



УДК 593.163:574(262.5)

В. Е. Заика, чл.-корр. НАН Украины, вед. науч. сотр.

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

ЭКОЛОГИЯ НОКТИЛЮКИ *NOCTILUCA SCINTILLANS* (MACARTNEY) В ЧЕРНОМ МОРЕ

Суммированы данные последних десятилетий по биологии и экологии черноморской ноктилюки. Размерный состав клеток имеет пределы 0.25 – 0.95 мм и соответствует возрастному составу. Распределение подтверждает, что черноморская популяция предпочитает воды с температурой не выше 16°C. При размножении пик клеточных делений приходится на полночь. Вертикальное распределение ноктилюки четко связано с термическим режимом и сезонными особенностями стратификации пелагиали Черного моря. С приближением к берегам и заливам происходят различные локальные отклонения, как по глубине пиков, так и по максимальной концентрации клеток. Особенно необычно вертикальное распределение ноктилюки в периоды прибрежных «цветений».

Ключевые слова: ноктилюка, биология и экология, Черное море

Гетеротрофная динофлагеллята *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kof. et Swezy известна в двух формах (“красная” и “зеленая”) [19]. В Черном море обитает ноктилюка, вызывающая “красный прилив”, поэтому все дальнейшее обсуждение будет касаться только этой формы. Со времени обстоятельного обзора по экологии черноморской популяции ноктилюки [1], полностью сохранившего свое значение, минуло почти 40 лет. Накоплены данные, облегчающие каузальную интерпретацию динамики обилия и распределения ноктилюки в пространстве и времени. Пополнены ряды наблюдений за многолетними флуктуациями. Появились сведения о взаимодействии ноктилюки с ранее не исследованными звеньями пелагического населения и новыми вселенцами. Это дает основания повторно подытожить знания об экологии ноктилюки в Черном море на новой фактической основе.

Обсуждение вопросов экологии ноктилюки в Черном море предварим сжатым изложением основных черт ее биологии, обуслов-

ливающих наблюдаемые реакции вида на действие факторов окружающей среды.

Основные черты биологии ноктилюки.

При специальном исследовании размерного состава черноморской ноктилюки [15] были зарегистрированы клетки диаметром от 0.25 до 0.95 мм. В наших выборках минимальный размер клеток составлял 0.30 мм, максимальный 0.90 мм, причем размерный состав четко соответствовал возрастному, т.е. времени развития клеток после деления [7]. В любых акваториях крупные клетки ноктилюки (более 0.6 мм в диаметре) считаются стареющими, мелкие способны к росту [18].

Данная форма ноктилюки (“зеленая”) считается холодноводным неритическим видом, не характерным для открытого океана. Это объясняется наличием в ее жизненном цикле стадии покоя, сохраняющейся на дне моря [1, 20, 24]. Так, в Средиземном море цисты находятся в донных отложениях дальне-неритической зоны. Весной происходит выход

ноктилюки из цист [24]. По-видимому, в Черном море сероводородное заражение глубинных вод сужает ту полосу дна, где цисты ноктилюки могут сохранять жизнеспособность, еще больше подчеркивая неритический статус вида.

Анализ реакции черноморских популяций на температуру показал [1], что ноктилюка предпочитает воды с температурой не выше 16°C. Сезонные изменения температуры оказывают важное влияние на ход численности вида.

У ноктилюки довольно быстро могут происходить изменения удельного веса и плавучести клеток, что регулируется сжиманием клетки и изменением ионного состава плазмы [26]. Так, содержание жировых соединений в клетке может колебаться от 6.6 до 11.85 % сухого веса [1]. После переваривания и дефекации клетки поднимаются, а хорошо накормленные и растущие – погружаются [26].

Ноктилюка имеет разные способы гетеротрофного питания и широкий пищевой спектр [19]. Данные по питанию этого вида в Черном море показывают, что на протяжении почти всего года в составе пищи преобладает фитопланктон [11]. Мало изучалось микробальное питание ноктилюки, хотя известно, что она заглатывает и помещает в свои пищеварительные вакуоли практически любые микрочастицы. В опытах не все виды микроводорослей потребляются и усваиваются одинаково эффективно. Так, при использовании в качестве корма цианобактерии *Synechococcus* sp. черноморская ноктилюка показала низкий темп деления. Но можно предположить, что зимой цианобактерии могут служить ноктилюке поддерживающим кормом [8].

Из двух способов размножения ноктилюки вегетативное размножение (бинарным делением) является более обычным. Альтернативный способ образование зооспор наблюдается одновременно не более чем у 5 % клеток, причем только при весеннем увеличении

популяции [1, 19, 27]. При вегетативном размножении клетка делится обычно на приблизительно равные половины.

Для района Гельгоlanda (Северное море) показано, что ноктилюка делится преимущественно в темное время суток, а пик наблюдается около полуночи [27]. Анализ суточной динамики размерного состава популяции ноктилюки в Черном море позволяет заключить, что и здесь пик делений приходится на полночь [7].

В опытах разных авторов [22, 26, 27] показано, что удельная скорость размножения (и роста популяции) ноктилюки хорошо отражает зависимость темпа деления клеток от сочетания основных факторов среды (солености и температуры воды, концентрации и качества пищи). Так, деление начинается, если соленость составляет не менее 14 ‰, а температура – не менее 5°C. По мере приближения к оптимальным значениям каждого фактора, удельная скорость роста увеличивается асимптотически и достигает максимума при температуре 22 – 24°C.

При сочетании оптимальных условий по всем перечисленным факторам, ноктилюка делится чаще, чем дважды в день. Но следует подчеркнуть, что клетки начинают делиться при концентрации корма 3×10^4 кл/мл, а это означает, что в море довольно часто может наблюдаться дефицит водорослевой пищи для этого вида потребителя.

Вертикальное распределение. Ноктилюка чаще всего привлекает внимание исследователей большими скоплениями, которые наблюдаются после цветения этого вида, в поверхностном слое, вблизи берегов. Соответственно выбираются орудия и режимы отбора проб. По этой причине мало сведений о вертикальном распределении ноктилюки. Исключением являются многочисленные данные по Черному морю, которые позволяют изложить вопрос довольно детально. Но начнем с информации по другим акваториям.

Для вод Бенгельского течения подчеркивается, что в феврале пик обилия ноктилюки всегда был у основания термоклина на глубине 20 м. Максимальное обилие (3 000 экз./л) было найдено на 27 м [26]. В других работах есть упоминания, что на некоторых станциях плотность клеток выше, чем у поверхности [23]. Смена глубин по ходу жизненного цикла ноктилюки обстоятельно описана для Средиземного моря [24]. Выходя из цист, покоящихся на дне вдали от берегов, ноктилюка начинает интенсивно размножаться в глубинных слоях дальненеритической зоны, затем популяция поднимается ближе к поверхности и переносится по направлению к берегу.

На Черном море еще в 1950 – 1960-е годы было установлено, что в период летней стратификации пелагиали основная масса ноктилюки находится под термоклином при температуре 12 – 14°C [1, 14]. Более равномерно вид распределяется в толще воды с осени и до весны. Так, в ноябре и феврале, при нарушенной стратификации пелагиали, основная масса ноктилюки находится в слое 25 – 100 м, у границы конвекционного перемешивания. В весенний и весенне-летний период в верхнем 25-метровом слое обитает более 50 % популяции [1]. С июня численность ноктилюки в слое 0 – 10 м начинает снижаться, но особенно сильно – в июле-августе, что вызвано прогреванием воды. Таким образом, вертикальное распределение ноктилюки четко связано с термическим режимом и сезонными особенностями стратификации пелагиали Черного моря.

Суммируя данные по сетным ловам в пределах глубин 0 – 200 м для разных месяцев года, вертикальное распределение ноктилюки можно описать следующими относительными величинами (в % от общей численности в столбе): в слое 0 – 10 м – до 15 – 20 % (апрель – июнь), 10 – 25 м – до 39 – 51 % (апрель – август), 25 – 50 м – до 26 – 34 % (август – апрель), 50 – 100 м – до 36 – 38 % (ноябрь – февраль), 100 – 200 м – до 11 – 13 % (ноябрь –

февраль). [1]. Эти соотношения характерны главным образом для глубоководных районов моря.

Применение батометров различного объема позволило более детально описать особенности вертикального распределения ноктилюки [3, 4, 6, 13]. Часто обнаруживают два пика ее вертикального распределения. Мощный и резкий пик располагается над максимумом градиента плотности, ниже холодного промежуточного слоя, при концентрации кислорода около 1 мл/л. Это нижний пик. Сразу над термоклином виден меньший верхний пик, обычно на глубине 15 – 30 м [3]. В марте основная масса ноктилюки концентрируется в верхней части нижнего скопления. При этом в куполах халистатических областей пик ноктилюки наблюдали в слое 50 – 52 м, тогда как в зоне конвергенции – на глубине 70 – 80 м [5].

С приближением к берегам и заливам происходят различные локальные отклонения, как по глубине пиков, так и по максимальной концентрации клеток. В качестве примера можно сослаться на многолетние данные по румынскому шельфу [25].

Но особенно необычно вертикальное распределение ноктилюки в периоды прибрежных «цветений». Так, 23 июля 1981 г. на мелководном шельфе у о. Змеиног численность ноктилюки на глубине 15 – 20 м составляла 65 – 85 экз./л, при температуре 12.7 – 17.2°C. При этом у поверхности температура воды достигала 23°C, а скопление отмирающей ноктилюки имело здесь концентрацию 254 экз./л. Через день, 25 июля, против Констанцы на глубинах 30 и 20 м было уже 200 – 240 экз./л, а у поверхности – 673 экз./л [12].

Концентрация ноктилюки в глубоководных районах Черного моря относительно невелика даже на глубине пиков (выше упоминалось, что в водах Бенгельского течения отмечены концентрации до 3000 экз./л). По батиметрическим данным разных

рейсов ИнБЮМ, численность на глубине пика обычно не превышает 25 – 30 экз./л. Сетные вертикальные ловы по узким слоям иногда дают заметно завышенные результаты.

Сезонная динамика обилия ноктилюки.

Динамика обилия ноктилюки значительно различается в открытом море и в шельфовой зоне. Это связано с физико-химическими особенностями обеих зон [2]. В Черном море шельфовая зона отличается более интенсивным перемешиванием вод, резкими колебаниями температуры. Зимой в шельфовой зоне температура ниже, чем в открытом море, слой зимней гомотермии достигает здесь толщины 60 – 100 м. Температурный скачок выражен в зоне шельфа резче, чем в открытом море. Все это вызывает большие отличия в сезонном ходе всех биологических процессов.

Минимум численности ноктилюки в Черном море приходится на самые холодные месяцы (октябрь – февраль), с низкой концентрацией фитопланктона, служащего ей пищей [1]. Зимой нет термоклина, фитопланктон распределен равномерно до глубин 70 – 120 м в шельфовой зоне и до 50 – 70 м в открытом море. Ноктилюка зимой избегает поверхностные сильно охлажденные слои. Особенности ее вертикального распределения по сезонам описаны выше.

В феврале начинается биологическая весна. Вслед за ростом обилия фитопланктона происходит увеличение численности ноктилюки. При этом для выхода в воду ноктилюки, покоившейся в цистах, необходимо ослабление ветра, повышение температуры и содержания биогенов, в частности, за счет речного стока [24]. К концу марта биомасса ноктилюки в слое скоплений повышается до 100 – 300 мг/м³.

В июне развитие ноктилюки в шельфовых водах достигает пика, обычно 100 – 300 мг/м³. В августе численность резко падает и составляет около 15 % от максимальной. Она снижается до октября. Но за пределами шель-

фа рост обилия продолжается до сентября, достигая иногда в столбе биомассы 20 – 40 г/м². Численность ноктилюки в открытом море, под ХПС, быстро возрастает. Биомасса во всем столбе увеличивается, иногда до 20 – 40 г/м².

На рис.1 обобщенно показана сезонная динамика обилия ноктилюки в разных зонах Черного моря, для всего столба воды. Кривые сглажены, каждая из них показывает один (основной) пик, хотя фактически в бухтах картина усложняется в связи со сгонно-нагонными процессами. Максимум наиболее растянут во времени в глубоководных районах. Это связано с особенностями вертикального распределения ноктилюки, с относительным постоянством условий под термоклином. С приближением к берегу пик становится все более узким и наблюдается в июне – июле. Характерно, что сумма градусо-дней, до достижения пиковой численности ноктилюки во все годы исследований составила сходную величину – около 1200 с коэффициентом вариации всего 23 % [1].

В прибрежной зоне чаще возникают условия, вызывающие скоротечные вспышки цветения, которые резко заканчиваются массовым отмиранием клеток. Последние всплывают к поверхности и образуют иногда плотные механические скопления в виде полос и пятен.

При сопоставлении численности ноктилюки в разных акваториях рост ее обилия отмечается, как правило, с весны и до августа с приближением к берегам, а с августа – в обратном направлении.

Менее всего в последние десятилетия изучалось распределение ноктилюки в масштабах всего моря, и ценным источником информации продолжают служить старые карты численности для разных сезонов 1956 – 57 гг. [1]. Они показывают, что, если не учитывать локальные пятна «цветений», то в любое время года обилие ноктилюки максимально у южных берегов Черного моря, особенно в Прибосфорском районе.

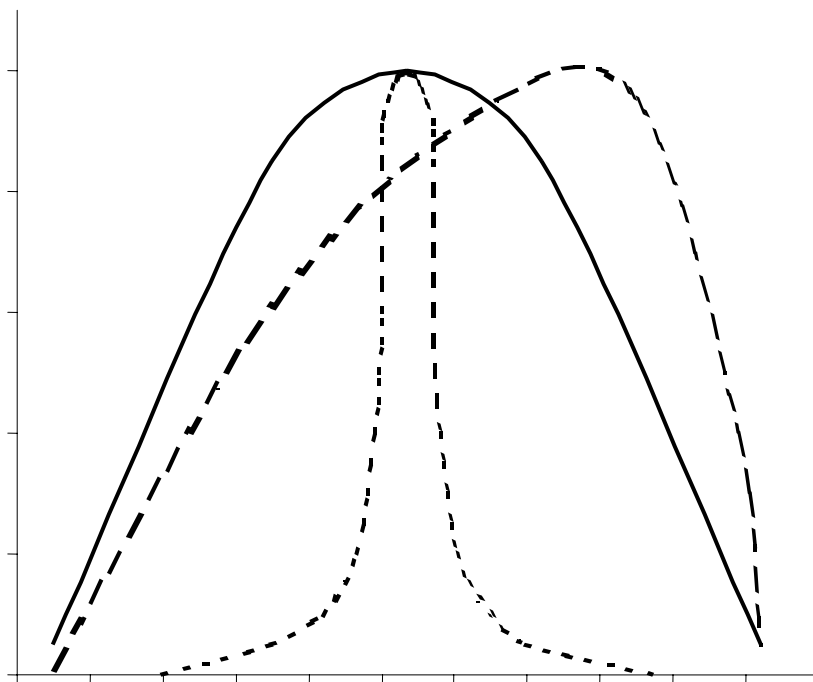


Рис. 1. Сезонная динамика развития ноктилюки в разных районах Черного моря:
 1 – в бухтах; 2 – на шельфе Крыма; 3 – в глубоководных районах моря
 Fig. 1. Seasonal dynamics of *Noctiluca* number in different parts of the Black Sea:
 1 – bays; 2 – Crimean shelf; 3 – deep regions of sea

Многолетняя динамика обилия ноктилюки. В 1950 – 1960-е годы отмечались межгодовые флуктуации в обилии ноктилюки, но без определенных трендов. Тенденцию повышения обилия ноктилюки стали отмечать после 1970 г. Так, в открытых районах восточной половины моря сырая биомасса ноктилюки составляла, в среднем, в 1960 – 69 гг. – 191, в 1970 – 75 гг. – 246, в 1976 – 81 гг. – 241 мг/м³. Но за тот же период биомасса крупных желетелых (плевробрахии и аурелии) увеличилась в несколько раз, т.е. процесс изменений затронул не только ноктилюку [9].

Для 1980-х годов в открытом море в качестве средних величин обилия ноктилюки, в слое 0 – 100 м, указывают уже 350 – 400 мг/м³. Летом 1986 г. рекордно крупные поверхностные скопления найдены в

приустьевом районе Дуная – десятки кг в 1м³ [16]. Такие явления наблюдались только в прибрежной зоне, тогда как в глубоководных районах обилие ноктилюки и ее роль в сообществе были относительно неизменными до 1988 г. [21], когда была отмечена первая вспышка развития ранее вселившегося в Черное море гребневика мнемииопсиса.

Переходя к величинам сырой биомассы во всем столбе воды, отметим, что в 1980-е годы она составляла, в среднем, 9.8 – 11.3 г/м². В 1990-е годы отмечено снижение биомассы ноктилюки до 0.3 – 3.5 г/м [4, 21].

Роль ноктилюки в планктоне. При оценке в единицах сырой биомассы ноктилюку всегда включали в число руководящих видов черноморского зоопланктона [1]. В восточной части открытого моря суммарная доля

ноктилюки и плевробрахии в 1960 – 1969 гг. составляла 73 %, в 1970 – 1975 гг. поднялась до 79 %, а в 1976 – 1981 гг. – до 85 %. При этом среднегодовая доля самой ноктилюки составляла 35 – 41 % [9].

В мезопланктоне, как в макропланктоне Черного моря постоянно доминировали желетелые различных таксономических групп (ноктилюка, медузы, гребневик). После первой вспышки развития в 1988 г., основным доминантом (по сырой биомассе) стал гребневик-вселенец мнемииопсис. В дальнейшем вселение гребневика берое еще более усложнило динамику сезонной смены доминантов.

Сухая масса ноктилюки и плевробрахии на единицу сырой массы в 8 раз, а у медуз – 130 раз меньше, чем у ракообразных, поэтому доля желетелых в сухой массе не так велика. В 1995 г. во все сезоны года и во всех зонах моря гребневика и медузы составляли более 90 % в сырой массе и 66 – 98 % в калориях. На долю ноктилюки приходилась до 48 % по численности (в августе), до 40 % по сырой массе и до 2 % в калориях [9, 10]. В суммарной биомассе мезо- и макропланктона общая доля желетелых доходит до 99.6 % по сырой массе, а по углероду 87 % [17].

1. Битюков Э. П. Распределение и экология *Noctiluca miliaris* в Черном море // Биология моря. – 1969. – Вып. 17. – С. 76 – 95.
2. Блатов А. С., Иванов В. А. Гидрология и гидродинамика шельфовой зоны Черного моря. – К.: Наук. думка, 1992. – 242 с.
3. Виноградов М. Е., Николаева Г. Г., Мусаева Э. И. Вертикальное распределение планктона в глубоководных районах Черного моря (март - апрель 1988) / Изменчивость экосистемы Черного моря. – М.: Наука, 1991. – С. 211 – 223.
4. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Временные изменения структуры зооцены открытых районов Черного моря // Океанология. – 1992. – 32, № 4. – С. 709 – 717.
5. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Мусаева Э. И., Николаева Г. Г. Вертикальное распределение черноморского мезозоопланктона зимой 1991 г. / Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. – М.: ИОАН, 1992. – С. 103 – 108.
6. Заика В. Е. Типы местообитаний в морской пелагиали (на примере Черного моря) // Морск. экол. журн. – 2004. – 3, №3. – С. 5 – 10.
7. Заика В. Е. Динамика размерного состава ноктилюки *Noctiluca scintillans* в Черном море // Морск. экол. журн. – 2004. – 3, №4. – С. 35 – 41.
8. Заика В. Е. Питание морской гетеротрофной динофлагелляты *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kof. et Swezy синезелеными водорослями рода *Synechococcus* Nag. // Альгология. – 2005. (в печати).
9. Ковалев А. В. Мезозоопланктон. / Планктон Черного моря. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 144 – 164.
10. Ковалев А. В., Загородняя Ю. А., Островская Н. А. Исследования зоопланктона Черного моря / Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Черного моря. – Севастополь: МГИ, 1996. – С. 254 – 265.
11. Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников. I. Питание ноктилюки // Тр. Севаст. биол. ст. – 1954. – 8. – С. 320 – 340.
12. Муравская З. А., Нарусевич Т. Ф., Юнева Т. В. Сравнительная характеристика биологического состояния шпрота и концентрация планктона в западной части Черного моря в летний период // Экология моря. – 1987. – Вып. 27. – С. 38 – 46.
13. Нарусевич Т. Ф. Структура фитопланктона в условиях стратификации вод в Черном море (центральная часть) // Гидробиол. журн. – 1983. – 19, № 4. – С. 8 – 17.
14. Петина Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море // Тр. Севаст. биол. ст. – 1963. – 16. – С. 119 – 137.
15. Полищук Л. Н., Коцегой Т. П., Трофанчук Г. М. Размер и масса тела *Noctiluca miliaris* Sur. в различных участках Черного моря // Гидробиол. журн. – 1981. – 17, №5. – С. 26 – 31.
16. Полищук Л. Н. «Красный прилив» в Черном море, вызванный *Noctiluca miliaris* Suriray. – Деп. ВИНТИ, 23.05.88, N 3927 – В88. – 1988.
17. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е. Многолетние изменения биомассы планктона в открытых

- районах Чорного моря // Океанологія. - 1991. - 31, № 6. - С. 973 - 980.
18. *Dela-Cruz J., Middleton J. H., Suther I. M.* Population growth and transport of the red tide dinoflagellate, *Noctiluca scintillans*, in the coastal waters off Sydney, Australia, using cell diameter as a tracer // *Limnol. Oceanogr.* - 2003. - 48, 2. - P. 656 - 674.
 19. *Elbrachter M., Qi Y.-Z.* Aspects of *Noctiluca* (Dinophyceae) population dynamics // NATO ASI Series. - 1998. - 41. P. 151 - 170.
 20. *Hofker G.* Uber *Noctiluca scintillans* (Macartney) // *Arch. Protistenk.* - 1930. - 71. - P. 78-92.
 21. *Kovalev A. V., Piontkovski S. A.* Inter-annual changes in the biomass of the Black Sea gelatinous zooplankton // *J. Plankton. Res.* - 1998. - 20, № 7. - P. 1377 - 1385.
 22. *Lee J. K., Hirayama K.* Effect of salinity, food level and temperature on the population growth of *Noctiluca scintillans* (Macartney) // *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.* - 1992. - № 71. - P. 163 - 168.
 23. *LeFevre J., Grall J. R.* On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of environment // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1970. - 4, № 3. - P. 287 - 306.
 24. *Peres J.-M., Laborde P., Romano J.- Cl., Souza-Lima Y.* Eau rouge a *Noctiluca* sur la cote de Provence en juin 1984 // *Ann. Inst. Oceanogr.* - 1986. - 62, № 1. - P. 85 - 116.
 25. *Porumb F.* On the development of *Noctiluca scintillans* under eutrophication of Romanian Black Sea waters / *Int. Conf. Mar. Coast. Eutrophicat. Bologna, 1990 / Sci. Total Environ. Suppl.* - 1992. - P. 907 - 920.
 26. *Tiselius P., Kirboe Th.* Colonization of diatom aggregates by dinoflagellate *Noctiluca scintillans* // *Limnol. Oceanogr.* - 1998. - 43, № 1. - P. 154 - 159.
 27. *Uhlig G., Sahling G.* *Noctiluca scintillans*: Zeitliche Verteilung bei Helgoland und raumliche Verbreitung in der Deutschen Bucht (Langzeitreihen 1970-1993) // *Ber. Biol. Anst. Helgoland.* - 1995. - 9. - P. 1 - 127.

Поступила 18 октября 2005 г

Скологія ноктілюки *Noctiluca scintillans* (Macartney) у Чорному морі. В. Е. Заика. У статті підсумовані дані останніх десятиріч з біології та екології чорноморської ноктілюки. Розміри клітин коливаються в межах 0.25 - 0.95 мм, що знаходиться у відповідності з віковим складом популяції. Розподіл підтверджує, що чорноморська популяція віддає перевагу водам з температурою не вище 16° С. При розмноженні пік поділу клітин зафіксовано опівночі. Вертикальний розподіл ноктілюки чітко пов'язаний з термічним режимом і сезонними особливостями стратифікації пелагіалі Чорного моря. З наближенням до берегів і заток відмічені локальні відхилення, як за глибиною піків, так і за максимальною концентрацією клітин. Особливо незвичайний розподіл ноктілюки в періоди узбережного "цвітіння".

Ключові слова: ноктілюка, біологія, екологія, Чорне море.

Ecology of *Noctiluca scintillans* (Macartney) in the Black Sea. V. E. Zaika. The data of the last decades of years on the Black Sea *Noctiluca* biology and ecology have been summarized in the article. The cell size composition is in 0.25 - 0.95mm limits and corresponds to the age composition. The distribution confirms that Black sea population prefers waters with temperature not higher than 16°. Under reproduction peak of cell divisions takes place at midnight. *Noctiluca* vertical distribution is strictly connected with thermal regime and seasonal peculiarities of the Black Sea pelagial stratification. Different local deviations in the peaks depth and cells maximal concentrations occur with getting closer to the shores and gulfs. At the periods of the coastal blooms *Noctiluca* vertical distribution is especially unusual.

Key words: *Noctiluca*, biology and ecology, Black Sea