



УДК 591.148:574.52:593.8(262.5)

**О. В. Машукова**, вед. инж., **Ю. Н. Токарев**, д. б. н., зав. отд., **А. Н. Ханайченко**, к. б. н., с.н.с.,  
**В. И. Василенко**, вед. инж.

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

### ИЗМЕНЕНИЕ ХАРАКТЕРИСТИК БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ ЧЕРНОМОРСКОГО ГРЕБНЕВИКА-ВСЕЛЕНЦА *MNEMIOPSIS LEIDYI* В ОНТОГЕНЕЗЕ

У гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz – недавнего вселенца в Чёрное море – исследованы изменения биофизических характеристик светоизлучения в онтогенезе. Амплитуда светоизлучения личиночных особей в 3.5 раза, а энергия светоизлучения в 2 – 3 раза выше, чем аналогичные характеристики биоломинесценции у яиц гребневиков. У свеживывловленных гребневиков (в контроле) амплитуда и энергия светоизлучения на несколько порядков выше аналогичных показателей у отнерестившихся гребневиков. Максимальные значения биоломинесценции наблюдали у гребневиков с кладкой яиц. Зарегистрировано существенное возрастание характеристик светоизлучения гребневиков с увеличением массы тела организма. Сделано предположение, что различия в параметрах биоломинесценции гребневиков в онтогенезе могут быть обусловлены онтогенетическими особенностями их биохимического состава и количеством вовлечённых в биоломинесцентную реакцию фоточитов.

**Ключевые слова:** *Mnemiopsis leidyi*, амплитуда и длительность светоизлучения, жизненные циклы, Чёрное море

Биоломинесценция – проявление жизнедеятельности организма в виде электромагнитного излучения в видимой области спектра – является важнейшим экологическим и оптическим фактором морской среды [11]. До недавнего времени считалось, что основной вклад в формирование поля биоломинесценции в Чёрном море, как и в иных регионах Мирового океана, вносит микропланктон: бактерии и динофлагелляты [5, 12]. Однако, сравнительно недавно появившиеся здесь гребневики *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz также являются светящимися организмами, интенсивность биоломинесценции которых в сотни тысяч – миллионы раз превосходит свечение большинства представителей микропланктона. Поэтому исследования эколого-функциональных характеристик этой группы организмов, в том числе изучение жизненных циклов гребневиков и влияние параметров среды на их биоломинесценцию представляют существенный интерес. При этом одним из наиболее важных направле-

ний исследований является изучение характеристик биоломинесценции *M. leidyi* на разных стадиях онтогенеза.

В связи с этим целью данной работы было провести 3 серии экспериментов по изучению зависимости характеристик биоломинесценции *M. leidyi* от их размеров (массы тела), физиологического состояния на разных стадиях развития организма.

**Материал и методы.** Экспериментальные исследования провели в отделе биофизической экологии ИнБЮМ НАН Украины в июле – августе 2007 – 2009 гг. Гребневиков собирали в прибрежной зоне г. Севастополя в слое 0 – 30 м с удалением от берега до 2 миль. Из моря отбирали гребневиков размером от 3 до 65 мм (орально-аборальная длина). Сырой вес гребневиков рассчитывали по объёму вытесненной воды в мерном цилиндре с последующим взвешиванием каждого индивидуума на микроаналитических весах (серии AN 50) с точностью до 0.01 г.

В экспериментах по влиянию размерности гребневиков на их биолюминесценцию свежельовленных особей разделяли на 6 групп (сырая масса, г): 1)  $0.0073 \pm 0.00036$ ; 2)  $0.52 \pm 0.026$ ; 3)  $3.69 \pm 0.18$ ; 4)  $12.77 \pm 0.63$ ; 5)  $35.06 \pm 1.75$ ; 6)  $42.03 \pm 2.10$ . Первоначально во избежание фотоингибирования ктенофор в течение 2 ч выдерживали в темноте при одинаковых температурных условиях –  $24 \pm 2^\circ\text{C}$  в ёмкостях объёмом 3 – 5 л с морской водой, профильтрованной через мембранные фильтры с диаметром пор 35 мкм. Тщательная фильтрация среды была необходима для исключения прилова иных светящихся организмов (в первую очередь, динофлагеллят), что могло исказить результаты экспериментов, особенно при изучении биолюминесценции ктенофор малых размеров (яиц и личинок).

Для изучения влияния состояния репродуктивной системы гребневиков на характеристики их биолюминесценции выловленных из моря половозрелых особей (длиной 40 мм), разделяли на 3 группы: 1) гребневики свежельовленные из моря (с гонадами на ранней стадии развития), которые после 2-часовой адаптации в фильтрованной воде служили контролем; 2) гребневики с кладкой яиц, образовавшейся в лабораторных условиях после экспериментального кормления; 3) особи после вымета яиц. Данных гребневиков предварительно содержали в условиях аналогичных второй группе в течение 6 ч, и за этот период времени у них созревала новая кладка, и они вымётывали яица. Характеристики биолюминесценции гребневиков третьей группы начинали регистрировать непосредственно после их нереста. Известно, что в природных условиях в пище черноморского мнемипсиса преобладают каланоидные копеподы, доминирующие в составе мезозoopланктона во второй половине летнего сезона [6]. Поэтому для питания гребневиков в экспериментальных условиях использовали каланоидных копепод *Calanipeda aqua-dulces*, выращенных в лаборатории культивирования рыб ИнБЮМ НАН Украины.

До начала измерения характеристик биолюминесценции гребневиков второй группы содержали в течение 5 ч изолировано, в экспериментальных 5-литровых ёмкостях, в которых поддерживали концентрацию поздних копеподитных стадий копепод на уровне  $60 \text{ экз} \cdot \text{л}^{-1}$  (при обеспеченности пищей до 300 экз. на особь). Концентрацию копепод в экспериментальных сосудах определяли перед началом эксперимента путём подсчёта особей в аликвоте объёма в камере Богорова. Через 3 ч после начала экспозиции концентрацию пищи корректировали до исходных значений. При такой обеспеченности пищей гребневики активно размножаются [14] и за 5 ч питания у них образуются готовые к вымету кладки яиц. Эту группу гребневиков высвечивали непосредственно после формирования у них кладки.

При оценке вариабельности биофизических характеристик светоизлучения гребневиков в онтогенезе их разделяли на 4 группы: 1) свежельовленные из моря особи длиной 40 мм до начала формирования гонад, адаптированные к условиям опыта в полной темноте в течение 2 ч; 2) гребневики длиной 40 мм со зрелыми гонадами, образовавшимися в результате экспериментального кормления в течение 5 – 6 ч после вылова; 3) выметанные гребневыми 2-й группы яйца диаметром 0.40 – 0.50 мм; 4) развившиеся из яиц гребневиков личинки диаметром 0.25 – 0.30 мм. Для получения яиц, а затем и личинок свежельовленных половозрелых гребневиков изолировали в сосудах объёмом 5 л с профильтрованной водой, где проводили их кормление копеподами. Количество яиц, отложенных гребневыми, собирали путём фильтрации всего объёма воды через сито 100 мкм. Собранные на сито яица смывали в 200 мл стеклянный цилиндр и просчитывали количество яиц во всем объёме под микроскопом. Размер личинок и яиц измеряли с точностью до 0.01 мм под микроскопом.

Измерения характеристик биолюминесценции проводили у 15 – 20 особей каждой

экспериментальной группы в 3 повторностях. Гребневиков до начала стимуляции светозлучения содержали при естественном освещении в профильтрованной морской воде при  $24 \pm 2^\circ\text{C}$ . Данные температурные условия являются оптимальными для быстрого вымета яиц гребневиками и дальнейшего развития личинок [2].

Приборный лабораторный комплекс для изучения биофизических характеристик *M. leidy* "Свет" включал высоковольтный блок питания (BC-22); люминескоп, состоящий из приёмника светового излучения (ФЭУ-71) и темновой камеры для объекта, а также регистрирующего устройства – цифрового интерфейса. В темновую камеру люминескопа устанавливали специально изготовленную кювету из прозрачного оргстекла для механической и химической стимуляции гребневиков. Отбор и посадку яиц и личинок гребневиков в кювету для стимуляции светозлучения осуществляли с помощью лабораторной пипетки. Определение характеристик биолюминесценции проводили при полной темноте.

Биофизические характеристики светозлучения *M. leidy* изучали при механической и химической стимуляции. Для получения адекватного природным стимулам раздражения

использовали механическую стимуляцию гребневиков [11]. Метод механической стимуляции сводился к созданию потока воды в сосуде с биолюминесцентом с помощью насосного электромеханического устройства [4]. Возникающие при перемещении воды изменения гидрофизических характеристик приводят к деформации клеточной мембраны гребневика, которая, в свою очередь, индуцирует возникновение потенциала действия, и, как следствие, светозлучения. Для получения информации о максимальном биолюминесцентном потенциале гребневиков использовался метод химической стимуляции [13]. При помощи шприца в кювету вводили  $3 \text{ см}^3$  96% спирта, выбранного в качестве химического раздражителя.

**Результаты.** После 5 – 6 ч экспериментального кормления гребневиками длиной 40 мм производили от 3.0 до 4.5 тыс. жизнеспособных яиц. Пик нереста наблюдали в ночное время (23 – 24 ч), аналогично данным [7]. Длительность развития от вымета яиц до выхода личинок в наших исследованиях составляла 16 – 19 ч. Типичные биолюминесцентные сигналы *M. leidy* при механической и химической стимуляции на разных стадиях онтогенеза представлены на рис. 1 «а» и «б».

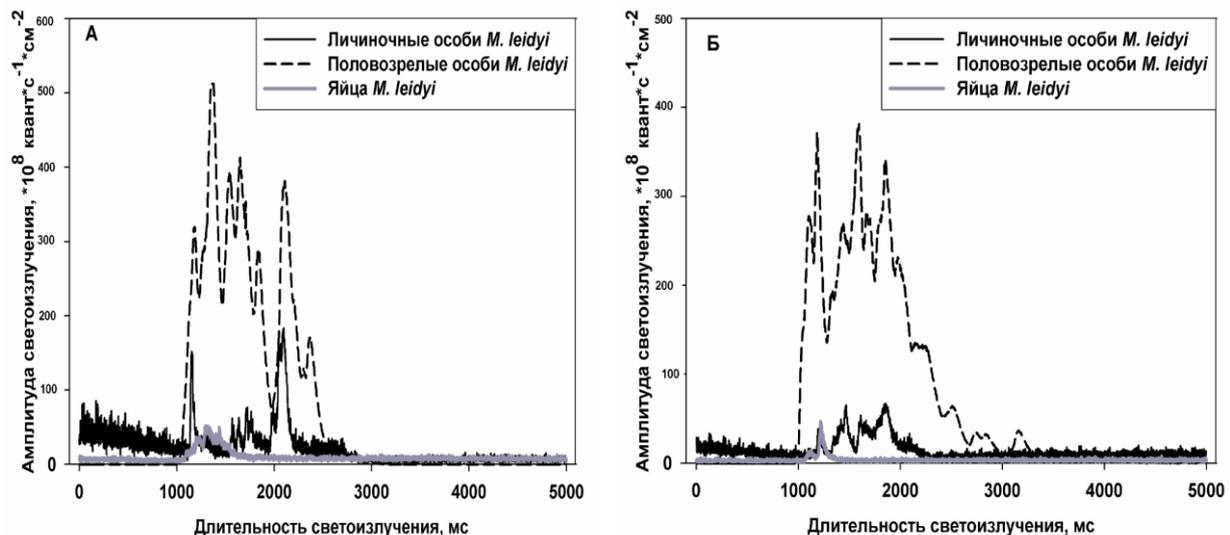


Рис. 1 Типичные биолюминесцентные сигналы *M. leidy* на разных стадиях онтогенеза при стимуляции: А – механической, Б – химической

Fig. 1 The typical bioluminescence signals of *M. leidy* at the different ontogenesis stages: A - under mechanical, B - under chemical stimulation

Как следует из рис. 1 и табл. 1, характеристики свечения гребневиков значительно изменяются в зависимости от стадии их развития. При этом наиболее интенсивная биолюминесценция наблюдается у половозрелых особей

(со зрелыми гонадами), амплитудно-временные характеристики которых достигают максимальных значений: амплитуды до  $(470.98 \pm 23.54) \cdot 10^8$  квант  $\cdot$  с $^{-1} \cdot$  см $^{-2}$  и длительности сигнала – до  $3.93 \pm 0.19$  с.

Табл. 1 Основные характеристики биолюминесценции гребневика *M. leidyi* в онтогенезе  
Table 1 The main bioluminescence characteristics of ctenophore *M. leidyi* at the ontogenesis

Стадии онтогенеза	n	L (мм)	Амплитуда светоизлучения (квант $\cdot$ с $^{-1} \cdot$ см $^{-2}$ )		Энергия светоизлучения (квант $\cdot$ см $^{-2}$ )		Общая длительность светоизлучения, с	
			Мех	Хим	Мех	Хим	Мех	Хим
Свежевыловленные особи (контроль)	43	40	$(112.16 \pm 5.61) \cdot 10^8$	$(144.18 \pm 7.20) \cdot 10^8$	$(109.68 \pm 5.48) \cdot 10^8$	$(143.36 \pm 7.16) \cdot 10^8$	$2.39 \pm 0.12$	$2.75 \pm 0.13$
Половозрелые особи	38	40	$(424.46 \pm 21.22) \cdot 10^8$	$(470.98 \pm 23.54) \cdot 10^8$	$(284.76 \pm 14.23) \cdot 10^8$	$(311.24 \pm 15.56) \cdot 10^8$	$3.28 \pm 0.16$	$3.93 \pm 0.19$
Яйца гребневиков	25	0.40-0.50	$(0.39 \pm 0.019) \cdot 10^8$	$(0.89 \pm 0.04) \cdot 10^8$	$(0.23 \pm 0.012) \cdot 10^8$	$(0.52 \pm 0.026) \cdot 10^8$	$0.45 \pm 0.02$	$0.76 \pm 0.03$
Личинки гребневиков	30	0.25-0.30	$(1.44 \pm 0.08) \cdot 10^8$	$(3.13 \pm 0.15) \cdot 10^8$	$(0.48 \pm 0.022) \cdot 10^8$	$(1.07 \pm 0.05) \cdot 10^8$	$1.33 \pm 0.067$	$1.86 \pm 0.11$

Амплитуда светоизлучения половозрелых особей в 3 раза, а энергия сигнала в 2 раза ( $p < 0.05$ ) превышает аналогичные характеристики гребневиков контрольной группы. Длительности же светоизлучения у данных групп гребневиков также существенно отличаются. Так, продолжительность светоизлучения половозрелых особей на 1.18 с превышает таковую в контроле. Длительность сигнала у *M. leidyi* контрольной группы в 3 – 4 раза превышала таковые у яиц и личинок.

Наиболее слабое свечение отмечено у яиц гребневиков (табл. 1), выражавшееся в низких амплитудах (менее  $0.39 \pm 0.019 \cdot 10^8$  квант  $\cdot$  с $^{-1} \cdot$  см $^{-2}$ ) и энергии светоизлучения (менее  $0.23 \pm 0.012 \cdot 10^8$  квант  $\cdot$  см $^{-2}$ ), а также малой длительности биолюминесцентного сигнала – до  $0.45 \pm 0.02$  с. Амплитуда светоизлучения личиночной стадии в 3.5 раза, а энергия – в 2 – 3 раза выше, чем аналогичные характеристики биолюминесценции яиц. Длительности сигнала

личинки в 2 – 3 раза превышали аналогичные параметры у яиц ктенофор ( $p < 0.05$ ).

Результаты соотношения характеристик светоизлучения *M. leidyi* в зависимости от размерности особей при механической и химической стимуляции представлены на рис. 2, 3 и 4. Выявлено, что значения амплитуды, энергии и длительности биолюминесцентных сигналов свежевыловленных гребневиков напрямую зависят от размера исследуемого организма. Так, интенсивность светоизлучения мелкоразмерных гребневиков с сырым весом  $0.52 \pm 0.026$  г составляет при механической стимуляции:  $1.32 \cdot 10^8$  квант  $\cdot$  с $^{-1} \cdot$  см $^{-2}$ , а при химической –  $3.55 \cdot 10^8$  (рис. 2).

Амплитуда биолюминесцентных сигналов гребневиков возрастает с увеличением размера организма, составляя у крупных особей (сырая масса 42.03 г):  $(767.56 \pm 42.21) \cdot 10^8$  квант  $\cdot$  с $^{-1} \cdot$  см $^{-2}$  при механической стимуляции и  $(1016.93 \pm 50.84) \cdot 10^8$  квант  $\cdot$  с $^{-1} \cdot$  см $^{-2}$  – при химической.

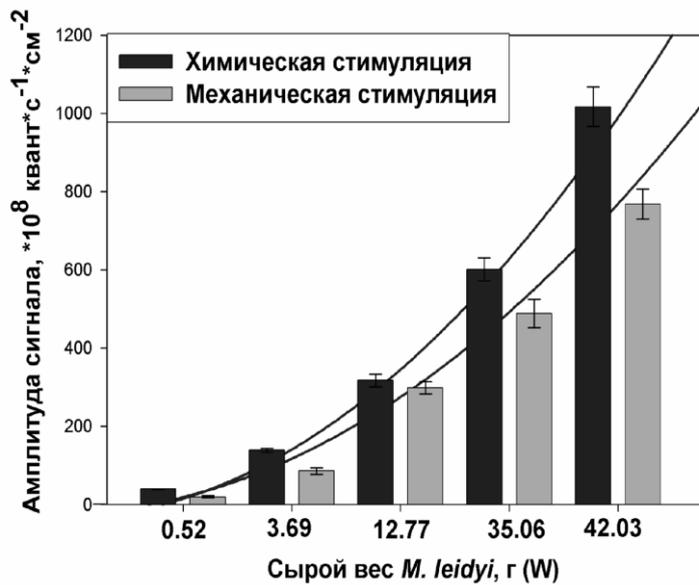


Рис. 2 Изменение амплитуды светоизлучения гребневиков *M. leidy* в зависимости от сырой массы тела особей при механической и химической стимуляции

Fig. 2 Variability of the bioluminescence amplitude of ctenophore *M. leidy* depending on wet weight of the individuals under mechanical and chemical stimulation

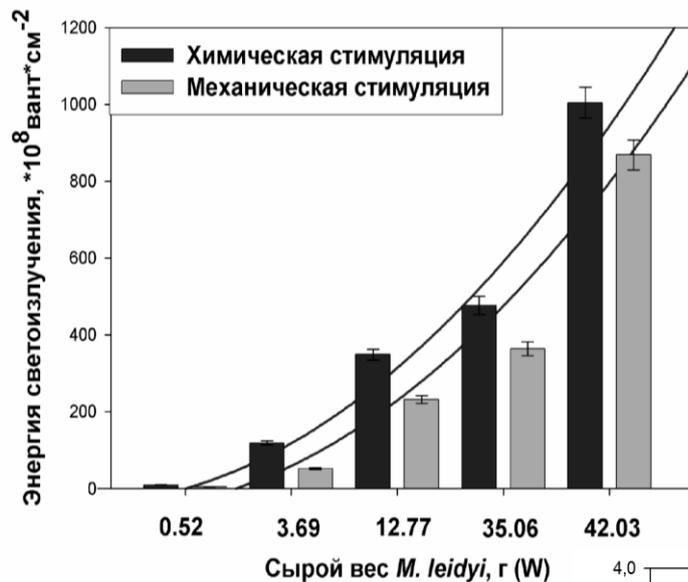
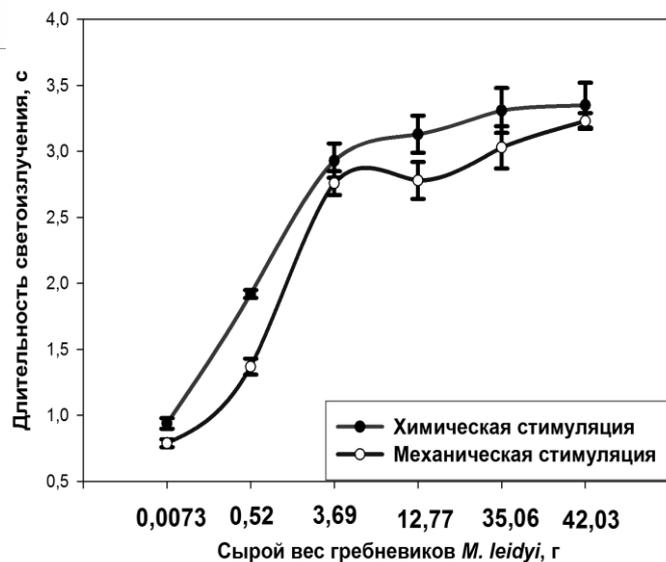


Рис. 3 Изменение энергии светоизлучения гребневиков *M. leidy* в зависимости от сырой массы тела особей при механической и химической стимуляции

Fig. 3 Variability of the bioluminescence energy of ctenophore *M. leidy* depending on wet weight of the individuals under mechanical and chemical stimulation

Рис. 4 Изменение длительности светоизлучения гребневиков *M. leidy* в зависимости от сырой массы тела особей при механической и химической стимуляции

Fig. 4 Variability of the bioluminescence duration of ctenophore *M. leidy* depending on wet weight of the individuals under mechanical and chemical stimulation



Аналогичная ситуация наблюдается с энергетическими показателями биолюминесценции (рис. 3), возрастающими с увеличением размера организма – от  $(0.89 \pm 0.035) \cdot 10^8$  до  $(1004.28 \pm 40.17) \cdot 10^8$  квант·см<sup>-2</sup> при химической стимуляции и от  $(0.29 \pm 0.01) \cdot 10^8$  до  $(868.26 \pm 39.07) \cdot 10^8$  квант·см<sup>-2</sup> – при механической.

Несомненно, как интенсивность вспышек, так и энергия светоизлучения зависят от количества фотопротейна в фотоцитах и зрелости самих фотоцитов. Его содержание увеличивается с возрастом, т.е. с увеличением линейных размеров и массы тела. Таким образом, энергия светоизлучения (E) является функцией массы организма (W), т.е.  $E = f(W)$ .

Длительности светоизлучения (рис. 4) наименьших по размерам организмов (сырой вес  $0.0073 \pm 0.00036$  г) составляла при механической стимуляции  $0.79 \pm 0.03$  с, а при химиче-

ской  $-0.94$  с, однако уже в третьей размерной группе (3.69 г) длительность сигнала гребневиков при обоих видах стимуляции возрастает в 2 – 2.5 раза. При увеличении размера особи в группах от 1 до 6 см длительность светоизлучения гребневиков постепенно возрастает ещё в 2 раза, достигая у наиболее крупных особей 3.35 с – при химической стимуляции и 3.23 с – при механической.

На рис. 5, 6 и 7 представлена вариабельность биофизических характеристик светоизлучения *M. leidyi* в зависимости от стадии репродукции организмов. Наиболее чувствительным показателем биолюминесценции оказалась амплитуда световых сигналов (рис. 5), максимальные значения которой зафиксированы у группы гребневиков с кладкой яиц, которые в 2 – 3 раза ( $p < 0.05$ ) превышали таковую свежевывловленных особей (контроль).

Рис. 5 Изменение амплитуды биолюминесцентного сигнала *M. leidyi* в период размножения  
Fig. 5 Variability of the bioluminescence amplitude of ctenophore *M. leidyi* at the reproduction period

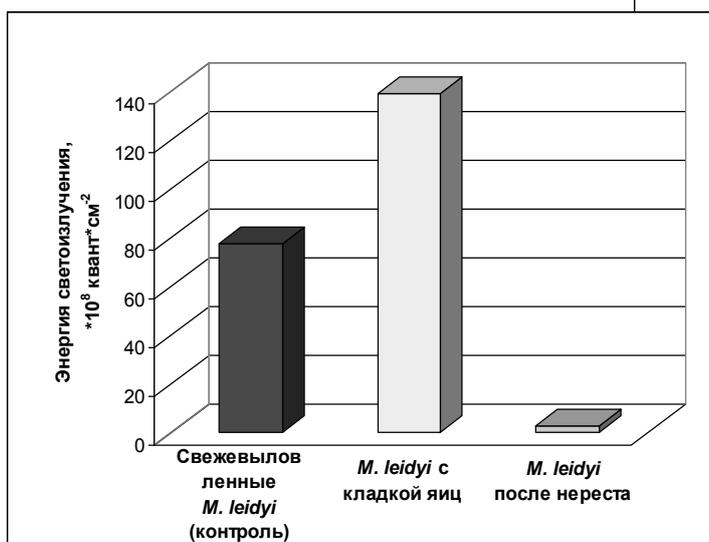
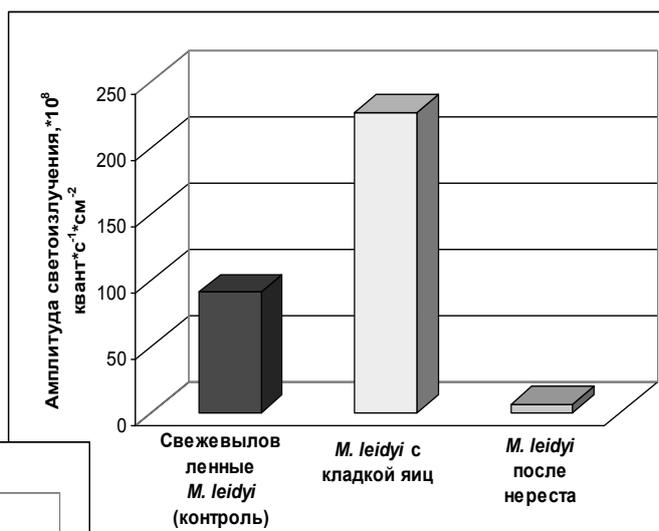


Рис. 6 Изменение энергии светоизлучения *M. leidyi* в период размножения  
Fig. 6 Variability of the bioluminescence energy of ctenophore *M. leidyi* at the reproduction period

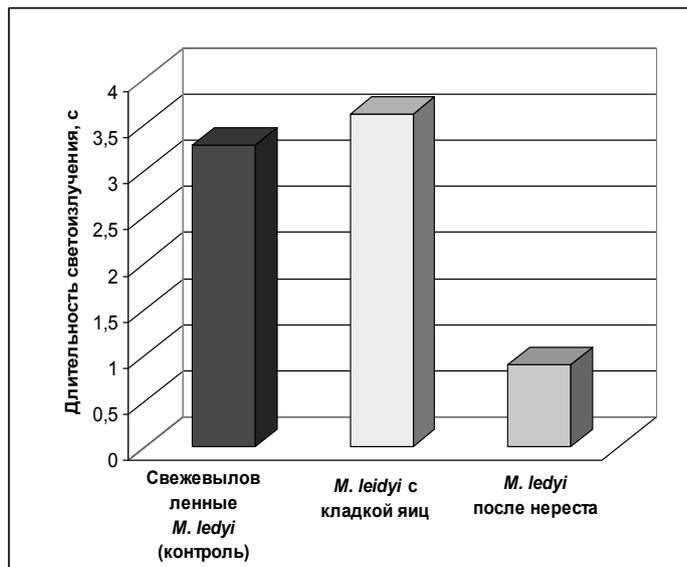


Рис. 7 Изменение длительности свечения *M. leidy* в период размножения

Fig. 7 Variability of the bioluminescence duration of ctenophore *M. leidy* at the reproduction period

При сравнении билюминесценции гребневиков после нереста и находящихся в контроле, установлено, что амплитуда свечения контрольной группы в 14 раз превышала таковую у отнерестившихся особей.

Энергия свечения нерестящихся гребневиков с кладкой (рис. 6) достигала по сравнению с другими группами организмов максимальных значений – до  $(139.46 \pm 8.36) \cdot 10^8$  квант  $\cdot$  см<sup>-2</sup>, что в 1.5 раза превышало аналогичные показатели у особей из контрольной группы и в 53 раза ( $p < 0.05$ ) – у отнерестившихся гребневиков, причём у последних энергетические показатели были самые низкие – до  $(2.62 \pm 0.13) \cdot 10^8$  квант  $\cdot$  см<sup>-2</sup>.

Длительности сигналов гребневиков с кладкой и контрольных экземпляров (рис. 7) практически не отличались, составляя от 3.28 до 3.62 с, однако в 3.5 раза превышали таковые у отнерестившихся особей, время свечения которых наименее продолжительное – до  $0.90 \pm 0.045$  с.

**Обсуждение.** Как следует из результатов проведенных экспериментов, билюминесценция присуща гребневикам *M. leidy* на всех стадиях индивидуального развития, но со значительными изменениями её параметров в процессе онтогенеза. Необходимо подчеркнуть, что наши исследования были проведены в период размножения гребневиков с июля по сен-

тябрь, максимум которого у *M. leidy* приходится на август [10]. При этом в период интенсивного роста и размножения, когда биомасса кормового зоопланктона не может обеспечить потребности на поддержание и воспроизводство популяции ктенофор, гребневикам испытывают дефицит в пище [14, 16]. Поэтому возрастание численности *M. leidy* в период размножения сопровождается снижением его средней индивидуальной массы, прежде всего, в связи с уменьшением в популяции доли крупноразмерных особей [15]. В период данных исследований в пробах зоопланктона также наблюдалось преобладание молоди, яиц и личинок гребневиков, и в меньшей степени наличие половозрелых особей.

Известно, что на жизнедеятельность и билюминесцентные характеристики ктенофор существенное влияние оказывает трофический фактор [9]. По нашим данным, свежевыловленные гребневикам с наполненными желудками в среднем через 6 ч давали яйца и зародыши. Однако в отсутствие кормления развития зародышей не происходило и они погибали, не достигнув личиночной стадии. В лабораторных условиях при наличии достаточной обеспеченности пищей гребневикам близки к условиям тех особей *in situ*, которые приурочены к местам массового скопления зоопланктона, так называемым “пятнам”, где трофические условия наиболее благоприятны [14, 16]. В преднерестовый период гребневик готовится к размножению, накапливает необходимые для этого органические вещества и содержит довольно большой энергетический потенциал, включающий собственный и яиц. Поэтому именно в данный период наблюдаются наиболее высокие амплитудно-энергетические параметры их билюминесценции.

Визуальные наблюдения за поведением гребневиков в период их нереста показали, что особи после оплодотворения становятся менее подвижными, некоторые оседают на дно. Данное поведение идентично таковому *in situ*, когда нерест гребневиков не только сказывается на их двигательной активности, но и в некоторых случаях вызывает гибель [15].

По [8], органические потери у гребневиков при вымете яиц могут составлять 6.9 % от Сорг тела. Между тем, суточные траты на обмен у гребневика с массой тела в 25 г при 26° С оцениваются в 5.6% от Сорг. тела [2]. Иными словами, потеря вещества с половыми продуктами вполне сопоставима с тратами организма на дыхание. Это указывает на доминирование генеративной стратегии метаболизма у гребневиков и объясняет сопутствующее замедление его роста в репродуктивный период [3]. Поскольку биолюминесценция тесно связана с дыхательной цепью и биохимическими процессами, происходящими в организме [11], вполне обоснованно, что значительное изменение функционального состояния и обмена веществ гребневиков при репродукции отражается в наблюдаемых низких показателях биолюминесценции у отнерестившихся особей по сравнению с контролем.

Выявленные нами различия в параметрах биолюминесценции гребневиков на разных стадиях онтогенеза могут быть также объяснены изменениями их биохимического состава в процессе индивидуального развития. По [3], состав органического вещества (ОВ) значительно отличается у яиц и личинок от такового у половозрелых особей. В частности, содержание ОВ в яйцах *M. leidyi* составляет только 0.25 мкг·мг<sup>-1</sup>, а в теле 2-суточных личинок размером 0.26 – 0.30 мм – уже 25.1 ± 8.3 мкг·мг<sup>-1</sup> сырого вещества. В связи с тем, что запасы ОВ обеспечивают раннее выживание личинок и обеспечение максимального темпа роста при минимальном обмене более яркое высвечивание личинок по сравнению с яйцами гребневиков объясняется, на наш взгляд, большим содержа-

нием органического вещества у личинок. Вместе с тем, удельное содержание ОВ в ранних личинках гребневиков в 20 – 30 раз выше соответствующих значений, полученных для взрослых особей, при существенно меньших его общих величинах.

Ещё одной причиной выявленной вариабельности характеристик свечения гребневиков в онтогенезе может быть изменение числа фотоцитов у развивающихся особей. Так, на ранних стадиях развития гребневиков, когда начинается рост мерцательных гребных пластинок, наблюдается увеличение цитологической зрелости фотоцитов. На более поздних стадиях, когда эмбрионы начинают питаться, происходит увеличение количества фотоцитов. Наконец, по мере развития организмов отмечено увеличение количества фотопротеина в тканях фотоцитов у взрослых особей [17]. Поэтому вполне объяснимо, что квантовый выход биолюминесценции ктенофор минимален на ранних стадиях развития организмов, и максимален – на поздних.

Кроме того, различия в параметрах биолюминесценции гребневиков при увеличении массы и длины тела организма могут быть обусловлены, по нашему мнению, особенностями биохимического состава ктенофор, определяемого их зависимостью от размера и спектра питания. По [1], концентрация ОВ в теле гребневиков существенно зависит от их размеров. При этом белок в теле гребневиков является доминирующим окисляемым субстратом, а его доля в ОВ ктенофор составляет 80 – 85%. Соотношение концентраций свободных аминокислот и белка максимально у мелких особей, метаболизм которых отличается повышенной активностью, и минимально у крупных организмов. В липидах преобладают фракции, характерные для клеточных мембран: фосфолипиды составляют 35.7 ± 9.6% от общих липидов. Однако у более крупных организмов наблюдается тенденция к повышению количества восков и эфиров стерина. Например, их содержание составляло 4.0 ± 3.6; 5.5 ± 3.2 и 7.1 ±

4.0 % у гребневиков с размерами 10 – 20, 21 – 30 и 31 – 50 мм, соответственно [1]. В углеводах доминировал гликоген, содержание которого несколько возрастало с увеличением размеров гребневиков и составляло  $25 \pm 4$ ,  $28 \pm 5$  и  $36 \pm 12$  мкг·г<sup>-1</sup> при длине тела до 10, 11 – 20 и 31 – 50 мм, соответственно [1]. Наконец, с возрастом организмов увеличивается гидратация и снижается подвижность особей. Таким образом, на изменение параметров биолюминесценции гребневиков оказывает влияние как белково-липидный, так и углеводный обмен.

Однако, как уже отмечено, с развитием организмов увеличивается количество фотопротеина в фотоцитах гребневиков и концентрация субстрата биолюминесцентной реакции – люциферина, что сказывается на усилении биолюминесцентной активности у взрослых ктенофор [17]. Учитывая ферментативную природу биолюминесцентной реакции, вполне допустимо, что изменение скорости ферментативных процессов сказывается на длительности биолюминесцентных сигналов. Действительно, максимальная скорость биолюминесценции наблюдается у мелких особей, ферментативная активность которых выше и, соответственно, длительность сигналов более короткая. У взрослых особей наблюдается снижение метаболизма и связанное с ним уменьшение ферментативной активности люциферазы, что сказывается на более продолжительном светоизлучении.

Таким образом, развитие организмов по пути усиливающейся гидратации тела и снижения активного обмена у более крупных особей, уменьшение их подвижности и маневренности компенсируется важнейшей экологической характеристикой: меньшей доступностью для хищников за счёт более развитых органов свечения и соответственно максимального выхода энергии биолюминесценции. Можно предположить, что защитная функция биолюминесценции является важнейшей составляющей в экологии ктенофор.

**Выводы. 1.** Характеристики биолюминесценции гребневиков *Mnemiopsis leidy* изменяются в процессе онтогенеза и возрастают с увеличением массы тела организма. **2.** Наиболее высокая энергия светоизлучения зарегистрирована у гребневиков с кладкой яиц. **3.** Амплитуда свечения личиночных особей в 3.5 раза, а энергия в 2 – 3 раза выше, чем аналогичные характеристики биолюминесценции у яиц гребневиков. **4.** Защитная функция биолюминесценции является важнейшей составляющей в экологии ктенофор.

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность за помощь при работе с лабораторным оборудованием и составлением программы калибровки М.И. Силакову, за ценные советы и замечания при подготовке рукописи к.б.н. З.А. Романовой, Г.И. Аболмасовой и Б.Е. Аннинскому. Особую благодарность авторы выражают за сбор экспериментального материала к.б.н. С. А. Хворову и Д. Я. Алтухову, а также Ю. Б. Белогуровой.

1. Аннинский Б. Е. Химический состав разновозрастных особей трёх видов студёнистого макропланктона Чёрного моря // Биология моря. – 1994. – 20, № 5. – С. 390 – 395.
2. Аннинский Б. Е., Аболмасова Г. И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневика *Mnemiopsis leidy* в Чёрном море // Океанология. – 2000. – 40, № 5. – С. 63 – 69.
3. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А. Содержание органического вещества в теле гребневиков *Mnemiopsis leidy* (Stenophora: Lobata) и *Beroe ovata* (Stenophora: Beroidea) на ранних стадиях онтогенеза // Биология моря. – 2007. – 33, № 6. – С. 457 – 464.
4. Бородин Д. В. Стимуляция биолюминесценции морских динофлагеллят: Анализ методов // Экология моря. – Киев, 2002. – 60. – С. 88 – 93.
5. Гительзон И. И., Левин Л. А., Утюшев Р. Н. и др. Биолюминесценция в океане. – С.-Петербург: Гидрометеоздат, 1992. – 283 с.
6. Губанова А. Д. Многолетние изменения в сообществе зоопланктона Севастопольской бухты / Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма НАН Украины. – ИнБЮМ, Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 83 – 94.
7. Заика В. Е., Ревков Н. К. Анатомия гонад и режим размножения гребневика *Mnemiopsis Sp.* в Чёрном море // Зоол. журн. – 1994. – 73, № 3. – С. 5 – 9.

8. Заика В. Е., Сергеева Н. Г. Морфология и развитие гребневика-вселенца *Mnemiopsis mccradyi* (Ctenophora, Lobata) в условиях Чёрного моря // Зоол. журн. – 1990. – **69**, № 2. – С. 5 – 11.
9. Машукова О. В., Ханайченко А. Н., Токарев Ю. Н., Бурмистрова Н. В. Влияние питания на биолюминесцентные характеристики гребневика *Mnemiopsis leidy* (Ctenophora: Lobata) // Экология моря. – Киев, 2008. – **75**. – С. 42 – 47.
10. Романова З. А., Аболмасова Г. И., Финенко Г. А. Стратегия размножения *Mnemiopsis leidy* в прибрежных водах Чёрного моря // Морська гідробіологія. – 1991. – **31**, № 2. – С. 197 – 198.
11. Токарев Ю. Н. Основы биофизической экологии гидробионтов. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 342 с.
12. Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Василенко В. И., Евстигнеев П. В. и др. // Видовое разнообразие планктонных биолюминесцентных в Черном море и характеристики формируемого ими поля биолюминесценции в неритической зоне Крыма. / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская. Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 121 – 151.
13. Токарев Ю.Н., Финенко З.З., Шадрин Н.В. (ред.). Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – 454 с.
14. Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А. Питание, потребление кислорода и рост гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в зависимости от концентрации пищи // Биология моря. – 1995. – **21**, № 5. – С. 315 – 320.
15. Хорошилов В. С. Сезонная динамика черноморской популяции гребневика *Mnemiopsis leidy* // Океанология. – 1993. – **33**, № 5. – С. 558 – 562.
16. Цихон-Луканина Е. А., Резниченко О. Г., Лукашева Т. А. Количественные закономерности питания черноморского гребневика *Mnemiopsis leidy* // Океанология. – 1991. – **31**, № 2. – С. 272 – 276.
17. Shimomura Osamu. Bioluminescence: Chemical principles and methods // World Scientific, 2006 – 470 p.

Поступила 03 марта 2010 г.  
После доработки 25 июля 2010 г.

**Зміна характеристик біоломінесценції чорноморського реброплава – вселенця *Mnemiopsis leidy* в онтогенезі.** О. В. Машукова, Ю. М. Токарев, А. М. Ханайченко, В. І. Василенко. Досліджені зміни біофізичних характеристик світловипромінювання в онтогенезі у реброплава *Mnemiopsis leidy* А. Agassiz – недавнього вселенця в Чорне море. Встановлено, що амплітуда світловипромінювання личинкових особин в 3.5 рази, а енергія світловипромінювання в 2 - 3 рази перевищує, ніж аналогічні характеристики біоломінесценції в яєць реброплавів. Показано, що в свіжозловлених реброплавів (у контролі) амплітуда і енергія світловипромінювання на декілька порядків вище за аналогічні показники в реброплавів, що віднерестилися. Максимальні значення біоломінесценції спостерігали у реброплавів з кладкою яєць. Зареєстровано істотне зростання характеристик світловипромінювання реброплавів із збільшенням маси тіла організму. Зроблено припущення, що розходження у параметрах біоломінесценції реброплавів в онтогенезі можуть бути обумовлені онтогенетичними особливостями їхнього біохімічного складу і кількістю залучених у біоломінесцентну реакцію фоточітів.

**Ключові слова:** *Mnemiopsis leidy*, амплітуда і длительність світловипромінювання, життєві цикли, Чорне море

**Change of the bioluminescent characteristics of the Black Sea ctenophore-alien *Mnemiopsis leidy* in ontogenesis.** O.V. Mashukova, Yu. N. Tokarev, A. N. Chanaichenko, V. I. Vasilenko. The changes of the biophysical characteristics of light-emission in ontogenesis of ctenophore *Mnemiopsis leidy* Agassiz - recent introducer to the Black sea has been researched. It is established, that amplitude of larva individuals was 3.5 times more, and energy of light-emission 2 - 3 times more, than similar parameters of the bioluminescence in eggs of ctenophores. Amplitude and energy of light-emission of quite recently caught ctenophore (in control) were some orders more than similar parameters in ctenophores after spawning.

The maximum bioluminescence amplitude values were observed in the group of ctenophores with eggs-laying. It was registered a significant increase of light-emission characteristics of ctenophores with increasing body. Substantiated conclusion, that distinctions in the bioluminescence parameters of ctenophores in ontogenesis can be caused by ontogenetic features of their biochemical structure and quantity involved in bioluminescent reaction photocytes.

**Key words:** *Mnemiopsis leidy*, amplitude and duration of characteristics, life cycles, Black Sea