

УДК 591.148:574.583(262.5)

## БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОГО ОКЕАНА: АТЛАНТИЧЕСКИЙ СЕКТОР

© 2025 г. А. В. Мельник\*, Л. А. Мельник, С. А. Пионтковский

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН (ФИЦ ИнБЮМ), Севастополь, Россия

\*e-mail: melnikalexsand@gmail.com

Дата поступления 17.05.2024 г.

Дата доработки 21.10.2024 г.

Принята к публикации 18.12.2024 г.

Вертикальные батифотометрические зондирования биолюминесцентного потенциала зондом “Salpa MA+” были выполнены в январе–феврале 2022 г. на 37 станциях в фотическом слое в Антарктическом проливе, проливе Брансфилд и северо-западной части моря Уэдделла во время 87-й Антарктической экспедиции НИС “Академик Мстислав Келдыш”. Зондирования сопровождались измерениями температуры, электропроводности, фотосинтетически активной радиации и сбором планктонных проб с их последующей обработкой. Идентифицировано 7 биолюминесцентных видов планктона: *Pelagobia longicirrata* Greeff, 1879, *Protoberidinium depressum* (J.W. Bailey) Balech, 1974, *Protoberidinium antarcticum* (Schimper ex Karsten) Balech, 1974, *Metridia gerlachei* Giesbrecht, 1902, *Oithona similis* Claus, 1866, *Euphausia superba* Dana, 1850 и *Salpa thompsoni* Foxton, 1961. Комплексные исследования показали, что пространственная структура поля биолюминесцентного потенциала (его вертикальная и горизонтальная составляющие) формируется двумя главными факторами: таксономической структурой планктонного сообщества и термохалинной структурой биотопа. Виды и таксономические группы, доминирующие в формировании биолюминесцентного потенциала, существенно различались во всех трех районах исследований. Характеристики термохалинной структуры в них были также существенно различны.

**Ключевые слова:** биолюминесценция, фитопланктон, мезозоопланктон, макрозоопланктон, пролив Брансфилд, Антарктический пролив, море Уэдделла, атлантический сектор Антарктики

DOI: 10.31857/S0030157425030073, EDN: GWFCVT

### ВВЕДЕНИЕ

Механически стимулированная биолюминесценция планктона широко используется для экспресс-оценки структуры и функционального состояния морских планктонных сообществ [2, 35, 42]. Феномен представляет собой электромагнитное излучение в видимой области спектра, которое обеспечивается биохимическими реакциями [24]. Наиболее многочисленны исследования поля биолюминесценции (ПБ) фотического слоя для оценки разномасштабной пространственно-временной изменчивости пелагических экосистем. Многократные вертикальные зондирования ПБ позволяют получить его статистически надежные характеристики [4, 12].

Вместе с тем интерпретация биолюминесцентного потенциала (БП) планктона достаточно сложна, поскольку кинетические параметры ферментативной хемилюминесцентной реакции

зависят от биотических и абиотических характеристик среды [13] и таксономического состава биолюминесцентных. В измерительной камере батифотометра их суммарный сигнал формирует величину БП сообщества. Известны светящиеся фитопланктонные водоросли, радиоларии, грибы и многоклеточные животные широкого таксономического и размерного диапазона — от полипов, медуз и гребневиков до кальмаров, ракообразных и рыб [5].

В исследованиях ФИЦ ИнБЮМ РАН способность к свечению обнаружена у 364 видов фитопланктона и 164 видов зоопланктона, причем у 137 видов светоизлучение было обнаружено впервые [12]. Общее количество известных биолюминесцирующих видов планктона Мирового океана заметно больше [36]. Кроме планктона светятся и бактерии в морских водах разных широт — от тропических до полярных. В открытом

океане на 1 л морской воды в среднем приходится до 1000 клеток светящихся бактерий [3]. Они присутствуют на глубинах от нескольких метров до километров.

Основными продуцентами механически стимулированной биолюминесценции в Атлантическом секторе Южного океана являются организмы фитопланктона, мезозoopланктона и макрозоопланктона. Самыми крупными из них являются *Euphasia superba* и *Salpa thompsoni*. Антарктический криль (*E. superba*), относящийся к планктонным видам ракообразных семейства *Euphausiidae* Dana, 1852, — важная часть планктонного сообщества и ключевой объект трофической сети вод Антарктики [1]. В последние десятилетия в Антарктической части Атлантики наблюдаются значимые изменения, связываемые с глобальным потеплением климата. Наиболее заметным является значительное сокращение площади ледяного покрова и доли старого морского льда [38].

С середины XX в. значительное потепление верхних слоев отмечено к западу от Антарктического полуострова. С 1955 г. температура повысилась более чем на 1°C [29]. Этот процесс существенно влияет на планктонные сообщества и структуру пищевой цепи. В частности, в связи с перестройкой термохалинной структуры вод постепенное вытеснение диатомовых водорослей мелкоклеточными криптофитовыми [28, 30, 31] может увеличивать доминирование салпы *Salpa thompsoni* — массового вида Южного океана. В районах скоплений биомасса организмов достигает 10 г/м<sup>3</sup> и более [10]. За счет высокой трофической активности и плодовитости салпы становятся серьезными конкурентами антарктическому крилю [11, 14, 18, 27, 37]. Эти многолетние изменения необходимо отслеживать, поскольку антарктический криль является промысловым видом, распределение международных квот на вылов которого требует мониторинга состояния этого ресурса. Воды Антарктического полуострова, Южных Оркнейских островов и большей части моря Уэдделла были объявлены Комиссией по сохранению морских живых ресурсов Антарктики (АНТКОМ) морскими охраняемыми районами (MPAs). Существуют и те, статус которых в настоящее время разрабатывается или обсуждается [39, 40]. Пелагическая экосистема Антарктики в настоящее время находится в состоянии трансформации, поэтому регулярные исследования региона важны для мониторинга ключевых характеристик структуры пелагических со-

обществ и их изменчивости [7, 25]. Целью наших исследований было выявить взаимосвязь интенсивности БП и пространственного распределения планктонного сообщества в исследуемом регионе в летний астральный период.

## МЕТОДЫ

**Биолюминесценция планктона.** Вертикальные зондирования БП в слое 0–200 м были выполнены на 37 станциях 87-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” в январе–феврале 2022 г. в Атлантическом секторе Южного океана. Все зондирования выполнялись с 8:00 до 23:00, что соответствовало светлому времени суток в регионе.

В координатном пространстве станции были выполнены на трех разрезах поперек пролива Брансфилд: один продольный разрез в Антарктическом проливе и два разреза в море Уэдделла (рис. 1). Опускаемый с постоянной скоростью батифотометр создает стандартный уровень механического возбуждения биолюминесцентных, что позволяет корректно оценивать характеристики ПБ планктонного сообщества. Для его оценки использовался новый гидробиологический зонд “*Salpa MA+*” (рис. 2), предназначенный для измерений БП планктона в продуктивном слое Мирового океана (0–250 м) в режиме вертикального зондирования со скоростью до 1.2 м/с. Одновременно с БП датчики зонда позволяют измерять температуру, электропроводность и гидростатическое давление по четырем измерительным каналам (табл. 1). Первичная поверка и калибровка были проведены НПП “Аквастандарт” в соответствии с ГОСТом.

Параметры механически стимулированной биолюминесценции организмов определяются выбранным методом возбуждения и спектральной чувствительностью фотоприемного устройства. Перевод организмов в активное состояние, при котором они испускают световую энергию, проводится методом флотации в измерительной камере, которая состоит из восьми лопастных импеллеров. Для уменьшения влияния солнечного света четыре ряда зачерненных импеллеров, состоящие из двух групп рядов, взаимно перпендикулярных углов атаки образуют подвижную светоловушку, что обеспечивает при минимальном сопротивлении набегающему потоку водной среды ослабление световой энергии в  $2 \cdot 10^7$  раз.

Биолюминесцентный потенциал — это усредненный по времени измерения и отнесенный к единице просмотренного объема лучистый

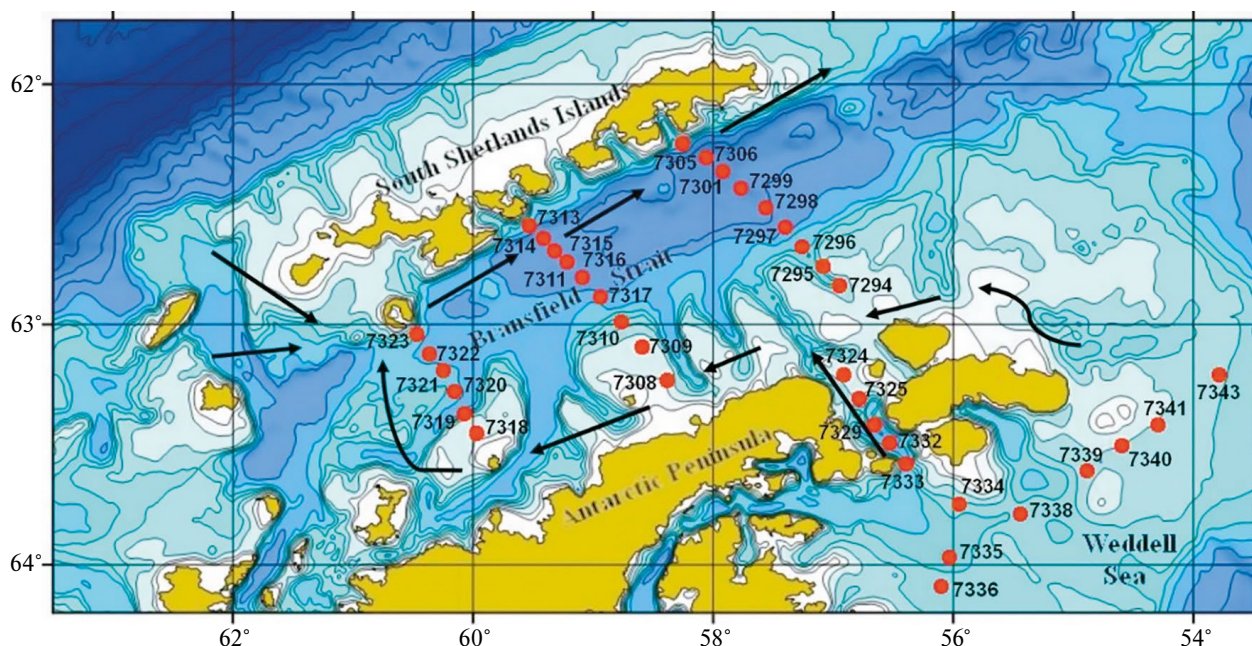


Рис. 1. Карта станций. Красные точки – станции, черные стрелки – схема течений.

поток, излучаемый планктонными организмами, находящимися в объеме, в котором обеспечивается возбуждение их световой энергии [13]:

$$B(p) = \int_0^t B(t') dt',$$

где  $B(p)$  – биолуминесцентный потенциал 1-метрового слоя;  $t$  – время нахождения батифотометра в этом слое;  $B(t)$  – интенсивность высвечивания единичного биолуминесцента в темновой камере батифотометра.

**Биологический отбор проб.** Пробы фитопланктона были взяты на станциях с использованием средней сети Апштейна (сетка – 38 мкм; диаметр устья – 0.36 м). Пробы отбирались в диапазоне от 0 до 50 м, на отдельных станциях образцы были отобраны с горизонтов 50–160 м [25].

Пробы мезозoopланктона отбирались на станциях с помощью многоразовой планктонной сети MultiNet (площадь входного отверстия – 0.25 м<sup>2</sup>), оснащенной пятью конусами с размером ячеи 150 мкм [32]. Вертикальные буксировки осуществлялись с 500 до 300 м, 300–200, 200–100, 100–50 и 50–0 м. На мелководных станциях отбор проб проводился с помощью вертикальных буксировочных ловов планктонной сетью WP-2 с размером ячеи 150 мкм [43] с глубины 200 м до поверхности или от дна до поверхности. Образцы хранились в пластиковых емкостях объемом 100 мл в 4%-ном растворе формалина для последующего анализа в лаборатории.



Рис. 2. Внешний вид погружного модуля комплекса “Сальпа-МА+”.

**Таблица 1.** Измерительные каналы комплекса “Сальпа-МА+”

Канал	Диапазон измерений	Минимальное значение	Диапазон погрешности, %
Биолюминесценция	$10^{-13} - 10^{-8} \text{ Вт}/(\text{см}^2 \cdot \text{л}^{-1})$	0.01	$\pm 10$
Температура	$-2 - +35^\circ\text{C}$	0.02	$\pm 0.1$
Давление	0 – 20 МПа	0.05	$\pm 0.03$
Соленость	0.2 – 40.0‰	0.002	$\pm 0.005$

Образцы макрозоопланктона и ихтиопланктона были получены на станциях с использованием сети Бонго (сеть – 505 мкм, диаметр устья – 0.6 м) путем выполнения косых ловов с глубины 200 м до поверхности, с помощью пелагической двойной квадратной микронектоновой сети (DSN) (сетка – 505 мкм, площадь входа –  $1.0 \text{ м}^2$ ), оснащенной крыловидным заглубителем весом 24 кг (Hydrobios, Altenholz, Германия), а также путем выполнения косых буксировок с 600 м до поверхности со средней скоростью 1.5 узла [23]. Сети DNS и Бонго были оснащены счетчиком расхода воды (Hydrobios, Altenholz, Германия) [25].

Методы и результаты измерений характеристик термохалинной структуры вод и скоростей течений в экспедиции 87-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” подробно излагались ранее [20].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Величины средних и максимальных амплитуд биолюминесценции, температуры поверхности океана (ТПО) и солености свидетельствуют о значительной неоднородности их пространственного распределения на станциях разрезов во всех трех регионах исследований (табл. 2). Например, из сравнения изменчивости максимального уровня БП вдоль разрезов очевидно, что величины могут изменяться на порядок и более. При этом температура варьируется от  $+2.05$  до  $-0.54^\circ\text{C}$ . Пространственную неоднородность термохалинной структуры в эвфотическом слое формировали различные водные массы и геострофические течения различных скоростей и направленности [20]. Для более конкретного анализа экологических ситуаций их целесообразно рассмотреть по регионам.

**Пролив Брансфилд.** В силу своего обособленного положения пролив характеризуется сложной термохалинной структурой вод [21, 22, 32]. Ширина течения пролива Брансфилд равна приблизительно 10 км. Оно заглубляется примерно

до 400 м, ядро расположено над изобатой 750 м. Скорости течения достигают 50 см/с. Схема течений в проливе Брансфилд показана на рис. 1 [8].

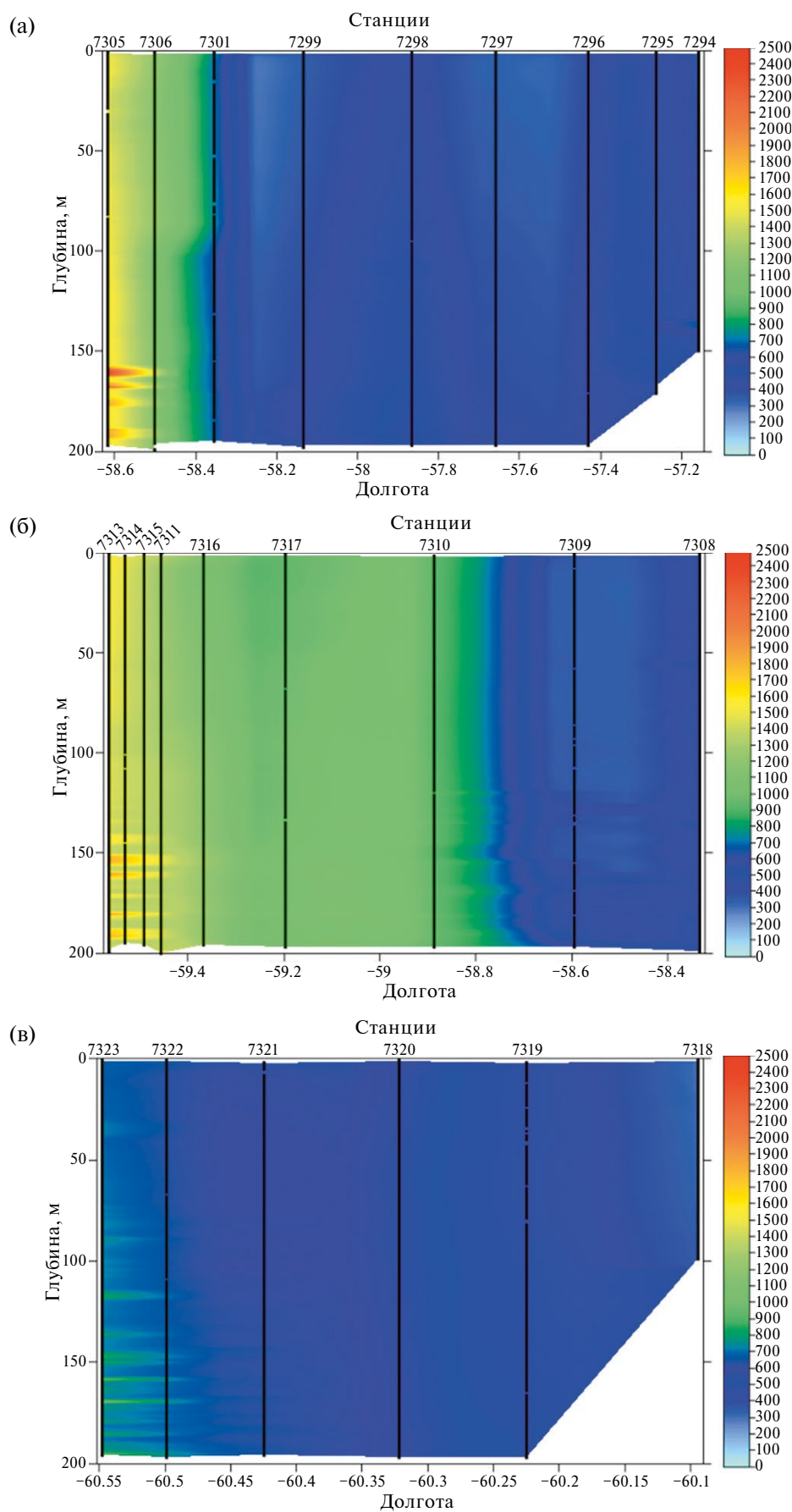
Наиболее низкая ТПО  $0.06^\circ\text{C}$  отмечалась в прибрежной юго-восточной части пролива, куда поступали холодные воды моря Уэдделла. В северной части адвекция теплых вод южной периферии антарктического циркумполярного течения (АЦТ) повышала ТПО до  $2.05^\circ\text{C}$ . В центральной части пролива взаимодействие вод южной периферии АЦТ, моря Уэдделла и шельфовых вод Антарктического полуострова формировало высокоградиентную зону, в которой ТПО изменялась от 1.32 до  $1.76^\circ\text{C}$ .

Максимальная соленость в поверхностном слое (до 34.2 PSU), характерная для вод моря Уэдделла, отмечалась в юго-восточной части пролива. Соленость от 34.18 до 33.9 PSU наблюдалась в водах южной периферии АЦТ: в центральной части пролива и на акватории, примыкающей к Южным Шетландским островам. Наиболее низкие значения – до 33.8 PSU на западе пролива соответствовали теплым водам, поступающим из моря Беллинсгаузена.

**Биолюминесценция на восточном разрезе.** Самый высокий уровень биолюминесценции достигал  $2213.51 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$  на ст. 7305 (рис. 3а). Слой повышенного БП регистрировался на глубине 161 м при однопиковой вертикальной структуре биолюминесценции и величинах ТПО и солености, равных  $1.84^\circ\text{C}$  и 33.9 PSU соответственно. На следующей станции 7306 максимальный уровень биолюминесценции составлял  $1318 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$  и располагался в приповерхностном слое (32 м), где ТПО и соленость составляли  $1.35^\circ\text{C}$  и 34.02 PSU. Средний уровень БП по всей глубине зондирования равнялся  $911.5 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ . На последующих станциях – 7301, 7299, 7298, 7297, 7296, 7295, 7294, расположенных южнее по разрезу, максимальный уровень биолюминесценции не превышал  $501.63 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ . Структура распределе-

Таблица 2. Значения биолюминесценции, температуры и солености

Район	Станция	Максимум биолюм. $10^{-12}$ Вт·см $^{-2}$ ·л $^{-1}$	Глубина (м) максимума биолюм.	Биолюм. среднее $10^{-12}$ Вт·см $^{-2}$ ·л $^{-1}$	Темпера- тура, °С	Соленость PSU
Пролив Брансфилд	7305	2213.51	161	1415.66	1.84	33.9
	7306	1318	32	911.5	1.35	34.02
	7301	501.63	190	214.55	1.42	34.19
	7299	481.2	193	209.51	1.43	34.1
	7298	500.02	109	213.33	1.24	34.14
	7297	466.22	170	198.45	0.61	34.2
	7296	413.25	183	166.93	0.29	34.2
	7295	399.12	105	144.23	0.13	34.2
	7294	367.85	106	125.22	0.06	34.2
	7313	1714.3	166	549.57	2.05	33.8
	7314	1591.4	176	396.3	1.9	33.8
	7315	1514.89	179	318.74	1.76	33.85
	7311	1346.8	198	366.3	1.88	33.9
	7316	1158.67	113	320.72	1.32	34.11
	7317	1112	179	247.81	1.38	34.1
	7310	1097	111	201.59	0.68	34.18
	7309	554.93	128	117.44	0.08	34.19
	7308	418.99	152	107.45	0.07	34.19
	7323	1114.61	173	602.32	1.64	33.8
	7322	614.46	110	244.55	1.61	33.9
	7321	402.22	191	129.99	0.92	34.04
	7320	399.53	163	117.66	0.68	34.17
	7319	348.99	193	114.44	0.94	34.1
	7318	289.59	97	96.69	0.58	34.08
Антарктический пролив	7324	907.91	38	722.1	−0.08	34.53
	7325	276.12	90	84.23	−0.16	34.52
	7329	299.13	74	73.15	−0.54	34.44
	7332	988.14	110	811.55	−0.34	34.43
	7333	301.55	105	111.14	−0.46	34.39
Море Уэдделла	7336	2479.46	189	1879.11	−0.11	33.71
	7335	2011.55	154	944.25	−0.6	34.34
	7334	316.17	125	188.24	−0.47	34.31
	7338	2516.55	150	2114.66	−0.39	34.18
	7339	2111.55	164	1759.13	−0.38	34.25
	7340	1944.22	180	1447.26	−0.39	34.43
	7341	1100.44	744.12	168	0.61	34.42
	7343	1867.99	947.51	170	0.91	34.33



**Рис. 3.** Биолюминесценция в проливе Брансфилд. Восточный разрез (а), центральный разрез (б), западный разрез (в).



ния биолюминесценции во всем слое была равномерной без явно выявленных пиков, средний уровень находился в диапазоне от  $125.22 \cdot 10^{-12}$  до  $214.55 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>. Минимальное значение ТПО, зарегистрированное на станции 7294, составляло  $-0.06^\circ\text{C}$ . В зоне распространения поверхностных вод из моря Уэдделла уровень солености был равен 34.2 PSU.

**Биолюминесценция на центральном разрезе.** Максимальный уровень биолюминесценции был зарегистрирован на ст. 7313, где он достигал  $1714.3 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup> на горизонте 166 м (рис. 36). Как и на предыдущем разрезе, вертикальная структура биолюминесценции была однопиковая, ТПО и соленость составляли  $2.05^\circ\text{C}$  и 33.8 PSU соответственно. На других 6-ти станциях этого разреза (7314, 7315, 7311, 7316, 7317, 7310) средний уровень биолюминесценции варьировался в диапазоне от  $396.3 \cdot 10^{-12}$  до  $318.74 \times 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>, при этом регистрировались многочисленные пики в ее вертикальном распределении. Центральные станции разреза обнаружили высокоградиентную зону, где ТПО изменялась от  $1.32$  до  $1.76^\circ\text{C}$ . Самый низкий средний уровень БП на всей исследуемой акватории был зарегистрирован на станциях 7309 и 7308, где он составлял  $117.44 \cdot 10^{-12}$  и  $107.45 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup> соответственно. При этом на станции 7308 был отмечен самый холодный слой с температурой  $-0.07^\circ\text{C}$ .

**Биолюминесценция на западном разрезе.** На данном разрезе количество станций было наименьшим в связи с его географическим положением. Максимальная интенсивность биолюминесценции была зарегистрирована на станции 7323, расположенной вблизи острова Десепшен, где она составляла  $1114.61 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup> на глубине 173 м (рис. 3в). При этом в вертикальном распределении БП регистрировались многочисленные пики, что отличало эту станцию от других с максимальными величинами БП в регионе. Пики располагались в слое от 80 до 190 м. Такая структура свойственна регионам с большим скоплением светящихся гидробионтов. ТПО и соленость на станции составляли  $1.64^\circ\text{C}$  и 33.8 PSU соответственно. На следующей станции 7322 БП был вдвое меньше и составлял  $614.46 \times 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>.

На центральных станциях разреза средний уровень БП находился в диапазоне от  $117.66 \times 10^{-12}$  до  $129.99 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>, а его вертикальное распределение не демонстрировало явно

выявленных пиков. При этом ТПО значительно понизилась до  $0.68^\circ\text{C}$ . На южных станциях разреза биолюминесценция была слабой, опускаясь до  $96.69 \cdot 10^{-12}$  Вт·см<sup>-2</sup>·л<sup>-1</sup>.

Основной вклад в формирование ПБ в проливе Брансфилд вносили *Salpa thompsoni* среднего размера 30–50 мм. Большое скопление особей среднего размера (20–40 мм) наблюдалось на западном разрезе, при тралении сетью DSN. Количество в лове не превышало 400 особей. Органы свечения сальпы похожи на таковые у пиромомы (*Pyrosoma*) и представляют собой скопления клеток на брюшной стороне в области кишечника, содержащих симбиотические светящиеся бактерии. Благодаря высокой трофической активности и плодовитости этого вида, его биомасса может постепенно увеличиваться. Сальпы являются серьезными конкурентами антарктического криля и могут поглощать большую часть его кормовой базы [11, 27, 37].

В районе Ю. Шетландских островов были зарегистрированы светящиеся виды мезозоопланктона, представленные мелкими веслоногими ракообразными *Oithona similis* и более крупными *Metridia gerlachei* [25]. Биолюминесценция в виде голубого свечения, производимая *Metridia spp.*, впервые была отмечена при описании этого вида более 150 лет назад [15]. Как передняя, так и задняя части тела *Metridia spp.* биолюминесцентны, что в конечном итоге приводит к яркой вспышке, которая затухает в течение нескольких секунд, но может активироваться повторно. Биолюминесцентные вспышки, производимые *Metridia spp.*, могут быть вызваны движением воды и, возможно, ответом на присутствие хищников [41]. *O. similis* – веслоногий рачок подотряда *Cyclopoida*, самки имеют размер 0.73–0.96 мм, а самцы – 0.59–0.70 мм. Этот вид встречается в арктических, умеренных и южных морях. Несмотря на сравнительно малые размеры *O. Similis*, в силу своей многочисленности, особи играют важную роль в питании других массовых копепоид, эвфаузиид, личинок рыб. Установлено, что в холодные годы, когда калянус развивается позднее и в меньших количествах, именно взрослые и копепоидитные особи ойтоны составляют основу биомассы зоопланктона и являются важнейшим передаточным звеном, связывающим фитопланктон с более высокими трофическими уровнями [9].

**Биолюминесценция в Антарктическом проливе.** Антарктический пролив, соединяющий мо-

ре Уэдделла с проливом Брансфилд, расположен между северо-восточной оконечностью Антарктического полуострова и архипелагом островов, самым крупным из которых является о. Жуэнвиль. Отмечено, что мезомасштабные вихри в Антарктическом проливе могут образовываться не только над подводными горами, но и над желобом пролива [6]. Богатая биогенами и фитопланктоном вода моря Уэдделла распространяется вдоль континентального склона Антарктического полуострова [26], а вода пролива Брансфилд — преимущественно в южном направлении вдоль склона у восточной границы пролива и вдоль гряды островов, в том числе самого крупного — о. Жуэнвиль [17].

Продольный разрез из пяти станций был ориентирован приблизительно вдоль оси Антарктического пролива (ст. 7324, 7325, 7329, 7332, 7333) (рис. 4). Максимум БП достигал  $907.91 \times 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$  на глубине 38 м (ст. 7324), и аналогично высокий показатель БП —  $988.14 \times 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$  был отмечен на ст. 7332, но располагался глубже — на 110 м. Вертикальное распределение биоллюминесценции не имело выраженных пиков, а ее интенсивность была минимальной при сравнении всех станций разреза. При этом средний уровень биоллюминесценции варьировался в диапазоне от  $73.15 \cdot 10^{-12}$  до  $111.14 \times 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$  (ст. 7325, 7329, 7333).

Анализ гидрологических данных показал существенное различие водных масс в северной и южной частях пролива. Вода, поступающая в северную шельфовую часть Антарктического

пролива из пролива Брансфилд (ст. 7324, 7325), отличалась более высокой температурой с наибольшими значениями, равными  $0.08^\circ\text{C}$ , и имела повышенную соленость — 34.53 PSU.

В Антарктическом проливе была зарегистрирована сравнительно высокая плотность антарктического криля. Криль излучает свет, производимый биоллюминесцентными фотофорами, которые расположены в различных частях тела криля: одна пара — на стебельках глаз, другая пара — на бедрах второго и седьмого торакопод и отдельные органы — на четырех сегментах плеона. Эти органы периодически излучают желто-зеленый свет в течение 2–3 с. Эвфаузииды (яйца криля, науплии, калиптопис и фурцилии) были наиболее многочисленны у Южных Оркнейских островов и в Антарктическом проливе (79–85% от общей численности и 75–97% от общей биомассы мезозoopланктона) [25]. Там же было зарегистрировано значительное количество копепод *Metridia gerlachei*.

**Биоллюминесценция в море Уэдделла.** Для моря Уэдделла характерна антарктическая гидрологическая структура вод с разделением на антарктические поверхностные, глубинные и придонные. В зимнее время подо льдом температура составляет от  $-1.8$  до  $-1.9^\circ\text{C}$ , а соленость равна 34.4–34.6 PSU. В летние месяцы для поверхностных слоев почти повсеместно характерна температура  $\sim 1.5^\circ\text{C}$  и соленость от 33.5 PSU на севере и в центральной зоне до 34.5 PSU близ побережья. Отдельно можно выделить шельфовые воды, которые схожи с Антарктической поверхностной

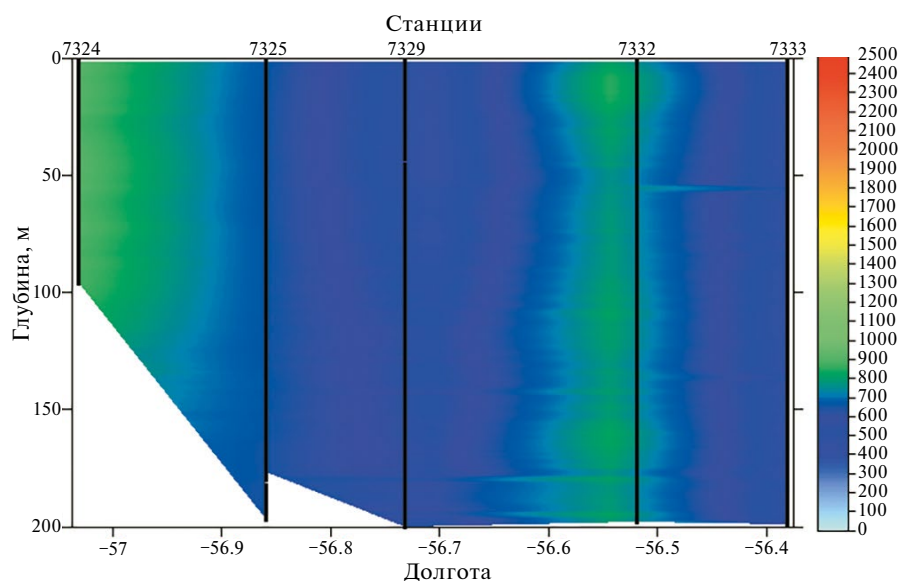


Рис. 4. Биоллюминесценция в Антарктическом проливе.



водой (АПВ), но являются более холодными и самыми плотными. АПВ занимает поверхностный слой в несколько сотен метров, из которых 50–100 м прогреваются в летнее время. Под слоем прогретой воды на поверхности ниже располагается холодный подповерхностный слой зимнего выхолаживания. В западной части бассейна Пауэлла он более глубокий из-за выноса холодных вод южной части моря Уэдделла циклоническим круговоротом. Слой опресненной воды образуется за счет таяния большого количества льда, который выносится из южной части моря Уэдделла.

Опреснение льдом может понижать уровень солености до 33.6 PSU.

В акватории моря Уэдделла было выполнено две серии зондирований. Первый разрез в южной части моря состоял из трех станций, на которых вертикальное распределение БП заметно различалось (рис. 5а).

Для самой южной станции 7336 характерны хорошо выраженные пики на глубинах 50, 136, 145 и 189 м, где величины БП достигали  $2479.46 \times 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ . На станции 7335 слой повышенного БП ( $2011.55 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ ) распо-

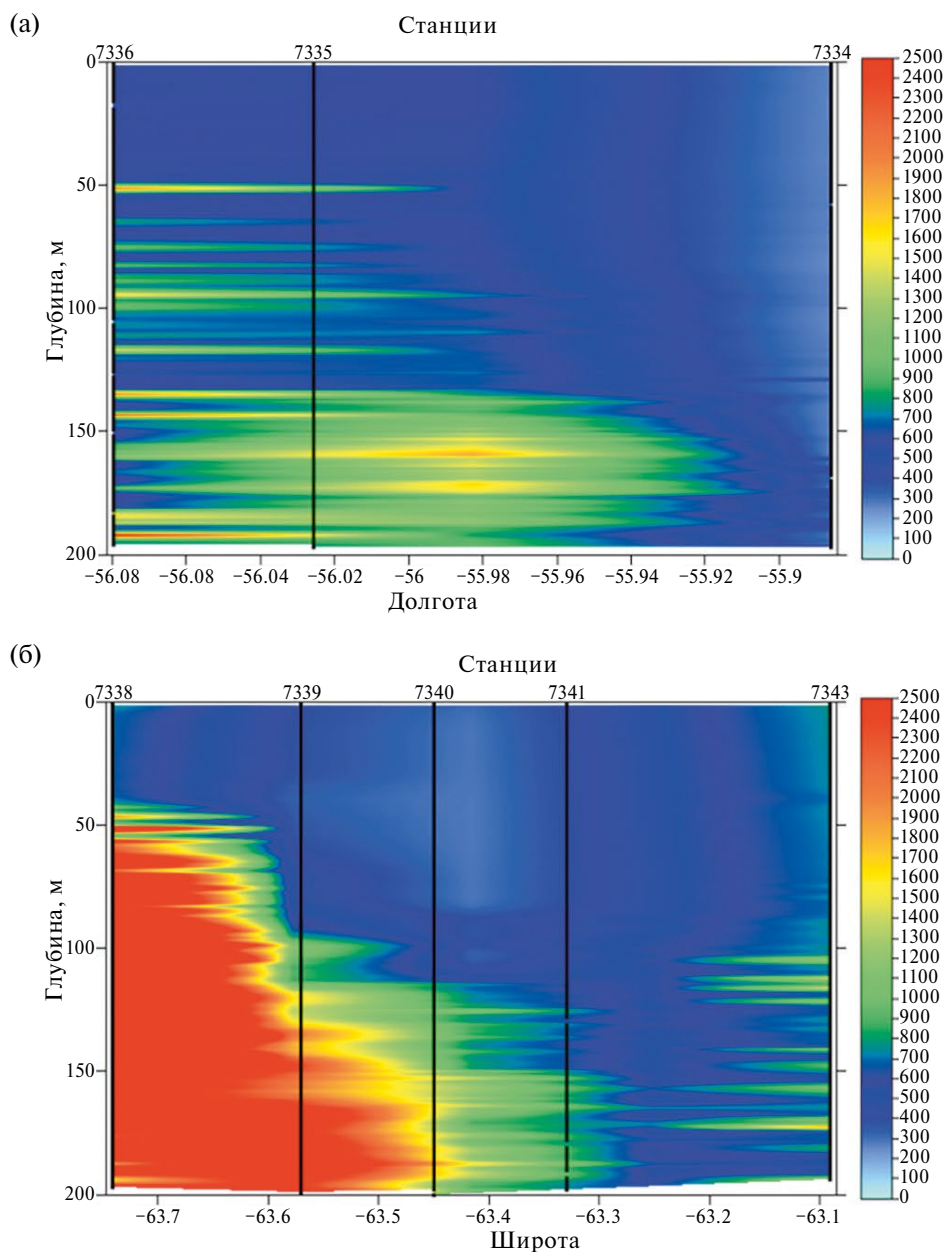


Рис. 5. Биолуминесценция в море Уэдделла, южный разрез (а), разрез на шельфе (б).

лагался глубже 130 м, а его распределение по глубине было относительно равномерным, без выраженных пиков. Здесь же отмечена самая низкая ТПО, равная  $0.6^{\circ}\text{C}$  при солёности 34.34 PSU, а самый низкий средний уровень биолюминесцентного сигнала ( $87.84 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ ) был отмечен на следующей станции (7334). Из биолюминесцентных видов массовыми были *Pelagobia longicirrata* и многощетинковые черви (полихеты) *P. longicirrata* при сравнительно небольшом количестве копепоид *Metridia gerlachei* и *Oithona spp.*

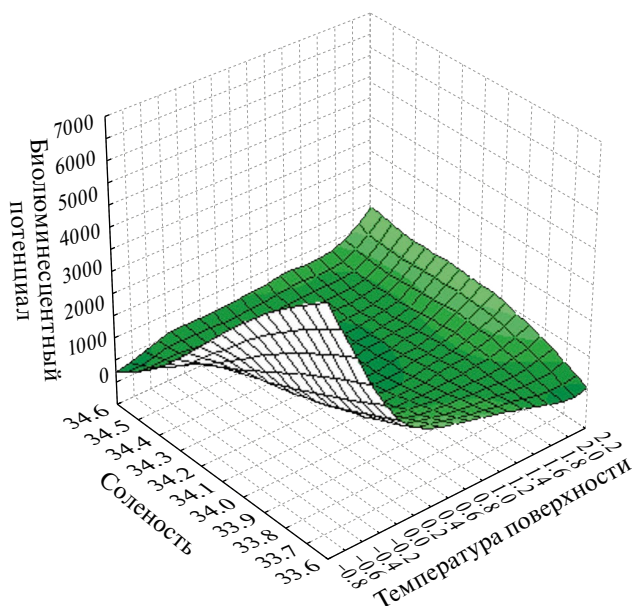
В шельфовой зоне моря Уэдделла было выполнено пять комплексных станций, расположенных с запада на восток. В этом регионе зарегистрированы максимальные показатели интенсивности биолюминесценции по всей исследуемой акватории. Максимальный ее уровень был отмечен на ст. 7338, где он достигал  $2516.55 \times 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$  на глубине 150 м (рис. 5б). Слой повышенного уровня БП располагался на глубине от 50 м (где температура и солёность составляли  $0.39^{\circ}\text{C}$  и 34.18 PSU) до 200 м. На последующих станциях 7339 и 7340 средний уровень биолюминесценции был значительно ниже и варьировался в диапазоне от  $1759.13 \cdot 10^{-12}$  до  $1447.26 \times 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ . Максимальные значения регистрировались ниже 120 м, с отдельными пиками в 100-метровом слое. Самый низкий уровень биолюминесцентного сигнала по всей исследуе-

мой акватории был зарегистрирован на станции 7341, он составлял  $1100.44 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ . На станции 7343 вертикальное распределение БП было многопиковым, с максимальным значением ( $1867.99 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ ) на глубине 170 м. На этой же станции был зарегистрирован самый тёплый поверхностный слой с температурой  $0.91^{\circ}\text{C}$ .

Основная роль в формировании ПБ в этом регионе принадлежала фитопланктону – *Protoperdinium depressum* и *Protoperdinium antarctica*. Эти особи выглядят бесцветными или от желтого до коричневого цвета. Клетки могут активно передвигаться в водной толще, используя жгутики. По предыдущим данным, эти виды были обнаружены на глубинах ниже 50 м [25], что соответствует характеру вертикального распределения биолюминесценции на станциях данного разреза.

Описанные особенности пространственного распределения БП, температуры и солёности можно представить в виде графика функции (рис. 6). Она показывает наличие двух групп экологических ситуаций в исследованном регионе Антарктики, при которых повышенные величины потенциала приходится на определенную термохалинную структуру вод. При этом очевидно расположение максимума диаграммы в зоне наименьших значений солёности и температуры. Такая ситуация соответствует максимуму ракообразных.

В формировании мозаичного пространственного распределения БП и его таксономической составляющей в исследованных регионах значительная роль принадлежит мезомасштабным циклоническим и антициклоническим вихрям, которые могут оказывать противоположный эффект на пространственное распределение биомассы [16]. Эксперименты с дрейфтерами показали, что в проливе Брансфилд дрейфтеры удерживаются вихрями (т.е. циркулируют внутри) до 70 дней [45]. Такой длительный временной период отражается на динамике численности фитопланктона, сальпы, криля и копепоид. Схема сезонного расположения мезомасштабных вихрей пролива Брансфилд по данным многолетних измерений с борта судна уже разработана [44]. Дальнейшая оценка взаимосвязи кинетической энергии вихревого поля, характеристик пространственной неоднородности БП и биомассы различных компонентов сообщества по материалам экспедиции позволит понять ее более детально. Наличие таких связей было показано на-



**Рис. 6.** Пространственное распределение биолюминесцентного потенциала в поле температуры и солёности по всем 37 станциям 87-й Антарктической экспедиции НИС «Академик Мстислав Келдыш».

ми на примере сетей станций тропической зоны Мирового океана [34].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия воды у берегов Антарктического полуострова и прилегающего региона претерпели значительную трансформацию из-за изменения климата. Текущие изменения климата приводят к значительным колебаниям атмосферных явлений и гидрофизических условий, которые влияют на состав и структуру водных масс, процессы осадконакопления и продолжительность безледного периода. Это приводит к каскадным структурным и функциональным изменениям в морской экосистеме Антарктики, влияющим на продолжительность периода цветения фитопланктона, количество, распределение и соотношение биогенных элементов, а также воздействующим на структуру и продуктивность экосистемы Антарктики в целом [14]. С середины XX в. в Южном океане наблюдается значительное потепление: температура его верхних слоев к западу от Антарктического полуострова с 1955 г. повысилась более чем на 1°C [29]. Деградация ледяного покрова влечет за собой изменения гидрофизических условий, продолжительности производственного периода, а также структуры и распределения сообществ планктона.

В результате проведенных биологических исследований было идентифицировано семь биолюминесцентных видов гидробионтов: *Pelagobia longicirrata* Greeff, 1879, *Protoperidinium depressum* (J.W. Bailey) Balech, 1974, *Protoperidinium antarcticum* (Schimper ex Karsten) Balech, 1974, *Protoperidinium antarcticum* (Schimper ex Karsten) Balech, 1974, *Metridia gerlachei* Giesbrecht, 1902, *Oithona similis* Claus, 1866, *Euphausia superba* Dana, 1850, *Salpa thompsoni* Foxton, 1961 [25]. Выявленный видовой состав считается типичным для атлантического сектора Антарктики [18], хотя ни один из этих видов не был обнаружен повсеместно. Распределение различных таксономических групп светящихся организмов имело мозаичный характер.

В проливе Брансфилд максимумы биолюминесцентного потенциала (в районе архипелага Ю. Шетландских о-вов) формируются сальпами (*S. Thompsoni*), быстрый рост численности которых обеспечивается эффективным бесполом размножением в свободных ото льда весенних водах [10]. Этому способствует пищевое поведение с энергосберегающим реактивным движением

и оптимально адаптированным репродуктивным циклом [19, 33]. В отличие от антарктического криля развитие сальп не зависит от ледяного покрова, влияющего на доступность фитопланктона, предопределяющего динамику численности личинок и молоди криля [10]. Значительному вкладу сальп в БП также способствовал благоприятный температурный режим воды 2022 г. с потеплением до 2°C у Южных Оркнейских островов. Низкие температуры и высокая соленость, по-видимому, негативно влияют на развитие сальп, поэтому они не встречаются в южных регионах пролива Брансфилд.

В Антарктическом проливе изменчивость БП формировалась пространственным распределением антарктического криля *E. superba*. Его скопления были сформированы организмами, занесенными из моря Уэдделла. Значительную роль в БП вносили и копеподы — *Metridia gerlachei*.

В море Уэдделла пространственная структура поля БП была наиболее неоднородной из всех исследованных районов. В южной части моря биолюминесценция была сравнительно высокой и распределялась по всей глубине с хорошо выраженными пиками, а вблизи Антарктического пролива она отсутствовала по всей глубине зондирования. На этом разрезе светящийся зоопланктон был представлен всеядными *Pelagobia longicirrata*, копеподами *Metridia gerlachei* и *Oithona spp.* низкой численности. Абсолютный максимум БП (по всем районам) был зарегистрирован на шельфе моря Уэдделла, где он формировался фитопланктоном: колониями *Protoperidinium depressum* и *Protoperidinium antarctica*.

Исследования, выполненные в ходе 87-го научного рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” в Атлантическом секторе Южного океана, достоверно подтвердили, что одной из основных черт, присущих вертикальной структуре антарктических ПБ, является их стратификация, формируемая двумя главными факторами: таксономической структурой планктонного сообщества и термохалинной структурой биотопа. В последние десятилетия в Антарктической части Атлантики наблюдаются значительные перемены, связываемые с изменениями климата, которые оказывают существенное влияние на планктонные сообщества, структуру пищевой цепи и доминирующих в них видов. Было выявлено резкое увеличение численности сальп в исследуемом районе [25]. Виды и таксономические группы, доминирующие в формировании БП, существен-

но различались во всех трех районах исследований. Характеристики термохалинной структуры в них были также существенно различны. Любые зафиксированные показатели относятся только к анализируемому периоду времени, и необходимы дальнейшие исследования для выявления тенденций, действующих на более длительных временных масштабах.

**Благодарности.** Авторы выражают искреннюю благодарность экипажу и капитану НИС “Академик Мстислав Келдыш” за эффективную помощь при выполнении данного исследования, начальнику экспедиции, доктору физико-математических наук Морозову Евгению Георгиевичу, всем научным сотрудникам институтов РАН, принявших участие в данной экспедиции.

**Источники финансирования.** Данная работа финансировалась за счет средств бюджета института ФИЦ ИнБЮМ в рамках государственного задания по теме “Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменения климата” (№ гос. регистрации 124030400057-4 (FNNZ-2024-0031)). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

**Соблюдение этических стандартов.** В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

**Конфликт интересов.** Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров С.В., Архиповский С.Н., Семенова А.С. Зоопланктон в антарктической части Атлантики в январе–марте 2020 г. // Труды АтлантНИРО. 2021. Т. 5. № 2. С. 148–163.
2. Битюков Э.П., Василенко В.И., Токарев Ю.Н., Серикова И.М. Результаты и перспективы биолюминесцентных исследований в Черном море // Экология моря. 1996. Вып. 45. С. 19–25.
3. Гительзон И.И. Живой свет океана. М.: Наука, 1976. 120 с.
4. Гительзон И.И., Левин Л.А., Утюшев Р.Н. Биолюминесценция океана. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 283 с.
5. Лабас Ю.А., Гордеева А.В. Неразгаданная Дарвином биолюминесценция // Природа. 2003. № 2. С. 25–31.
6. Латушкин А.А., Пономарев В.И., Салюк П.А. и др. Распределение оптических и гидрологических характеристик в проливе Антарктика по данным измерений в январе 2022 года в 87-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” // Морской гидрофизический журнал. 2023. Т. 39. № 1. С. 52–64.
7. Мельник Л.А., Мельник А.В., Машукова О.В., Мельников В.В. Использование метода вертикального зондирования для регистрации биолюминесценции в антарктическом секторе Атлантического океана // Морской биологический журнал. 2023. Т. 8. № 4. С. 64–73.
8. Морозов Е.Г. Течения в проливе Брансфилд // Доклады академии наук. 2007. Т. 415. № 6. С. 1–3.
9. Нестерова В.Н. Биомасса планктона на путях дрейфа личинок трески (справочный материал). Мурманск: Изд-во ПИПРО, 1990. 64 с.
10. Самышев Э.З. Сальпы в АЧА: состав, обилие, распределение // Бюлл. Укр. ант. центра. 2000. № 3. С. 237–240.
11. Сушин В.А., Жигалова Н.Н., Красовский И.В. и др. Планктонные сообщества антарктической части Атлантики // Биологические основы промыслового освоения открытых районов океана. М.: Наука, 1985. С. 29–39.
12. Токарев Ю.Н. Основы биофизической экологии водных организмов. Севастополь: ЭкоСи-Гидрофизика, 2006. 342 с.
13. Токарев Ю.Н., Евстигнеев П.В., Машукова О.В. Планктонные биолюминесцентные Мирового океана: видовое разнообразие, характеристики светового излучения в норме и при антропогенном воздействии. Симферополь: Н. Орианда, 2016. 347 с.
14. Atkinson A., Hill S.L., Pakhomov E.A. et al. Krill (*Euphausia superba*) distribution contracts southward during rapid regional warming // Nat. Clim. Chang. 2019. V. 9. P. 142–147.
15. Boeck A. Oversigt over de ved Norges Kyster iagttagne Copepoder henhørende til Calanidernes, Cyclopidernes og Harpacticidernes Familier // Videnskabs-Selskabet. Christiania, 1864. P. 226–282.
16. Chen Z., Lui H., Zhu G. The effects of environmental variables on hotspots of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Bransfield Strait during autumn // Polar Science. 2023. V. 43. 100948.
17. Collares L.L., Mauricio M.M., Rodrigo K. et al. Iceberg drift and ocean circulation in the northwestern Weddell Sea, Antarctica // Deep-Sea Res. II: Topical Studies in Oceanography. 2018. V. 149. P. 10–24.
18. Criales-Hernández M.I., Jerez-Guerrero M.J., Latandret-Solana S.A., Gómez-Sánchez M.D. Spatula distribution of meso and macro-zooplankton in the Bransfield Strait and around Elephant Island, Antarctic Peninsula, during the 2019–2020 austral summer // Polar Science. 2022. V. 32. 100821. P. 1–11.
19. Everett J., Baird M., Suthers I. Three-dimensional structure of a swarm of the salp *Thalia democratica* within a cold-core eddy off southeast Australia // J. Geophys. Res. 2011. V. 116. C12046. P. 1–14.

20. *Frey D.I., Krechik V.A., Morozov E.G. et al.* Water exchange between deep basins of the Bransfield Strait // *Water*. 2022. V. 14. 3193. P. 1–17.
21. *Garcia M.A., Lopez O., Sospedra J. et al.* Mesoscale variability in the Bransfield Strait region (Antarctica) during Austral summer // *Ann. Geophys.* 1994. V. 12. P. 856–867.
22. *Gordon A.L., Nowlin W.D.* The basin waters of the Bransfield Strait // *J. Phys. Oceanogr.* 1978. V. 8(2). P. 258–264.
23. *Harris R., Wiebe P., Lenz J. et al.* *Zooplankton Methodology*. Manual Academic Press: London, UK; San Diego, USA. 2000. 684 p.
24. *Harvey E.N.* A history of luminescence from the earliest times until 1900. *Memoirs of the American Philosophical Society*, Philadelphia, 1957. 692 p.
25. *Kasyan V.V., Bitiutskii D.G., Mishin A.V. et al.* Composition and distribution of plankton communities in the Atlantic sector of the Southern Ocean // *Diversity*. 2022. V. 14(11). 923. P. 1–31.
26. *Krek A.V., Krek E.V., Krechik V.A.* The circulation and mixing zone in the Antarctic Sound in February 2020 // *Antarctic Peninsula Region of the Southern Ocean* / Eds. E.G. Morozov et al. Cham: Springer, 2021. P. 83–99.
27. *Loeb V., Siegel V., Holm-Hansen O. et al.* Effect of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web // *Nature*. 1997. № 37. P. 897–900.
28. *Mendes C.R., Tavano V.G., Leal M.C. et al.* Shifts in the dominance between diatoms and cryptophytes during three late summers in the Bransfield Strait (Antarctic Peninsula) // *Polar Biology*. 2013. V. 36(4). P. 537–547.
29. *Meredith M.P., King J.C.* Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20<sup>th</sup> century // *Geophys. Res. Lett.* 2005. V. 32. L19604. P. 1–5.
30. *Moline M.A., Claustre H., Frazer T.K. et al.* Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend // *Global Change Biology*. 2004. № 10. P. 1973–1980.
31. *Montes-Hugo M., Doney S.C., Ducklow H.W. et al.* Recent change in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the Western Antarctic peninsula // *Science*. 2009. V. 323. P. 1470–1473.
32. *Niiler P.P., Amos A.F., Hu J.H.* Water masses and 200 m relative geostrophic circulation in the western Bransfield Strait region // *Deep-Sea Res. II*. 1991. V. 38. P. 943–959.
33. *Pakhomov E.A., Dubischar C., Strass V. et al.* The tunicate *Salpa thompsoni* ecology in the Southern Ocean. I. Distribution, biomass, demography and feeding eco-physiology // *Mar. Biol.* 2006. V. 149. P. 609–623.
34. *Piontkovski S.A., Melnik A.V., Serikova I.M. et al.* Bioluminescent eddies of the World Ocean // *Luminescence*. 2023. V. 38(4). P. 505–512.
35. *Roberts J.M.* *Cold-Water Corals and Ecosystems*. Springer, Berlin, 2006. 1242 p.
36. *Santhanam R.* *Bioluminescent marine plankton*. Bentham Books, Bentham Science Publishers, 2022. 262 p.
37. *Siegel V., Loeb V.* Recruitment of Antarctic krill *Euphausia superba* and possible causes for its variability // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. № 123(1–3). P. 45–56.
38. *Stammerjohn S.E., Martinson D.G., Smith R.C. et al.* Trends in Antarctic Annual Sea Ice Retreat and Advance and Their Relation to El Niño-Southern Oscillation and Southern Annular Mode Variability // *J. Geophys. Res.* 2008. V. 113. C03S90. P. 1–20.
39. *Sylvester Z.T., Brooks C.M.* Protecting Antarctica through co-production of actionable science: Lessons from the CCAMLR marine protected area process // *Mar. Policy*. 2020. V. 111. P. 103720.
40. *Teschke K., Brtnik P., Hain S. et al.* Planning marine protected areas under the CCAMLR regime – The case of the Weddell Sea (Antarctica) // *Mar. Policy*. 2021. V. 124. 104370. P. 1–10.
41. *Tessler M., Gaffney J.P., Jason M.C.* Luciferin production and luciferase transcription in the bioluminescent copepod *Metridia lucens* // *Peer J*. 2018. V. 6(8). P. 1–14.
42. *Tokarev Y.N., Bityukov E.P., Williams R. et al.* The bioluminescence field as an indicator of the spatial structure and physiological state of the planktonic community at the Mediterranean Sea basin // *The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems*. The Netherlands: NATO Science Series, 1999. 407 p.
43. *Tranter D.J.* Reviews on zooplankton sampling methods // *Zooplankton Sampling* / Eds. Tranter D.J. UNESCO. Paris: France, 1968. P. 126–144.
44. *Veny M., Aguar-González B., Guerrero-Díaz A., Rodríguez-Santana Á.* Seasonal circulation and volume transport of the Bransfield Current // *Progress in Oceanography*. 2022. V. 204(3). P. 102795.
45. *Zhou M., Niiler P.P., Hu J.-H.* Surface currents in the Bransfield and Gerlache Straits, Antarctica // *Deep-Sea Res. I*. 49(2). P. 267–280.

## BIOLUMINESCENCE AND PLANKTON COMMUNITIES IN THE ATLANTIC SECTOR OF THE SOUTHERN OCEAN

A. V. Melnik\*, L. A. Melnik, S. A. Piontkovsky

*A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (IBSS), Russia*

*\*e-mail: melnikalexsand@gmail.com*

Vertical bathyphotometric casts of the bioluminescent potential by the Salpa MA+ probe was carried out from January through February 2022 at 37 stations in the photic layer in the Bransfield Strait, the Antarctic Strait and the northwestern part of the Weddell Sea during the 87th Antarctic Expedition of the research vessel “Academician Mstislav Keldysh”. Vertical casts were accompanied by measurements of temperature, electrical conductivity, photosynthetically active radiation and collection of plankton samples with their subsequent processing. 7 bioluminescent plankton species have been identified, namely: *Pelagobia longicirrata* Greeff, 1879, *Protoperidinium depressum* (J.W. Bailey) Balech, 1974, *Protoperidinium antharcticum*, *Metridia gerlachei* Giesbrecht, 1902, *Oithona similis* Claus, 1866, *Euphausia superba* Dana, 1850 and *Salpa thompsoni* Foxton, 1961. Comprehensive studies have shown that the spatial structure of the bioluminescent potential field (its vertical and horizontal components) is formed by two main factors: the taxonomic structure of the plankton community and the thermohaline structure of the biotope. The species and taxonomic groups dominating the formation of bioluminescent potential differed significantly in all three research areas. The characteristics of the thermohaline structure in them were significantly different as well.

**Keywords:** bioluminescence, phytoplankton, mesozooplankton, macrozooplankton, Bransfield Strait, Antarctic Strait, Weddell Sea, Atlantic sector of Antarctica