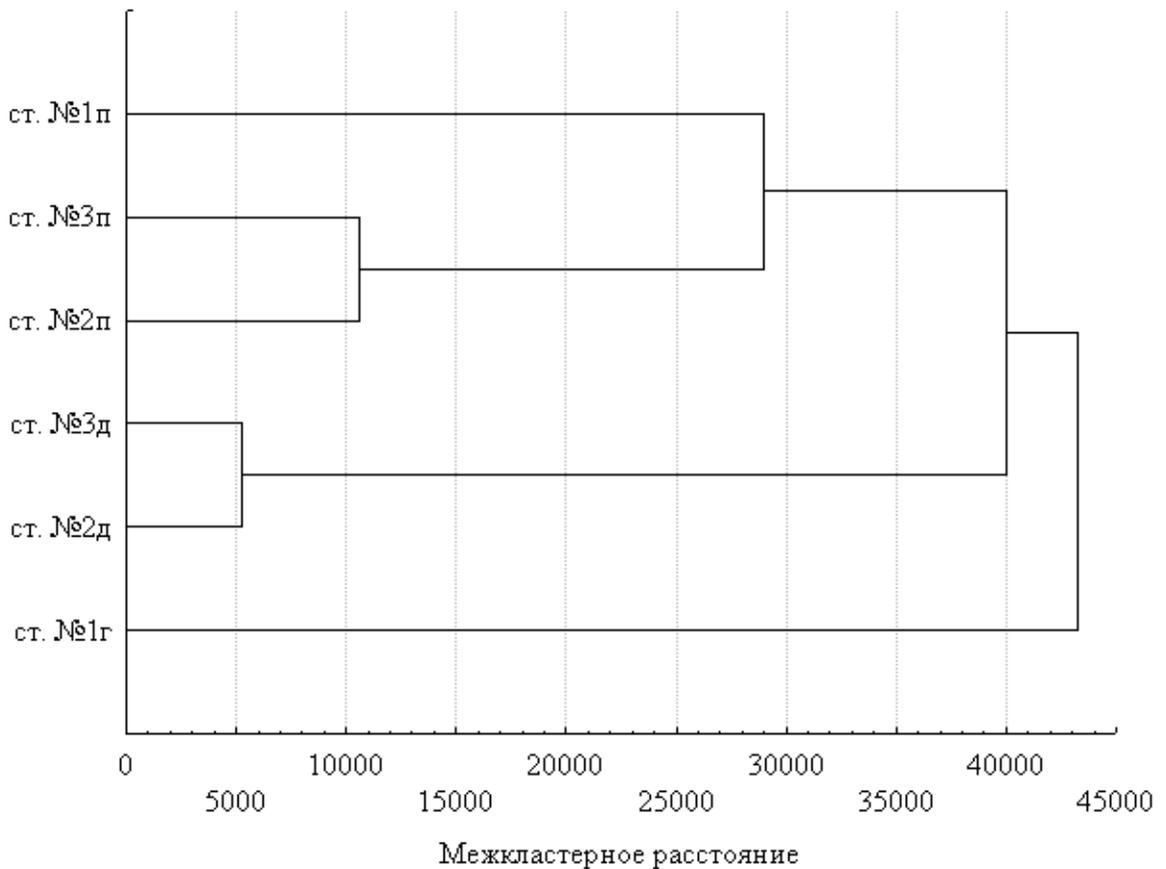


Рис.3.7. Дендрограмма кластеризации и межкластерные расстояния

Минимальное межкластерное расстояние наблюдается в придонном слое на станциях № 2 и № 3 (на рис. 3.4 они обозначены, как ст. № 2д и ст. № 3д), то на дендрограмме образованный этими станциями новый кластер имеет минимальное межкластерное расстояние [89].

Далее в единый кластер объединяются сезонные процессы интенсивности поля биолюминесценции наблюдаемые в поверхностном слое на ст. № 2 и № 3 (на рис. 3.3 они обозначены как ст. № 2п и ст. № 3п) [89].

На следующем шаге происходит объединение кластера, полученного на втором шаге (процессы изменения интенсивности поля биолюминесценции наблюдаемые в поверхностных слоях в Севастопольской бухте ст. № 2п и ст. № 3п) с кластером ст. № 1п. [83, 89].

Дальнейшее объединение кластера процессов интенсивности поля биолюминесценции наблюдаемых в поверхностном слое на ст. № 1п, № 2п и № 3п с процессами интенсивности поля биолюминесценции, наблюдаемыми в придонном слое на ст. № 2д и ст. № 3д, происходит при достаточно большом межкластерном расстоянии равном 40000 (см. рис. 3.7). Резкий скачок от кластера, образованного группами ст. № 2д и ст. № 3д, к точке объединения свидетельствует о несхожести этих кластеров и поэтому дальнейшая агломерация не имеет смысла [89].

Таким образом, из рис. 3.7 следует, что сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции в глубинном слое в открытой акватории моря на траверсе б. Круглая сильно отличаются от остальных групп и представляет собой монокластер объединяющийся на последнем шаге со всеми другими в один кластер. На дендрограмме, отражающей процесс агломерации, видно, что на последнем шаге итерации дальнейшее объединение кластеров не имеет смысла, поскольку большое расстояние между кластерами (около 43224) показывает их несхожесть [89].

Таким образом, методами многомерного статистического анализа данных показано различие процессов сезонной вариабельности биолюминесценции в поверхностных и глубинных слоях исследуемого региона. Выявлена важная роль термохалинных характеристик водной среды в сезонной изменчивости вертикальной структурированности параметров поля биолюминесценции неритической зоны.

РАЗДЕЛ IV

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В ЧЁРНОМ МОРЕ

Исследование циркадной динамики жизненных ритмов биолюминесценто́в имеет важное значение для выявления общих закономерностей в суточной ритмике поля биолюминесценции. Известно, что различные фракции планктона (бактерио-, фито-, мезозоо- и макрозоопланктон) играют разную роль в изменении интенсивности поля биолюминесценции в течение суток [5, 102]. Так, Э.П. Битюков [11] отметил флюктуации характеристик поля биолюминесценции на различных горизонтах на протяжении ночи как по интенсивности, так по числу составляющих его вспышек. Рядом авторов было отмечено фотоингибирование биолюминесценции в Чёрном море в светлое время суток в верхних слоях [118, 129, 134]. В работе Ю. Н. Токарева [129] приводятся региональные коэффициенты суточной динамики интенсивности поля биолюминесценции (коэффициенты превышения ночного над дневными уровня свечения).

Однако, какой-либо информации о закономерностях отмеченных изменений сделано не было. Возможно, это было связано с тем, что измерения не охватывали весь темный период суток и всю водную толщу, а также были проведены с большим временным интервалом между измерениями. Поэтому одной из важных задач стало исследование закономерностей изменения интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток, а также проведение анализа и оценка факторов, влияющих на эти процессы в прибрежных водах Черного моря.

4.1. Закономерности variability интенсивности поля билюминесценции прибрежных вод Чёрного моря

Исследования вертикальной структуры интенсивности поля билюминесценции в 67-м рейсе научно-исследовательского судна «Профессор Водяницкий» 19—20 октября 2010 года провели методом многократного батифотометрического зондирования толщи воды, используя гидробиофизический комплекс «Сальпа-М» [94]. Глубины в открытой акватории Черного моря у западных берегов Крыма на траверзе б. Круглая, где проводились исследования, составляли около 70 м ст.1. (рис. 2.2). На станции с 17 ч 19.10.2010 г. до 6 ч 20.10.2010 г. проведено по 10 зондирований каждый час с интервалом 2 мин, что позволило получить усредненные данные интенсивности поля билюминесценции по каждому часу темного времени суток.

Статистическая обработка результатов экспериментальных исследований производилась согласно разработанной нами методике, в основу которой был положен кластерный анализ [19]. Суть предложенной методики состоит в том, что для оценки характера изменения интенсивности поля билюминесценции на разных водных горизонтах в темное время суток и ее связи с биотическими и абиотическими факторами, всю толщу воды от 0 до 60 м разбили на 5-метровые слои по глубине. В результате было выделено двенадцать отдельных монокластеров, образованных выделенными слоями 0—5 м, 5—10 м, 10—15 м, ... , 55—60 м [84, 179].

Далее для каждого из слоев (кластеров) была определена суточная динамика интенсивности поля билюминесценции и проводилась группировка кластеров агломеративно-иерархическим методом. Этот метод группировки кластерного анализа был выбран потому, что он позволяет проводить последовательное объединение водных слоев в кластеры по степени их близости друг к другу. Кластерное решение в этом случае

представляет собой иерархическую структуру вложенных друг в друга кластеров [84, 179].

В качестве меры сходства характера изменений интенсивности поля биолюминесценции, проходящих в различных слоях водной толщи, использовали манхэттенское расстояние, определяемое по формуле 2.5 [71].

При проведении кластеризации использовали метод Варда [205], позволяющий представить в виде отдельных кластеров параметры биолюминесценции в различных слоях водной толщи. В качестве расстояния $dis(Y, X)$ между кластерами X и Y использовали прирост суммы квадратов расстояний объектов до центров кластеров, получаемый в результате их объединения, формула 2.6 [71, 205].

Это позволило минимизировать внутригрупповую сумму квадратов расстояний для любых двух вновь формируемых кластеров, так как на каждом шаге объединяются такие два близко расположенные кластера, которые приводят к минимальному увеличению внутригрупповой суммы квадратов расстояний.

На рис. 4.1 изображена последовательность группировки водных слоев агломеративно-иерархическим методом с использованием соотношения (2.6).

На дендрограмме хорошо виден процесс агломерации (слияние отдельных водных слоев в единый окончательный кластер). Для каждого узла в дендрограмме (там, где формируется новый кластер) указана внутригрупповая сумма квадратов расстояний, при которой соответствующие водные слои связываются в новый объединяющий кластер [84, 179].

В результате агломерации получено два независимых кластера: — верхний, объединяющий слой 0—35 м и глубоководный — 35—60 м. На последнем шаге итерации большое расстояние между двумя итоговыми кластерами (внутригрупповая сумма квадратов расстояний более чем в три раза превышает расстояния объединения на предыдущем шаге итерации)

показывает их несхожесть, что исключает целесообразность дальнейшего объединения кластеров [84, 179].

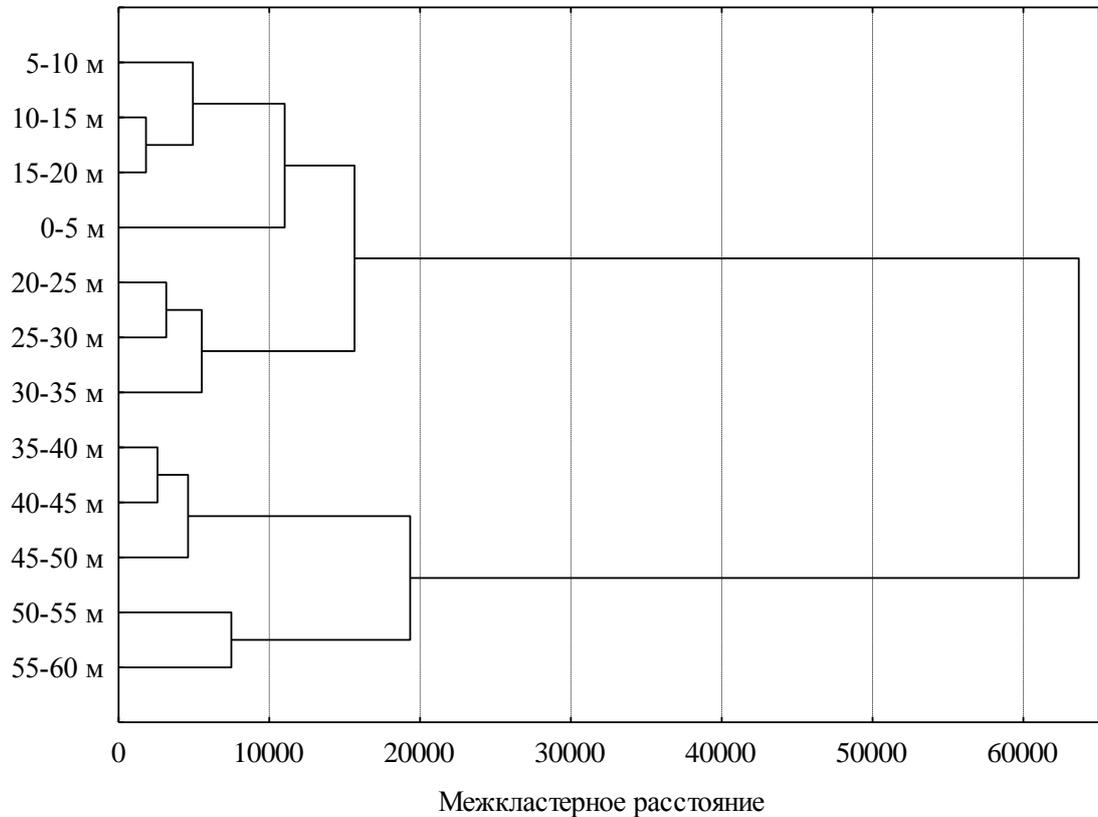


Рис. 4.1. Дендрограмма кластеризации водных слоев и межкластерные расстояния

Экспериментальные результаты по динамике интенсивности поля биolumинесценции в темное время суток в выделенных кластерах изображены на рис. 4.2. Интенсивность поля биolumинесценции изображена послойно, с толщиной слоя 5 метров. Из представленного иллюстративного материала видно, что динамика интенсивности поля биolumинесценции верхнего кластера (0 – 35 м) существенно отличается от глубоководного (35 – 60 м) [84, 179].

Рассмотрение динамики интенсивности поля биolumинесценции в верхнем слое показало хорошо выраженную периодичность нарастания и убывания интенсивности свечения биolumинесцентных (рис. 4.2 *a*). Колебания интенсивности поля биolumинесценции в верхнем слое имеют характер

трехвершинной кривой с максимумами в 19 ч, 23—24 ч и 3 ч при минимумах в 20 ч, 1 ч и 5—6 часов. Следует отметить, что интенсивность поля биолюминесценции в 3 ч утра была в 1,5 раз выше, чем в 19 ч вечера и в 1,2 раза выше, чем в 23—24 ч ночи [84, 179].

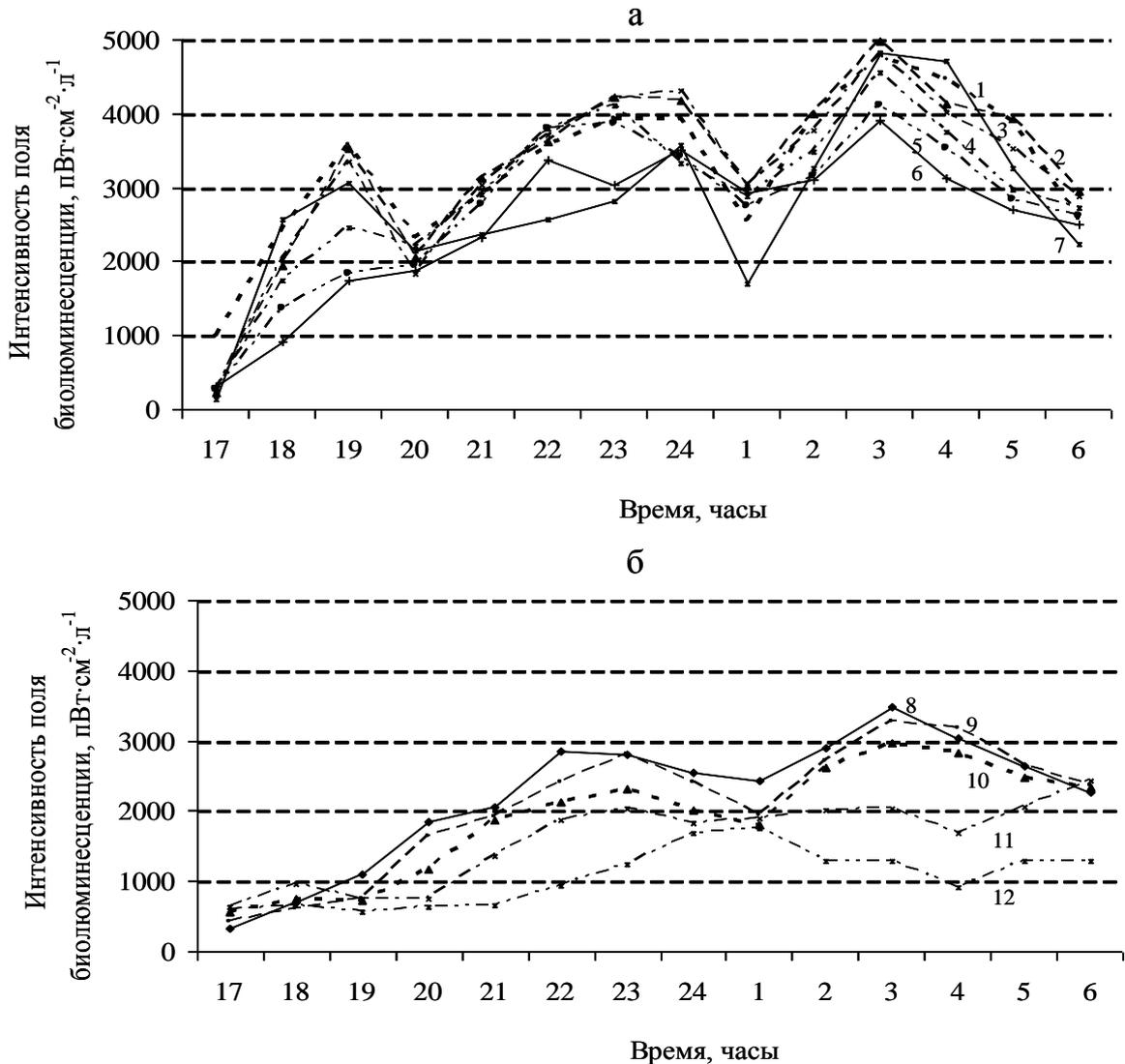


Рис. 4.2. Суточные изменения интенсивности поля биолюминесценции: *а* — в верхнем слое: 1 — 0–5 м; 2 — 5–10 м; 3 — 10–15 м; 4 — 15–20 м; 5 — 20–25 м; 6 — 25–30 м; 7 — 30–35 м; *б* — в глубоководном слое: 8 — 35–40 м; 9 — 40–45 м; 10 — 45–50 м; 11 — 50–55 м; 12 — 55–60 м

В глубоководном слое (рис. 4.2 *б*) динамика интенсивности поля биолюминесценции имеет значительно менее выраженные экстремумы

интенсивности свечения. Интенсивность поля биолюминесценции на глубине более 35 м в исследуемый период была в 1,5 – 2 раза меньше, чем в верхнем 35-метровом слое [84, 179].

Расчеты показали [107], что статистическая вероятность достоверности различий суточных изменений интенсивности поля биолюминесценции в верхнем и нижнем слоях составляет 89%.

Резкие изменения интенсивности поля биолюминесценции в верхнем слое, по нашему мнению, связаны с особенностями функционирования планктонных сообществ, в частности, зоопланктона на этих глубинах. Действительно, исследованная нами динамика изменений интенсивности поля биолюминесценции в течение темного время суток во многом совпадает с суточным ритмом питания зоопланктона.

Рядом авторов [47, 58, 68, 73, 90, 100] установлено, что в суточных изменениях численности фито- и зоопланктона в Чёрном море существует определенная периодичность, зависящая от комплекса факторов.

Отсюда можно предположить связь ночного ритма интенсивности поля биолюминесценции с питанием зоопланктона. Согласно данным Т.С. Петипа [100] в слое 10 – 25 м все стадии *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 и *Calanus helgolandicus* Claus, 1863 потребляли основную часть суточного рациона вне зависимости от сезона преимущественно в ночное время. В работах [45, 49, 123] авторы подтверждают присутствие *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 и в современных пробах.

Проведенные ранее наблюдения [5, 44, 47, 58, 65, 68, 73, 97, 101, 102] в разных районах Черного моря в различные сезоны и годы, при весьма разнообразных гидрологических и метеорологических условиях выявили схожие особенности в суточном ритме количественных изменений планктона.

Наблюдения за питанием копепод в различные сезоны года, в течение суток, на разных глубинах, проведенные Т.С. Петипа [100] и С.А. Пионтковским [101] на примере *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 и *Paracartia*

latisetosa Kritchagin, 1873, показали, что в интенсивности питания этих видов на протяжении суток наблюдалось два максимума, один из которых приходился на 1—2 ч ночи. При этом другие авторы [45, 49, 123] подтверждают наличие *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 и в современных пробах. В работе [45] отмечено, что численность черноморской акарции *Paracartia latisetosa* Kritchagin, 1873 в 1970-е годы существенно уменьшилась, а в дальнейшем этот вид вообще перестал попадаться в пробах.

Е. П. Делало [47] и Е. В. Павлова [97], изучая питание *Paracalanus parvus* (Claus, 1863) и *Penilia avirostris* (Dana, 1852), выявили, что у этих рачков также наблюдается хорошо выраженная суточная ритмика питания, характеризуемая двухвершинной кривой. При этом у *Paracalanus parvus* (Claus, 1863) пик интенсивности питания регистрировался в темное время суток (20 – 21 ч), а у *Penilia avirostris* (Dana, 1852) – в предутреннее время – в 5 – 6 ч. В современных работах [45, 49, 123, 185] авторы подтверждают наличие этих видов в пробах.

Сравнение результатов наших исследований с исследованиями этих авторов показывает, что на глубинах от 5—10 м до 25—30 м как ритм питания зоопланктона, так и интенсивность поля биолюминесценции характеризуются четко выраженными спадами и нарастаниями. В глубоководных слоях ритм питания зоопланктона и интенсивность поля биолюминесценции в темное время суток характеризуются незначительными колебаниями. На этих глубинах наблюдается незначительное нарастание интенсивности поля биолюминесценции при приближении к утреннему времени суток [84, 179].

С учётом трансформации видового состава мезозоопланктона прибрежных районов Черного моря за последние 30 лет [90] и приведенных выше материалов исследований суточной динамики питания зоопланктона, совпадение полученных нами результатов по вариабельности интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток с биологическими ритмами питания копепод не выглядит случайным.

Что касается суточной динамики численности фитопланктона, в том числе и светящегося, то она, по мнению многих исследователей [11, 44, 67, 68, 73], определяется, в первую очередь, соотношением темпа деления клеток фитопланктона и интенсивности выедания их зоопланктоном. Оба эти процесса протекают одновременно, их влияние практически равнозначно и поэтому они в значительной степени маскируют друг друга. Однако, достаточно незначительного нарушения равнозначности этих процессов, как это сразу отражается на численности фитопланктона и, соответственно, интенсивности поля биолюминесценции.

В отношении суточной ритмики деления клеток планктонных водорослей существуют разные мнения. Так, Л.А. Ланская [68], исследуя скорость деления клеток черноморского фитопланктона, пришла к выводу, что деление большинства видов динофлагеллят происходит круглосуточно, но максимальное количество делящихся клеток приходится на вечерние часы (18 – 19) и ночное время. Вместе с тем, А. В. Ковалёв [66] и Н. Г. Столбова с соавторами [122] выделяли для максимальной репродукции клеток ночные и предутренние часы.

Изложенные закономерности деления клеток фитопланктона на протяжении суток позволяют предположить, что появление в наших исследованиях первого пика интенсивности поля биолюминесценции в 19 ч, нарастание его интенсивности к 23—24 ч и образование третьего максимума биолюминесценции пелагиали в 3 ч (см. рис. 4.2) является результатом превалирования скорости деления светящихся клеток динофлагеллят над интенсивностью их выедания зоопланктоном в это время. Это согласуется с ранее высказанным предположением [127] о механизмах образования ночных максимумов поля биолюминесценции в морях Средиземноморского бассейна с той лишь разницей, что в условиях неритической зоны Черного моря влиянием вертикальных миграций зоопланктона можно пренебречь.

На это указывает и анализ гидрологических условий в период проводимых измерений. В октябре месяце на траверзе бухта Круглая еще

сохранялась теплая погода со слабыми ветрами и небольшим волнением. Ветер носил бризовый характер и скорость его составляла около $2 - 3 \text{ м} \cdot \text{сек}^{-1}$. Гидрологические условия в районе станции были относительно устойчивыми. Температура и соленость воды на глубинах от 0 до 60 м сохранялись неизменными на протяжении суток. Наибольшая амплитуда колебания температуры воды в темное время суток составляла 1°C (от $16,2$ до $17,3^\circ\text{C}$). Колебания солености на протяжении суток были ещё меньшими ($\pm 0,08\%$) при средней солености $17,73\%$. Таким образом, причиной выявленных нами особенностей variability интенсивности поля биолюминесценции в прибрежье г. Севастополя в темный период суток оказываются ритмы суточных биологических процессов в планктонных сообществах [84,179].

Таким образом, в течение темного времени суток в неритической зоне Черного моря выявлены 2 кластера с различной динамикой интенсивности поля биолюминесценции. В диапазоне глубин 0–35 м поле биолюминесценции характеризуется резкими нарастаниями (в 19 ч, 23–24 ч, 3 часа) и спадами (в 20 ч, 1 ч и 5–6 часов) интенсивности. Основными биотическими факторами, определяющими периодичность экстремумов в интенсивности поля биолюминесценции в неритической зоне Чёрного моря, являются интенсивность деления клеток фитопланктона в темное время суток и выедание его зоопланктонными организмами.

4.2. Выявление методом разложения в ряд Фурье биологических ритмов гидробионтных сообществ

На распределение гидробионтов в толще воды и их развитие влияют как биотические факторы (эндогенные ритмы, возраст, пол, размножение, миграции и т.д.), так и абиотические факторы (освещенность, температура, соленость, скорость течений и т.д.). Эндогенные суточные ритмы проявляются во многих физиологических процессах гидробионтов и обеспечивают возможность распределять во времени как светозависимые, так и темновые процессы, в частности, интенсивность питания, рост, репродукцию и др [166, 175].

В настоящей работе предпринята попытка с помощью преобразования Фурье выявить основные биологические ритмы гидробионтных сообществ и оценить их влияние на изменения интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток в прибрежных водах Черного моря (рис 2.2) [83].

Анализ амплитудно-временных характеристик изменения биолюминесценции проводили в верхнем слое, в котором более очевидно выражена периодичность нарастания и убывания интенсивности поля биолюминесценции [84, 88]. В качестве метода определения продолжительности периодов и амплитудно-фазовых характеристик интенсивности поля биолюминесценции использовали быстрое преобразование Фурье. Преобразование Фурье позволяет исходный временной процесс, представить в виде совокупности гармонических функций (спектральных составляющих) с различными периодами и амплитудами, в которых слагаемые расположены по убыванию их периодов, формула 2.7. Полученные спектральные составляющие образуют частотный спектр исходного временного ряда [18, 48, 64].

Для нахождения биологических ритмов, лежащих в основе процесса изменения интенсивности поля биолюминесценции в течение темного

времени суток, использовали временной ряд экспериментально найденной зависимости интенсивности поля билюминесценции (рис. 4.3.) [83].

Для нахождения спектральных составляющих, характеризующих изменения интенсивности поля билюминесценции, использовали преобразование Фурье. В результате были найдены периоды гармонических составляющих, коэффициенты a_j и b_j ряда Фурье, амплитуды гармоник и их начальные фазы (формула (2.7.)). Результаты спектрального анализа представлены в табл. 4.1. Физический смысл нулевой гармоники – среднее значение интенсивности поля билюминесценции за исследуемый период времени [83].

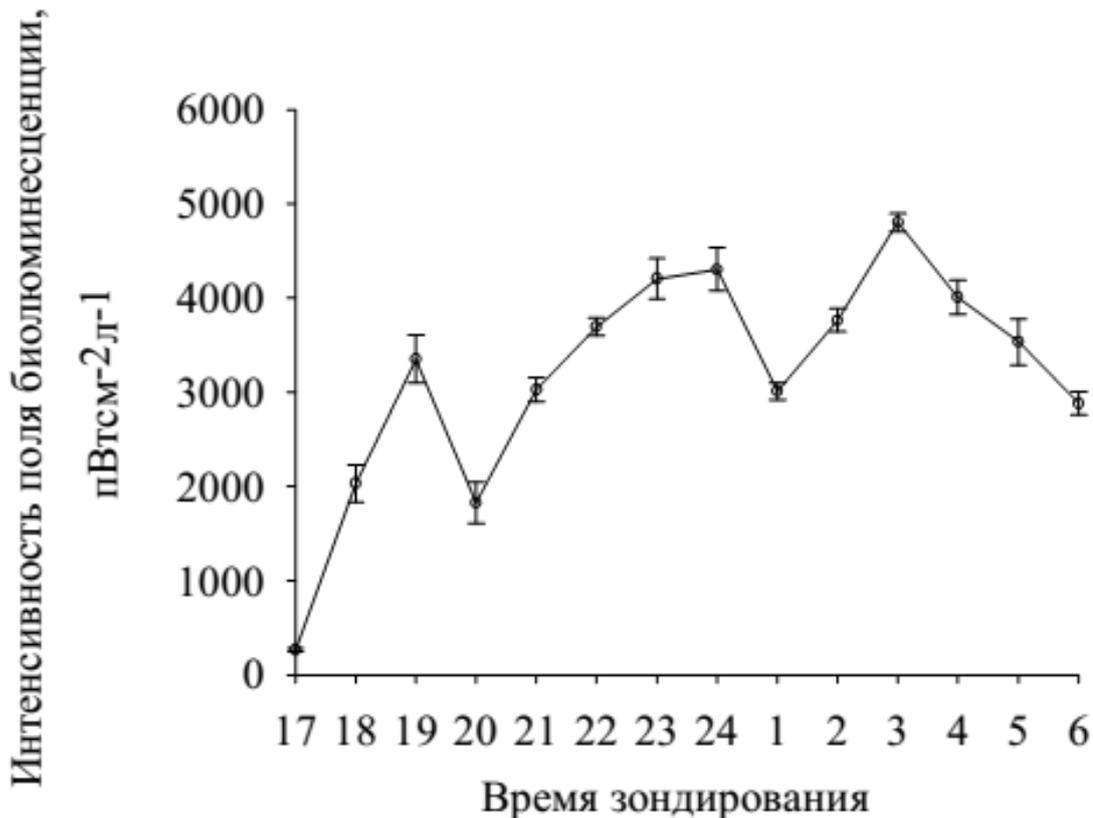


Рис. 4.3. Изменение интенсивности поля билюминесценции в темное время суток

По полученным данным была построена спектрограмма (рис. 4.4). Видно, что амплитуды разных спектральных составляющих отличаются

до 6 раз. Наибольшие амплитуды имеют первая, третья и пятая гармоники. Амплитуды этих гармоник соответственно равны: 839, 728 и 446 пВт·см⁻²·л⁻¹ [83].

Эти три гармонические составляющие (три биологических ритма) вносят основной вклад в изменения интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток. Поэтому остальные гармоники (биологические ритмы), вследствие их малой амплитуды, не учитывали в дальнейшем анализе [83].

Таблица 4.1

Результаты спектрального анализа экспериментальных данных [83]

Номер гармоники	Период, ч	Коэф., a_j	Коэф., b_j	Амплитуда гармоники, пВт·см ⁻² ·л ⁻¹	Начальная фаза, рад
0	–	–	–	3194,4	–
1	14,0	-813,7	202,7	838,6	-1,237
2	7,0	-308,8	91,1	322,0	-1,284
3	4,7	-224,0	693,0	728,3	-0,313
4	3,5	-187,9	-94,1	210,1	1,107
5	2,8	-437,1	-89,2	446,1	1,369
6	2,3	108,3	-131,0	170,0	-0,691
7	2,0	129,6	0	129,6	1,563

Аналитические выражения первой, третьей и пятой гармоник, полученные на основе выражения (2.7) и расчетных характеристик этих гармоник (табл. 4.1), имеют вид:

$$\begin{aligned}
 y_0 &= 839,0149 \cdot \cos(\omega t - 1,237) \\
 y_2 &= 322,0 \cdot \cos(\omega t - 1,284) \\
 y_5 &= 446,1 \cdot \cos(\omega t - 1,369)
 \end{aligned}
 \tag{4.1}$$

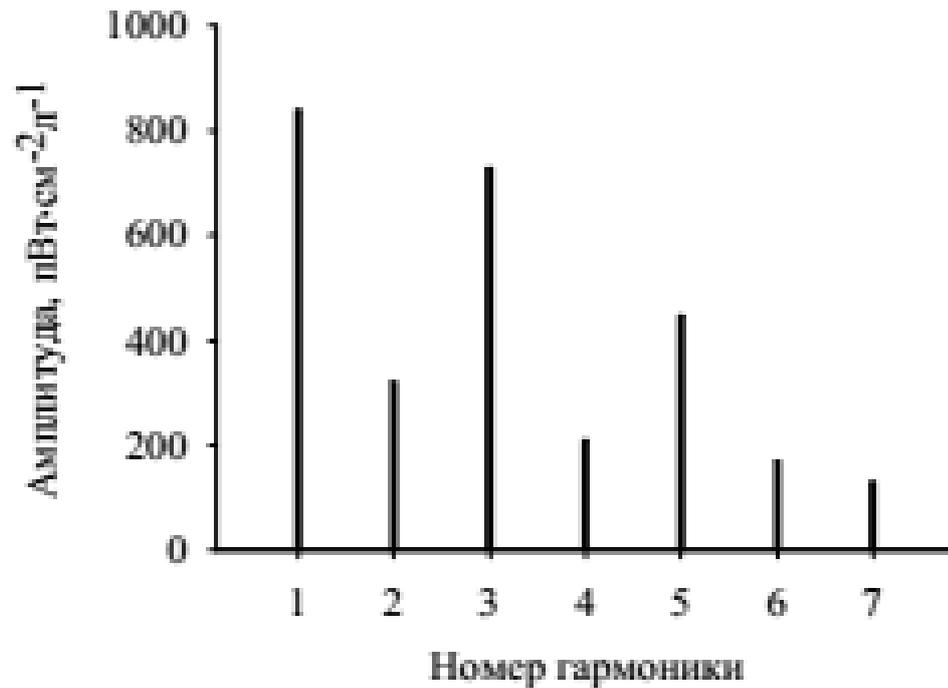


Рис. 4.4. Спектрограмма изменения интенсивности поля биоломинесценции в темное время

На рис. 4.5. построены графики изменения интенсивности поля биоломинесценции, обусловленные процессами, описываемыми уравнениями (4.1), с учетом постоянной составляющей (постоянная составляющая обозначена на рис. 4.5. пунктиром).

Видно, что с наступлением темного времени суток все три гармоники увеличивают свое значение. Отсюда можно сделать вывод, что смена светового и темного периодов являются синхронизирующим фактором, дающим начало биологическим процессам, протекающим более активно в темный период суток. При этом процессы, формирующие первую гармонику спектра, ответственны за медленные изменения интенсивности поля биоломинесценции, а процессы, формирующие третью и пятую гармоники спектра, – за быстрые изменения [83].

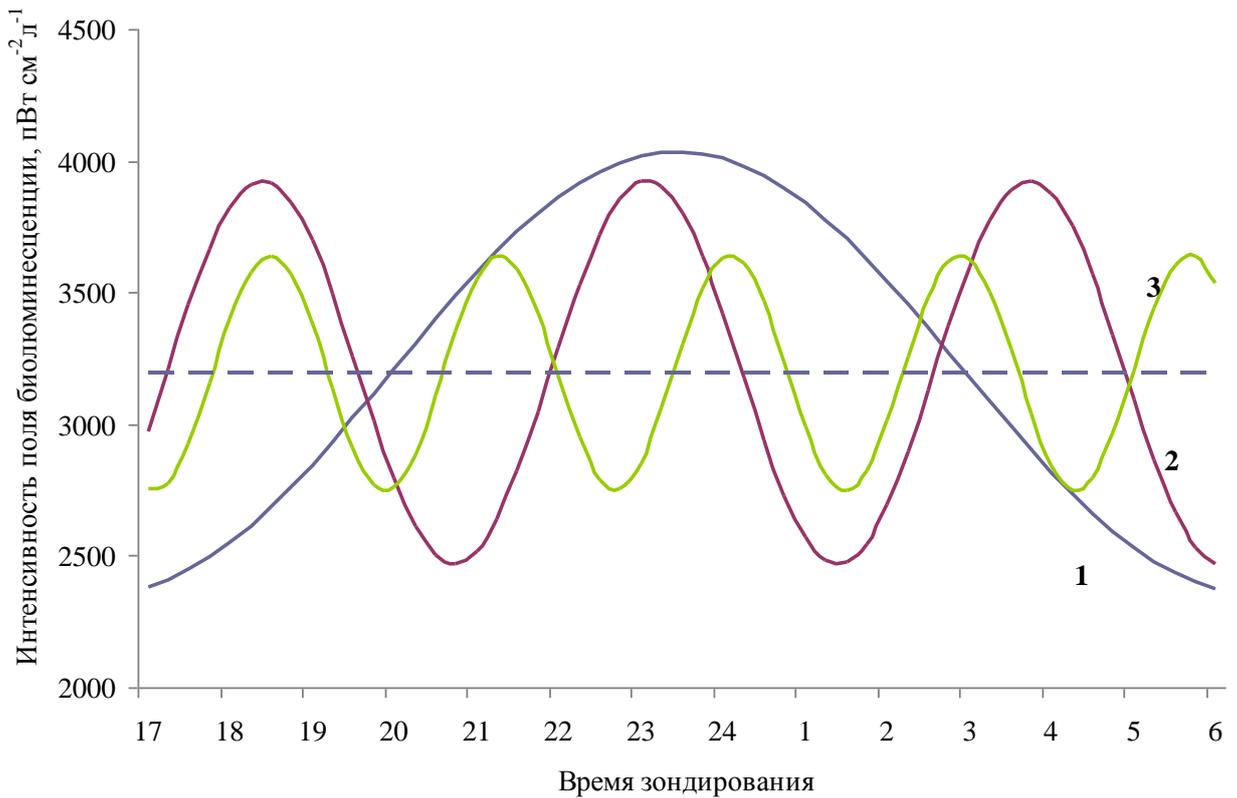


Рис. 4.5. Основные гармонические составляющие (1 – первая гармоника, 2 – третья гармоника, 3 – пятая гармоника) изменения интенсивности поля биолюминесценции

Первая гармоника характеризует процесс нарастания интенсивности поля биолюминесценции в течение темного времени суток и падения в утренние часы. Этот цикл обусловлен сменой и продолжительностью светового и темного периодов. Анализ литературных источников показал, что одним из факторов суточного ритма интенсивности свечения биолюминесценто́в является изменение солнечной радиации. Вследствие процессов фотоингибирования фитопланктонных биолюминесценто́в интенсивность поля биолюминесценции изменяется в 10–100 раз [2, 194]. В работе Ю.Н. Токарева с соавторами [203] приводятся вертикальные профили дневной и ночной биолюминесценции черноморского планктона. Показано, что в

октябре-ноябре суммарное свечение в 60-метровом слое воды ночью в 5 – 6 раз выше, чем днем.

Нами получено, что амплитуда первой гармоники равна $839 \text{ пВт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$. Это характеризует ее вклад в изменение интенсивности поля биолюминесценции в исследуемом регионе в течение темного времени суток [83].

Характерной чертой высокочастотных колебаний (третья и пятая гармоники) с периодом 4,7 и 2,8 ч являются процессы, связанные с количественным развитием планктона в течение суток. В работах [35, 44] показано, что количественное развитие морского фитопланктона зависит, прежде всего, от скорости деления клеток и от интенсивности выедания их зоопланктоном.

В работе С. А. Пионтковского и Т. С. Петипа [101], посвященной изучению суточного ритма в питании у *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889, показано, что зависимость между ночной и дневной интенсивностью питания у рачков разного возраста связана с их различной способностью к миграциям. Чем интенсивнее мигрируют рачки, тем интенсивнее питаются они ночью. Так, например, половозрелые самцы и самки вне периода размножения, а также копеподиты *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 стадии V мигрируют активнее других стадий, придерживаясь в дневное время более глубоких водных слоев. Ночью, поднимаясь к поверхности, они питаются со значительно большей интенсивностью, чем днём, по сравнению с остальными группами. Младшие копеподиты и науплиусы, наоборот, обладают меньшими амплитудами миграций, постоянно обитают в самых верхних слоях воды и питаются с наибольшей интенсивностью в дневное время. Существование различных суточных ритмов питания обуславливается, вероятно, различной приспособленностью возрастных групп к освещенности. Кроме того, отмечено, что самцы на ярком свете выживают хуже, чем при слабом освещении.

Полный процесс прохождения пищи по кишечнику у всех стадий возрастных стадий *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 и у многих других видов копепод в период относительно интенсивного питания фитопланктоном длится в среднем 3 часа, а при питании дополнительно животной пищей продолжительность процесса пищеварения увеличивается в среднем до 5 ч, что влияет на суточный ритм интенсивности питания.

Изложенные ранее закономерности деления клеток фитопланктона на протяжении темного времени суток позволяют предположить, что появление в наших исследованиях нарастающей интенсивности поля биолюминесценции в 19 ч, 23 – 24 ч и к 3 ч утра является результатом превалирования скорости деления светящихся клеток динофлагеллят над интенсивностью их выедания зоопланктоном в это время [83].

Таким образом, характер изменчивости интенсивности поля биолюминесценции свидетельствует о том, что третья и пятая гармоники с периодами 4,7 и 2,8 ч, и амплитудами 728 и 446 пВт·см⁻²л⁻¹, соответственно, вносящие значительный вклад в периодические изменения интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток, обусловлены эндогенными суточными ритмами планктонного сообщества [83].

В результате применения метода разложения в ряд Фурье удалось выделить гармонические составляющие изменения интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток в прибрежных водах г. Севастополя и рассчитать их амплитудно-фазовые характеристики. Основной вклад в изменения интенсивности поля биолюминесценции вносят первая, третья и пятая гармоники. Установлено, что первая гармоника характеризует нарастание интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток и убывание его в утренние часы, а третья и пятая гармоники характеризуют периодические изменения интенсивности поля биолюминесценции, вызванные эндогенными циркадными ритмами светящегося планктона в темное время суток.

4.3. Анализ факторов, влияющих на изменение интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток

Изменение интенсивности поля биолюминесценции, создаваемое в Черном море планктонным сообществом, обусловлено действием множества разнообразных факторов. Поэтому исследование процессов, влияющих на изменение интенсивности поля биолюминесценции, предполагает изучение не только общих закономерностей развития биолюминесцентных гидробионтов, но и выявление скрытых факторов, оказывающих влияние на изменение интенсивности свечения гидробионтов, а также оценку значимости этих факторов. Такие скрытые факторы нельзя измерить непосредственно, однако, существуют статистические методы их выявления и оценки, одним из которых является факторный анализ [103, 112, 133].

Результаты исследования интенсивности поля биолюминесценции в пространстве и времени в разных районах Чёрного моря и в лабораторных условиях опубликованы в ряде работ [5, 17, 26, 52, 102, 105, 127]. В этих работах отмечено, что на интенсивность поля биолюминесценции влияют факторы как биотические (рост, смертность, интенсивность размножения, метаболизм, биологический цикл развития, питание гидробионтов), так и абиотические (гидростатическое давление, температура воды, соленость, мутность, концентрация биогенных элементов, содержание растворенного кислорода и др.). В опубликованных работах рассмотрены характеристики суточного ритма отдельных видов биолюминесцентных гидробионтов и некоторые факторы,

влияющие на их жизненные процессы, однако, рассмотрения совместного влияния и оценки значимости факторов в суточной динамике интенсивности поля билюминесценции, создаваемого билюминесцентными сообществами, не проведено.

Поэтому, оказалось важным проанализировать изменение интенсивности поля билюминесценции и выявить основные факторы, а также оценить статистическими методами их вклад в изменение интенсивности поля билюминесценции в темное время суток в поверхностных водах западной части Чёрного моря в осенний период [83, 86].

В основу работы были положены материалы исследований, выполненных в прибрежном и глубоководных районах западной части Черного моря в 67-й (ст. 92), 68-й (ст. 45) научных экспедициях на НИС «Профессор Водяницкий» 19–20 октября 2010 года и 11–12 ноября 2012 г., соответственно, и в 116 рейсе (ст. 32) НИС «Академик Ковалевский» 14–15 октября 1989 г.

Исследования вертикальной структуры интенсивности поля билюминесценции проводили на станции с глубиной 70 м в относительно открытой прибрежной акватории Черного моря на траверсе б. Круглая (ст. 92). На ст. 45 юго-западнее м. Херсонес глубина составляла 1250 м. В центральной части Чёрного моря на разрезе Херсонес – Босфор на ст. 32 глубина составляла 2038 м (см. рис. 4.6).

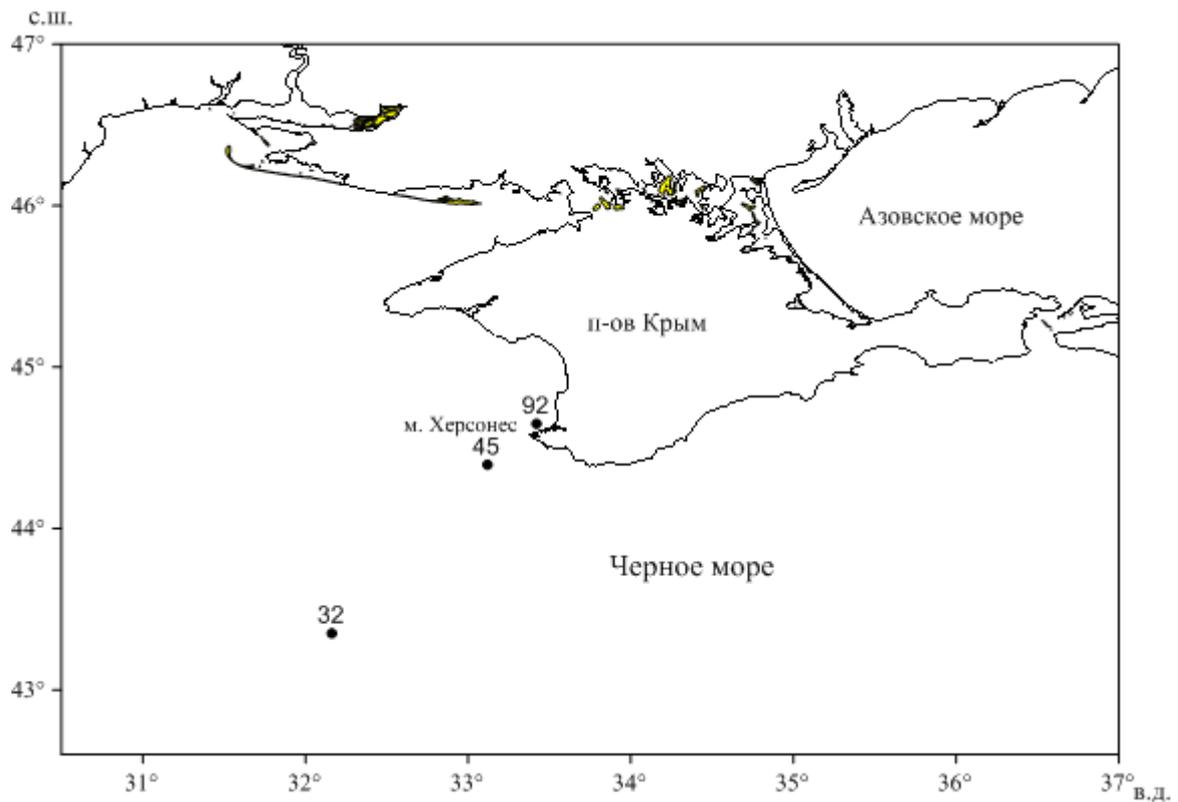


Рис. 4.6. Схема района исследования

На относительно глубоководной станции зондирование проводилось до глубины 60 м, а в глубоководной части моря зондирование выполняли до 130 м.

Вертикальные профили поля биолюминесценции исследовали методом многократного батифотометрического зондирования толщи воды, используя гидробиофизические комплексы «Сальпа» и «Сальпа-М» [29, 94, 127].

На станциях проводилось по 10 зондирований каждый час с интервалом 2 минуты. Первая и последняя съемки по времени были приурочены к вечернему заходу и утреннему восходу солнца. Затем для каждого часа зондирования находили среднее значение интенсивности поля биолюминесценции, которое использовали в дальнейших расчетах.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием нескольких методов. Для нахождения водных слоев, имеющих близкий характер изменения интенсивности поля биолюминесценции, использовали агломеративно-иерархический метод группировки кластерного анализа [71].

Для определения количества основных общих факторов и сокращения их числа до нескольких, достаточно полно объясняющих экспериментальные зависимости изменения интенсивности биолюминесценции в темное время суток, использовали критерий «каменистой осыпи» Кэттела [155]. Этот метод основан на анализе собственных чисел, наносимых на график в порядке убывания их значений. Когда значения собственных чисел мало отличаются друг от друга и график становится практически пологим — отбрасываются все незначительные с точки зрения дальнейшей интерпретации полученных результатов значения собственных чисел.

При проведении факторного анализа использовали метод главных компонент. Модель компонентного анализа в применении к изменению интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток имеет следующий вид (формула 2.8) [133].

В модели компонентного анализа (формула 2.8) факторы упорядочены так, что первый фактор дает максимально возможный вклад в изменение интенсивности поля биолюминесценции, а последний — минимальный. В ходе факторного анализа для оценки относительной значимости каждого фактора по исходным экспериментальным данным находят факторные

нагрузки, рассчитывают собственные значения i -го фактора (λ_i) и определяют вес фактора [83, 86].

Для вычисления собственного значения суммируют квадраты факторных нагрузок a_{ji} по всем значениям интенсивности поля биолюминесценции для данного фактора Fi по формуле 2.9 [103].

Вес фактора Fi отражает долю общей дисперсии, которую объясняет данный фактор, и, таким образом, можно оценить его относительную значимость. Вес фактора рассчитывается по формуле 2.10 [103].

Для оценки изменения интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток и её связи с биотическими и абиотическими факторами, всю толщу воды от поверхности до максимальной глубины зондирования разбили на 5-метровые слои по глубине. Для выявления слоев воды, в которых изменения интенсивности поля биолюминесценции имеют близкий характер, применили агломеративно-иерархический метод группировки кластерного анализа [47]. Результаты проведения группировки для ст. 92 (НИС «Профессор Водянский» 67 рейс) представлены в виде дендрограммы на рис. 4.7.

Подобная кластеризация была проведена по всем исследованным районам и было получено, что водные слои группируются в два кластера – верхний, объединяющий слои от 0-5 м до 30-35 м, и глубоководный – от 35-40 м до максимальной глубины проведения измерений. В соответствии с этим, дальнейшие исследования проводили отдельно для верхнего и глубоководного слоев.

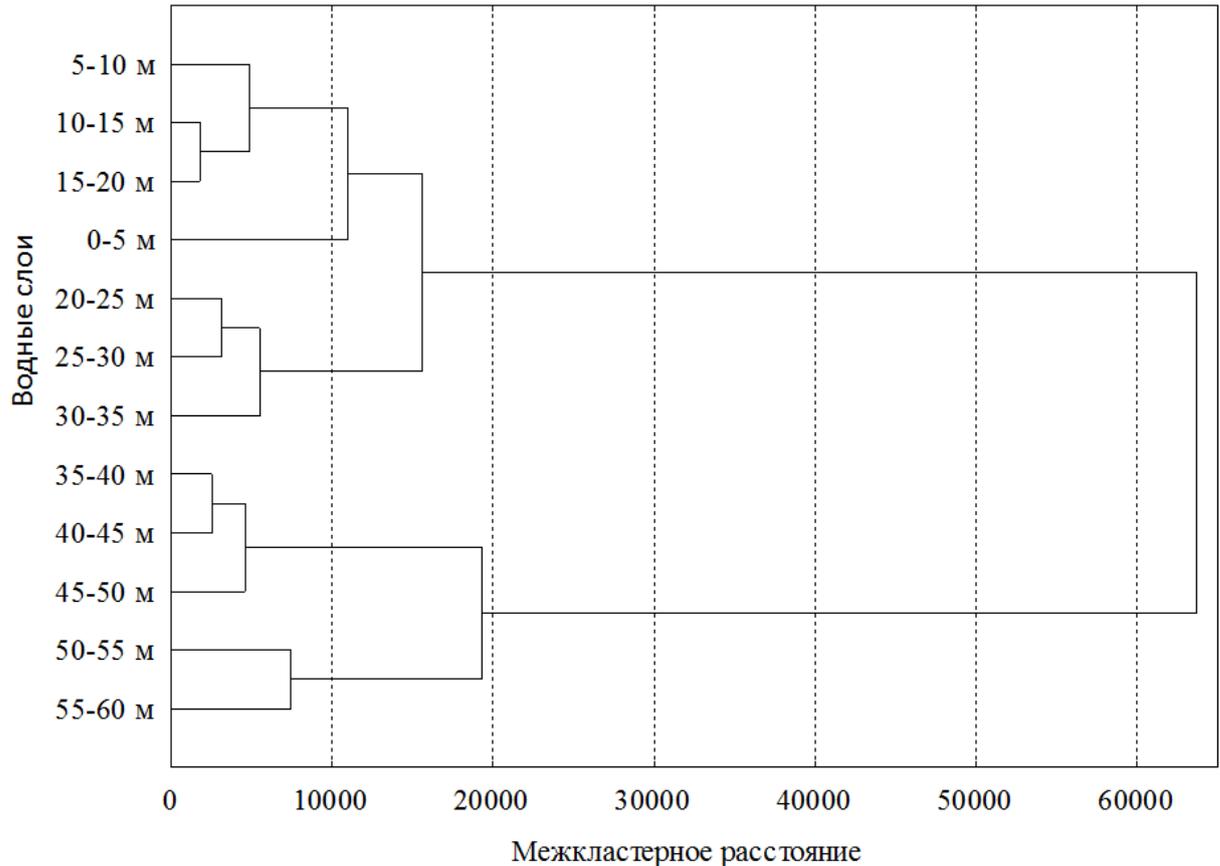


Рис.4.7. Дендрограмма кластеризации водных слоев

На рис. 4.8. изображены экспериментальные результаты по динамике интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток в верхнем слое (0-35 м) в трех исследованных районах. Видно, что во всех исследованных районах в изменении интенсивности поля биолюминесценции хорошо просматриваются коротко периодические нарастания и спады с максимумами в 19 ч, 23-24 часа и 3-4 часа утра [83, 86].

В глубоководном слое, во-первых, средний уровень интенсивности поля биолюминесценции в исследуемый период был 1.5–3 раза меньше, чем в верхнем 35-метровом слое (рис.4.9). Во вторых, в глубоководном слое

динамика интенсивности поля билюминесценции имеет значительно менее выраженные изменения интенсивности поля билюминесценции [83, 86].

Для выявления причин изменения интенсивности поля билюминесценции в темное время суток применили факторный анализ. На первом этапе факторного анализа необходимо определить количество основных латентных факторов, с помощью которых могут быть объяснены наблюдаемые изменения интенсивности билюминесценции. Для этого использовали анализ главных компонент и критерий Кэттела [133, 155].

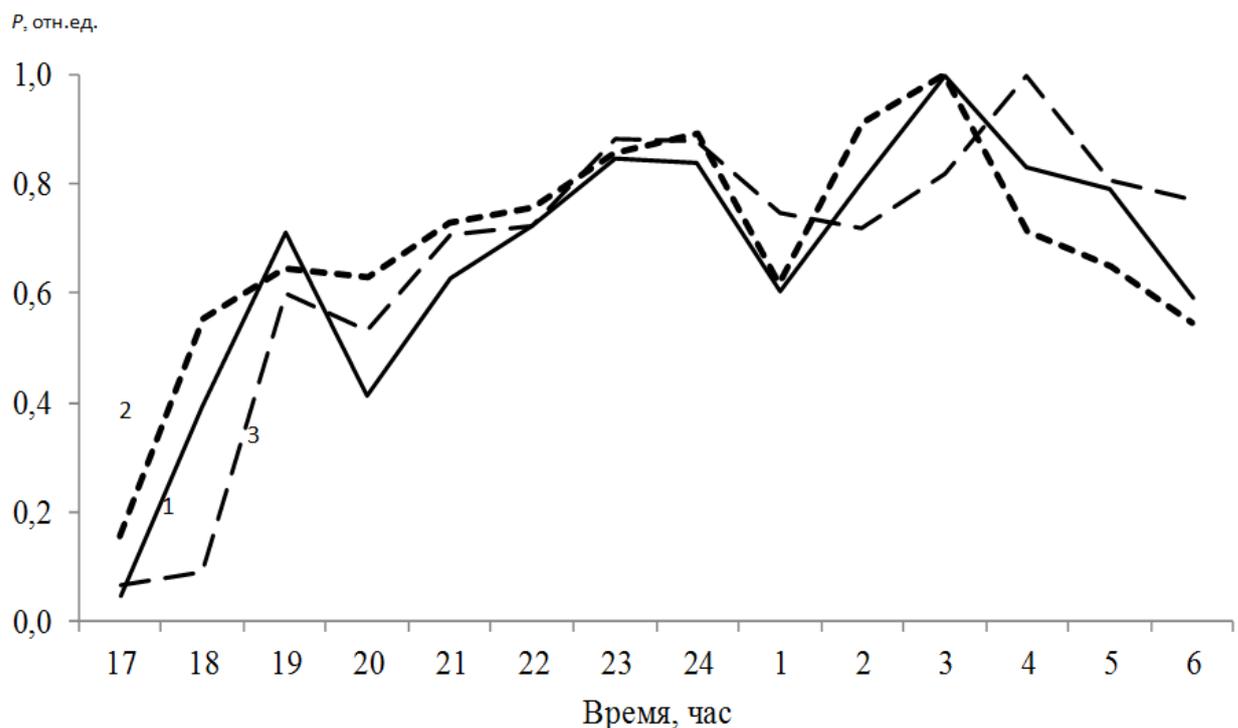


Рис. 4.8. Изменения интенсивности поля билюминесценции: 1 – НИС «Пр. Водяницкий» 67 рейс ст. 92; 2 – НИС «Пр. Водяницкий» 68 рейс ст. 45; 3 – НИС «Ак. Ковалевский» 116 рейс ст. 32

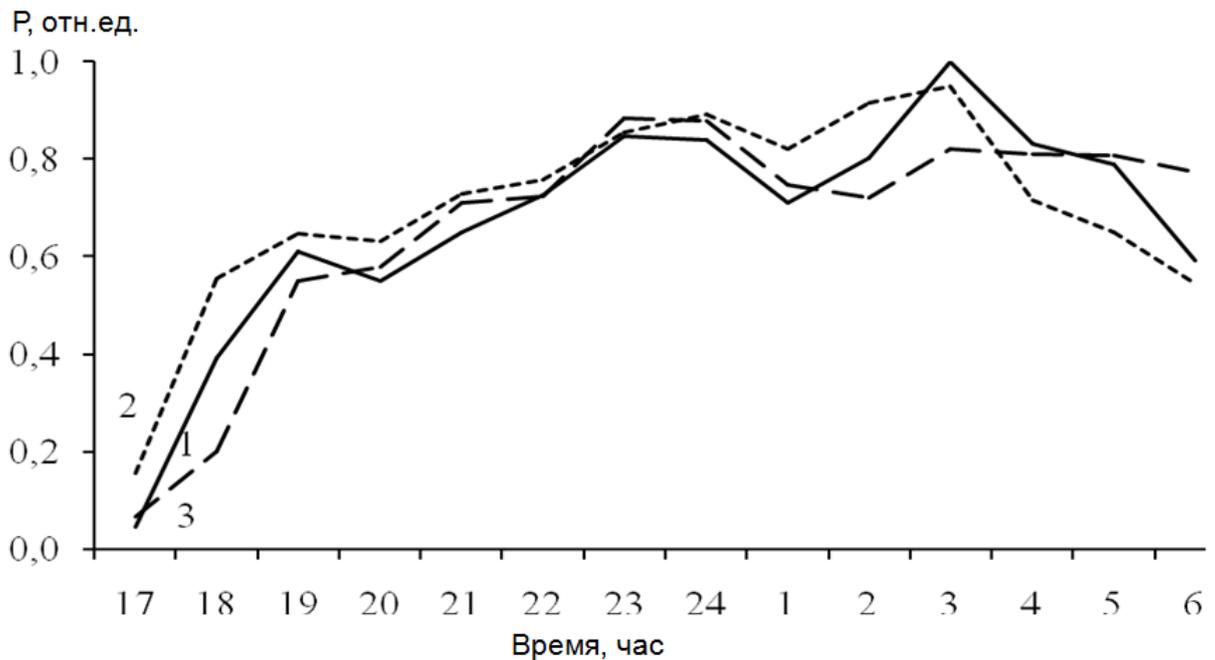


Рис. 4.9. Изменения интенсивности поля биолюминесценции в нижнем (35 – 60 м) слое: 1 – НИС «Пр. Водяницкий» 67 рейс ст. 92; 2 – НИС «Пр. Водяницкий 68 рейс ст. 45; 3 – НИС «Ак. Ковалевский» 116 рейс ст. 32

Результаты расчетов по формуле (2.9.) собственных значений факторов изображены на рис. 4.10 и приведены в табл. 4.2 в порядке убывания, отражая тем самым степень важности соответствующих факторов для объяснения вариации интенсивности поля биолюминесценции [83, 86].

Следует отметить, что наибольшей информативностью обладает первый фактор, которому соответствует максимальное собственное значение 8.5, его дисперсия составляет 61.1% от общей дисперсии. Вторым фактором, которому соответствует собственное значение 3.2 и третий фактор, которому соответствует собственное значение 1.8, обладают величиной информативности — 22.6% и 12.6%, соответственно [83, 86].

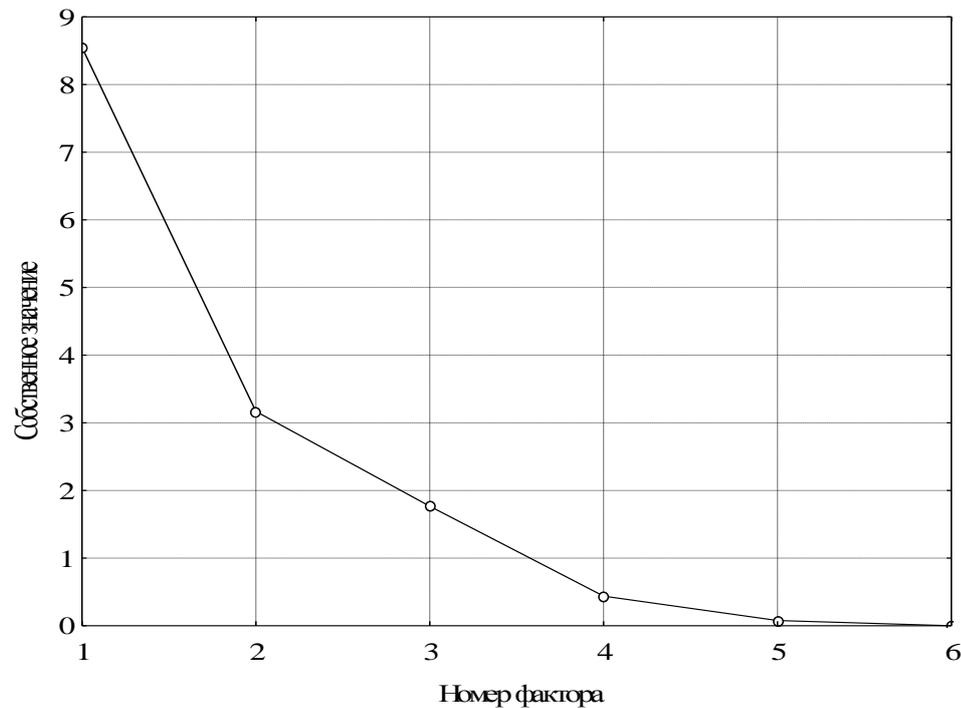


Рис. 4.10. Собственные значения и относительная значимость факторов

Кумулятивный процент дисперсии для первого фактора составляет 61.1%, что свидетельствует о том, что он объясняет 61.1% изменчивости измеренных показателей интенсивности поля биолюминесценции. Первый и второй факторы в совокупности объясняют 83.7%, а три первых фактора — 96.3% изменчивости, характеризующей периодичность нарастания и убывания интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток [83, 86].

Таким образом, анализ главных компонент показал, что суммарный вклад первых трех факторов в изменчивость интенсивности поля биолюминесценции составляет 96.3%, то есть эти три фактора достаточно точно описывают происходящие изменения. Четвертый и последующие факторы вносят незначительный вклад в изменчивость интенсивности поля биолюминесценции и поэтому в дальнейшем анализе не рассматривались.

Характеристики факторов

Главные компоненты	Собственные значения	Процент общей дисперсии, %	Кумулятивный процент, %
Фактор F ₁	8.5	61.1	61.1
Фактор F ₂	3.2	22.6	83.7
Фактор F ₃	1.8	12.6	96.3
Фактор F ₄	0.4	3.1	99.4
Фактор F ₅	0.1	0.6	100.0

Далее проведем детальный анализ этих трех факторов. Рассмотрим для выделенных факторов значения факторных нагрузок для каждого часа зондирования (табл. 4.3.), характеризующих корреляционную связь между интенсивностью поля биолюминесценции и каждым из факторов.

Анализ изменения факторных нагрузок позволяет оценить относительный вклад каждого из факторов в суточный ход изменения интенсивности поля биолюминесценции и является основой для интерпретации факторов. Факторная нагрузка, имеющая наибольшее значение в каждый час проведения зондирования, выделена в таблице курсивом. Из табл. 4.3. видно, что фактор F₁ имеет наибольшие факторные нагрузки в следующие часы зондирования — 18, 19, 21, 23, 24, 2, 3, 4, 5. Как видно из рис. 4.8, именно в эти часы прослеживается процесс нарастания интенсивности поля биолюминесценции, то есть при интерпретации фактора F₁ следует учитывать, что его влияние приводит к увеличению интенсивности поля биолюминесценции [83, 86].

**Факторная модель динамики интенсивности поля биolumинесценции в
темное время суток [83, 86]**

Время зондирования, час	Факторные нагрузки		
	Фактор F ₁	Фактор F ₂	Фактор F ₃
17	-0.354	-0.910	0.144
18	0.953	-0.244	-0.094
19	0.969	-0.043	0.236
20	-0.429	-0.705	-0.343
21	0.920	-0.270	-0.269
22	-0.267	0.288	-0.897
23	0.833	0.311	-0.454
24	0.760	0.266	0.534
1	-0.076	-0.919	0.282
2	0.971	-0.080	0.193
3	0.983	-0.118	0.019
4	0.962	-0.265	-0.018
5	0.941	-0.101	0.280
6	-0.689	-0.716	-0.022
Собственное значение	8.547	3.169	1.767
Вес фактора, %	61.1	22.6	12.6

Фактор F_2 имеет наибольшие факторные нагрузки в следующие часы зондирования — 17, 20, 1, 6 (табл. 4.2). Согласно нашим экспериментальным данными (рис. 4.8), в эти часы проходили процессы, связанные с убыванием интенсивности поля биолуминесценции, то есть влияние фактора F_2 приводит к уменьшению интенсивности поля биолуминесценции [83, 86].

Фактор F_3 характеризуется наибольшей факторной нагрузкой в 22 ч зондирования (табл. 4.3). В это время, как показывает анализ полученных экспериментальных данных, прослеживаются незначительные изменения гидрологических характеристик толщи воды, которые оказывают влияние на интенсивность свечения организмов (рис. 4.11.).

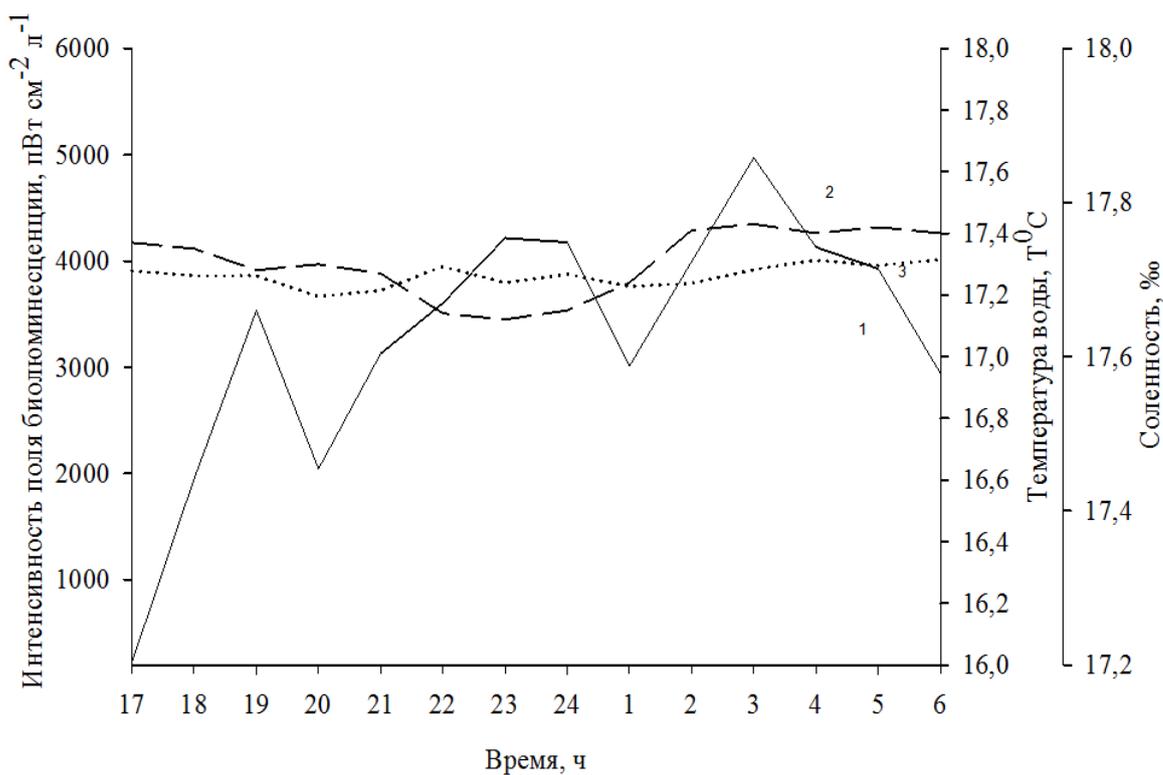


Рис. 4.11. Изменение интенсивности поля биолуминесценции (1), температуры (2) и солености (3) в верхнем 35- метровом слое воды на ст. 92

На рис. 4.11 показаны изменения средних значений температуры и солёности воды в верхнем 35-метровом слое на ст. 92. Видно, что наибольшая амплитуда колебания температуры воды в течение исследуемого времени составляла 0.3°C (от 17.1°C до 17.4°C). Изменение температуры в тёмное время суток составило 1.8%. Колебания солёности — 0.06‰, в среднем солёность воды составляла 17.70‰. В относительных величинах суточное изменение солёности воды составило 0.34% [83, 86].

Для определения связи изменения гидрологических характеристик с изменением интенсивности поля биолюминесценции был рассчитан коэффициент корреляции: между изменениями интенсивности поля биолюминесценции и температуры он составил $r_t = -0.30 \dots -0.35$, а биолюминесценции и солёности — $r_s = 0.31 \dots 0.40$. Невысокие значения коэффициента корреляции свидетельствуют о том, что гидрологические условия характеризуются умеренными значениями корреляционной связи в исследуемый период времени [83, 86].

Следует отметить, что гидрологические параметры водной среды в тёмное время суток характеризуются незначительными изменениями (единицы — доли процента), в то время как изменение интенсивности поля биолюминесценции в этот период превышает в 10 раз. Это свидетельствует о том, что гидрологические условия хотя и влияют на изменения интенсивности поля биолюминесценции в тёмный период времени, но это влияние незначительно [83, 86].

Таким образом, с учетом рассчитанных значений факторных нагрузок факторов F_1 и F_2 , вклад которых в суммарную дисперсию анализируемых показателей наибольший и составляет 61.1% и 22.6%, и учетом незначительности суточного изменения гидрологических параметров морской среды, факторы F_1 и F_2 можно отнести к биологическим. То есть на процессы нарастания и убывания интенсивности поля биолюминесценции, создаваемого биолюминесцентами в тёмное время суток, прежде всего, влияют биотические факторы [83, 86].

Анализ литературных данных по наблюдению за питанием зоопланктона, суточной динамикой численности планктона, в том числе и светящегося, а также скорости деления клеток планктонных водорослей приводится нами в пункте 4.1 и 4.2 настоящего раздела.

Сравнение наших результатов (с учётом значений факторных нагрузок в разные часы проведения измерений интенсивности поля биолюминесценции) с результатами исследований, приведенных в работах, разных авторов [44, 68, 73, 97, 101], позволяет сделать вывод, что факторами F_1 и F_2 являются интенсивность размножения клеток фитопланктона и выедание их зоопланктоном. Вклад третьего фактора F_3 в изменение интенсивности поля биолюминесценции незначителен (12.6%) и его можно отнести к абиотическим (гидрологическим) факторам, слабо влияющим на изменение интенсивности поля биолюминесценции в тёмное время суток [83, 86].

Таким образом, методами факторного анализа показано, что наблюдаемые изменения интенсивности поля биолюминесценции в тёмное время суток в поверхностных водах западной части Чёрного моря могут быть описаны тремя основными факторами, объясняющими 96.3 % изменений

интенсивности поля биолюминесценции. Факторный анализ показал, что биотические факторы имеют наибольшее влияние на периодичность нарастания и убывания интенсивности поля биолюминесценции в тёмное время суток (83.7%), а абиотические факторы менее значимы в циркадном ритме биолюминесценто́в (12.6%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованы сезонные изменения вертикальной структуры поля биолюминесценции в прибрежных водах Севастополя – в открытой, относительно глубоководной акватории моря на траверсе б. Круглая и на двух станциях в Севастопольской бухте. Получены существенные отличия сезонных изменений интенсивности биолюминесценции в поверхностном и глубоководном слоях в исследованных акваториях и приведены вероятные причины, обуславливающие это явление. Сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции в поверхностном слое разных районов внутри мелководной Севастопольской бухты характеризуются достаточно высокой корреляционной связью ($r = 0.83$), тогда как корреляция сезонной вариабельности биолюминесценции в поверхностном слое открытой и закрытой акваторий побережья имеет существенно меньшие значения ($r = 0.56 - 0.63$). Обоснован вывод об определяющем влиянии термохалинных параметров пелагиали на сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции в поверхностном и глубоководном слоях неритической зоны исследованных акваторий.

Применение методов многомерного статистического анализа для исследования количественных закономерностей внутригодовой изменчивости интенсивности поля биолюминесценции дает возможность структурировать информацию, полученную на основе многочисленных экспериментальных исследований, обнаружить внутренние связи между процессами, протекающими в наблюдаемых совокупностях, и выявить общие закономерности развития гидробионтных сообществ.

Исследовано изменение вертикального профиля интенсивности поля биолюминесценции в ночное время в прибрежных водах Черного моря. Показано, что по характеру динамики биолюминесценции толщу воды можно разбить на два слоя: верхний (0—35 м) и глубоководный (35—60). Отмечены особенности процессов в этих слоях. Выявлено, что основной

причиной вариабельности интенсивности поля биолюминесценции являются жизненные ритмы планктонных сообществ.

Методом разложения в ряд Фурье экспериментально найденной временной зависимости определены спектральные составляющие (являющиеся биологическими ритмами), вносящие основной вклад в изменения интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток. Показано, что 14-часовая периодичность колебаний свечения биолюминесценто́в связана с изменением освещенности, а колебания с периодами 2,5...4,5 часа обусловлены эндогенными суточными ритмами.

Методами многомерного статистического анализа выявлено, что биолюминесценты находятся в пространстве влияния нескольких факторов, среди которых можно выделить биотические и абиотические. Показано, что наибольшее влияние на периодичность нарастания и убывания интенсивности поля биолюминесценции в темное время суток влияют биотические факторы. Абиотические факторы менее значимы в циркадном ритме биолюминесценто́в.

ВЫВОДЫ

1. Поле биолюминесценции (ПБ) в Чёрном море существует повсеместно в любое время суток при существенных региональных и сезонных различиях.
2. Сезонные изменения интенсивности ПБ в поверхностном слое разных участков внутри Севастопольской бухты характеризуются достаточно высокой сопряжённостью, что подтверждается высоким коэффициентом парной корреляции $r = 0.83$. Сопряжённость сезонной изменчивости ПБ в поверхностном слое открытой и закрытой акваторий, напротив, характеризуется средним уровнем корреляционной связи ($r = 0.56 - 0.63$), что может свидетельствовать, в частности, о различном экологическом состоянии данных регионов.
3. Сезонная изменчивость вертикальной структуры ПБ в поверхностных слоях неритической зоны, существенно отличается от таковой в глубинных слоях. Максимальная интенсивность ПБ в поверхностном слое прибрежных вод г. Севастополя зарегистрирована в осенний период (сентябре-октябре). В глубинном слое максимальная интенсивность ПБ зарегистрирована в открытой акватории моря на глубинах, расположенных ниже слоя термоклина. Интенсивность ПБ в придонном слое Севастопольской бухты в этот период примерно на один – два порядка ниже, чем в открытой акватории.
4. Методом кластерного анализа в тёмное время суток в неритической зоне Чёрного моря выявлено два слоя с различной динамикой интенсивности поля биолюминесценции. В диапазоне глубин 0 – 35 м поле биолюминесценции характеризуется резкими нарастаниями (в 19 ч, 23-24 ч, 3 часа) и спадами (в 20 ч, 1ч и 5-6 часов) интенсивности.
5. Методами факторного анализа показано, что изменения интенсивности ПБ в тёмное время суток могут быть описаны тремя факторами, объясняющими 96,3% общей дисперсии ПБ. Показано, что основными

факторами, определяющими вариабельность ПБ в тёмное время суток, являются интенсивность деления клеток светящегося фитопланктона и выедание его зоопланктонными организмами.

6. Выделены гармонические составляющие изменения интенсивности ПБ в тёмное время суток в прибрежных водах и рассчитаны их амплитудно-фазовые характеристики. Показано, что 14-часовая периодичность колебаний свечения биолюминесцентом связана с изменением освещённости, а колебания с периодами от 2,5 до 4,5 часа обусловлены эндогенными суточными ритмами этологического характера.
7. Суточная динамика параметров ПБ в Чёрном море свидетельствует о преобладающем вкладе в её вариабельность биотических факторов (83,7 %), вклад абиотических факторов составляет 12,6 %.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Биolumинесценция в море / под ред. И. И. Гительзона. – М. : Наука, 1969. – 184 с.
2. Биolumинесценция в океане / под ред. И. И. Гительзона. – Спб. : Гидрометеоздат, 1992. – 283 с.
3. Биolumинесценция в пелагиали Атлантического океана и морях Средиземноморского бассейна // Отчёт по госбюджетной теме №5; № госрегистрации 72.024.221. – 1975. – 298 с.
4. Биolumинесценция как гидрооптический и биологический фактор в море / И. И. Гительзон, О. Н. Бакланов, В. С. Филимонов и др. // Тр. Моск. о-ва испытат. природы. – 1965. –Т. 21. – С. 147–155.
5. Биolumинесценция 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.
6. Биolumинесценция океана: история исследований, развитие методической базы, нерешенные проблемы / Ю. Н. Токарев, В. В. Мельников, П. В. Евстигнеев и др. // Экология моря. – 2006. – Вып. 72 – С. 92–102.
7. Биофизические методы гидробиологических исследований. Часть I. Методика изучения биolumинесцентного потенциала пелагиали / Ю. Н. Токарев, Э. П. Битюков, В. И. Василенко и др. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа : сб. науч. тр. / НАН Украины, МГИ, ОФ ИнБЮМ. – Севастополь, 2002. - Вып. 2 (7). – С. 111–121.
8. Битюков, Э. П. Биологическое обоснование спектральной характеристики источников света, используемых при лове рыбы / Э. П. Битюков // Рыб. хоз-во. – 1967. – № 4. – С. 13–15.
9. Битюков, Э. П. Биolumинесценция *Noctiluca miliaris* в разных

- температурных условиях / Э. П. Битюков // Биология моря. - 1971. - Вып. 24. - С. 70–77.
10. Битюков, Э. П. Билюминесценция в кильватерной струе судна в Атлантическом океане, Средиземном и Чёрном морях / Э. П. Битюков // Океанология. – 1971. – Т. 11, вып. 1. – С. 127–133.
 11. Битюков, Э. П. Годовые изменения интенсивности билюминесцентного поля в неритической зоне Чёрного моря/ Э. П. Битюков, В. П. Рыбасов, В. Г. Шайда // Океанология. – 1967. – Т. 7, вып. 6. – С. 1089–1099.
 12. Битюков, Э. П. Горизонтальная неоднородность билюминесцентного поля как показатель агрегированного распределения планктона / Э. П. Битюков // Гидробиол. журн. – 1984. – Т. 20, № 5. – С. 24–31.
 13. Битюков, Э. П. О количественном развитии планктона и его билюминесценции в районах апвеллингов Тропической Атлантики / Э. П. Битюков Ю. Н. Токарев, Л. М. Хлыстова // Биологические исследования в тропической зоне океана / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - К., 1975. – С. 30–47.
 14. Битюков, Э. П. О спектральном составе билюминесцентного поля в Чёрном и Средиземном морях и в Атлантическом океане / Э. П. Битюков, В. И. Василенко, Ю. Н. Токарев // Биология моря. – 1978. – Вып. 47. – С. 40–48.
 15. Битюков, Э. П. Планктон и его билюминесценция 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, 1975. – С. 171–186.
 16. Битюков, Э. П. Светящиеся Dinoflagellata Чёрного моря и влияние на них антропогенных факторов / Э. П. Битюков, П. В. Евстигнеев, Ю. Н. Токарев // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, № 4. – С. 27–34.
 17. Битюков, Э. П. Характеристика суточного ритма билюминесценции *Noctiluca miliaris* (Flagellata, Peridinea) / Э. П. Битюков // Зоол. журн. –

1968. – Т. 47, вып. 1. – С. 36–41.
18. Бокс, Дж. Анализ временных рядов. Прогноз и управление / Дж. Бокс, Г. Дженкинс ; пер. с англ. – М. : Мир, 1974. – 408 с.
 19. Боровиков, В. П. Популярное введение в программу STATISTICA / В. П. Боровиков. – М. : Компьютер Пресс, 1998. – 267 с.
 20. Бородин, Д. В. Стимуляция биолюминесценции морских динофлагеллят: анализ методов / Д. В. Бородин // Экология моря. – 2002. – Вып. 60. – С. 88–93.
 21. Брянцева, Ю. В. Видовой состав динофлагеллят у берегов Севастополя / Ю. В. Брянцева, А. Ф. Крахмальний, В. П. Горбунов // Актуальные проблемы современной альгологии : тез. докл. IV Междунар. конф. – К., 2012. – С. 42–43.
 22. Брянцева, Ю. В. Использование новых методик обработки данных по фитопланктону при проведении биофизического мониторинга / Ю. В. Брянцева, А. М. Лях, М. И. Силаков // Риб. госп-во України. – 2009. - № 4 (63). – С. 26—27.
 23. Бурмистрова, Н. В. Waters thermohaline structure affect on the bioluminescence field intensity in the region of the Kruglaya bay (the Black Sea) / Н. В. Бурмистрова., Е. Б. Мельникова // Шевченківська весна 2012 : Біологічні науки : матеріали X Міжнар. наук. конф. ст. та мол. науковців / Київський Нац. ун-т (м. Київ, 19-23 березня, 2012). - К., 2012 – С. 59–60.
 24. Бурмистрова, Н. В. Влияние гидрологических характеристик среды на сезонные изменения интенсивности поля биолюминесценции на траверзе бухты «Круглая» / Н. В. Бурмистрова // Pontus Euxinus 2011 по проблемам водных экосистем, посвященной 140-летию Института биологии южных морей НАН Украины : тез. 7-й Междунар. науч.-практ. конф. мол. ученых (2011; Севастополь). - Севастополь, 2011. - С. 51-53.
 25. Бурмистрова, Н. В. Влияние гидрофизические характеристики морской среды на изменчивость вертикального профиля биолюминесценции в

- районе б. Круглая (Чёрное море) / Н. В. Бурмистрова, Е. Б. Мельникова // Сучасні проблеми біології, екології та хімії : матеріали III Міжнар. наук.-практ. конф. (м. Запоріжжя, 11-13 травня 2012 р). – Запоріжжя, 2012. – С. 194–196.
26. Бурмистрова, Н. В. Связь интенсивности поля биолюминесценции с гидрологическими характеристиками среды на траверсе бухты «Круглая» / Н. В. Бурмистрова., В. Ф. Жук, Е. Б. Мельникова // Вісн. Запорізького Нац. ун-ту. Сер. Біологічні науки. – 2010. – № 2. – С. 84–92.
27. Бурмистрова, Н. В. Сезонная динамика поля биолюминесценции в Чёрном море / Н. В. Бурмистрова, О. В. Машукова // Понт Эвксинский V : тез. 5-й Междунар. науч.-практ. конф. мол. ученых по проблемам водных экосистем (24-27 сент. 2007). - Севастополь, 2007. - С. 14-15.
28. 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 : збір. матеріалів 2-й Всеукр. науч.-практ. конф. ст. та мол. учених (20 мая 2011 г., Запоріжжя). - Запоріжжя, 2011. – С. 56–58.
29. Бурмистрова, Н. В. Современные технологии оценки экологического состояния прибрежных акваторий: опыт применения и перспективы / Н. В. Бурмистрова // Риб. госп-во України. – 2009. - № 2-3 (61-62). – С. 37–39.
30. 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. / Херсонская гидробиол. ст. НАН Украины (г. Херсон, 17-19 мая 2012). – Херсон, 2012. – С. 227–230.
31. 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. Сер.: Біологічні науки. – 2011. – № 15. – С. 14–25.
32. Бурмистрова, Н. В. Фундаментальное и прикладное значение исследования поля биолюминесценции / Н. В. Бурмистрова, О. В. Машукова, Ю. Н. Токарев // Актуальные вопросы теоретической и прикладной физики и биофизики «Физика. Биофизика – 2007» : материалы 3-ей Всеукр. науч.–техн. конф. (Севастополь, 23–28 апреля 2007 г.). – Севастополь, 2007. – С. 132–135.
33. Бурмистрова, Н. В. Экологические аспекты функционирования поля биолюминесценции в Чёрном море / Н. В. Бурмистрова, Ю. Н. Токарев // Материалы науч. конф. «Ломоносовские чтения» 2007 года и Междунар. науч. конф. студ., асп. и мол. ученых «Ломоносов – 2007». - Севастополь, 2007. – С. 80–81.
34. Васечкина, Е. Ф. Объектно-ориентированная модель функционирования планктонного сообщества шельфа / Е. Ф. Васечкина, В. Д. Ярин // Мор. гидрофиз. журн. - 2004. - № 6. - С. 43–61.
35. Ведерников, В. И. Суточные изменения фитопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Чёрного моря / В. И. Ведерников, А. С. Микаелян, Н. Г. Столбова // Исследования океанического фитопланктона / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова. – М., 1985. – С. 77–93.
36. Видовое разнообразие планктонных биолюминесцентных организмов и характеристики формируемого ими поля биолюминесценции в неритической зоне Крыма / Ю. Н. Токарев, Э. П. Битюков, В. И. Василенко и др. // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевская ; НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - Севастополь, 2003. – С. 121-151.
37. Влияние океанографических факторов на экосистему полузамкнутой

- антропогенной нагруженной Севастопольской бухты / Л. Н. Репетин, А. Д. Гордина, Е. В. Павлова, А. С. Романов, Е. И. Овсяный // Мор. гидрофиз. журн. - 2003. - № 2. - С. 66–80.
38. Влияние режима питания на биолюминесцентные характеристики ктенофоры *Mnemiopsis Leidy* / О. В. Машукова, Ю. Н. Токарев, А. Н. Ханайченко, Н. В. Бурмистрова // Экология моря. – 2008. – Вып. 75. – С. 42–47.
39. Вронский, В. А. Прикладная экология : учеб. пособ. / В. А. Вронский. – Ростов н/Д. : Изд-во «Феникс», 1996. – 512 с.
40. Георгиева, Е. Ю. Особенности суточной изменчивости фитопланктона северо-западного шельфа Чёрного моря в осенний период / Е. Ю. Георгиева // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7. – С. 191–197.
41. Гептнер, М. В. Опыт построения типологии вертикального распределения океанического зоопланктона / М. В. Гептнер // Журн. общ. биол. – 1996. – Т. 57, № 1. – С. 44–66.
42. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменение под воздействием климатических и антропогенных факторов / В. А. Иванов, Е. И. Овсяный, Л. Н. Репетин и др. // НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь, 2006. - 90 с. - (Препринт / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т).
43. Гительзон, И. И. Живой свет океана / И. И. Гительзон – М. : Наука, 1976. – 118 с
44. Грезе, В. Н. Суточные изменения фитопланктона в Чёрном море / В. Н. Грезе // Основы биологической продуктивности Чёрного моря / под ред. В. Н. Грезе. – К., 1979. – С. 7–85.
45. Губанова, А. Д. Копеподы Чёрного моря [Электрон. ресурс] / А. Д. Губанова, Д. А. Алтухов. – 2009. - Режим доступа : <http://4seas.at.ua/publ/1-1-0-6>
46. Дарвин, Ч. Полное собрание сочинений / Ч. Дарвин. – М. ; Л. : Госиздат, 1925. - Т. 1 : Автобиография Ч. Дарвина. Путешествие вокруг света на

корабле «Бигль». - 428 с.

47. Делало, Е. П. О суточном ритме в питании *Pseudocalanus elongatus* (Воеск) / Е. П. Делало // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1961. – Т. 15. – С. 94–100.
48. Дженкинс, Г. М. Спектральный анализ и его приложения / Г. М. Дженкинс, Д. Г. Ваттс. – М. : Мир, 1972 – Вып. 2. – 287 с.
49. Динамика доли живых *Soropoda* в планктоне Севастопольской бухты и открытого побережья в 201 –2011 гг / Д. А. Литвинюк, Д. А. Алтухов, В. С. Муханов, Е. В. Попова // Мор. экол. журн. – 2011. - Отд. вып. № 2. – С. 56–65.
50. 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 : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. - Севастополь, 2005. - Вып. 12. - С. 167–176.
51. Дюран, Б. Кластерный анализ / Б. Дюран, П. Оделл. – М. : Статистика. 1977. - 128 с.
52. Евстигнеев, П. В. Биоллюминесценция морских копепод / П. В. Евстигнеев, Э. П. Битюков. – К. : Наук. думка, 1990. – 148 с.
53. Евстигнеев, П. В. Видовой состав и специфичность биоллюминесценции водорослей *Dunorhysaeae* / П. В. Евстигнеев, Э. П. Битюков, Ж. Е. Окологдов // Ботан. журн. – 1993. – Т. 78, № 6 – С. 1–15.
54. Евстигнеев, П. В. Влияние тяжёлых металлов на светоизлучение *Noctiluca miliaris* / П. В. Евстигнеев // Экология моря. – 1988. – Вып. 29. – С. 65–72.
55. Евстигнеев, П. В. Исследование биофизических характеристик светоизлучения и раздражимости перидиней в зависимости от их размеров / П. В. Евстигнеев, Ю. Н. Токарев // Молодые учёные и

основные направления развития современной биологии : тр. 6 науч. конф. мол. учён. биол. фак-та МГУ. – М., 1985. – Ч. 2. – С. 103–107. – Деп. В ВИНТИ 18.07.85, № 5200.

56. Евстигнеев, П. В. Исследование раздражимости копепод по их двигательной и биолюминесцентной реакции / П. В. Евстигнеев // Экология моря. – 1990. – Вып. 35. – С. 80–86.
57. 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.
58. Загородняя, Ю. А. Оценка величины суточного выедания фитопланктона веслоногим рачком *Pseudocalanus elongatum* (Воеск) на основе физиологического расчета его рациона / Ю. А. Загородняя // Биология моря. – К., 1977. – Вып. 42 – С. 95–100.
59. Зернова, В. В. О биолюминесценции планктона в Индийском океане по материалам 35-го рейса экспедиционного судна «Витязь» / В. В. Зернова // Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия / Акад. наук СССР, Науч. совет по биофизике, Сиб. отд-ние. Ин-т физики. – М., 1967. – С. 46–52.
60. Зоопланктон (микро-, мезо- и макро-планктон; таксономическая и трофическая структура) / А. М. Амелехина, А. Д. Губанова, С. М. Игнатъев и др. // Продуктивность экваториальной Атлантики / под ред. Г. В. Зуева ; АНУССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – К., 1990. – С. 77–98.
61. Изменение характеристик биолюминесценции черноморского гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz в онтогенезе / О. В. Машукова, Ю. Н. Токарев, А. Н. Ханайченко, В. И. Василенко // Мор. экол. журн. – 2010. – Т. 9, № 4. – С. 76–85.
62. Использование морфометрического параметра в мониторинговых исследованиях / Ю. В. Брянцева, Ю. Н. Токарев, Н. В. Бурмистрова и

- др.// Системы контроля окружающей среды : средства, технологии и мониторинг : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь, 2008. – С. 389–394.
63. Исследования биолюминесцентного светового поля / В. Л. Владимиров, В. Л. Урденко, Г. Г. Неуймин и др.// Мор. гидрофиз. исслед. –1972. – № 2. – С. 187–196.
64. Кей, С. М. Современные методы спектрального анализа : обзор / С. М. Кей, С. Л. Марпл // Тр. ин-та инженеров по электротехнике и радиоэлектронике. – 1981. – Т. 69, № 11. – С. 5–51.
65. Ковалев, А. В. Зоопланктон. 1. Мезозоопланктон / А. В. Ковалев // Планктон Чёрного моря / под. ред. А. В. Ковалева ; АН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – К., 1993. – С. 144–165.
66. Ковалев, А. В. Структура зоопланктонных сообществ Атлантики и Средиземноморского бассейна / А. В. Ковалев ; АН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – К. : Наук. думка, 1991. – 144 с.
67. Кондратьева, Т. М. Суточные изменения фитопланктона в Чёрном море / Т. М. Кондратьева // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1963. – Т. 6. – С. 53–70.
68. Ланская, Л. А. Суточный ход деления некоторых, видов планктонных водорослей Чёрного моря в культурах / Л. А. Ланская // Биология и распределение планктона южных морей / АН СССР, Океаногр. комис. – М., 1967. – С. 16–21.
69. Левин, Л. А. Биолюминесценция в ультраабиссали / Л. А. Левин, В. С. Филимонов // Биолюминесценция моря / АН СССР Сиб. отд-ние, Ин-т физики. – М., 1969. – С. 168–171.
70. Левин, Л. А. Биолюминесценция моря / Л. А. Левин, А. М. Фиш // Физика твёрдого тела. Биофизика. - Красноярск, 1987. – С. 164–168.
71. Мандель, И. Д. Кластерный анализ / И. Д. Мандель. – М. : Финансы и статистика, 1988. – 176 с.
72. Маркузен, И. Заметки о фауне Чёрного моря. Предварительное

- сообщение / И. Маркузен // Тр. I съезд русс. естествоисп. и врачей. Отд. зоологии. - Спб, 1868. – С. 177–179.
73. Маштакова, Г. П. Суточная динамика фитопланктона в Чёрном море / Г. П. Маштакова // Тр. Азово-Черномор. ин-та. рыб. хоз-ва и океанографии. – 1968. – Вып. 27. – С. 60–72.
74. Машукова, О. В. Вариабельность характеристик биолюминесценции черноморского гребневика *Beroe ovata* (Stenophora: Beroida) в связи с условиями питания / О. В. Машукова, Ю. Н. Токарев // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 23–27.
75. Машукова, О. В. Воздействие тяжёлых металлов на свечение *Beroe ovata* Mayer, 1912 (Stenophora: Beroida) / О. В. Машукова, Ю. Н. Токарев // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7. – С. 229–242.
76. Машукова, О. В. Роль динофлагеллят в формировании поля биолюминесценции Чёрного моря / О. В. Машукова, Н. В. Бурмистрова, Ю. Н. Токарев // Современные проблемы рационального природопользования в прибрежных морских акваториях Украины : тез. докл. Междунар. конф. молодых ученых (г. Севастополь, п. Качивели, 12–14 июня 2007 г.). – Севастополь, 2007. – С. 78–80.
77. Машукова, О. В. Сезонная вариабельность биолюминесценции черноморского гребневика-вселенца *Beroe ovata* Mayer 1912 (Stenophora: Beroida) / О. В. Машукова, Ю. Н. Токарев // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. біологія. – 2010. – Спец. вип. Гідроекологія, № 3 (44). – С. 156–159.
78. Машукова, О. В. Суточная ритмика светоизлучения черноморского гребневика-вселенца *Beroe ovata* Mayer, 1912 (Stenophora: Beroida) / О. В. Машукова // Экология моря. – 2009. – Вып. 79. – С. 15–20.
79. Машукова, О. В. Характеристики светоизлучения черноморских гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis Leidyi* (A.Agassiz) и *Beroe Ovata* (Eschscholtz) / О. В. Машукова, Ю. Н. Токарев, Н. В. Бурмистрова // Актуальные вопросы теоретической и прикладной биофизики, физики и

- химии «БФФХ – 2008» : материалы IV Всеукр. науч.-техн. конф., г. Севастополь, 21–26 апреля 2008. – Севастополь, 2008. - С. 157–160.
80. Мельников, В. В. Кассетный планктометр / В. В. Мельников, А. В. Темных // XI Междунар. науч.-техн. конф. МСОИ-2009, 26-27 ноября 2009, Москва. - М., 2009. – Ч. 3. – С. 27–31.
81. Мельников, В. В. Новые модели замыкающихся макропланктонных тралов / В. В. Мельников // Экосистемы пелагиали Атлантического сектора Антарктики / под ред. Л. А. Пономарева ; РАН, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова. – М., 1995. – С. 102-104.
82. Мельников, В. В. Устройство для сбора проб планктона Мельникова / В. В. Мельников – А.с. 1486129 СССР. МКИ А01 К61/00. 4257561/31-13; Заявлено 03.04.87; Оpubл. 15.06.89. Бюл. № 22. – 4 с.
83. Мельникова, Е. Б. Выявление методом разложения в ряд Фурье биологических ритмов гидробионтных сообществ / Е. Б. Мельникова, Н. В. Лямина // Ученые записки ТНУ. Сер.: «Биология, химия». - 2013. – Т. 26 (65), № 2. – С. 133–138.
84. Мельникова, Е. Б. Закономерности изменения интенсивности поля биолюминесценции прибрежных водах Чёрного моря / Е. Б. Мельникова, Ю. Н. Токарев, Н. В. Лямина // Гидробиол. журн. – 2013. – Т. 49, № 1 – С. 112–120.
85. Мельникова, Е. Б. Исследования сезонных изменений интенсивности поля биолюминесценции в прибрежных водах г. Севастополя (Чёрное море) / Е. Б. Мельникова, Ю. Н. Токарев, Н. В. Лямина // Мор. экол. журн. – 2012. – Т. 11, № 4. – С. 55–63.
86. Мельникова, Е. Б. Оценка значимости факторов, воздействующих на биолюминесцентных гидробионтов / Е. Б. Мельникова, Н. В. Бурмистрова (Лямина) // Биоразнообразие и устойчивое развитие : тез. 2-й междунар. науч.-практ. конф. (г. Симферополь, 12-16 сентября 2012 г). – Симферополь, 2012. – С. 402–404.
87. Мельникова, Е. Б. Оценка интенсивности поля биолюминесценции

- методом дискриминантного анализа / Е. Б. Мельникова, Н. В. Бурмистрова (Лямина) // Материалы VII Междунар. науч. конф. (г. Керчь, 20-23 июня 2012) / Юж. науч.-исслед. ин-т мор. рыбн. хоз-ва и океаногр. (ЮгНИРО). - Керчь, 2012 – С. 207–209.
88. Мельникова, Е. Б. Применение кластерного анализа для структуризации сообществ биолюминесцентных гидробионтов / Е. Б. Мельникова, Н. В. Бурмистрова (Лямина) // Ученые записки ТНУ. Сер.: «Биология, химия». - 2011. – Т. 24 (63), № 4. – С. 156–165.
89. Мельникова, Е. Б. Структуризация внутригодовой изменчивости интенсивности поля биолюминесценции в региональных водах Севастополя (Чёрное море) / Е. Б. Мельникова, Н. В. Лямина // Природничий альманах. Біологічні науки : зб. наук. пр. - Херсон, 2013. – Вип. 19. – С. 167–178.
90. Многолетняя динамика мезозoopланктона в Севастопольской бухте (1976—1996) на примере *Sopropoda* / А. Д. Губанова, И. Г. Поликарпов, М. А. Сабурова, И. Ю. Прусова // Океанология – 2002. – Т. 42, № 3. – С. 1 – 9.
91. 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 // Мор. гидрофиз. журн. – 2003. – № 4. – С. 15–35.
92. Некоторые аспекты формирования синоптической изменчивости поля биолюминесценции и скоплений планктона в Чёрном море / Ю. Н. Токарев, В. В. Мельников, В. Н. Белокопытов, А. В. Темных, Н. В. Бурмистрова // Мор. экол. журн. – 2007. – Т. 4, №.4. – С. 69–79.
93. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей : в 3-х т. / под общ. ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. – К. : Наук. думка, 1968. - Т. 1 : Свободноживущие беспозвоночные : простейшие, губки, кишечнополостные, черви, щупальцевые / отв. ред. В. А. Водяницкий. – 437 с.

94. Организация и проведение биофизического мониторинга планктонного сообщества прибрежной акватории Севастополя: первые результаты / Н. В. Бурмистрова, Ю. Н. Токарев, В. И. Василенко, В. Ф. Жук // Современные проблемы морской инженерной экологии (изыскания, ОВОС, социально-экономические аспекты) : материалы междунар. науч. конф. (г. Ростов-на-Дону, 9–11 июня 2008 г.) / отв. ред. акад. Г. Г. Матишов. - Ростов н/Д, 2008. – С. 59–62.
95. 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 : сб. науч. тр. /НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. - Севастополь, 2001. - Вып. 2. - С. 138–152.
96. Особенности сезонной динамики поля биолюминесценции и биомассы светящихся динофлагеллят у Севастополя (2008–2009 гг.) / И. М. Серикова, Ю. В. Брянцева, Ю. Н. Токарев и др. // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. – 2010. – Спец. вип. Гідороекологія, № 3 (44). – С. 230–234.
97. Павлова, Е. В. Бактериальное питание планктонного рачка *Penilia avirostris* Dana из Чёрного моря / Е. В. Павлова, Ю. И. Сорокин // Биология моря. – К., 1970. – Вып. 19. – С. 182–199.
98. Пат. 70081 U UA, МПК А61К 61/00 Способ оперативного комплексного исследования морских планктонных сообществ / Ю. Н. Токарев (UA), В. В. Мельников (UA), В. И. Василенко (UA), В. Ф. Жук (UA), А. В. Темных (UA); заявитель Институт биологии южных морей НАН Украины им А.О. Ковалевского НАН Украины (UA). – № и 2011 13570; заявл. 18.11.2011; опубл. 25.05.2012; Бюлл. №10.
99. Пат. 91144 UA, МПК А01К 71/10 Устройство для сбора количественных проб зоо- и ихтеопланктона / Мелников В.В. (UA), Темных А.В. (UA), заявитель Мельников В.В. (UA), Темных А.В. (UA). – № а 2008 14845;

заявл. 23.12.2008; опубл. 25.06.2010, бюл. № 12.

100. Петипа, Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах / Т. С. Петипа. – К. : Наук. думка, 1981. – 242 с.
101. Пионтковский, С. А. Селективность в питании *Acartia clausi* (Giesbr.) / С. А. Пионтковский, Т. С. Петипа // Биология моря. – К., 1975. – Вып. 33. – С. 3–10.
102. Поле биолюминесценции – характерный показатель структуры планктонного сообщества Чёрного моря / Ю. Н. Токарев, Э. П. Битюков, В. И. Василенко, Б. Г. Соколов // Экология моря. – 2000. – Вып. 53. – С. 20–25.
103. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности / С. А. Айвазян, В. М. Бухштабер и др. – М. : Финансы и статистика, 1989. – 607 с.
104. Распределение макрозоопланктона / В. В. Мельников, С. М. Игнатъев, А. М. Амелехина, А. Д. Губанова, М. В. Чесалин // Продуктивность экваториальной Атлантики / под ред. Г. В. Зуева ; АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – К., 1990. – С. 168–176.
105. Результаты и перспективы исследования биолюминесценции в Чёрном море / Э. П. Битюков, В. И. Василенко, И. М. Серикова, Ю. Н. Токарев // Экология моря. – 1996. – Вып. 45. – С. 19–25.
106. Результаты мониторинга гидрохимической структуры Севастопольской бухты в тёплый период года / Н. С. Геворгиз, С. И. Кондратьев, С. В. Ляшенко и др. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. - Севастополь, 2002. - Вып. 1 (6). - С. 139–156.
107. Рокицкий, П. Ф. Основы вариационной статистики для биологов / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Белгосуниверситет, 1961. – 221 с.
108. 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 : Междунар. конф. (Крым, Донузлав, 13–16 сентября 2005 г.). - Севастополь, 2005. - С. 52–53.
109. Рудяков Ю. А. Изучение люминесценции пелагических остракод / Ю. А. Рудяков // Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия / Акад. наук СССР, Науч. совет по биофизике, Сиб. отд-ние. Ин-т физики. – М., 1967. – С. 52–61.
110. Рудяков, Ю. А. К методике изучения биолюминесценции моря / Ю. А. Рудяков // Океанология. – 1967. – Т. 7, вып. 4. – С. 728-737.
111. Рудяков, Ю. А. Планктон и биолюминесценция в Красном море и Аденском заливе / Ю. А. Рудяков, Н. М. Воронина // Океанология. – 1967. – Т. 7, № 6. – С. 1076–1088.
112. Рузова, А. И. Использование метода главных компонент в экологии морского фитопланктона (обзор) / А. И. Рузова, Д. К. Крупаткина // Экология моря. - 1983. - Вып. 13. - С. 65–71.
113. Сеничкина, Л. Г. Вычисление объемов клеток диатомовых водорослей с использованием коэффициентов объемной полноты / Л. Г. Сеничкина // Гидробиол. журн. – 1986. – Т. 22, №1. – С. 56–59.
114. Сеничкина, Л. Г. Вычисление объемов клеток видов рода *Euxydiaella* Cienk / Л. Г. Сеничкина // Гидробиол. журн. – 1986. – Т. 22, №3. – С. 92–94.
115. Сеничкина, Л. Г. Изменение структуры фитопланктона в локальных зонах моря под воздействием антропогенных факторов / Л. Г. Сеничкина // Планктон Чёрного моря / АН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - К., 1993. - С. 55–68.
116. Сеничкина, Л. Г. К методике вычисления объемов клеток фитопланктона/ Л. Г. Сеничкина // Гидробиол. журн. – 1978. – Т. 14, № 5. – С. 102–106.
117. Серикова, И. М. Особенности сезонной динамики структуры поля биолюминесценции и ее сопряженность с параметрами динофитовых

- водорослей / И. М. Серикова, Ю. В. Брянцева, В. И. Василенко // Мор. экол. журн. – 2013. – Т. 12, № 4. – С. 87–95.
118. Серикова, И. М. Суточная изменчивость тонкой структуры поля биолюминесценции в Чёрном море / И. М. Серикова, Ю. Н. Токарев // Труды ЮГНИРО. - 2008. - Т. 46. - С. 125–132.
119. Серикова, И. М. Тонкая структура поля биолюминесценции как показатель агрегированности планктонных организмов и ее связь с динамическим режимом водных масс : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.17 / Ирина Михайловна Серикова – Севастополь, 2005. – 25 с.
120. Сорокин, Ю. И. К методике концентрирования проб фитопланктона / Ю. И. Сорокин // Гидробиол. журн. – 1979. – Т. 15, № 2. – С. 71–76.
121. Сравнительная оценка состояния фитопланктона у берегов Севастополя в ноябре 2008 и 2009 гг. / Ю. В. Брянцева, Ю. Н. Токарев, Е. Ю. Георгиева и др. // Экологические проблемы Чёрного моря : материалы Междунар. науч. конф., 28–29 октября 2010 г., Одесса. - Одесса, 2010. - С. 48–51.
122. Столбова, Н. Г. Суточный ритм деления динофлагеллят в Чёрном море / Н. Г. Столбова, В. И. Ведерников, А. С. Микаэлян // Океанология. – 1982. – Т. 22, № 3. – С. 492–495.
123. Суточная динамика и вертикальное распределение пелагических Сорерода в открытых водах у юго-западного Крыма (Чёрное море) осенью 2010 г. / А. В. Темных, Ю. Н. Токарев, В. В. Мельников, Ю. А. Загородняя // Мор. экол. журн. – 2012. – Т. 11, № 2. – С. 75–84.
124. Тарасов, Н. И. Свечение моря / Н. И. Тарасов – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. – 204 с.
125. Токарев, Ю. Н. Биолюминесценция как экспрессивный показатель жизнедеятельности *Noctiluca miliaris* Sungray : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17 / Юрий Николаевич Токарев. – Севастополь, 1990. – 25 с.
126. Токарев, Ю. Н. Биолюминесценция 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.
127. Токарев, Ю. Н. Влияние физических и биологических факторов на формирование мелкомасштабной структуры биолюминесцентного и акустического полей в Чёрном и Средиземном морях / Ю. Н. Токарев, Б. Г. Соколов // Гидробиол. журн. – 2001. – Т. 37, № 2. – С. 3–13.
128. Токарев, Ю. Н. Исследование поверхностной биолюминесценции тропической Атлантики / Ю. Н. Токарев, В. Г. Шайда // Результаты исследований северной части тропической зоны Атлантического океана по программе Декалант : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь, 1975. – С. 187–195.
129. Токарев, Ю. Н. Основы биофизической экологии гидробионтов / Ю. Н. Токарев – Севастополь : ЭКОСИ–Гидрофизика, 2006. – 342 с.
130. Токарев, Ю. Н. Сезонная изменчивость вертикальной структуры биолюминесценции в прибрежной зоне Чёрного моря / Ю. Н. Токарев, Е. Б. Мельникова, Н. В. Бурмистрова // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах : материалы 6-й междунар. науч. конф. (4-6 окт. 2011 г., Днепропетровск). – Днепропетровск, 2011. - С. 147–149.
131. Филимонов, В. С. Измерение биолюминесценции в Карибском море, северной и центральной Атлантике / В. С. Филимонов, А. С. Артемкин // Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия / Акад. наук СССР, Науч. совет по биофизике, Сиб. отд-ние. Ин-т физики. – М., 1967. – С. 40–46.
132. Филимонов, В. С. Характеристика биолюминесцентных импульсов одиночных клеток динофлагеллят (Dinophyta) / В. С. Филимонов, Н. А. Тюлькова // Биология моря. – 1981. – № 3. – С. 43–49.
133. Харман Г. Современный факторный анализ / Г. Харман – М. : Статистика, 1972. - 489 с.
134. Черепанов, О. А. Связь биолюминесценции с биомассой и численностью светящегося и всего планктона. Чёрное море / О. А. Черепанов, Л. А.

- Левин, Р. Н. Утюшев // Мор. экол. журн. - 2007 - Т. 6, № 3. - С. 84–89
135. Чумакова, Р. И. Светящиеся бактерии / Р. И. Чумакова, И. И. Гительзон. – М. : Наука, 1975. – 108 с.
136. Экологическая биофизика и её роль в изучении водных экосистем / И. И. Гительзон, М. И. Гладышев, Ф. Г. Дегерменджи и др. // Биофизика. – 1993. – 38, № 6. – С. 1069–1078.
137. Яшнов, В. А. Инструкция по сбору планктона и обработке его в полевых условиях / В. А. Яшнов. – М. : ВНИРО, 1939. – 22 с.
138. A multi-platform bathyphotometer for fine-scale, coastal bioluminescence research / Ch. M. Herren, S. H. D. Haddock, C. Johnson, C. M. Orrico, M. A. Moline, J. F. Case // *Limnol. Oceanogr. : Methods.* – 2005. - Vol. 3. - P. 247–262.
139. Arneson, A. C. A charge-coupled device (CCD) spectrophotometer for measuring marine bioluminescence / A. C. Arneson, S. Benyamin, B. Janes G. W. Schmidt // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1988. – Vol. 43. – P. 277–283.
140. Backus, R. H. Bioluminescence in the surface waters of the sea / R. H. Backus, Ch. Yentch, A. S. Wing // *Nature.* - 1961. - Vol. 192. - P. 518-521.
141. Bacterial bioluminescence. Comparison of bioluminescence emission spectra, the fluorescence of luciferase reaction and the fluorescence of flavin cations / M. Eley, J. Lee, J. M. Lhoste, M. J. Cormier, P. Hemmerich // *Biochemistry.* – 1970. – Vol. 9, iss. 14. – P. 2902 – 2908.
142. Beebe, W. Preliminary list of Bermuda deep-sea fish / W. Beebe // *Zoologica (USA).* – 1937. - Vol. 22. - 197 p.
143. Bioluminescence and Chemiluminescence - Molecular reporting with photons : Proc. 9th Intern. Symp., Woods Hole, October 1996 / Eds.: J. W. Hastings, L. J. Kricka, P. E. Stanley. – Chichester : Wiley, 1997 – 568 p.
144. Bioluminescence of plankton organisms as an index of the neritic aquatoria pollution / Yu. N. Tokarev, P. V. Evstigneev, V. I. Vasilenko et al // *MEDCOAST'07 : Proc. of the intern. conf. on the Mediterranean coastal environment (8; Alexandria, Egypt; 2007).* - Ankara, 2007. - Vol. 2. - P. 925-

936.

145. Bioluminescent organisms and bioluminescence measurements in the North Atlantic Ocean near latitude 59.5°N, longitude 21° W / E. Swift, J. M. Sullivan, H. P. Batchelder et al / *J. Geophys. Res.* – 1995 – Vol. 100, iss. C 4. - P. 6527–6547.
146. Boden, B. P. Planktonic bioluminescence / B. P. Boden, E. M. Kampa // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* – 1964. – Vol. 2. – P. 341–372.
147. Breslau, L. R. The luminescence camera / L. R. Breslau, H. E. Edgerton // *J. Biol. Photogr. Assoc.* – 1958. – Vol. 26, no. 2. – P. 341–371.
148. Burmistrova, N. V. Seasonal changeability and daily dynamic of the bioluminescence field and environment hydrological characteristics at Sevastopol Coastal zone / N. V. Burmistrova, Yu. N. Tokarev, E. B. Melnikova // Drivers, pressures, state, impacts, response and recovery indications towards better governance of Black Sea environmental protection : 3rd Bi-annual BS Scientific Conference and UP-GRADE BS-SCENE EC : Project Joint Conference : Abstr. (1-4 November 2011, Odessa). - Odessa, 2011. – P. 167.
149. Burmistrova, N. V. The bioluminescence field as an indicator of the vertical structure of the Black Sea planktonic community/ N. V. Burmistrova, O. V. Mashukova, Yu. N. Tokarev // *Proc. of the 3d Intern. Young Scientists Conf. "Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution"*, dedicated to 100 Anniversary from Birth of Famous Ukrainian Lichenologist M. Makarevych (Odesa, 15-18 May, 2007). - Odesa, 2007. - P. 241.
150. Buskey, E. J. An encounter model to predict natural planktonic bioluminescence / E. J. Buskey, E. Swift // *Limnol. Oceanogr.* – 1990. – Vol. 35, iss. 7. – P. 1469–1485.
151. Buskey, E. J. Bioluminescence of heterotrophic dinoflagellates from Texas coastal waters / E. J. Buskey, S. Storm, C. Coulter // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1992. – Vol. 159, no. 1. - P. 37–49.
152. Buskey, E. J. Epipelagic planktonic bioluminescence in the marginal ice zone

- of the Greenland Sea / E. J. Buskey // *Mar. Biol.* – 1992. – Vol. 113, iss. 4. – P. 689–698.
153. Buskey, E. J. Growth and bioluminescence of *Noctiluca scintillans* on varying algal diets / E. J. Buskey // *J. Plankt. Res.* – 1995. – Vol. 17, iss. 1. - P. 29–40.
154. Cassie, R. M. Microdistribution of plankton / R. M. Cassie // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* - 1963. – Vol. 1. – P. 223–252.
155. Cattell, R. B. The Scree Test for the Number of Factors / R. B. Cattell // *Multivar. Behav. Res.* - 1966. - Vol. 1, iss. 2. - P. 245–276.
156. Chun, C. Atlantis. Biologische Studien uber pelagische Tiefsee – Shizopoden / C. Chun // *Zoologica.* – Vol. 7. – Studgart, 1896. – 262 p.
157. Clarke, G. L. Variation in transparency and inbioluminescence on longitudinal transecte in the Western Indian ocean / G. L. Clarke, M. G. Kelly // *Bull. Inst. Oceanogr.* – 1964. - Vol. 64, no. 1318. - 20 p.
158. 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 Res.* – 1957-1958. – Vol. 4. - P. 1-14.
159. Climate impact on long-term changeability of the Black Sea bioluminescence field and plankton community characteristics / Yu. N. Tokarev, V. V. Melnikov, N. V. Burmistrova, A. V. Temnykh // *Climate Change in the Black Sea-Hypothesis, Observations, Trends, Scenarios and Mitigation Strategy for the Ecosystem : 2-nd Biannual and Black Sea Scene EC Project Joint Conf. : Proc. (Sofia, Bulgaria, 6-9 Oct. 2008).* - Sofia, 2008. - P. 192-200.
160. Coastal and oceanic bioluminescence trends in the Southern California Bight using MOOREX bathyphotometers / D. Lapota, S. Paden, D. Duckworth, D. E. Rosenberg, J. F. Case // *Bioluminescence and chemiluminescence* / Eds.: A. K. Campbell, L. J. Kricka, P. E. Stanley. – Chichester, 1994. – P. 127–131.
161. Dinoflagellate bioluminescence: A comparative study of in vitro components / R. E. Schmitter, D. Njus, F. M. Sulzman et al // *J. Cell. Phisiol.* – 1976. – Vol. 87, iss. 1. - 123–134.
162. Eckert, R. Bioelectric control of bioluminescence in the dinoflagellate

- Noctiluca* / R. Eckert // Science. – 1965. – Vol. 147, no. 3662. - P. 1140–1145.
163. Esaias, W. E. Action spectrum for a low intensity, rapid photoinhibition of mechanically stimuable bioluminescence in the marine dinoflagellates *Gonyaulax catenella*, *Gonyaulax acantella* and *Gonyaulax tamarensis* / W. E. Esaias, H. C. Curl Jr., H. H Seliger // J. Cell. Physiol. – 1973. – Vol. 82, iss. 3. – P. 363–372.
164. Esaias, W. E. Effect of dinoflagellate bioluminescence on copepod ingestion rates / W. E. Esaias, H. C. Curl Jr. // Limnol. Oceanogr. – 1972. – Vol. 17, iss. 6. – P. 901–906.
165. Esaias, W. E. Studies on the occurrence, physiology, and ecology of bioluminescent dinoflagellates : Ph.D. thesis / W. E. Esaias. - Oregon State Univ., 1972. – 76 p.
166. Halberg, F. Rythmes circadian a rythmes de basses frequences en physiologie humaine / F. Halberg, A. Reinberg // J. Physiol. – Paris. - 1967. – Vol. 59. – P. 117–202.
167. Hamman, J. P. The mechanical triggering of bioluminescence in marine dinoflagellates: Chemical basis / J. P. Hamman, H. H. Seliger // J. Cell. Physiol. – 1980. – Vol. 80, iss. 3. - P. 397–408.
168. Harvey, E. N. Bioluminescence / E. N. Harvey. – N.-Y. : Acad Press., 1952. – 649 p.
169. Hastings, J. W. A persistent diurnal rhythm of luminescence in *Gonyaulax polyedra* / J. W. Hastings, B. M. Sweeney // Biol. Bull. – 1958. – Vol. 115, no. 3. - P. 440–458.
170. Herring, P. J. Milky Seas: a bioluminescent Puzzle/ P. J. Herring, M. Watson // The Marine Observer : A Quarterly J. Maritime Meteorology. – 1993. – Vol. 63. – P. 22–30.
171. Hydrobiophysical device “Salpa” of the Institute of Biology of the Southern Seas used for bioluminescent investigation of the upper layers of the ocean / V. I. Vasilenko, E. P. Bitykov, B. G. Sokolov, Y. N. Tokarev //

- Bioluminescence and Chemiluminescence - Molecular reporting with photons : Proc. 9th Intern. Symp., Woods Hole, October 1996 / Eds.: J. W. Hastings, L. J. Kricka, P. E. Stanley. – Chichester, 1997. – P. 549–552.
172. Kampa, E. M. Light-generation in a sonic-scattering layer // E. M. Kampa, B. P. Boden / Deep-Sea Res. - 1957-1958. - Vol. 4. – P. 73–92.
173. Latz, M. I. Effect of red tide dinoflagellate diet and cannibalism on the bioluminescence of the heterotrophic dinoflagellates *Protoperdinium spp.* / M. I. Latz, H. J. Jeong // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1996. – Vol. 132. - 275–285.
174. Latz, M. I. Spontaneous and stimulated bioluminescence of the dinoflagellate *Ceratocorys horrida (Peridinales)* / M. I. Latz, A. O. Lee // J. Phycol. – 1995. – Vol. 31, iss. 1. - 120–132.
175. LHY and CCA1 are partially redundant genes required to maintain circadian rhythms in Arabidopsis / T. Mizoguchi, K. Wheatley, Y. Hanzawa, L. Wright, M. Mizoguchi, H.-R. Song, I. A. Carre, G. Coupland // Dev. Cell. – 2002. – Vol. 2, iss. 5. – P. 629–641.
176. Loeblich, L. A. The organisms causing New England red tide *Gonyaulax excavate* / L. A. Loeblich, A. R. Loeblich // Proc. First Int. Conf. on Toxic Dinoflagellate blooms. – Boston, 1975. – P. 207–209.
177. Mashukova, O. Variability of the bioluminescence characteristics of the Black Sea ctenophores-aliens in connection with different conditions of nutrition / O. Mashukova, Yu. Tokarev // Adv. Biosci. Biotechnol. – 2013. – Vol. 4, № 11. – P. 968–973. – Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.4236/abb.2013.411128>
178. Melnikov, V. V. New model of self-closing macroplankton trawl / V. V. Melnikov // The Second Polish-Soviet Antarktic Symposium (March 20, 1989, Arctowski Polish Antarctic Station) / Eds. R. Z. Klekowski, K.W. Opaliński ; Instytut Ekologii (Polska Akademia Nauk). – Dzickanow Lesny, 1993. – P.141–143.
179. Melnikova, E. B. Regularities of Changes of the Bioluminescence Field in the Black Sea Coastal Waters / E. B. Melnikova, Yu. N. Tokarev, N. V. Lyamina // Hydrobiol. J. – 2013 – Vol. 49, no. 3. – P. 105–111.

180. Nealson, K. H. Identification of marine organisms using kinetic and spectral properties of their bioluminescence / K. H. Nealson, A. C. Arneson, M. E. Huber // *Mar. Biol.* – 1986. – Vol. 91, iss. 1. - P. 77–83.
181. Nicol, J. A. Animal luminescence / J. A. Nicol // *Adv. Compar. Physiol. Biochem.* – 1962. – Vol. 1. - P. 217–273.
182. Nicol, J. A. Observation on luminescence in pelagic animals / J. A. Nicol // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* – 1958. – Vol. 37, no. 3. – P. 705– 52.
183. Observation of planktonic bioluminescence in the euphotic zone of the California Current / P. R. Greenblat, D. F. Feng, A. Zirino, J. R. Losee // *Mar. Biol.* – 1984. – Vol.84, iss. 1. – P. 75–82.
184. Ondercin, D. G. The distribution of bioluminescence and chlorophyll during the late summer in the North Atlantic: maps and predictive model / D. G. Ondercin, C. A. Atkinson, D. A. Kiefer // *J. Geophys. Res. Oceans.* – 1995. – Vol. 100, no. C 4. – P. 6575–6590.
185. *Penilia avirostris*: Regional and Global Patterns of Seasonal Cycles / S. A. Piontkovski, S. Fonda-Umani, A. De Olazabal, A. D. Gubanova // *Int. J. Oceans Oceanogr.* - 2012. - Vol. 6, no. 1. - P. 9-25.
186. Results of the cruises 1993-1994: Zooplankton: The investigation of mesozooplankton in 1933-1934 by IBSS / Kovalev A. V., Gubanova A. D., Ostrovskaya N. A., Zagorodnyaya Yu. A. // An assessment of recent phyto- and zooplankton investigations in the Black Sea and planning for future : Rep. on the meeting of *Mar. Biol.* in Erdemli, Turkey. - Erdemli, 1995. - P. 50-52.
187. Sars, G. O. Report on the Schizopoda collected of H. M. S. “Challenger” during the years 1873–1876 / G. O. Sars // *Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. “Challenger” : Zoology.* – 1885. – Vol. 13, pt. 37. – P. 1–228.
188. Seliger, H. H. Optimization of bioluminescence in marine dinoflagellates / H. H. Seliger, W. H Biggley // *Americal Geographycal Union (AGU) Fall Meeting / American Society of Limnology and Oceanography : Anual Meeting, San Francisco, California, December 1982.* - [San Francisco], 1982.

189. Seliger, H. H. Towable photometer for rapid area mapping of concentration of bioluminescent marine dinoflagellates / H. H. Seliger, W. G. Fastie, W. D. McElroy // *Limnol. Oceanogr.* – 1969. – Vol. 14, no. 5. – P. 806–813.
190. Some aspects of climatic variability on the formation of zooplankton accumulations and field of bioluminescence in the Black Sea / A. Temnykh, Yu. Tokarev, V. Melnikov et al // 42-nd European Marine Biology Symp. EMBS : Abstr. (Kiel, Germany, 27-31 Aug. 2007). - Kiel, 2007. - P. 253.
191. Some aspects of the climate impact on long-term changeability of the Black Sea bioluminescence field and plankton community characteristics / Yu. N. Tokarev, V. V Melnikov, N. V Burmistrova, A. V. Temnykh // *J. Environ. Prot. Ecol.* – 2010. – Vol.11, no. 3. – P. 1078–1088.
192. Spatial heterogeneity of the bioluminescence fields of the tropical Atlantic Ocean and its relationship with internal waves / V. M. Kushnir, Yu. N. Tokarev, R. Williams et al // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1997. – Vol. 160. – P. 1–11.
193. Stimulable and spontaneous bioluminescence in the marine dinoflagellates, *Pyrodinium bahamense*, *Gonyaulax polyedra*, and *Pyrocystis lanula* / W. H. Biggley, E. Swift, R. J. Buchanan, H. H. Seliger // *J. Gen. Physiol.* - 1969. – Vol. 45, no. 1. - 96–122.
194. Sullivan, J. M. Photoinhibition of mechanically stimulable bioluminescence in the autotrophic dinoflagellate, *Ceratium fusus* (Pyrrophyta) / J. M. Sullivan, E. Swift // *J. Phycol.* – 1994. – Vol. 30, iss. 4. – P. 633–637.
195. Sweeney, B. M. Laboratory studies of a green *Noctiluca* from New Guinea / B. M. Sweeney // *J. Phycol.* – 1971. – Vol. 7, iss. 1. - 53–58.
196. Swift, E. Species of oceanic dinoflagellates in the genera *Dissodinium* and *Pyrocystis*: interclonal and interspecific comparisons of the color and photon yield of bioluminescence / E. Swift, W. H. Biggley, H. H. Seliger // *J. Phycol.* – 1973. – Vol. 9, iss. 4. - 420–426.
197. The bioluminescence field as an indicator of the spatial structure of the planktonic community of the Mediterranean sea basin / Yu. N. Tokarev, E. P.

- Bitjukov, R. Williams et al // *Bioluminescence and Chemiluminescence : Molecular Reporting with Photons. : Proceed. Intern. Symp. Bioluminescence and Chemiluminescence, 9th, Woods Hole, Mass., Oct. 4-8, 1996. - Chichester, 1997. - P.169–171.*
198. The bioluminescent field of the Atlantic Ocean / S. A. Piontkovski, Yu. N. Tokarev, E. P. Bitjukov, R. Williams, D. A. Kiefer // *Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1997. – Vol. 156. – P. 33–41.*
199. The influence of climate on the long – period changeability of the Black Sea bioluminescence field and the pelagial background characteristics / Yu. N. Tokarev, V. V. Melnikov, V. N. Belokopytov, N. V. Burmistrova // *42-nd European Marine Biology Symp. EMBS : Abstr. (Kiel, 27-31 Aug. 2007). - Kiel, 2007. - P. 254.*
200. The long-period trend of the climate influence on the Black Sea bioluminescence and plankton community changeability / Yu. N. Tokarev, V. V. Melnikov, N. V. Burmistrova, A. V. Temnykh // *Climate change in the Black Sea - Hypothesis, Observations, Trends scenarios and mitigation strategy for the ecosystem : 2nd Biannual and Black Sea Scene EC Project Joint Conf. : Paper Abstr. (Sofia, Bulgaria, 6-9 Oct., 2008). - Sofia, 2008. - P. 63.*
201. The migration behavior, fine structure and bioluminescent activity of krill sound-scattering layers / C. N. Green, E. A. Widder, M. J. Youngbluth, A. Tamse, G. E. Johnson // *Limnol. Oceanogr. – 1992. – Vol. 37, iss. 3. – P. 650–658.*
202. The spatial – temporal changeability of the Black Sea bioluminescence field: mesoscale aspect / N. Burmistrova, Yu. Tokarev, V. Vasilenko et al // *Climate change in the Black Sea - Hypothesis, Observations, Trends scenarios and mitigation strategy for the ecosystem : 2nd Biannual and Black Sea Scene EC Project Joint Conf. : Paper Abstr. (Sofia, Bulgaria, 6-9 Oct., 2008). - Sofia, 2008. – P. 66.*
203. Tokarev, Yu. N. Small-scale plankton patchiness in the Black Sea euphotic

- layer / Yu. N. Tokarev, R. Williams, S. A. Piontkovski // *Hydrobiologia*. – 1998. – Vol. 375/376. – P. 363–367.
204. Toxicological evaluation of constructed wetland habitat sediments utilizing *Hyalella azteca* 10-days sediments toxicity test and bacterial bioluminescence / J. A. Steevens, S. S. Vansal, K. W. Kallies et al // *Chemosphere*. – 1998. – Vol. 36, iss. 15. – P. 3167–3180.
205. Ward, J. H. Hierarchical grouping to optimize an objective function / J. H. Ward // *J. Am. Stat. Assoc.* – 1963. – Vol. 58, iss. 301. - P. 236-244.
206. Widder, E. A. Marine bioluminescence spectra measured with an optical multichannel detection system / E. A. Widder, M. J. Latz, J. F. Case // *Biol. Bull.* – 1983. – Vol. 165, no. 3. – P. 791–810.
207. Zooplankton are major sources of epipelagic bioluminescence in the southern Sargasso Sea / E. Swift, W. H. Biggley, P. G. Verity, D. T. Brown // *Bull. Mar. Sci.*– 1983. – Vol. 33, no. 4. – P. 855–863.