

УДК 593.8: 591.16: 591.542

**ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ СВЕТОВЫХ РЕЖИМОВ И ИХ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ НА РАЗМНОЖЕНИЕ ГРЕБНЕВИКА *Mnemiopsis leidyi***© 2011 г. **Е.А. Ценова<sup>1</sup>, Н.Е. Луппова<sup>2</sup>, Н.А. Носова<sup>2</sup>, Т.В. Лаврова<sup>1</sup>**<sup>1</sup> Нижегородский госуниверситет им. Н.И. Лобачевского<sup>2</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова Южного отделения РАН, г. Геленджик

cerkat@mail.ru

Поступила в редакцию 28.05.2011

Исследованы изменения суточного ритма размножения гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 под влиянием различных световых режимов. Установлено, что размножение начинается через 4 часа после наступления темноты независимо от продолжительности и времени наступления темного периода, а при круглосуточном освещении время начала размножения смещается на более поздний срок.

*Ключевые слова:* суточный ритм, свет, световой режим, период темноты, размножение, гребневик, Черное море.

**Введение**

Изучению гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi*, оказавшего значительное влияние на экосистему Черного моря, посвящено множество работ по распределению, динамике численности и биомассы [1–7]. При исследовании биологии популяции, важным является вопрос о репродукции, который еще недостаточно изучен в отношении этого вида.

Работ, посвященных особенностям размножения *Mnemiopsis leidyi*, крайне мало [8–10] и практически не было исследований влияния на этот процесс различных факторов среды. Только в некоторых работах показано непосредственное влияние обеспеченности пищей и температуры на размножение и развитие гребневика [11–13].

Одним из важнейших сигнальных факторов является свет. Как показано в работе Н.Н. Хмелевой, Н.Н. Рощиной и Т.А. Филюковой [14], для водных беспозвоночных в период размножения он играет роль не только качественного регулятора, но и определяет многие количественные характеристики (скорость развития гонад, плодовитость и др.). Влияние интенсивности и длительности освещения на процесс размножения гребневика остается не изученным. В литературных источниках есть упоминания о возможном влиянии заката солнца как сигнала к началу размножения *Mnemiopsis leidyi* [9], а также о времени суток, в которое начинается размножение гребневика у берегов США [15]. В.Е. Заикой и Н.К. Ревковым [8] установ-

лены некоторые закономерности суточного ритма размножения черноморского мнемипсиса. Показано, что есть взаимосвязь между временем наступления темноты и началом размножения. Однако повторных экспериментов проведено не было и, в целом, до сих пор не выяснено влияние характера освещенности на процесс размножения *Mnemiopsis leidyi*.

Цель настоящей работы – изучение влияния времени наступления темноты и различной продолжительности периода освещения на суточный ритм размножения гребневика *Mnemiopsis leidyi*.

**Материалы и методы**

Сбор материала проводился на базе береговой лаборатории Южного отделения Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (г. Геленджик, Голубая бухта) в июне – июле 2010 г.

Животных для всех экспериментов отбирали вручную в полиэтиленовые канистры с широким горлом. Лов производили в море у открытого берега за западным мысом Голубой бухты в приповерхностном слое воды 0–10 м и удалении от берега 10–500 м в светлое время суток. Отлавливали средних и крупных особей, длины сферосом которых варьировали в пределах 40–68 мм.

Во всех экспериментах животных после отлова измеряли и помещали поодиночке в сосуды, заполненные морской водой (объем 3 л), профильтрованной через сито с ячейей 60 мкм. Характер освещенности в разных экспериментах приведен в таблице.

Таблица

## Условия экспериментов с изменением освещенности

Название группы	Число особей в группе	Описание светового режима	Период темноты («ночь»)	Продолжительность периода темноты, часы	Продолжительность светового периода, часы
Контроль	63	Естественное освещение	20:00 – 06:00	10	14
Световая	27	Круглосуточное освещение	–	0	24
Темновая	27	Постоянное отсутствие света	–	24	0
1	14	Смещение времени наступления периода темноты	08:00 – 20:00	12	12
2	14		00:00 – 10:00	10	14
3	14		04:00 – 14:00	10	14
4	14		08:00 – 18:00	10	14
A	14	Изменение продолжительности периода темноты	20:00 – 24:00	4	20
B	14		20:00 – 22:00	2	22
C	14		20:00 – 21:00	1	23
D	14		20:00 – 20:30	0.5	23.5

Во всех опытах гребневики содержали в течение трех суток и каждые сутки отмечали время начала размножения. Начало вымета устанавливали по появлению яиц в воде объемом 10 мл, которую отбирали дозатором через каждые 60 минут из экспериментальных сосудов после предварительного перемешивания. Один раз в сутки каждую особь пересаживали в новый сосуд со свежей профильтрованной морской водой.

Температура во всех опытах составляла 22–23.5<sup>0</sup>С, во время экспериментов гребневики не питались.

Всего были исследованы 236 особей гребневика *Mnemiopsis leidyi*, проведены 9 повторностей в разных световых условиях (таблица) общей длительностью 27 суток.

Дополнительно, 10, 11 июня и 21, 22 июля, с терминала пирса (170 м от берега) были проведены вертикальные ловы планктона в слое 0–8 м конусной сетью КМ (конус малый), с площадью входного отверстия 0.2 м<sup>2</sup> и ячеей 150 мкм. Ловы производились 2–3 раза в сутки – в 22:00, 23:00 и 24:00 ч, и полученные пробы немедленно просматривались под бинокулярным микроскопом на наличие яиц *Mnemiopsis leidyi*.

Обработка и анализ полученных данных были проведены в пакетах программ: *STATISTICA 8.0*, *BioStat 2008 Professional Creazione 5.5.0.0* и *Microsoft Office Excel 2007*. При статистической обработке использовали непараметрические методы, в связи с малой выборкой (меньше 30 особей в каждом из опытов) и возможным отклонением от нормального распределения. Подсчитывались медианы значений разницы времени между наступлением темноты и началом размножения особей. Сравнение значений времени от наступления темноты до начала раз-

множения в группах проводили с помощью непараметрического критерия множественных сравнений Данна при пороге достоверности 0.05 [16]. Рисунки были выполнены в пакете программы *Pait.NET v3.36*.

### Результаты и их обсуждение

В первой серии опытов исследовалось влияние условий круглосуточного освещения и постоянной темноты, в сравнении с естественным освещением, на суточную динамику размножения гребневика *Mnemiopsis leidyi* (рис. 1). Во всех экспериментах в условиях естественного освещения большинство особей приступало к размножению в полночь во все трое суток эксперимента. При сопоставлении значений разницы времени от наступления темноты до начала размножения во всех опытах в 1-е, 2-е и 3-и сутки между собой, не было обнаружено статистически значимых различий. Следует отметить, что в пробах сетных ловов с пирса яйца гребневика также были обнаружены в 00 ч, что соответствует экспериментальным данным.

Полученные данные о времени начала размножения гребневика (в полночь) близки к литературным данным, полученным у берегов США в районе Вудс-Холла [15] и в Черном море [8].

В условиях постоянного освещения суточная динамика размножения гребневика значительно отличается от таковой в контрольной группе (рис. 1, С). Так, в первые сутки эксперимента размножение начинается в 4:00 утра, что на 4 часа позднее, чем в контрольной группе. На вторые сутки оно начинается в 8:00 часов утра, т.е. еще позднее, чем в предыдущие. А на тре-

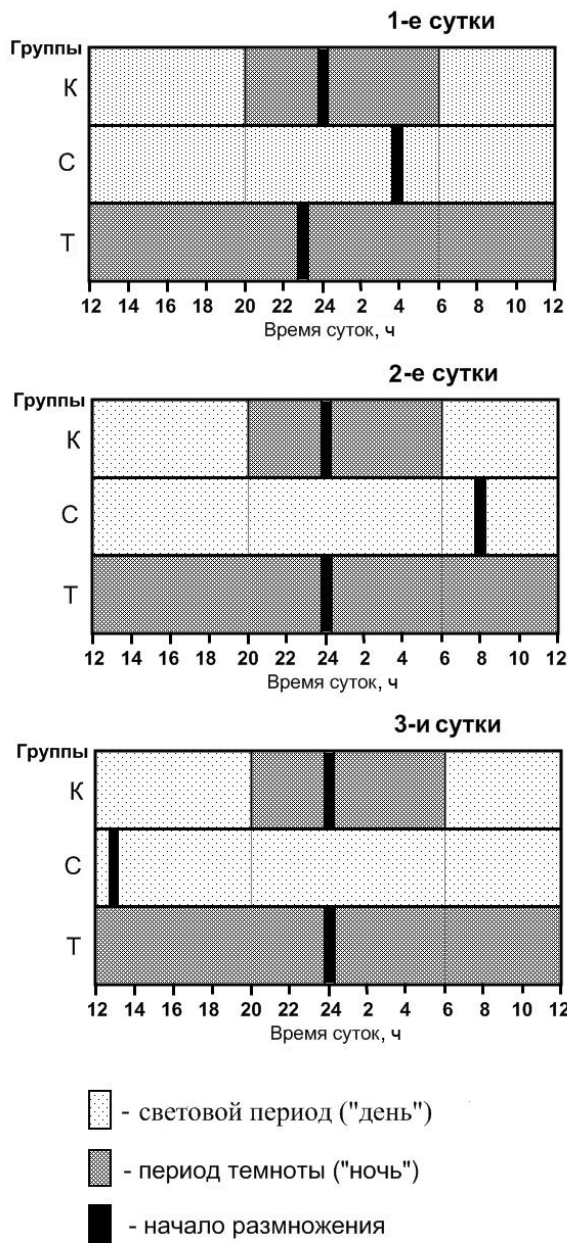


Рис. 1. Суточный ритм размножения гребневика *Mnemiopsis leidyi* в естественных условиях (К), в условиях круглосуточного освещения (С) и темноты (Т) в течение трех суток

ты сутки – размножение гребневиков начинается на 13 часов позднее контрольной группы.

При сравнении значений времени начала размножения особей в 1-е, 2-е и 3-и сутки в Световой группе были установлены статистически значимые различия во всех опытах.

Таким образом, группа, находящаяся в условиях круглосуточного освещения, демонстрирует заметную задержку времени начала размножения. В литературных источниках не описаны подобные изменения суточного ритма у гребне-

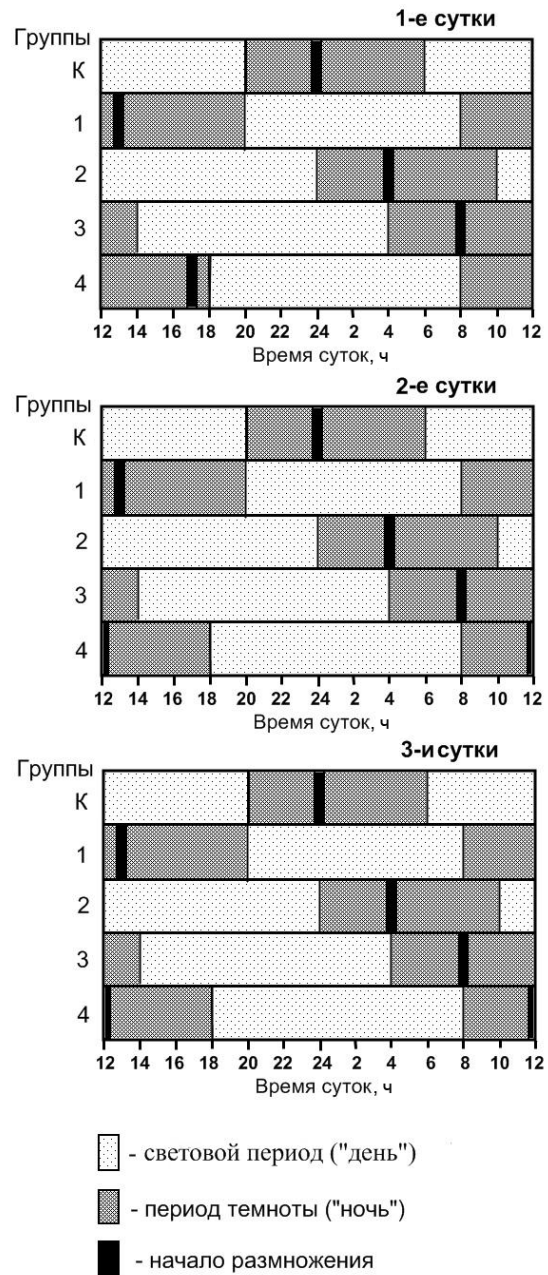


Рис. 2. Суточный ритм размножения гребневика *Mnemiopsis leidyi* в естественных условиях (К) и в условиях четырех вариантов режима «день/ночь» по времени наступления темноты (группы 1, 2, 3 и 4) в течение трех суток

виков, однако для некоторых гидромедуз показано прекращение размножения в условиях постоянного освещения, что связано с прекращением выработки низкомолекулярного вещества, вызывающего вымет яиц [14].

В условиях постоянной темноты (рис. 1, Т) в первые сутки эксперимента гребневики приступали к размножению в 23 ч, что на 1 час раньше, чем в контрольной группе. Это может быть связано с тем, что в день начала опыта мнемипсисов помещали в темноту около 18–19 часов

вечера (начало эксперимента), что на 1–2 ч раньше наступления темноты в естественных условиях. На вторые и третьи сутки время начала размножения гребневики в полной темноте, так же как и в контрольной группе, приурочено к полуночи. Следует отметить, что для темновой группы характерен самый большой разброс значений времени начала размножения (в интервале 21:00–02:00 ч) в первые сутки эксперимента, но при этом статистически значимых различий между этими значениями во все трое суток не обнаружено.

Таким образом, в условиях естественного освещения и круглосуточной темноты в своем большинстве мнемипсисы приступают к размножению в полночь, а в условиях круглосуточного освещения происходит задержка начала размножения и она удлиняется на 4–5 часов с каждым следующими сутками. Отличия «световой» группы от «контрольной» и «темновой» групп подтверждаются статистически по всем трем суткам опытов.

В следующей серии опытов было изучено влияние вариантов режима «день/ночь» (по времени наступления темноты в течение суток) на размножение гребневики, получены следующие результаты (рис. 2). В группе «1» яйца появляются в воде через 5 часов после наступления темноты в этой группе. В группах «2» и «3» особи приступают к размножению через 4 часа после наступления темноты. В группе «4» вымет яиц начинается лишь к 17 часам вечера, т.е. через 10 часов после наступления темноты, что значительно отличается не только от контрольной группы, но и от группы «1», в которой световой режим почти аналогичен. По-видимому, это связано с периодом адаптации у мнемипсисов к противоположным естественным световым условиям. С этим связано еще и то, что у некоторых гребневики в группах «1» и «4» в первые сутки опыта было отмечено появление яиц за несколько часов до наступления темноты. Начало вымета яиц отмечалось в 4 часа утра, т.е. так же как в «световой» группе (в первые сутки). В последующие сутки эксперимента утреннего размножения в этих группах не отмечалось.

Отмечены статистически значимые отличия группы «4» от «2» и «3» в первые сутки опыта, а также подтверждены отличия значений времени начала размножения в первые сутки от вторых и третьих внутри группы «4». Это подтверждает предположение о периоде адаптации в первые сутки в условиях, противоположных естественным.

Во вторые и третьи сутки экспериментов картина суточного ритма размножения особей имеет одинаковый характер: во всех группах, кроме группы «1», размножение гребневики начинается через 4 часа после наступления темноты. В группе «1» к размножению особи приступают через 5 ч, но отмеченные различия во времени начала размножения между группами статистически недостоверны.

Таким образом, показано, что размножение гребневики *Mnemiopsis leidyi* начинается через 4 часа после наступления темноты и не зависит от времени суток. Это позволяет утверждать, что наступление темноты играет сигнальную роль в размножении гребневики *Mnemiopsis leidyi*. Полученные результаты совпадают с литературными [8] и нашими собственными данными по размножению гребневики в естественных условиях, согласно которым в летний период, когда темнота в воде наступает около 20 часов вечера, массовое размножение черноморского мнемипсиса начинается к полуночи (т.е. через 4 ч после наступления темноты). Однако следует отметить, что полученные данные о том, что размножение гребневики в экспериментальных условиях наступает строго через 4 часа после наступления темноты, расходятся с результатами В.Е. Заики и Н.К. Ревкова [8], показавшими, что размножение черноморского мнемипсиса в измененных условиях наступает через разное число часов (от 2 до 8) после начала темного периода темноты.

В третьей серии опытов исследован характер зависимости суточного ритма размножения гребневики от длительности темного периода (рис. 3).

Картина суточного ритма размножения мнемипсисов во всех группах, независимо от условий, совершенно одинакова. Во всех группах («Контроль», «А», «В», «С», «D»), несмотря на различную продолжительность периода темноты, размножение гребневики начинается в 00 часов. При этом в группе «А» к размножению особи приступают в момент прекращения темновой фазы (рис. 3, А), а в группах «В», «С» и «D» – уже на свету. Сходство значений времени начала размножения статистически достоверно как внутри каждой группы, так и между группами по всем трем суткам. Это доказывает, что световые режимы с разной длительностью темного периода не оказывают влияния на суточный ритм размножения гребневики.

Таким образом, независимо от продолжительности периода темноты размножение гребневики наступает через четыре часа после его начала. Это показывает, что темнота является

четким сигналом к началу размножения гребневика.

### Выводы

Воздействие постоянного освещения в течение нескольких суток вызывает нарушение суточного ритма размножения гребневика. При этом происходит значительная задержка времени начала размножения, которая удлиняется с каждым следующими сутками на 4–5 часов. В условиях постоянной темноты и при естественном световом режиме размножение приурочено к полуночи.

В условиях различных световых режимов вымет яиц происходит через 4 часа после наступления темноты, независимо от времени суток и продолжительности темного периода.

Очевидно, что именно световой фактор определяет суточный ритм размножения гребневика, а наступление темноты служит сигналом, запускающим эндогенные процессы, итогом которых являются развитие гонад и вымет яиц. Тем самым смена дня ночью синхронизирует размножение в популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi*.

Авторы выражают благодарность сотруднику кафедры экологии ННГУ им. Н.И. Лобачевского к.б.н. А.А. Нижегородцеву за ценные консультации по вопросам статистической обработки данных.

### Список литературы

1. Виноградов М.Е., Востоков С.В., Арашкевич Е.Г. и др. Особенности биологии гребневиков-вселенцев и их роль в экосистеме Черного моря // В кн.: Виды-вселенцы в европейских морях России / Под ред. Г.Н. Матишов. Апатиты: ММБИ РАН, 2000. С. 91–113.
2. Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Э.А. Экосистема Черного моря. М.: Наука, 1992. 111 с.
3. Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Виноградов Г.М. и др. Мониторинг пелагических сообществ северо-восточной части Черного моря в 2004 г.: макро- и мезопланктон // Океанология. 2005. Т. 45. № 3. С. 381–392.
4. Виноградов М.Е., Виноградов Г.М., Лебедева Л.П. и др. Состояние популяций гребневиков северо-восточной части Черного моря в 2005 г. // Океанология. 2006. Т. 46. № 3. С. 406–414.
5. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Лукашева Т.А. Распределение зоопланктона в прибрежье северо-востока Черного моря в теплый климатический период 2000–2002 гг. // Океанология. А. 2004. Т. 44. № 4. С. 524–537.

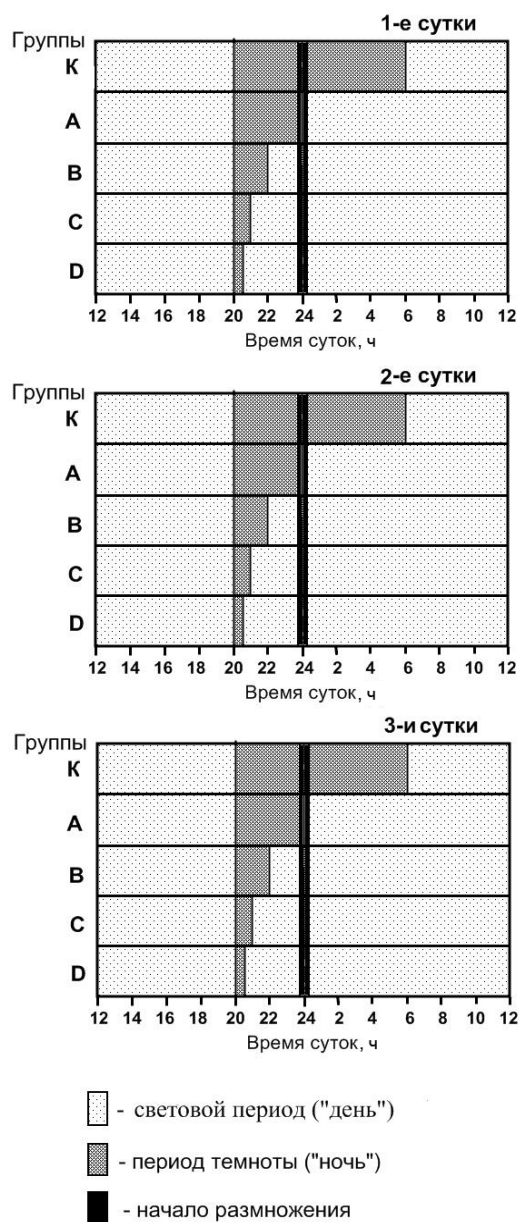


Рис. 3. Суточный ритм размножения гребневика *Mnemiopsis leidyi* в естественных условиях (К) и в условиях четырех вариантов продолжительности периода темноты (группы А, В, С и D) в течение трех суток

6. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Лукашева Т.А. Структура прибрежных планктонных сообществ в северо-восточной части Черного моря при начинающемся цикле похолодания (2003 г.) // Океанология. Б. 2004. Т. 44. № 6. С. 892–900.
7. Хорошилов В.С., Лукашева Т.А. Изменения зоопланктонного сообщества Голубой бухты после вселения в Черное море гребневика мнемипсиса // Океанология. Б. 1999. Т. 33. № 4. С. 558–562.
8. Заика В.Е., Ревков Н.К. Анатомия гонад и режим размножения гребневика *Mnemiopsis sp.* в Черном море // Зоологический журн. 1994. Т. 73. № 3. С. 5–9.

9. Pianka N.D. Ctenophora / Ed. A. Pearse N.Y. – London: Acad. Press. 1974. 325 p.
10. Louppova N.E., Arashkevich E.G. Reproductive strategies of *Beroe ovata* and *Mnemiopsis leidyi* in coastal waters of the NE Black Sea // Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond. 2006. P. 82.
11. Louppova N.E., Arashkevich E.G. Effect of temperature on reproduction strategy of the Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata*: application to the climate variations // Abstracts of the 2nd biannual and Black Sea scene EC project joint conference, Sofia, Bulgaria, 6–9 October, 2008. С. 23.
12. Арашкевич Е.Г., Анохина Л.Л., Востоков С.В. и др. Репродукционная стратегия *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata) – нового черноморского вселенца // Океанология. 2001. Т. 41. № 1. С. 116–120.
13. Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О. Г., Лукашева Т.А. Количественные закономерности питания черноморского гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Океанология. 1991. Т. 31. № 2. С. 272–276.
14. Хмелева Н.Н., Рощина Н.Н., Филюкова Т.А. Фотопериодизм водных беспозвоночных. Минск: «Навука і тэхніка», 1991. 109 с.
15. Freeman G., Reynolds G.T. The development of bioluminescence in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Developmental Biol. 1973. V. 31. № 1. P. 61–100.
16. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1998. 459 с.

#### **EFFECT OF DIFFERENT LIGHT REGIMES AND THEIR DURATION ON THE REPRODUCTION OF CTENOPHORE *MNEMIOPSIS LEIDYI***

*E.A. Tsepova, N.E. Luppova, N.A. Nosova, T.V. Lavrova*

Changes in the circadian rhythm of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 reproduction under the influence of different light conditions have been investigated. Reproduction has been established to start 4 hours after darkness regardless of the duration and onset of the dark period. With the 24-hour light photoperiod, the beginning of reproduction is shifted to a later period of time.

*Keywords:* circadian rhythm, light, light regime, darkness period, reproduction, ctenophore, the Black Sea.