



УДК 591.148:574.52:[574.583+556](262.5)

И. М. Серикова, к.б.н., н.с., **Ю. Н. Токарев**, д.б.н., зав. отд., **Ю. А. Загородняя**, к.б.н., с.н.с.,
В. И. Василенко, вед. инженер

Институт биологии южных морей им. А.О.Ковалевского Национальной академии наук, Севастополь, Украина

ТОНКАЯ СТРУКТУРА ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ И ЕЁ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ ПЛАНКТОНА И ГИДРОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРОЙ ВОД В ЧЁРНОМ МОРЕ

Исследованы особенности пространственного распределения и характеристик тонкой структуры поля биолюминесценции (ПБ), созданного скоплениями светящихся планктонных организмов. Показана обусловленность изученных характеристик гидрофизическими параметрами среды, вариабельностью количественных и качественных характеристик планктонного сообщества в акваториях северо-западного шельфа (СЗШ) и открытого моря, а также в зонах их взаимодействия.

Ключевые слова: фито- и зоопланктон, температура, солёность, интенсивность биолюминесценции.

Определение масштабов пространственно-временной изменчивости полей планктона и механизмов её генерации является одной из важнейших проблем современной гидробиологии. В связи с определяющим вкладом мелкомасштабной изменчивости в формирование пространственной структуры полей планктона [16] исследования биологических характеристик водных масс на таких масштабах приобретают особую актуальность. Однако причины методического и технического характера, в частности, необходимость анализа достаточно большого числа дискретных проб, отобранных с высокой частотой в заданном слое, а также низкая уловистость традиционно применяемых орудий лова (сети, батометры, насосы и т.д.), существенно ограничивают возможности таких исследований. В силу изложенного, единого взгляда на причины формирования мелкомасштабной гетерогенности планктонного сообщества не существует. Так, полученные с помощью буксируемых приборов с электронными счётчиками частиц результаты показали, что скопления зоопланктона могут быть связаны с особенностями термальной микроструктуры в верхнем слое [6]. По мнению других авторов, мелкомасштабные неоднородности планктона

формируются, прежде всего, под действием эколого-физиологических процессов в пелагических сообществах [3, 4, 17]. Проведенные нами ранее исследования показали определяющий вклад физических механизмов в генерирование и поддержание пространственной структуры планктона на мелкомасштабном уровне в дневное время. В тёмное время суток возрастает влияние биологических (репродукционных, миграционных, эволюционных) механизмов формирования мелкомасштабной гетерогенности планктона [11, 18]

Естественно предположить дальнейшее увеличение роли биологических механизмов в формировании гетерогенности приповерхностного планктона при уменьшении масштабов исследуемых неоднородностей до сантиметровых, т.е. масштабов “поведенческой пятнистости” [14]. С учётом возникающих при этом методических сложностей, роль новых биофизических методов изучения пространственной организации планктонных популяций, в частности, высокую экспрессивность биолюминесценции как индекса структурированности планктонных сообществ на мелкомасштабном уровне трудно переоценить.

Материал и методы. Во время 35-ой экспедиции НИС «Пр. Водяницкий» (ноябрь 1991) осуществлялись комплексные планктонологические исследования, проводилась гидрологическая съёмка СТД-зондами, а также регистрировалось поле билюминесценции (ПБ) с помощью зондирующего приборного комплекса «Сальпа» в ночное время суток [19]. В северо-западной части Чёрного моря выполнены два разреза от мелководья к открытому глубоководному району в направлении центра западной халистазы. Первый субмеридиональный разрез из 6 станций выполнялся от Тендровской косы ($\varphi = 45^{\circ}29' N$; $\lambda = 31^{\circ}38' E$), а второй разрез из 10 станций – от Каламитского залива ($\varphi = 45^{\circ}05' N$; $\lambda = 33^{\circ}19' E$) (рис. 1).

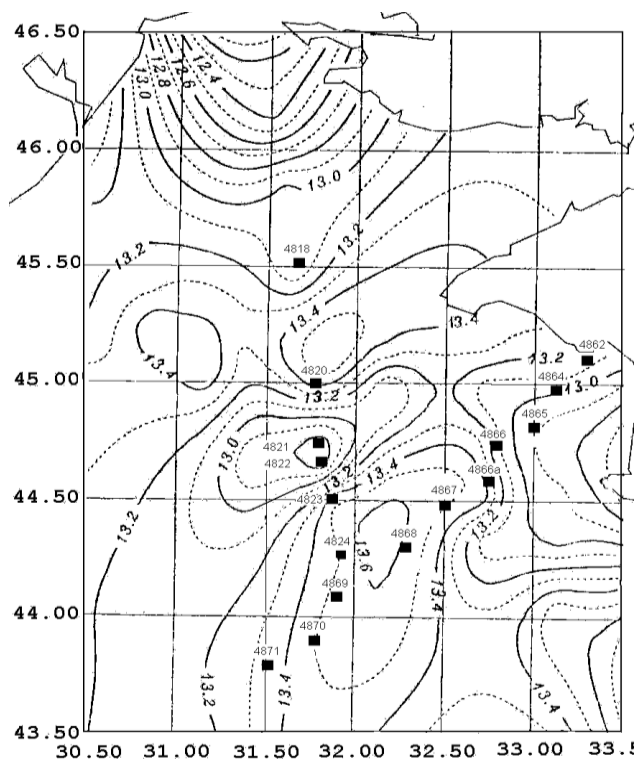


Рис. 1 Распределение величин условной плотности на поверхности моря в районе исследований. (Квадратами отмечено расположение станций)

Fig. 1 Distribution of density values at the sea surface in the research region. (Squares denote location of the station)

Зоопланктон собирали малой сетью Джеди (диаметр входного отверстия 36 см, ячея сита 116 мкм) послойными обловами верхнего 100-метрового слоя: от поверхности до слоя Морський екологічний журнал, № 4, Т. IX. 2010

скачка, в слое и под слоем скачка плотности. При меньших глубинах облавливали слой от поверхности до дна. Пробы обработаны в камере Богорова счётно-весовым методом. Для расчёта биомассы использованы стандартные веса планктонных организмов, полученные Т.С. Петипа и номограммы Л.Л. Численко, обобщенные в [15].

Отбор батометрических проб фитопланктона объёмом 1 л проводили на 5 – 6 горизонтов. Методика обработки и результаты исследований описаны в [7]. Для сопоставления вертикальных профилей билюминесценции и распределения фитопланктона по глубине на двух станциях первого разреза (ст. 4821 и 4824) с помощью гирлянды батометров отбирались пробы фитопланктона через каждые 5 м синхронно с батифотометрическими зондированиями.

Гидробиофизический комплекс «Сальпа» позволял одновременно отследить изменчивость термохалинных полей и поля билюминесценции в метровых диапазонах глубин, что дало возможность оценить связь мелко-масштабного распределения планктона с тонкой структурой гидрологических полей. На каждой станции выполнялось не менее 30 зондирований в верхней 40 – 60-метровой толще. Методика сбора и обработки информации комплексом «Сальпа» подробно описана [12, 13]. В результате обработки сигналов датчиков получали профили билюминесценции, температуры, солёности, а также рассчитанной по этим параметрам условной плотности с осреднёнными показаниями по глубине через каждый метр.

Для изучения тонкой структуры поля билюминесценции и сопутствующих гидрофизических полей (температуры, солёности, плотности) была использована оригинальная методика обработки информации. Для анализа профили представляли в виде суммы детерминированной компоненты, описывающей среднее закономерное изменение параметра с глубиной ($\langle B(z) \rangle$, $\langle T(z) \rangle$, $\langle S(z) \rangle$), и однородной

случайной функции (B' , T' , S'), характеризующей тонкую структуру, т.е. в виде:

$$B(z) = \langle B(z) \rangle + B'; \quad T(z) = \langle T(z) \rangle + T'; \\ S(z) = \langle S(z) \rangle + S'.$$

Разложение осуществлялось при помощи низкочастотной фильтрации, или сглаживания, с использованием косинус-фильтра. Выбиралась длина фильтра $H = 10$ м. Сглаживание даёт средние профили, вычитая которые из исходных получаем ряды пульсаций с максимальным масштабом неоднородностей $\lambda_{\max} < H/2$.

После выделения из исходных данных детерминированной компоненты производилась обработка флуктуационной компоненты, характеризующей мелкомасштабную, или так называемую тонкую, структуру полей биолюминесценции, температуры, солёности. Рассчитывались моменты первого и второго порядков для исходных профилей биолюминесценции, а также их составляющих $\langle B(z) \rangle$ и B' . Вертикальные профили интенсивности биолюминесценции характеризуются сильной изрезанностью на масштабах нескольких метров. Для количественной характеристики изрезанности профилей биолюминесценции нами предложено рассматривать коэффициент вариабельности флуктуаций: $C_{VB'} = \sigma_{B'}/\bar{B}$, где $\sigma_{B'}$ – среднеквадратичное отклонение профиля B' в выбранном слое; а \bar{B} – среднее значение исходного профиля $B(z)$ в этом же слое. Параметр $C_{VB'}$ является нормированной средней амплитудой флуктуаций биолюминесценции. Учитывая, что интенсивность свечения прямо пропорциональна концентрации светящихся организмов, в биологическом аспекте такой параметр показывает, на сколько процентов (или долей единиц) колеблется концентрация планктона в чередующихся тонких слоях его скоплений и разрежений. На каждой станции коэффициенты $C_{VB'}$ рассчитывались для отдельных профилей, которые затем осредняли по всему ансамблю реализаций.

Для определения характерного вертикального масштаба тонкоструктурных неоднородностей (H) на каждой станции рассчитыва-

лись автокорреляционные функции профилей B'_i , которые затем осредняли. Средняя толщина тонких слоёв принималась равной половине сдвига осреднённой автокорреляционной функции, на котором наблюдается её второй максимум (следующий за максимумом при нулевом сдвиге).

Для оценки связи между тонкой структурой поля биолюминесценции и мелкомасштабной изменчивостью гидрологических характеристик рассчитывались коэффициенты корреляции между флуктуациями профилей биолюминесценции и температуры ($B'_i \times T'_i$), биолюминесценции и солёности ($B'_i \times S'_i$) с небольшими сдвигами их относительно друг друга для всех зондирований на каждой станции.

Результаты. Благодаря выполнению гидрофизической съёмки с помощью буксируемой аппаратуры в слое 0 – 5 м, получены карты распределения основных гидрологических параметров, позволяющие выделить основные элементы динамической структуры вод исследуемого района [5]. Наиболее ярким структурным образованием здесь оказалась струя основного Черноморского течения (ОЧТ), идентифицируемая в поле температуры по значениям $> 13.0^\circ\text{C}$. В результате взаимодействия ОЧТ с рельефом дна и неоднородности поля течений в самой струе сформировались квазистационарные вихревые структуры антициклонической направленности (КАВ). Одна вихревая структура расположена в зоне Каламитского залива и прилегающей акватории, вторая – на южной границе СЗЧ (над западным склоном «большой топографической ложбины») (рис. 1). Эти вихри представляют активные синоптические образования. Внутри меандра ОЧТ образовался циклонический вихрь с центром в точке с координатами $\varphi=44^\circ 25' \text{ N}$, $\lambda= 32^\circ 10' \text{ E}$, сформированный из холодных (до 13.0°C) и высокосолёных ($> 18.0 \text{ ‰}$) вод открытой части моря.

Качественный состав зоопланктона был представлен основным комплексом пелагической фауны черноморского планктона. Это,

прежде всего, все возрастные стадии – от науплий до половозрелых особей – копепод *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Oithona similis*, *Acartia clausi* и *A. tonsa*, *Paracalanus parvus*, *Centropages ponticus*. Планктонные раки сем. Pontellidae и *Oithona nana* в пробах не встречались. Кладоцеры были представлены *Pleopis polyphemoides*, *Penilia avirostris* и единичными экземплярами *Pseudevadne tergestina*. Из других групп зоопланктона были широко распространены *Sagitta setosa*, *Oicopleura dioica*, планулы сцифоидных медуз и гребневики *Pleurobrachia pileus*. Массовой формой в планктоне был *Mnemiopsis leidy*. На большинстве станций в тех или иных слоях встречалась *Noctiluca scintillans* Mac. (syn. *N. miliaris* Sur.). Из перечисленных форм зоопланктона к числу светящихся относятся (приведены по мере снижения интенсивности свечения) *M. leidy*, *P. pileus*, *O. similis* и *N. scintillans*.

В верхнем квазиоднородном слое (ВКС) доминировали акарциды, которые составляли от 80 до 100 % общей численности копепод на прибрежных станциях (табл. 1). Их процент снижался в направлении открытого моря. В слое температурного скачка соотношение основных видов копепод изменилось. Здесь по численности преобладали *O. similis* (40 – 60 %) и *P. elongatus* (10 – 50 %). Под слоем скачка доля *O. similis* возросла до 60 – 70 % общей численности, а также увеличилось процентное содержание *C. euxinus*. В целом численность копепод в этом районе уменьшились более чем на порядок по сравнению с 1960-ми и 1980-ми годами. Так, осенью 1991 г. средняя суммарная численность копепод в слое 0 – 100 м была около $200 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$, тогда как в середине 1960-х средняя численность копепод в слое 0 – 200 м для этого сезона составляла около 4.5 тыс. экз. $\cdot \text{м}^{-3}$ [2].

Таксономический состав фитопланктона был представлен 100 видами и разновидностями, из которых более половины составляли светящиеся перидиниевые, около трети – диатомовые водоросли. Массовыми были только

11 видов, из которых восемь относились к перидиниевым водорослям. В процентном соотношении наиболее существенный вклад в суммарную биомассу фитопланктона на всех разрезах вносили перидиниевые водоросли – основные биолюминесцентные в Чёрном море [7].

Максимальный средний уровень поля биолюминесценции (ПБ) в слое 0 – 60 м зарегистрирован в зоне ОЧТ на втором разрезе (ст. 4862 – 4866), где наблюдалось довольно высокая биомасса фитопланктона [7]. На станциях первого разреза, напротив, отмечена тенденция увеличения интенсивности биолюминесценции по мере удаления от шельфовой зоны. Кроме большой вариабельности интегральных характеристик ПБ изменчивым оказался характер его вертикального распределения в водных массах с различающимся динамическим режимом, что обусловило изменчивость параметров его тонкой структуры. Так, в зоне взаимодействия КАВ и циклонического вихря на ст. 4823 наблюдалось развитие слоев динофитовых водорослей, формирующих ПБ под термоклином (рис. 2 в). Возможные механизмы развития слоев одноклеточных водорослей на стыке вихревых структур разной направленности обсуждались нами ранее [9, 10]. Увеличение слоев биолюминесценции сопровождалось уменьшением их вертикальных размеров. В результате на ст. 4823 отмечался минимальный характерный масштаб тонкоструктурных неоднородностей, равный 2.5 м (рис. 3).

Важной отличительной чертой ПБ в зоне циклонического вихря (ст. 4824, 4869, 4867 и 4868) явилось то, что дисперсия низкочастотных составляющих профилей биолюминесценции превосходила дисперсию высокочастотных составляющих в 6 – 12 раз. Только 5 – 10 % составляла дисперсия высоких частот в общей дисперсии ПБ, в то время как в распресненных водах шельфовой зоны на ст. 4818 дисперсия высокочастотных составляющих почти в 10 раз превосходила дисперсию низкочастотных составляющих профилей биолюминесценции (табл. 2).

Табл. 1 Численность (экз. · м⁻³) и биомасса зоопланктона (мг · м⁻³), биомасса мнемииписа (г · м⁻²) в ноябре 1991 г. в северо-западной части Чёрного моря

Table 1 Zooplankton abundance (ind. · m⁻³) and biomass (mg · m⁻³), *Mnemiopsis* biomass (g · m⁻²) at November, 1991 in the north-western part of the Black Sea

Станция	Слой, м	Кормовой, зоопланктон		<i>Noctiluca scintillans</i>		<i>Pleurobrachia pileus</i>		<i>Oithona similis</i>		Кормовой зоопланктон + ноктилюка в слое облова	<i>Mnemiopsis leidyi</i> в слое облова
		Ч, экз/м ³	Б, мг/м ³	Ч, экз./м ³	Б, мг/м ³	Ч, экз./м ³	Б, мг/м ³	Ч, экз./м ³	Б, мг/м ³	Б, мг/м ³	Б, г/м ²
4818	0-35	388.4	2.01	0	0	0	0	12.8	0.05	2.01	610.0
4820	0-30	280.5	1.80	0	0	1.6	141.90	59.6	0.27	2.79	203.4
	30-60	334.6	3.78	0	0	1.4	368.50	165.5	0.79		
4823	0-35	490.8	2.53	0	0	0	0	72.8	0.32	3.88	308.9
	35-50	307.1	1.64	0	0	2.5	321.20	81.9	0.39		
	50-100	278.1	5.49	18.0	1.60	3.6	2187.80	143.2	0.68		
4862	0-20	412.8	6.16	1	0.09	0	0	2.5	0.01	6.16	262.7
4864	0-45	624.3	4.32	3.3	0.30	0	0	35.6	0.17	8.11	437.0
	41-90	265.4	11.43	2.6	0.22	1.8	936.90	47.6	0.26		
4865	0-40	227.0	1.98	1.5	0.13	0	0	15.0	0.07	5.38	211.5
	41-100	185.2	7.64	5.8	0.45	1.9	980.80	51.0	0.24		
4866	0-30	356.6	5.07	12.5	1.10	0	0	42.4	0.21	6.08	491.0
	31-100	318.0	6.52	5.4	0.50	1.4	359.20	105.0	0.48		
4867	0-25	419.2	4.57	10	0.90	0	0	72.0	0.31	4.51	236.5
	25-100	246.5	4.48	0.3	0.02	1.7	733.80	95.5	0.43		
4868	0-27	399.3	0.76	0	0	0	0	65.6	0.28	2.88	238.4
	26-38	388.7	1.62	0	0	3.3	150.10	97.1	0.45		
	37-105	157.7	3.90	0.9	0.08	2.4	533.48	60.0	0.28		
4869	0-15	315.9	4.90	0	0	0	0	6.7	0.02	13.22	445.0
	15-50	456.5	4.65	0	0	3.4	1351.80	92.8	0.40		
	45-120	320.3	18.89	18.3	1.60	1.5	587.60	196.7	0.70		
4871	0-23	179.8	3.28	0	0	0	0	21.5	0.07	5.37	176.4
	23-35	266.7	2.64	6.2	0.55	4.2	847.07	135.0	0.47		
	35-100	102.9	6.62	1.2	0.10	1.5	1320.48	53.4	0.25		

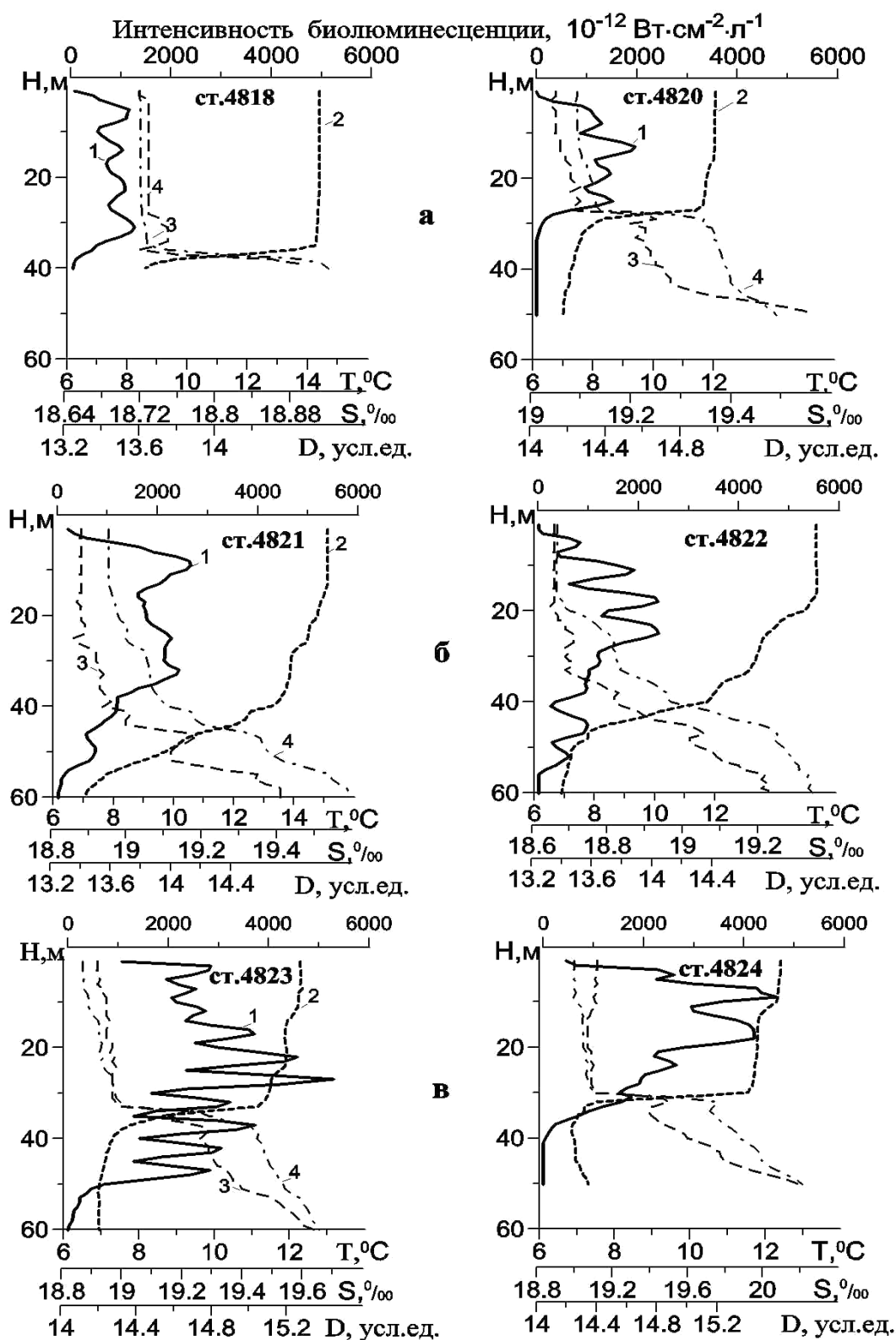


Рис. 2 Типичные профили билюминесценции (1), температуры (2), солёности (3) и условной плотности (4) на станциях 1-го разреза в шельфовой зоне (а), в районе ОЧТ (б), в открытой части моря (в)

Fig. 2 Typical profiles of bioluminescence (1), temperature (2), salinity (3) and density (4) vertical distribution at the stations of the first transect in inshore waters (a) and in waters of the Basic Black flow (б) and open sea (в)

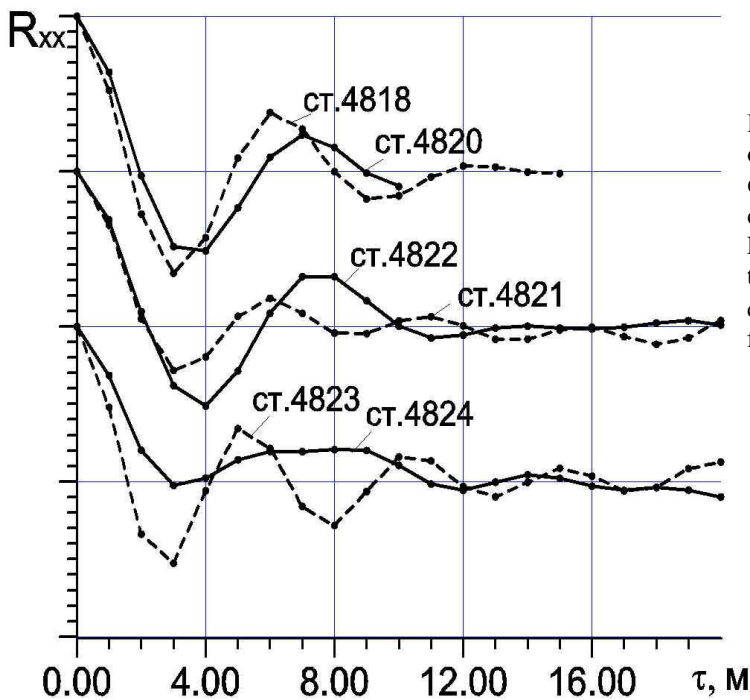


Рис. 3 Осредненные автокорреляционные функции для профилей флукутаций биоломисценции на станциях 1-го разреза
 Fig. 3 Averaged autocorrelation functions for the profiles of bioluminescence fluctuations at the stations of the first transect

Табл. 2 Изменения средней интенсивности свечения (B) во всем зондируемом слое, коэффициента вариативности флукутаций (C_{VB}), отношения дисперсий флукутационной (D_B) и детерминированной ($D_{<B(z)>}$) компонент к дисперсии исходных реализаций ($D_{B(z)}$)

Table 2 Changes of the middle luminescence intensity (B) in the all sounded layer, the coefficient of variability of fluctuations (C_{VB}), relations of dispersions fluctuation (D_B) and determined ($D_{<B(z)>}$) component to dispersion of initial realization ($D_{B(z)}$)

№ станции	Глубина, м	$B \cdot 10^{-12}$, $Вт \cdot см^{-2} \cdot л^{-1}$	C_{VB}	$D_B / D_{B(z)}$	$D_{<B(z)>} / D_{B(z)}$	$D_{<B(z)>} / D_B$
Первый разрез						
4818	45	615 ± 36	0.34 ± 0.03	0.49	0.06	0.12
4820	57	1104 ± 54	0.32 ± 0.02	0.26	0.26	1.00
4821	82	1054 ± 71	0.23 ± 0.02	0.14	0.45	3.18
4822	700	1033 ± 28	0.36 ± 0.02	0.21	0.49	2.30
4823	1100	2089 ± 81	0.28 ± 0.01	0.24	0.34	1.44
4824	1300	1933 ± 103	0.25 ± 0.01	0.07	0.64	9.10
Второй разрез						
4864	90	2457 ± 132	0.24 ± 0.02	0.11	0.58	5.3
4865	110	3385 ± 164	0.20 ± 0.01	0.18	0.30	1.7
4866	180	3158 ± 301	0.30 ± 0.03	0.16	0.59	3.7
4866 «а»	367	1479 ± 110	0.20 ± 0.01	0.09	0.49	5.4
4867	1500	1415 ± 72	0.22 ± 0.01	0.07	0.50	7.1
4868	1530	729 ± 56	0.22 ± 0.01	0.10	0.59	5.9
4869	1430	1629 ± 62	0.16 ± 0.01	0.05	0.62	12.4
4870	1500	911 ± 63	0.38 ± 0.03	0.28	0.45	1.6
4871	1672	1103 ± 53	0.42 ± 0.03	0.30	0.47	1.6

Только 5 – 10 % составляла дисперсия высоких частот в общей дисперсии ПБ, в то время как в распресненных водах шельфовой зоны на ст. 4818 дисперсия высокочастотных составляющих почти в 10 раз превосходила дисперсию низкочастотных составляющих профилей биолюминесценции (табл. 2).

При сравнении средних величин интенсивности биолюминесценции (B) и численности перидиниевых водорослей (PD) в зоне свала глубин и на глубоководной акватории (ст. 4821 и 4824) получились идентичные соотношения: $B_{4824}/B_{4821} = 2.20$, $PD_{4824}/PD_{4821} = 2.28$ – в верхнем квазиоднородном слое (ВКС) и $B_{4824}/B_{4821} = 1.65$, $PD_{4824}/PD_{4821} = 1.67$ – в слое 0 – 60 м (табл. 3).

Несмотря на то, что поле биолюминесценции измерялось в ночное время, а пробы фито- и зоопланктона отбирались в разное время суток, получено хорошее соответствие между его средней интенсивностью и биомассами суммарного фито- и зоопланктона в ВКС на семи станциях, где были проведены совместные работы (рис. 4). При этом распределение суммарной численности фитопланктона в меньшей степени отображало картину распределения биолюминесценции, по-видимому, из-за того, что именно биомасса светящихся перидиниевых водорослей вносила наибольший вклад в биомассу суммарного фитопланктона.

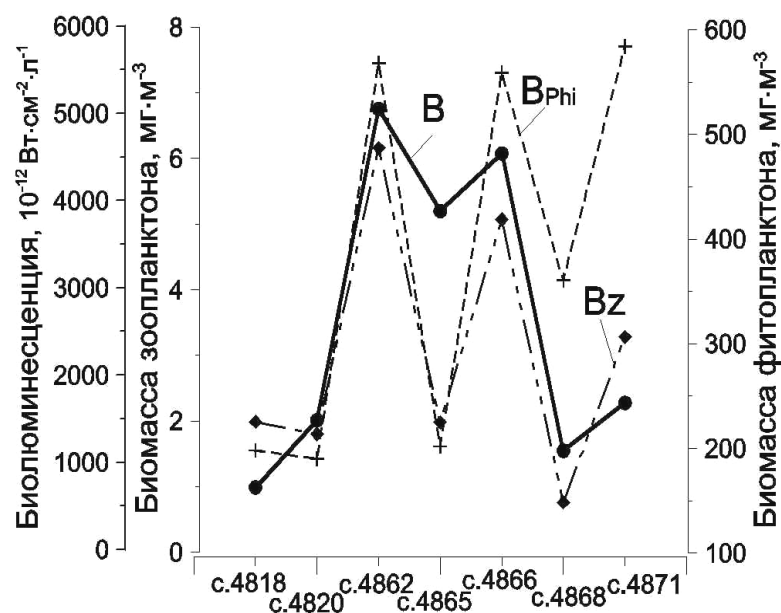
Табл. 3 Отношения величин интенсивности биолюминесценции (B), численности перидиниевых водорослей (PD), суммарного фитопланктона (SPhi), мелкого зоопланктона (MZ) и перидиниевой водоросли *Ceratium tripos* (C. tr) во всем слое и в слоях естественной стратификации на ст. 4824 и 4821

Table 3 Relations of the bioluminescence intensity values (B), abundance of dinoflagellates algae (PD), total phytoplankton (SPhi), small zooplankton (MZ) and dinoflagellates algae *Ceratium tripos* (C.tr) in all layer and in the layers of natural stratification at the st. 4824 and 4821

Слой, м	$\frac{B_{4824}}{B_{4821}}$	$\frac{PD_{4824}}{PD_{4821}}$	$\frac{SPhi_{4824}}{SPhi_{4821}}$	$\frac{MZ_{4824}}{MZ_{4821}}$	$\frac{C.tr_{4824}}{C.tr_{4821}}$
0 – 60	1.65	1.67	0.91	3.82	2.23
ВКС	2.2	2.28	1.36	6.96	1.74
термоклин	0.95	0.83	0.30	1.89	4.5

Рис. 4 Изменчивость интенсивности биолюминесценции (B), биомасс суммарного фитопланктона (B_{phy}) и зоопланктона (B_z) на указанных станциях разрезов в верхнем квазиоднородном слое

Fig. 4 Variability of the bioluminescence intensity (B), total phytoplankton (B_{phy}) and zooplankton biomass (B_z) at the marked stations of the transect in the upper



Только 5–10% составляла дисперсия высоких частот в общей дисперсии ПБ, в то время как в распреснённых водах шельфовой зоны на ст. 4818 она почти в 10 раз превосходила дисперсию низкочастотных составляющих профилей биолюминесценции (табл. 2).

При сравнении средних величин интенсивности биолюминесценции (B) и численности перидиниевых водорослей (PD) в зоне свала глубин и на глубоководной акватории (ст. 4821 и 4824) получились идентичные соотношения: $B_{4824}/B_{4821} = 2.20$, $PD_{4824}/PD_{4821} = 2.28$ – в верхнем квазиоднородном слое (ВКС) и $B_{4824}/B_{4821} = 1.65$, $PD_{4824}/PD_{4821} = 1.67$ – в слое 0–60 м (табл. 3).

Несмотря на то, что поле биолюминесценции измерялось в ночное время, а пробы фито- и зоопланктона отбирались в разное время суток, получено хорошее соответствие между его средней интенсивностью и биомассами суммарного фито- и зоопланктона в ВКС на семи станциях, где были проведены совместные работы (рис. 4). При этом распределение

суммарной численности фитопланктона в меньшей степени отображало картину распределения биолюминесценции, по-видимому, из-за того, что именно биомасса светящихся перидиниевых водорослей вносила наибольший вклад в биомассу суммарного фитопланктона.

Обсуждение. При анализе данных биомасса зоопланктона включала только биомассу кормового зоопланктона и ноктилюки. При этом исключалась биомасса важных биолюминесцентных – гребневиков *Pleurobrachia pileus* и *Mnemiopsis leidyi*, поскольку их биомасса на несколько порядков превосходила биомассу кормового зоопланктона. Несмотря на исключение гребневиков пространственное распределение биомассы зоопланктона, в основном несветящегося, довольно хорошо соответствовало вариабельности интенсивности биолюминесценции (рис. 5). Поскольку ход кривых биомасс зоо- и фитопланктона на станциях разреза практически совпадал (рис. 4), то, вероятно, выявленная связь опосредована фитопланктонной фракцией.

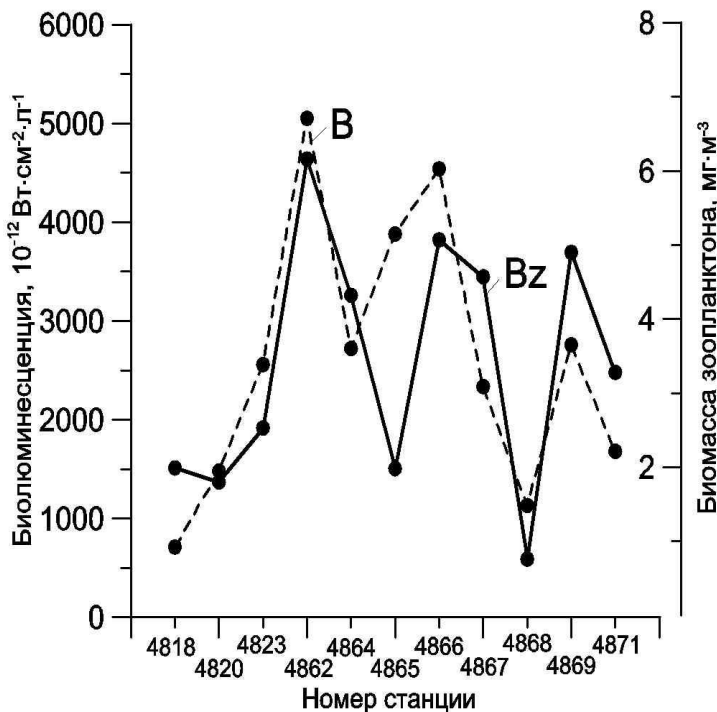
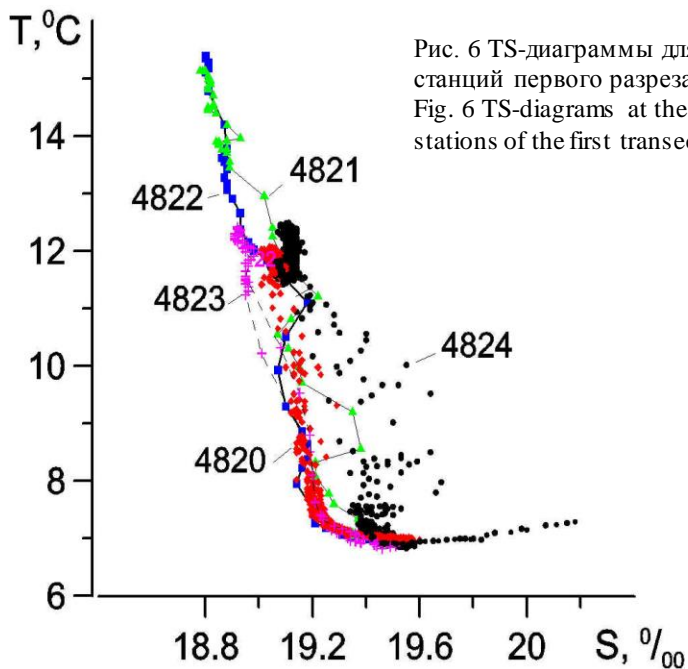


Рис. 5 Изменчивость интенсивности биолюминесценции (B) и биомассы зоопланктона (Bz) в верхнем квазиоднородном слое
Fig. 5 Variability of the bioluminescence intensity (B) and zooplankton biomass (Bz) in the upper quazihomogeneous layer

На ст. 4818, на которой отмечен максимум концентрации гребневика *M. leidyi* (табл. 1), ПБ отличалось по сравнению с другими станциями полигона слабой интенсивностью (табл. 2). Можно предположить, что ввиду высокой лакомоторной активности и способности избегать любые движущиеся объекты [1], гребневики не попадали в темную камеру прибора «Сальпа».

Для сопоставления параметров тонкой структуры ПБ в разных водных массах сначала провели идентификацию водных масс по TS-диаграммам для всех станций, а затем выявили



Ст. 4866 располагалась в водах ОЧТ вне зоны вихревых структур, поскольку термоклин подходил на 10 м ближе к поверхности.

Для ст. 4821, 4822, 4864 и 4865 характерно, что слои повышенной светимости простирались вплоть до горизонтов 50 – 55 м, при этом в термоклине залегало 1 – 2 таких слоя (рис. 2 б). Толщина этих слоёв оценивалась по экстремальным точкам осреднённых автокорреляционных функций и равнялась 3 – 4 м (рис. 3 и 7). Доля высокочастотной компоненты профилей билюминесценции в общей дисперсии ПБ составляла от 11 до 21 % (табл. 2). Дисперсия детерминированных компонент профилей билюминесценции в 2 – 5 раз превышала дисперсию флуктуационных компонент V' , составляя от общей дисперсии ПБ около 50 %.

Ноктилюка встречалась во всех слоях в зоне ОЧТ. Её численность в слое 0 – 30 м на ст. 4866 достигала 12 экз.·м⁻¹. ВКС на этой станции состоял из двух квазиоднородных слоёв. Мощный максимум билюминесценции регистрировался в верхнем 20-метровом слое, и,

закономерности в распределении ПБ. Так на ст. 4821 и 4822 выделяются водные массы ОЧТ по повышенному температурному фону в поверхностном слое ($T > 13^{\circ}\text{C}$) (рис. 6).

ВКС в этом районе состоял из отдельных квазиоднородных слоев, разделённых прослойками с повышенными градиентами температуры, т.е. характеризовался ярко выраженной ступенчатой структурой. Кроме того, наблюдались солёные и распреснённые интрузии в слое термоклина. Максимально заглубленный слой термоклина ($H > 40$ м) показал, что эти станции располагались в зоне КАВ, который образовался в самой струе ОЧТ над свалом глубин. Схожие свойства термической структуры обнаружили на втором разрезе на ст. 4864 и 4865, находящихся в зоне антициклонического вихря, образованного струей ОЧТ, внедряющейся в Каламитский залив.

возможно, был обусловлен высокой численностью ноктилюки. Средний вертикальный масштаб неоднородностей ПБ превышал 8 м (рис. 7), хотя на отдельных профилях выделялись и более мелкие неоднородности, которые можно обнаружить по единичным автокорреляционным функциям.

Коэффициенты корреляции для высокочастотных составляющих профилей билюминесценции и температуры на ст. 4821 положительно коррелированы (табл. 4). Слои повышенной светимости приходятся на квазиоднородные ступеньки в профилях температуры, т.е. скопления организмов происходят в тонких турбулезованных слоях жидкости, по видимому, затянутых антициклоническим вихрем из других районов моря и принявших устойчивое положение, соответствующее их удельной плотности.

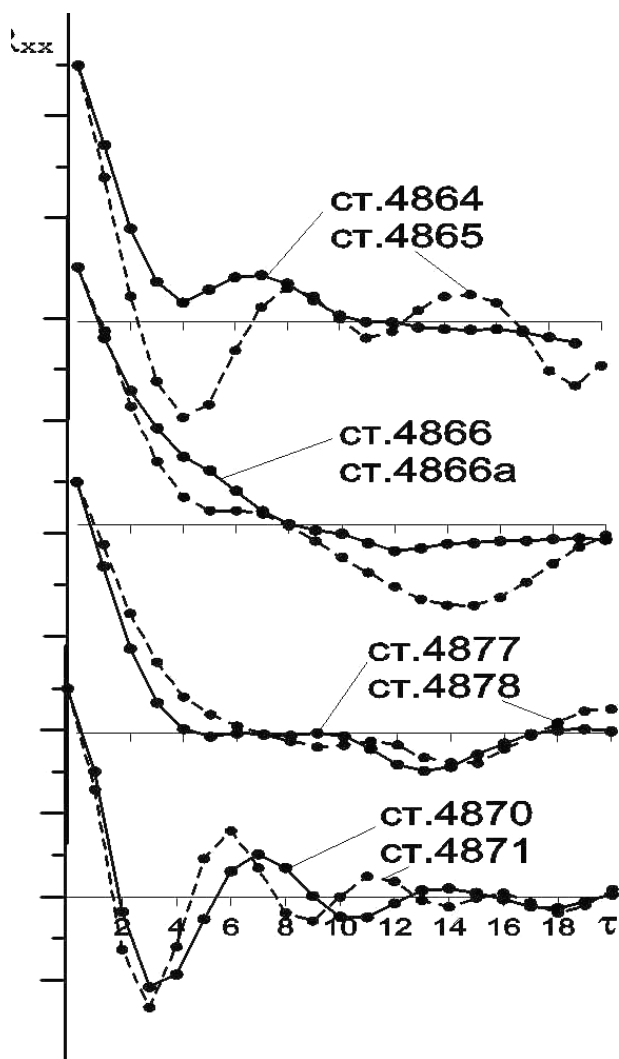


Рис. 7 Осредненные автокорреляционные функции профилей биоломинесценции для станций второго разреза.

Fig. 7 Averaged autocorrelation functions of the bioluminescence vertical distribution at the stations of the second transect

В пограничной зоне вод ОЧТ и циклонического вихря располагались ст. 4823 и 4866 «а». Высокие градиенты температуры ($\text{grad } T_0 > 2^{\circ} \text{C}$) в поверхностном слое между ст. 4866 и 4866 «а», а также ст. 4822 и 4823 (рис. 6) указывают на наличие в этих областях резких фронтальных разделов, причем ст. 4823 находилась в зоне стыка вихревых структур разного знака направленности. Если на ст. 4823 под ВКС обнаруживались воды шельфовой зоны (рис. 6), то на ст. 4866 «а» в слое термоклина систематически проявлялась интрузия соле-

ных вод, совпадающая со вторым максимумом биоломинесценции (рис. 8).

Табл. 4 Коэффициенты корреляции между профилями флуктуаций биоломинесценции и температуры в слое 5 – 55 м на ст. 4821 с указанием 95 %-го доверительного интервала

Table 4 Coefficients of correlation between the profiles of fluctuations of bioluminescence and temperature in the 5 – 55 m layer at the st. 4821 with pointing of 95 % of the confidence interval

№ зон- да	$R_{(v', \tau)}$	Доверительный интервал	Сдвиг, м
1	0.40	0.15 ÷ 0.60	0
2	0.40	0.15 ÷ 0.60	1
3	0.46	0.21 ÷ 0.65	0
4	0.31	0.04 ÷ 0.53	0
6	0.19	-0.06 ÷ 0.45	2
7	0.35	0.10 ÷ 0.56	4
8	0.44	0.21 ÷ 0.65	2
9	0.30	0.04 ÷ 0.53	0
10	0.39	0.15 ÷ 0.60	2
20	0.39	0.15 ÷ 0.60	0
30	0.42	0.18 ÷ 0.63	3

На ст. 4823 и 4866 «а» термоклин залегал на глубинах 30 – 40 м, тогда как поле биоломинесценции простиралось до глубины 55 м (рис. 8). Его средняя интенсивность в слое термоклина и ХПС практически не отличалась от таковой в ВКС, что выделяло эти две станции. При этом если на ст. 4823 интенсивность свечения в слое 0 – 60 м была максимальной по сравнению со станциями первого разреза, то на ст. 4866 «а» она уменьшилась в два раза относительно предшествующих станций второго разреза (табл. 2). Характерный вертикальный масштаб тонкоструктурных неоднородностей ПБ на ст. 4823 составлял 2.5 м (рис. 3), а на ст. 4866 «а» он превышал 8 м (рис. 7).

Поскольку тонкоструктурные неоднородности в профилях биоломинесценции на ст. 4866 «а» были выражены слабо, а дисперсия низкочастотных составляющих профилей биоломинесценции в 5.4 раза превосходила

дисперсию высокочастотных составляющих (табл. 2) при осреднении автокорреляционных функций неоднородности малых масштабов сглаживались. Различия в тонкой структуре ПБ на этих двух станциях, при всей схожести форм

детерминированных компонент $\langle B(z) \rangle$ обусловлены, по всей видимости, различным составом биолюминесцентных организмов.

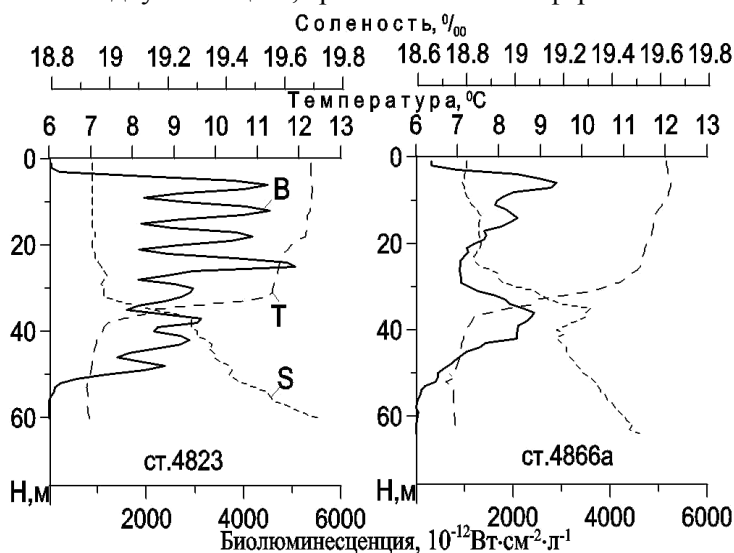


Рис. 8 Типичные профили биолюминесценции (B), температуры (T) и солёности (S) на станциях в зонах стыка вод ОЧТ и циклонического вихря
Fig. 8 Typical profiles of biofluorescence (B), temperature (T) and salinity (S) vertical distribution at the stations in the zone of joints of Basic Black flow waters and cyclonic eddy

О довольно высокой гидродинамической активности в этих районах свидетельствуют низкие значения коэффициентов $C_{VB} = 0,2 \div 0,28$ (табл. 2) [8]. Учитывая, что ТS-структура и сглаженная структура ПБ здесь практически совпадают, и положение станций относительно центра циклонического вихря симметрично, следует считать, что на обеих станциях наблюдается одна и та же водная масса, вовлеченная в циклонический круговорот. Ст. 4866 «а» была выполнена через 4 сут. после проведения работ на ст. 4823. При средней горизонтальной скорости в циклонических вихрях около $20 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ потребовалось бы 12 сут. для перемещения водной массы от ст. 4823 к 4866 «а». Если учесть, что на периферии циклонических вихрей горизонтальные скорости существенно выше средней скорости, то время перемещения могло сократиться в несколько раз. Исходя из этого, можно предположить, что наблюдаемая трансформация тонкой структуры ПБ может быть связана с пространственной сукцессией планктонного сообщества.

Схожая термохалинная структура вод, характеризующая западную периферию цикло-

нического вихря, зарегистрирована на ст. 4824 и 4869, где в слоях термоклина и ХПС прослеживались более солёные воды, проникающие из центральной части моря (рис. 9). На этих станциях, идентичных по TS-структуре, совпадали такие параметры ПБ, как средняя интенсивность биолюминесценции в слое 0 - 60 м, положение основного максимума биолюминесценции, вклад низкочастотных и высокочастотных составляющих в общую дисперсию ПБ и низкие величины коэффициентов C_{VB} . Максимальных величин достигали соотношения дисперсий низкочастотных и высокочастотных составляющих профилей биолюминесценции, превосходящие более чем в три раза таковые в районах ОЧТ (табл. 2). При этом наблюдались существенные изменения численности и биомассы кормового зоопланктона при переходе из зоны ОЧТ (ст. 4865 и 4866) в область дивергенции (ст. 4869). На ст. 4869 биомасса кормового зоопланктона увеличилась во всем обловленном слое более чем в два раза, а в ВКС – в 1.5 и 4.5 раза на разных станциях. Численность светящейся копеподы *O. similis* также увеличилась в 1.6 и 4.5 раза (табл. 1).

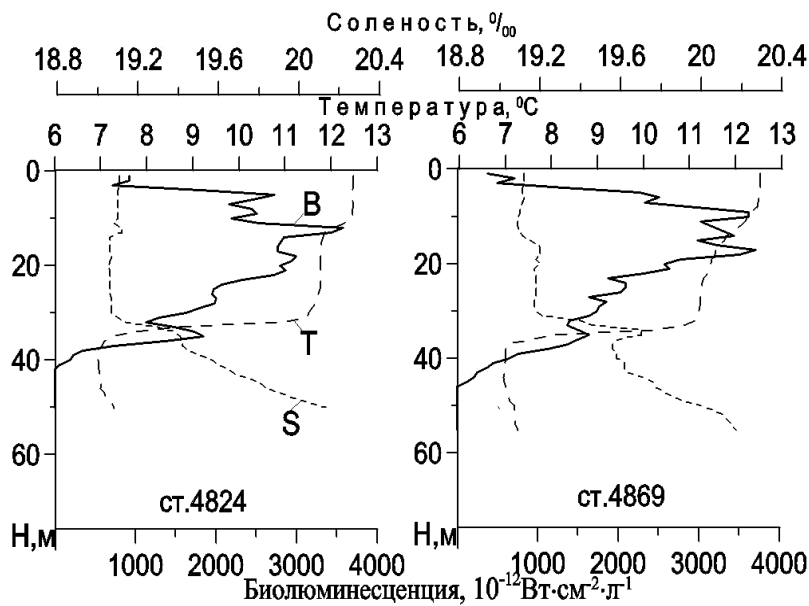


Рис. 9 Типичные профили биолюминесценции (B), температуры (T) и солёности (S) на станциях в зоне западной периферии циклонического вихря

Fig. 9 Typical profiles of bioluminescence (B), temperature (T) and salinity (S) vertical distribution at the stations in the zone of the western periphery of the cyclonic eddy

Таким образом, при одинаковой численности суммарного фитопланктона в несколько раз увеличилась численность зоопланктона.

С другой стороны, на ст. 4818, где дисперсия флуктуационных компонент профилей биолюминесценции в 10 раз превосходила дисперсию детерминированных составляющих (табл. 2), наблюдалась низкая концентрация кормового зоопланктона, причем практически отсутствовали светящиеся формы, за исключением *O. similis*, численность которой в слое 0 – 35 м была невелика и составляла $13 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$.

Таким образом, можно полагать, что повышение уровня концентрации зоопланктона приводит к увеличению доли дисперсии детерминированных профилей биолюминесценции в суммарной дисперсии ПБ. Иными словами флуктуационная компонента профилей биолюминесценции сглаживается на фоне роста детерминированной компоненты, что даёт возможность использовать эту характеристику в качестве маркера стадии сукцессии планктонного сообщества.

По мере приближения к центру циклонического вихря (ст. 4867 и 4868) интенсивность биолюминесценции в верхнем 60-метровом слое уменьшилась более чем в два раза, однако характер вертикального распределения ПБ (рис. 10) и параметры его тонкой

структуры – коэффициенты variability флуктуаций, средние вертикальные масштабы неоднородностей, отношение дисперсий низкочастотных и высокочастотных «составляющих профилей биолюминесценции» – остались идентичны (табл. 2). Это свидетельствует об идентичности гидрофизических процессов и близости характеристик планктонного сообщества этого региона.

Наиболее отдалённые от берега и расположенные вне зоны вихревых структур ст. 4870 и 4871 характеризовались возросшим вкладом дисперсии высокочастотных составляющих профилей биолюминесценции в общую дисперсию ПБ, достигающим 30%. Характеристики тонкой структуры, как и средняя интенсивность ПБ на этих станциях были практически идентичны. Особенностью вертикальной структуры ПБ явилось наличие стабильного слоя интенсивного свечения в зоне термоклина на глубинах 23 – 35 м (рис. 10 б). На ст. 4871 в этом слое доминировали *O. similis* ($135 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$), *N. scintillans* ($6 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$) и *P. pileus* ($4 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$), которые формировали этот достаточно узкий слой свечения.

Характерный вертикальный масштаб тонкоструктурных неоднородностей ПБ уменьшился примерно в два раза, составив 3 – 3.5 м на ст. 4870 и 4871 (рис. 7).

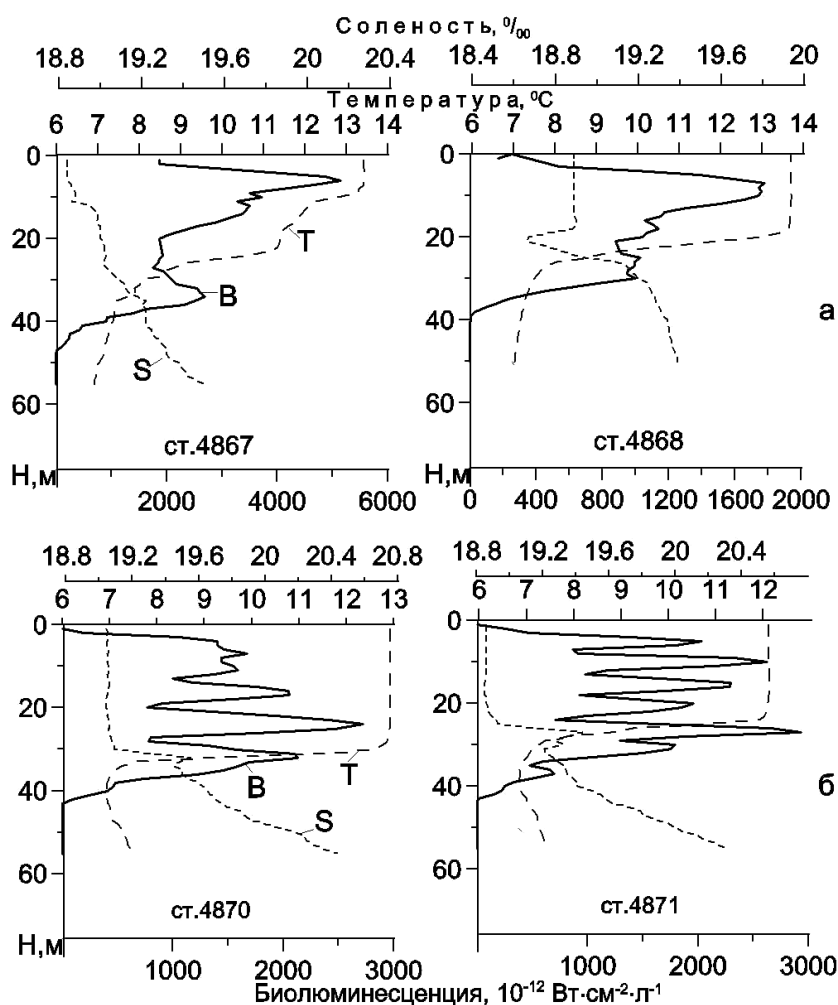


Рис. 10 Типичные профили биолюминесценции (B), температуры (T) и солёности (S) на станциях в центральной части циклонического вихря (а) и в открытой глубоководной акватории вне зоны вихревых структур (б)
 Fig. 10 Typical types of bioluminescence (B), temperature (T) and salinity (S) vertical distribution at the stations of the central part of cyclonic eddy (a) and out of the zone of eddy circulation in off shore deep-waters (б)

Подобная тенденция проявлялась в северо-восточной части Тропической Атлантики, где в зонах синоптических вихрей обнаруживалось увеличение в два раза характерных вертикальных масштабов по сравнению с окружающими водами Межпассатного течения (МПТ) [8]. Но в отличие от синоптических вихревых образований в МПТ, где происходила интенсификация тонкой структуры ПБ, проявляющаяся по резкому возрастанию параметров C_{VB} , в зоне циклонического вихря внутри меандров ОЧТ наблюдалась наиболее сглаженная тонкая структура ПБ с минимальными значениями параметра C_{VB} . Интенсификация тонкой структуры ПБ происходила вне зоны циклонического вихря на ст. 4870 и 4871, где наблюдались

наиболее высокие значения параметров C_{VB} (табл. 2).

Для всего полигона исследований наиболее низкие значения параметра C_{VB} отмечались в районе ОЧТ на свале глубин (ст. 4821, 4864, 4865), где повышенная турбулентность создавалась благодаря эффекту взаимодействия струи ОЧТ с рельефом дна. Кроме того, низкие величины C_{VB} отмечены в зонах фронтальных разделов (на стыке вихревых структур различного знака направленности – ст. 4823, а также на границе циклонического вихря и струи ОЧТ – ст. 4866 «а») и в зоне циклонического вихря (ст. 4824, 4869, 4868 и 4867). Диапазон изменчивости параметра C_{VB} в перечисленных районах довольно узок – $0.16 \div 0.28$ (рис. 11).

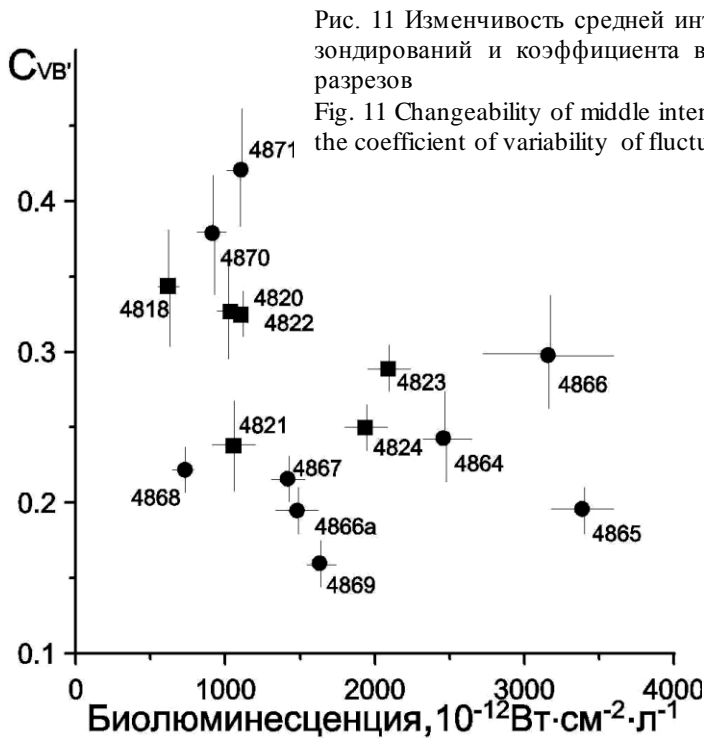


Рис. 11 Изменчивость средней интенсивности биолюминесценции во всем слое зондирования и коэффициента вариability флуктуаций для станций двух разрезов

Fig. 11 Changeability of middle intensity of bioluminescence in all sounded layer and the coefficient of variability of fluctuations at the stations of two transects

В открытом глубоководном районе (ст. 4870 и 4871), в акватории шельфа (4818 и 4820), в зоне ОЧТ на глубоководных станциях (4866 и 4822) диапазон изменчивости этого параметра составлял $0.30 \div 0.42$. Таким образом, в динамически активных районах происходит «размывание» тонких слоев агрегированности планктона. В районах с менее выраженной турбулентной активностью, напротив, происходит обострение тонкоструктурных неоднородностей ПБ и, следовательно, стратификация концентраций планктона. Подобная тенденция была выявлена ранее в Атлантике [8] и, видимо, является универсальной для любого региона Мирового океана.

Выводы. 1. Интегральные характеристики пространственной структуры поля биолюминесценции отражают региональные распределения биомасс суммарного фито- и зоопланктона. При этом биомасса суммарного фитопланктона в Чёрном море в большей степени, чем его численность, отражает картину распределения ПБ. Это связано с преобладающим вкладом биомассы динофитовых водорослей в суммарную биомассу фитопланктона. **2.** Повышение численности и биомассы кормового зоопланктона, в том числе светящихся видов, приводит к увеличению доли дисперсии детерминированной компоненты профилей биолю-

минесценции в общей дисперсии ПБ. **3.** Определены диапазоны изменчивости и выявлены различия характеристик поля биолюминесценции, отражающих его тонкую структуру, в водных массах различного генезиса. Показана идентичность характеристик тонкой структуры поля биолюминесценции в водных массах с одинаковым типом динамического режима и схожей термохалинной структурой. **4.** Повышенный уровень турбулентной активности приводит к уменьшению нормированных амплитуд флуктуаций профилей биолюминесценции (коэффициентов C_{vB}).

1. Востоков С.В., Арашкевич Е.Г., Дриц А.В. и др. Эколого-физиологические характеристики гребневика *Beroe ovata* в прибрежной зоне Чёрного моря: численность, биомасса, размерная характеристика популяции, поведение, питание и метаболизм // Океанология. - 2001. - **41**, № 1. - С. 109 - 115.
2. Делало Е.П., Балдина Э.П., Билева О.К. Сезонные изменения распределения зоопланктона в западной половине Чёрного моря в 1957 г. // Исследования планктона Чёрного и Азовского морей. - Киев: Наук. думка, 1975. - С. 92 - 101.

3. Зеликман З.А. Сообщества арктической пелагиали // Биология океана. **2.** Биологическая продуктивность океана. - М.: Наука, 1977. - С. 43 - 55.
4. Иваницкий Г.Р., Панфилов А.В., Цыганов М.А. Механизмы пульсаций пространственного распределения делящихся биообъектов // Биофизика. - 1987. - **32**, № 2. - С. 354 - 356.
5. Отчет о 35 рейсе НИС «Профессор Водяницкий» октябрь-ноябрь 1991 г., ИнБЮМ НАН Украины. - 121 с.

6. Парсонс Т. Р., Такахаши М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. – М.: Легкая и пищ. пром-сть., 1982. – 423с.
7. Сеничкина Л.Г., Ковалёва Т.М., Манжос Л.А. Черноморский фитопланктон осенью 1991 г.: изменение структуры от шельфовых до глубоководных акваторий моря // Гидробиол. журн. - 1993. - 17 с. - Деп. в ВИНТИ 09.08.95. №2417 В95.
8. Серикова И.М., Василенко В.И. Влияние гидродинамического режима водных масс на тонкую структуру поля биолюминесценции // Экология моря. - 2000. - Вып. 51. - С. 20 - 24.
9. Серикова И.М. Механизм развития тонких слоев динофитовых водорослей при переходе от шельфа к глубоководной части Чёрного моря // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-у. - Сер. Біол. – 2005. - № 4 (27), спец. вип. Гідроекологія. - С. 216 – 218.
10. Серикова И. М. Устойчивость и развитие тонкой структуры поля биолюминесценции, образованного скоплениями динофлагеллят в Чёрном море // Сучасні проблеми біології, екології, екології та хімії: Мат. II Міжнарод. конф – Запоріжжє, 2009. - С. 244 - 246.
11. Токарев Ю.Н., Соколов Б.Г. Влияние физических и биологических факторов на формирование мелкомасштабной структуры биолюминесцентного и акустического полей в Чёрном и Средиземном морях // Гидробиол. журн. – 2001. - 37, № 2. - С. 3 - 13.
12. Токарев Ю.Н., Битюков Э.П., Василенко В.И. и др. Биофизические методы гидробиологических исследований. Методика изучения биолюминесцентного потенциала пелагиали. Ч. I. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь, 2002. - Вып. 2(7).– С. 111 – 121.
13. Токарев Ю.Н., Битюков Э.П., Василенко В.И. и др. Видовое разнообразие планктонных биолюминесцентных в Чёрном море и характеристики формируемого ими поля биолюминесценции в неарктической зоне Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 121 - 151.
14. Fasham M.J.R., Angel M.V., Roe H.S.J. An investigation of the spatial pattern of zooplankton using the Longhurst-Hardy plankton recorder // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1974. - 16, № 2. - P. 93 - 112.
15. Kovalev A.V., Goubanova A.D., Ostrovskaya N.A., Zagorodnyaya Yu.A. The investigation of mezozooplankton in 1993 - 1994 by IBSS // An assessment of recent Phyto- and Zooplankton investigations in Black Sea and planning for future / Rep. meeting of Marine Biologists in Erdemli, Turkey, 20 Feb.-3 March 1995. - Edemli, Turkey, 1995. – P. 50 – 52.
16. Mackas D.L. Spatial autocorrelation of plankton community composition in a continental shelf ecosystem // Limnol. Oceanogr. - 1984. - 29, № 3. - P. 451 - 470.
17. Omori M., Hamner W.M. Patchy distribution of zooplankton: behavior, population assessment and sampling problems // Mar. Biol. - 1982. - 72, № 2. - P. 193 - 200.
18. Tokarev Yu.N., Williams R., Piontkovski S.A. The identification of the small-scale structure of pelagic plankton communities of the Black and Ionian Seas by bioluminescent characteristics // Hydrobiologia. – 1999.- 393.- P. 163 - 167.
19. Vasilenko V.I., Bitykov E.P., Sokolov B.G., Tokarev Yu.N. Hydrobiophysical device “Salpa” of the Institute of Biology of the Southern Seas used for bioluminescent investigation of the upper layers of the ocean // Bioluminescence and Chemiluminescence. Molecular reporting with photons. - N.-Y.: J. Wiley, Sons, 1997. - P. 549 - 552.

Поступила 24 февраля 2010 г.
После доработки 29 июля 2010 г.

Тонка структура поля біолюмінесценції та її обумовленість характеристиками планктону і гідрологічною структурою вод у Чорному морі. І. М. Серікова, Ю. М. Токарев, Ю. А. Загородня, В. І. Василенко. Досліджені особливості просторового розподілу і характеристик тонкої вертикальної структури поля біолюмінесценції (ПБ), створеного скупченнями планктонних організмів, що світяться. Показана обумовленість вивчених характеристик гідрофізичними параметрами середовища варіабельною кількісних і якісних характеристик планктонного угруповання в акваторіях північно-західного шельфу і відкритого моря, а також в зонах їх взаємодії.

Ключові слова: фітопланктон, зоопланктон, температура, солоність, інтенсивність біолюмінесценції.

Thin structure of the bioluminescence field and its conditionality by descriptions of plankton and hydrological structure of waters in the Black Sea. I. M. Serikova, Yu. N. Tokarev, Yu. A. Zagorodnyaya, V. I. Vasilenko. The features of spatial distribution and descriptions of vertical coarse-fine of the bioluminescence field (ПБ), created by the accumulations of luminous plankton species are investigated. The conditionality of the studied descriptions is shown by the hydrophysical parameters of environment, variability of quantitative and high-quality descriptions of plankton association in the waters of north-western shelf and high sea, and in the areas of their unit also.

Key words: phytoplankton, zooplankton, temperature, salinity, bioluminescence intensity.