

Научная статья
УДК 591.148:574.583(262.5)
doi: 10.17223/19988591/66/12

Биолюминесценция гребневика *Pleurobrachia pileus* (O.F. Müller 1776)

Александр Валерьевич Мельник¹, Михаил Иванович Силаков²,
Ольга Владимировна Машукова³, Лидия Александровна Мельник⁴

^{1, 2, 3, 4} Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН
(ФИЦ ИнБЮМ), Севастополь, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-4371-384X>, melnikalexsand@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0001-6325-7776>, ilmihvokalis@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-3061-9122>, olgamashukova@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-7326-1581>, melniklidi@gmail.com

Аннотация. На протяжении всей истории изучения биолюминесценции вод Чёрного моря исследования были ограничены фотической зоной. С усовершенствованием научного оборудования появилась возможность исследовать биолюминесценцию нижней части кислородной зоны, как результат были обнаружены дневные пики биолюминесценции, расположенные над редоксклином. В конце прошлого века стало известно, что у редоксклина наблюдаются плотные слои копепод и гребневиков. Поэтому возникло предположение, что глубинные пики биолюминесценции у нижней границы кислородной зоны связаны со свечением зоопланктонных организмов, среди которых наиболее вероятным претендентом на эту роль могли быть гребневики *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller 1776). Проблема заключалась в том, что эти животные считались не светящимися. Поэтому потребовались дополнительные исследования, которые показали, что этот вид также светится. В данной работе представлены результаты лабораторных экспериментов и исследований *in situ*, которые показали, что плевробрахия обладает биолюминесцентными свойствами. Биолюминесценцию *P. pileus* исследовали на борту НИС «Профессор Водяницкий». Перед началом отбора живых проб выполнялось зондирование зондом «Сальпа МА+» для регистрации дневного максимума свечения у редоксклина. Пробы гребневиков отбирали сетью Богорова–Расса. Показано, что только при температуре, не превышающей 14°C, плевробрахии оставались живыми в течение 2–3 дней. Приведенные сведения свидетельствуют, что температура выше 14°C близка к предельно допустимой для *P. pileus*, поэтому именно при данной температуре (14°C) проводились эксперименты химической и механической стимуляции по высвечиванию гребневиков, которые выявили свечение, однако характер сигналов значимо отличался. Общая доля светящихся организмов от всего лова составила 32,43%, что однозначно доказывает, что плевробрахия светится и вносит значительный вклад в интенсивность свечения на больших глубинах у редоксклина.

Ключевые слова: *Pleurobrachia pileus*, биолюминесценция, Черное море, редоксклин, гребневик

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ № 124030400057-4 (FNNZ-2024-0031) «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменения климата».

Благодарность: авторы выражают благодарность в.н.с., к.б.н. отдела функционирования морских экосистем ИнБЮМ В.В. Мельникову за помощь в предоставлении материалов из 33-го рейса НИС «Мария С. Мериан».

Для цитирования: Мельник А.В., Силаков М.И., Машукова О.В., Мельник Л.А. Билюминесценция гребневика *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller 1776) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 234–251. doi: 10.17223/19988591/66/12

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/12

Bioluminescence of ctenophore *Pleurobrachia pileus* (O.F. Müller 1776)

Alexander V. Melnik¹, Mihail I. Silakov²,
Olga V. Mashukova³, Lidia A. Melnik⁴

^{1, 2, 3, 4} A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS,
Sevastopol, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-4371-384X>, melnikalexsand@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0001-6325-7776>, ilmihvokalis@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-3061-9122>, olgamashukova@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-7326-1581>, melniklidi@gmail.com

Summary. Since the 1980s, in the Black Sea, there has been carried out intensive research of the ctenophores. The features of their distribution over the sea areas, in connection with depth, temperature and salinity, those of nutrition, respiration and reproduction, and luminescence under experimental conditions are being investigated. Until recently, it was believed that the autochthonous inhabitant of the Black Sea, *Pleurobrachia pileus*, (O.F. Muller 1776) is not a luminous species, therefore, in addition to studying the distribution and vital activity of this species, its bioluminescence has not been studied. In addition, throughout the history of studying the bioluminescence of the waters of the Black Sea, bathyphotometers were rarely lowered deeper than the photic zone in in situ studies. As a result, the bioluminescence of the lower part of the oxygen zone of the Black Sea has not been largely studied. However, at the end of the last century redoxclina became known to have dense layers of copepods and crests. Therefore, it was suggested that the deep peaks of bioluminescence at the lower boundary of the oxygen zone are associated with the glow of zooplankton organisms, among which the most likely contender for this role could be pleurobrachia crests.

P. pileus (Ctenophora: Cydippida) is found in the North Atlantic Ocean and along the northwestern coasts of Europe. The range of the combtail includes the Baltic Sea, Skagerrak, Kattegat and the North Sea. It is a pelagic species that lives in open waters, but sometimes it is found in rock pools or on the coast. *P. pileus* is also found off the eastern Atlantic coasts of North America and in the Black Sea (See Photo 1). This yellow-bodied organism is distributed all along the coast of Europe in early summer. *P. pileus* has a spherical body up to 15 mm long. On the surface of the body there are eight rows of rowing plates or cten, starting near the aboral pole and extending more than three-quarters of the distance to the mouth. The combtail is seasonally one of the dominant predators and can regulate the number of zooplankton.

The problem was that these animals were considered non-luminous. Therefore, additional studies were required, which showed that these species also glow. These works can be divided into two areas: in situ bioluminescence studies and laboratory measurements of the luminescence intensity of individual organisms.

This paper presents the results of laboratory experiments and in situ studies of the *Pleurobrachia pileus* comb. (O.F. Muller 1776), which showed that this species has bioluminescent properties. The bioluminescence of *P. pileus* was studied during the 116th voyage of the RV Professor Vodyanitsky (See Fig. 1), onboard the vessel. Before the start of sampling, live samples were probed with the Salpa MA+ probe (See Fig. 4) to register the daily maximum glow in redoxcline, which was recorded in this zone, as a rule, in the depth range of 60–70 m, where dense clusters of *P. pileus* crests formed at that time. Samples of ctenophores were taken with a Bogorov–Russ net. It was shown that only at a temperature not exceeding 14°C, the pleurobrachia remained alive for 2–3 days. These data indicate that the temperature above 14°C is close to the maximum permissible for *P. pileus*, therefore, it was at this temperature (14°C) that chemical and mechanical stimulation experiments were carried out to highlight the crests, which revealed a glow, but the nature of the signals was significantly different (See Fig. 5). The photosensitivity of *P. pileus* has not yet been studied enough at this stage of research, and since bioluminescence is inhibited in sunlight in many crests and this photoinhibition is reversible when living samples are kept in the dark, experiments to study the bioluminescence of *P. pileus* were carried out in complete darkness during the daytime. In total, 37 experiments on highlighting pleurobrachial crests were carried out onboard during the 116th voyage of the RV Professor Vodyanitsky. Typical bioluminescent signals of crests do not differ and represent one or two intense peaks with a steep rise front and the same attenuation front, while sharper flashes of greater amplitude, rapidly reaching a maximum and also rapidly decreasing, are observed during chemical stimulation.

The total percentage of luminous organisms from the entire catch was 32.43% (See Table), which unequivocally proves that pleurobrachia glows and makes a significant contribution to the intensity of the glow at great depths in redoxcline. It has been established that bioluminescence in redoxcline has a diurnal rhythm associated with the migrations of crests: during the day it increases when they smoothly migrate to the lower boundary of the oxygen zone, and at night this glow disappears. The dynamics of ctenophore bioluminescence in redoxcline is in the opposite phase to that in the surface layers, where it is associated with phytoplankton bioluminescence. The discovery of this new phenomenon makes it possible to use bioluminescent methods to quickly assess the depth of daytime zooplankton layers for subsequent trapping by plankton nets. This significantly expands the possibilities of studying the structure and functioning of the pelagic ecosystem of the Black Sea and other marine basins with redoxcline.

The article contains 5 Figures, 1 Photo, 1 Table, 26 References.

Keywords: *Pleurobrachia pileus*, bioluminescence, Black Sea, redoxcline, ctenophore

Fundings: This work received financial support from the Russian Academy of Science (project no. 124030400057-4 (FNNZ-2024-0031)).

Acknowledgments: The authors expressed their sincere gratitude to the Ph.D. in Biology Melnikov V. V. for assistance in providing materials from the 33 voyage of the VR "Maria S. Merian".

For citation: Melnik AV, Silakov MI, Mashukova OV, Melnik LA. Bioluminescence of ctenophore *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller 1776). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:234–251. doi: 10.17223/19988591/66/12

Введение

За последние 30 лет фауна гребневиков Черного моря существенно обогатилась: в 1980–1990-е гг. к единственному виду-аборигену плевробрахии

(*Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller 1776)) добавились два вида из родов мнемипсис (*Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz 1865)) и берое (*Beroe ovata* (Mayer 1912)) [1]. Гребневики-вселенцы не только пополнили список макропланктона Черного моря, но и значительно повлияли на структуру и динамику его экосистемы, что привлекло к ним большое внимание. Изучение желетелого макропланктона представляет интерес и с другой точки зрения, поскольку потепление климата и одновременное усиление антропогенной эвтрофикации привели в ряде случаев к существенному росту популяций не только гребневиков, но и медуз [2, 3]. Это повлияло на состояние морских сообществ и отразилось на деятельности человека: забивались рыболовные сети и водоводы, создавались помехи морскому купанию, а в Черном море одновременно с первой вспышкой массового развития мнемипсиса резко упал промысел хамсы.

С 1980-х гг. в Черном море проводится интенсивное исследование гребневиков-вселенцев: выясняются особенности их распределения по районам моря, в связи с глубиной, температурой и соленостью; изучаются особенности питания, дыхания и размножения, а также особенности свечения в экспериментальных условиях [4–7]. До недавнего времени считалось, что автохтонный житель Черного моря – гребневик *P. pileus* не является светящимся видом [8], поэтому кроме изучения особенностей распространения и жизнедеятельности данного вида, его биоломинесценция не исследовалась.

Кроме того, на протяжении всей истории изучения биоломинесценции вод Чёрного моря в исследованиях *in situ* батифотометры редко опускали глубже фотической зоны. В результате этого биоломинесценция нижней части кислородной зоны Чёрного моря практически не исследовалась. Однако в конце прошлого века стало известно, что у редоксклина наблюдаются плотные слои копепоид и гребневиков [9]. Поэтому возникло предположение, что глубинные пики биоломинесценции у нижней границы кислородной зоны связаны со свечением зоопланктонных организмов, среди которых наиболее вероятным претендентом на эту роль могли быть гребневики плевробрахии. Проблема заключалась в том, что эти животные считались не светящимися [8]. Поэтому потребовались дополнительные исследования, которые показали, что этот вид также светится. Эти работы можно разбить на два направления: исследования биоломинесценции *in situ* и лабораторные измерения интенсивности свечения отдельных организмов. Определение характеристик биоломинесценции гребневика проводили в дневное время при полной темноте. Известно, что интенсивность биоломинесценции организмов неодинакова в течение суток, при этом у ктенофора её изменение может достигать двух порядков.

В связи с вышеизложенным целью работы являлось выявить свечение гребневика *P. pileus*, оценив параметры его биоломинесценции.

Материалы и методы

Биоломинесценцию *P. pileus* исследовали в 116-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» на борту судна. Исследования выполняли в центре западной халистазы Черного моря 07.05.2021 в 11⁰⁰–13⁰⁰ (рис. 1).



Рис. 1. Карта расположения станции № 246 отбора проб гребневиков *P. pileus* в мае 2021 г. (рейс 116 «НИС Профессор Водяницкий»)

[Fig. 1. Location map of *P. pileus* comb sampling station No. 246 in May 2021 (Cruise 116 of VR "Professor Vodyanitsky")]

Перед началом отбора живых проб выполнялось зондирование зондом «Сальпа МА+» для регистрации дневного максимума свечения у редокс-клина, который в этой зоне регистрировался, как правило, в диапазоне глубин 60–70 м, где в это время формировались плотные скопления гребневиков *P. pileus*. Пробы гребневиков отбирали сетью БР (Богорова–Расса) с ячейей 100 мкм в слое 60–70 м. После замыкания сеть поднимали к поверхности со скоростью 0,4–0,5 м·с⁻¹. После этого организмы помещались в сосуды объемом 3–5 л с профильтрованной (диаметр пор мембранных фильтров 35 мкм) морской водой. Для экспериментов отбирали группу одноразмерных особей (10–12 мм) без содержимого в гастровакулярной полости. Далее организмы перемещались в отдельные кюветы для стимуляции свечения.

Для изучения биофизических характеристик светоизлучения гребневиков использовали приборный комплекс «Свет» «ФИЦ ИнБЮМ» (Россия), который включает высоковольтный блок питания (ВС-22); люминескоп, состоящий из приемника светового излучения (ФЭУ-71) и темновой камеры для объекта, а также регистрирующее устройство – цифровой интерфейс. Согласно ранее выработанной методике лабораторных исследований биолюминесценции ктенофор [10], в темновую камеру люминескопа устанавливалась кювета объемом 50 см³ из прозрачного оргстекла, в которую отсаживали подопытные и контрольные организмы. Светочувствительность *P. pileus* на данном этапе исследований ещё недостаточно изучена, а так как у многих гребневиков биолюминесценция ингибируется при солнечном свете и это фотоингибирование обратимо при содержании живых образцов в темноте [11], то эксперименты по исследованию биолюминесценции *P. pileus* проводили в полной темноте в дневное время. Конструктивные особенности темновой камеры установки «Свет» и используемых в них кювет позволили применять химический и механический способ раздражения (стиму-

ляции) биоломинесцентной системы планктонтов, а также изучать спектральное распределение их светоизлучения в оптическом диапазоне длин волн. Для создания естественной для гребневиков реакции на гидродинамические возмущения использовали механическую стимуляцию, которая реализовалась за счет ускорения потоков воды вокруг тела животного с помощью электронасоса. Для регистрации максимальных вспышек использовали химическую стимуляцию спиртом (для чего в кювету вводили около 10% 96% этанола [12]. Всего выполнено 32 эксперимента.

Исследования *in situ* проводились в рейсе 33 НИС «Мария С. Мериан», а также в 100, 102, 105, 108, 113 и 116 рейсах НИС «Профессор Водяницкий». Использовались видеокамеры с одновременным отбором проб воды в режиме реального времени из зоны наблюдений, горизонтальные буксировки многоцветных сетей и вертикальные обловы планктонными сетями.

Для регистрации биоломинесцентного сигнала использовался мультипараметрический гидробиофизический комплекс «Сальпа-МА+». Данный комплекс предназначен для исследования интенсивности биоломинесцентного излучения организмов в слое Мирового океана 0–250 м в режиме многократного вертикального зондирования со скоростью до 1,2 м/с. Одновременно с исследованием биоломинесценции проводилось измерение фотосинтетически активной радиации, мутности, температуры, электропроводности и гидростатического давления в автономном режиме с питанием от внутреннего источника. Измерение биоломинесценции организмов определялось выбранным методом возбуждения, спектральной чувствительностью фотоприемного устройства. Перевод организмов в активное состояние, при котором они испускают световую энергию, производился методом механического раздражения (стимуляции). Измерение малой интенсивности энергии световых импульсов биоломинесценции проводилось *in situ* при внешней освещенности, превышающей интенсивность биоломинесценции в 10^7 раз. Измеряемый биоломинесцентный потенциал определялся интенсивностью свечения организмов [13].

Результаты исследования и обсуждение

Краткая характеристика *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller 1776). *P. pileus* (Stenophora: Cydippida) встречается в северной части Атлантического океана и вдоль северо-западных побережий Европы. Ареал гребневика включает Балтийское море, Скагеррак, Каттегат и Северное море. Это пелагический вид, обитающий в открытых водах, но иногда он встречается в скальных бассейнах или на побережье [14]. *P. pileus* также встречается у восточных атлантических побережий Северной Америки и в Черном море. Этот желетелый организм распространен по всему побережью Европы в начале лета [15].

P. pileus имеет сферическое тело длиной до 15 мм. На поверхности тела расположено восемь рядов гребных пластинок, или ктен, начинающихся вблизи аборального полюса и простирающихся более чем на три четверти расстояния ко рту (фото 1). Гистологическое строение ктен показывает, что

они представляют собой сросшиеся реснички, которые расположены на коротких поперечных пластинах, являющихся биолюминесцентными [16, 17]. Именно синхронное биение ресничек позволяет животному плавать и придает ему радужный вид.

Ктены гребневика молочно-непрозрачные; эктомезодерма стекловидно-прозрачная; щупальца, оболочка и глотка молочного или у некоторых экземпляров тускло-оранжевого цвета [14, 17]. Пара длинных щупалец происходит от коротких лукович щупалец, которые расположены близко к глотке. Основание щупальца широко отделено от глоточного сосуда; сократительное щупальце может быть в пятнадцать-двадцать раз больше длины тела. Вдоль одной стороны щупалец имеется ряд подобных боковых нитей [18].



Фото. 1. Фото гребневика *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller 1776). Фото Силаков М.И.
[Photo 1. Photo of *Pleurobrachia pileus* comb (O.F. Muller 1776). Photo Silakov M.I.]

Ряды гребных пластинок используются для медленного продвижения желетелых вперед, когда они вылавливают добычу. Многочисленные липкие боковые ответвления на щупальцах заманивают добычу зоопланктона в ловушку, когда она полностью вытянута. Захваченную добычу подносят ко рту с другой стороны тела вращательным движением, которое легко наблюдать в неволе [19]. *P. pileus* является хищником и питается такой активно плавающей добычей, как веслоногие моллюски, личинки рыб, различные виды яиц и мелких ракообразных, амфиподы, личинки крабов, личинки ракообразных и каланоидные копеподы. Гребневик сезонно является одним из доминирующих хищников и может регулировать численность зоопланктона [20].

В Северном море на большей части своего ареала плевробрахия сосуществует с другим видом – гребневи́ком *Bolinopsis infundibulum* (O.F. Müller 1776). Установлено, что эти два вида не конкурируют за пищу, поскольку их пищевые привычки различаются. Так, *P. pileus* остается неподвижным, когда ловит более крупную добычу своими длинными щупальцами, в то время как *B. infundibulum* втягивает поток воды и отфильтровывает более

мелкий и слабо плавающий крошечный зоопланктон [20]. В Черном море плевробрахия сосуществует с двумя видами-вселенцами: мнемииопсисом и берое, и между ними также нет конкуренции за пищу в связи с сезонным различием в размножении трех видов гребневиков. Мнемииопсис и берое более теплолюбивые, и пик их размножения приходится на июль–август и август–сентябрь соответственно [4]. Плевробрахия достигает высокой численности в позднеосенний и зимний периоды [21].

P. pileus совершает большие ежедневные вертикальные миграции, как и его основная добыча – копеподы. Гребневики проводят ночь в верхних слоях воды, обычно чуть ниже термоклина, спускаясь на глубину от 80 до 150 м ранним утром и снова поднимаясь ближе к вечеру [3, 15, 22]. Эти миграции не происходят зимой, и в этот период *P. pileus* остается близко ко дну, часто с прекращением движения гребней ресничек. Данное изменение в поведении гребневика может быть связано с нехваткой добычи в толще воды в это время года.

Нервная система *P. pileus* представлена поверхностным сплетением нервных клеток, которые под рядами гребных пластинок образуют более плотные тяжи, идущие к аборальному органу, служащему для регуляции движения и равновесия [23]. Как и остальные представители Cystodipida, плевробрахия – самооплодотворяющийся гермафродит с гонадами из двух пучков. Плевробрахия невероятно плодовита – взрослая особь может выпустить до 1 000 яиц в день, и размножение может происходить при любых размерах [19]. В результате в прибрежных районах в течение нескольких недель может произойти массовое увеличение численности вида. У недавно вылупившихся особей четыре пары параллельных рядов гребней образуют скопления расположенных в радиальном направлении длинных гребней; тело имеет грушевидную форму, а щупальца развиваются на поверхности. Во время развития ряды гребных пластинок удлиняются и разделяются, основание щупальца инвагинирует, а боковые нити развиваются, тело становится более сферическим.

Биоломинесценция Pleurobrachia pileus. По результатам 33-го рейса выявлено, что скопления плевробрахий действительно светятся. Установлено, что биоломинесценция у редоксклина обладает суточной ритмикой, связанной с миграциями гребневиков: днем она усиливается, когда они плавно мигрируют к нижней границе кислородной зоны, а ночью это свечение пропадает. Динамика биоломинесценции ктенофор у редоксклина находится в противофазе к таковой в поверхностных слоях, где она связана с биоломинесценцией фитопланктона [22].

Таким образом, результаты, полученные нами *in situ*, находятся в явном противоречии с работой Хеддока и Кейса (1995) «Не все ктенофоры биоломинесцентны. Плевробрахия» [8]. Эти авторы выполнили обширные исследования в четырех регионах Мирового океана с использованием водолазов, которые собирали каждый организм по отдельности, помещали его в отдельный сосуд и адаптировали как минимум за 30 мин до экспериментов к условиям темноты, в которой и проводили исследования биоломинесцен-

ции (рис. 2). В результате данных физико-химических анализов авторы показали, что нет даже признаков того, что плевробрахии могут светиться (хотя все виды из других семейств дали положительные результаты).

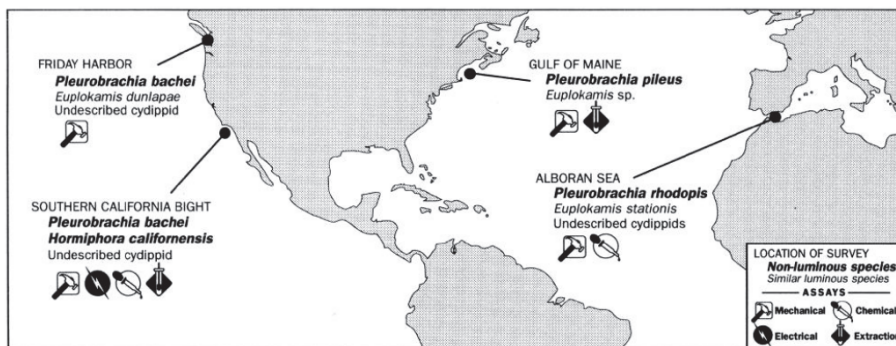


Рис. 2. Районы исследований с указанием видов и типов стимуляции по работе Хеддока и Кейса (1995)

[Fig. 2. Research areas indicating the types and types of stimulation according to the work of Heddock and Case (1995)]

Однако наш практический опыт сбора проб в Черном море говорил об обратном: плевробрахии интенсивно визуально светились в пробах в ночное время. Это свечение продолжалось всего 5–10 мин, так как организмы переставали светиться предположительно из-за иного температурного режима. Поэтому опытным путем время между отбором пробы до проведения эксперимента минимизировано до данного предела.

Вместе с тем нашей задачей являлось подобрать правильный температурный оптимум для данного вида. Поскольку в зоне вылова плевробрахии температура составляла около 14°C, при температуре в лаборатории выше 18–20°C гребневики в аквариумах чувствовали себя подавленно, что выражалось в снижении скорости биения ктен, и через несколько часов погибали, а при температуре 26°C смерть наступала почти сразу.

Показано, что только при температуре, не превышающей 14°C, плевробрахии оставались живыми в течение 2–3 дней. Приведенные сведения свидетельствуют, что температура выше 14°C близка к предельно допустимой для *P. pileus*, что согласуется с данными других исследователей [4, 24]. Поэтому именно при данной температуре (14°C) мы проводили дальнейшие эксперименты по высвечиванию гребневиков.

Первые детальные лабораторные эксперименты по исследованию биолюминесценции черноморской плевробрахии выполнены в отделе биофизической экологии ИнБЮМ О.В. Машуковой (2018). Пробы гребневиков отбирали в районе Севастополя в период с июня по март 2018 г. на глубинах до 30 м с использованием сети Джеди. Гребневиков содержали в емкостях объемом 3–5 л с профильтрованной морской водой. Всего механически стимулировано 85, химически – 57 особей.

В результате этих экспериментов установлено, что гребневики *P. pileus* имеют значительные сезонные изменения интенсивности биоломинесценции. Причем в летний период они не светились так же, как и в опытах Хеддока и Кейса (1995). Однако в ряде экспериментов в осенне-зимний и весенний периоды *P. pileus* высвечивалась как при механической, так и при химической стимуляции (рис. 3). Сезонную вариабельность свечения этого вида можно объяснить как сезонными колебаниями температуры воды в Черном море, так и особенностями его экологии: мелкие особи концентрируются в верхней части термоклина, а более крупные – у редоксклина при концентрации кислорода чуть более $1 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ [21, 22, 25]. Показано, что взрослые особи плевробрахии предпочитают обитать под термоклином вплоть до нижней границы кислородной зоны [22].

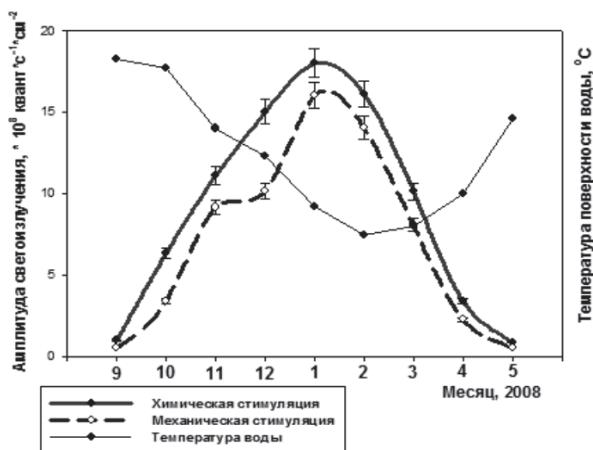


Рис. 3. Сезонная динамика амплитуды светоизлучения *P. pileus* при различных видах стимуляции (Машукова, 2018)

[Fig. 3. On the X-axis - Amplitude of light emission, $10^8 \text{ quantum s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$, Water surface temperature, $^{\circ}\text{C}$; on the Y-axis – Month. Seasonal dynamics of *P. pileus* light emission amplitude under various types of stimulation (Mashukova, 2018)]

Приведенные данные о вертикальном распределении *P. pileus* в Черном море также свидетельствуют о холодолюбивости данного вида [21, 25, 26]. Таким образом, повышение амплитуды биоломинесценции у *P. pileus* на несколько порядков при понижении температуры воды до 10°C в весенний и осенний периоды объясняется тем, что похолодание гребневики хорошо переносят. Именно поэтому численность их популяции в позднеосенний и особенно в зимний период резко увеличивается.

Цикл экспериментов О.В. Машуковой убедительно показал, что этот вид имеет сезонную изменчивость биоломинесценции (т.е. в определенные сезоны он светится, а в другие – нет) [12]. С другой стороны, все пробы в экспериментах О.В. Машуковой собраны в зоне мелководья (до 30 м), и поэтому вопрос о том, светятся ли они в холодных водах у редоксклина (на глубинах 50 м и ниже), по-прежнему оставался открытым.

Для выяснения этого обстоятельства в 116-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в мае 2021 г. в центре восточной халистазы (см. рис. 1) выполнены дополнительные эксперименты на материале, собранном в слое 50 м, где на данной глубине регистрировался устойчивый пик биолуминесценции с максимальным значением $4\,738\text{ пВт см}^{-2}\cdot\text{л}^{-1}$ (рис. 4).

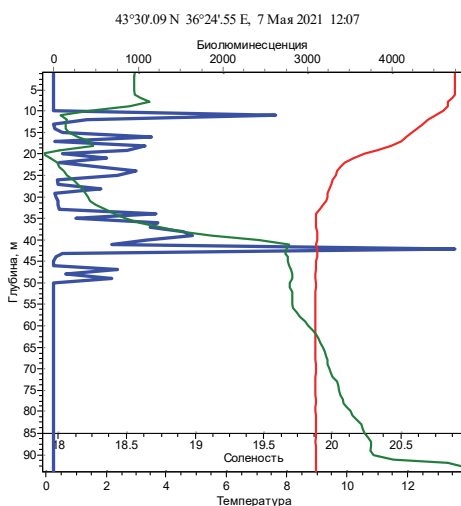


Рис. 4. Вертикальный профиль биолуминесценции (синий), температуры (зелёный) и солёности (красный) на станции № 246

[Fig. 4. On the X-axis - Depth, m; on the Y-axis - Temperature, °C, Salinity, ‰. Vertical profile of bioluminescence (blue), temperature (green) and salinity (red) at station No. 246]

При исследованиях черноморский гребневик *P. pileus* высвечивался как при химической, так и при механической стимуляции, однако характер сигналов значительно отличался (рис. 5).

Так, амплитуда свечения гребневика при химической стимуляции в 3 раза, а продолжительность в 1,5 раза выше таковой при механической стимуляции. Данное различие в биолуминесценции гребневиков можно объяснить разной чувствительностью организмов к тому или иному стимулу. Так, химическая стимуляция *P. pileus* приводит к полному высвечиванию особей, заканчивающемуся их гибелью [12]. Именно этим объясняются высокие показатели амплитуды и энергии светоизлучения при химической стимуляции. Механическая стимуляция в большинстве случаев не приводит к гибели организмов, а лишь раздражает механорецепторные клетки гребневиков, что соответствует природным гидродинамическим стимулам (волнению воды, перемешиванию водных масс и т.д.) по способу и интенсивности воздействия.

Всего в ходе проведения лабораторных исследований на борту НИС «Профессор Водяницкий» в 116-м рейсе выполнено 37 экспериментов по высвечиванию гребневиков плевробрахий. Типичные биолуминесцентные

сигналы гребневиков не отличаются и представляют собой один-два интенсивных пика с крутым фронтом нарастания и таким же фронтом затухания, при этом более резкие вспышки большей амплитуды, быстро достигающие максимума и также быстро спадающие, наблюдаются при химической стимуляции. Из 37 отобранных организмов большая часть высветилась при механической стимуляции (таблица).

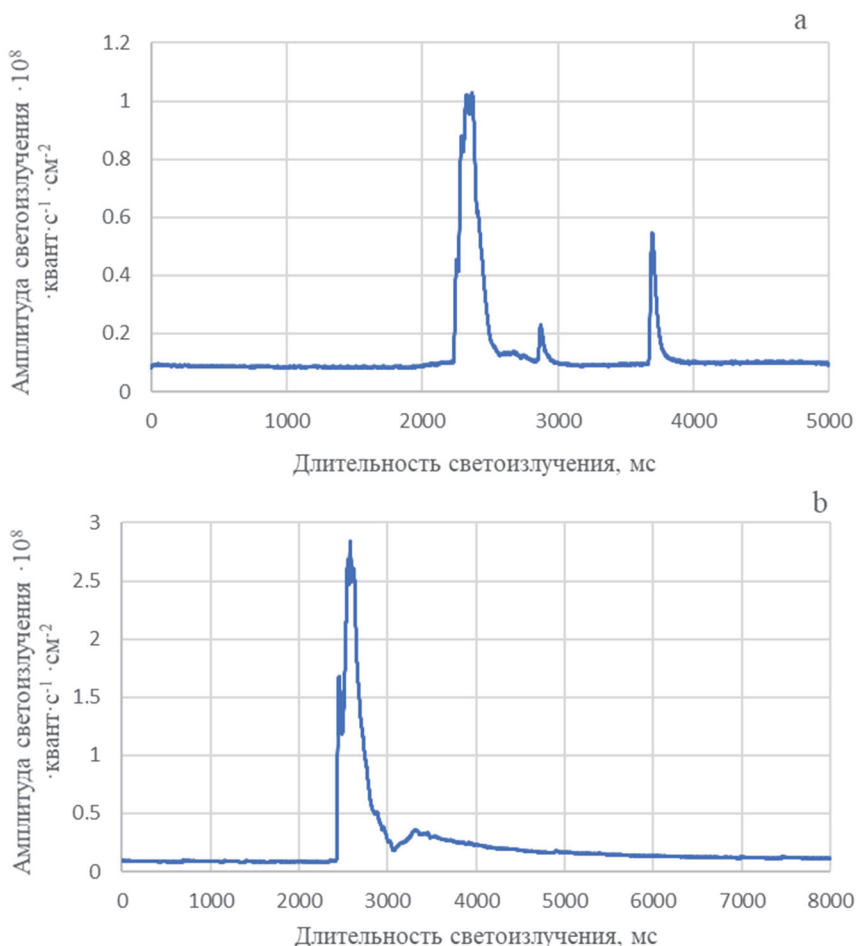


Рис. 5. Амплитуда биоломинесцентных пиков *P. pileus* (экземпляр № 34)

при разных методах стимуляции: а – механическая, б – химическая

[Fig. 5. On the X-axis - Amplitude of light emission, 10⁸ quantum s⁻¹ cm⁻²; on the Y-axis - Duration of light emission, ms. The amplitude of the bioluminescent peaks of *P. pileus* (specimen No. 34) with different stimulation methods: a - mechanical, b - chemical]

Таким образом, нами показано, что гребневики действительно создают светящиеся слои у редоксклина. Несмотря на огромный перепад давления и влияние планктонной сети, около трети животных оказались способными светиться.

Результаты экспериментальных исследований светимости гребневиков *P. pileus* по материалам сборов 116-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» в мае 2021 г.
[The results of experimental studies of the luminosity of pileus combs based on the materials of the collections of the 116 flight of the RV "Professor Vodyanitsky" in May 2021]

Номер эксперимента [Experiment number]	Вид организма [Type of organism]	Размер тела, мм [Body size, mm]	Механическая стимуляция [Mechanical stimulation]	Химическая стимуляция [Chemical stimulation]
1	<i>P. pileus</i>	12	—	—
2	<i>P. pileus</i>	10	—	—
3	<i>P. pileus</i>	16	—	—
4	<i>P. pileus</i>	20	—	—
5	<i>P. pileus</i>	10	+	—
6	<i>P. pileus</i>	16	+	+
7	<i>P. pileus</i>	16	—	—
8	<i>P. pileus</i>	8	—	—
9	<i>P. pileus</i>	11	+	+
10	<i>P. pileus</i>	13	—	—
11	<i>P. pileus</i>	9	—	—
12	<i>P. pileus</i>	17	—	—
13	<i>P. pileus</i>	7	—	—
14	<i>P. pileus</i>	9	—	—
15	<i>P. pileus</i>	8	+	—
16	<i>P. pileus</i>	7	—	—
17	<i>P. pileus</i>	17	—	—
18	<i>P. pileus</i>	8	+	+
19	<i>P. pileus</i>	7	—	—
20	<i>P. pileus</i>	10	—	—
21	<i>P. pileus</i>	7	—	—
22	<i>P. pileus</i>	9	+	—
23	<i>P. pileus</i>	13	—	—
24	<i>P. pileus</i>	8	—	—
25	<i>P. pileus</i>	7	—	—
26	<i>P. pileus</i>	6	—	—
27	<i>P. pileus</i>	11	+	+
28	<i>P. pileus</i>	8	+	+
29	<i>P. pileus</i>	8	—	—
30	<i>P. pileus</i>	8	—	—
31	<i>P. pileus</i>	8	+	—
32	<i>P. pileus</i>	18	—	+
33	<i>P. pileus</i>	7	—	—
34	<i>P. pileus</i>	12	+	+
35	<i>P. pileus</i>	8	—	—
36	<i>P. pileus</i>	6	+	—
37	<i>P. pileus</i>	8	+	+

Примечание. «—» – отсутствие биолуминесцентного сигнала, «+» – биолуминесцентный сигнал зафиксирован.

[Note. "-" - there is no bioluminescent signal, "+" - a bioluminescent signal has been received].

Заключение

На данный момент ещё нет конкретного вывода о природе биоломинесценции *P. pileus*, но общая доля светящихся организмов от всего лова составила 32,43%, что однозначно доказывает, что плевробрахия светится и вносит значительный вклад в интенсивность свечения на больших глубинах у редоксклина. Исследования Хеддока и Кейса (1995), вероятно, проводились без учета высокой чувствительности гребневику плевробрахий к температурному режиму. Опыты, которые они проводили, содержали целый ряд этапов, которые являлись губительными для этих организмов. В результате этого получены ошибочные данные о том, что этот род не обладает способностью светиться. Опыты О.В. Машуковой у берегов Севастополя (2018) опровергли существовавшее почти 25 лет мнение о том, что плевробрахия не светится. Более того, они показали, что Хеддок и Кейс (1995) проводили опыты без представления о том, что плевробрахия имеет сезонную изменчивость свечения (вполне вероятно, они собирали пробы летом, когда этот вид не светится). Настоящие исследования однозначно закрыли вопрос о том, способна ли плевробрахия светиться в зоне глубинных пиков биоломинесценции. Эти опыты, ставшие логическим продолжением работы О.В. Машуковой, убедительно показали способность слоев плевробрахий у редоксклина создавать нижний пик биоломинесценции. Открытие этого нового феномена позволяет использовать биоломинесцентные методы для быстрой оценки глубины дневных слоев зоопланктона для последующих обловов планктонными сетями. Это значительно расширяет возможности изучения структуры и функционирования пелагической экосистемы Черного моря и других морских бассейнов с редоксклином.

Список источников

1. Öztürk B., Mihneva V., Shiganova T. First records of *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860) (Ctenophora: Lobata) in the Black Sea // *Aquatic Invasions*. 2011. Vol. 6, № 3. PP. 355–360. doi: 10.3391/ai.2011.6.3.12
2. Purcell J.E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review // *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 2005. Vol. 85, № 3. PP. 461–476. doi: 10.1017/S0025315405011409
3. Аннинский Б.Е., Финенко Г.А., Дацык Н.А. Альтернативные условия массового появления сцифоидной медузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и гребневика *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776) в планктоне Черного моря // *Юг России: экология, развитие*. 2020. Т. 15, № 2. С. 35–47. doi: 10.18470/1992-1098-2020-2-35-47
4. Заика В.Е., Токарев Ю.Н., Машукова О.В. Видовые различия гребневику Черного моря в реакции на изменение температуры // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 1. С. 17–25.
5. Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И., Аннинский Б.Е., Павловская Т.В., Бит Л., Кидейс А. Гребневики-вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Черного моря (Севастопольская бухта) // *Океанология*. 2006. Т. 46, № 4. С. 507–517. doi: 10.1134/S0001437006040047
6. Mashukova O., Danilova O., Melnik L. Variability of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora: Lobata) bioluminescence while regeneration // *Ecologica Montenegro*. 2020. Vol. 37. PP. 19–26. doi: 10.37828/em.2020.37.3

7. Esser M., Greve W.M., Boersma M. Effects of temperature and the presence of benthic predators on the vertical distribution of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* // Marine Biology. 2004. Vol. 145, № 3. PP. 595–601. doi: 10.1007/s00227-004-1348-0
8. Haddock S.H.D., Case J.F. Not all ctenophores are bioluminescent: *Pleurobrachia* // Biological Bulletin. 1995. Vol. 189, № 3. PP. 356–362. doi: 10.2307/1542153
9. Флинт М.В. Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. М. : Наука, 1989. 266 с.
10. Tokarev Yu.N., Mashukova O.V. Bioluminescence of the Black Sea ctenophores-aliens as an index of their physiological condition // Luminescence - An Outlook on the Phenomena and their Applications. Croatia : InTech, 2016. Ch. 14. PP. 351–378. doi: 10.5772/65063
11. Anctil M., Shimomura O. Mechanism of photoinactivation and re-activation in the bioluminescence system of the ctenophore *Mnemiopsis* // Biochem J. 1984. Vol. 221, № 1. PP. 269–272. doi: 10.1042/bj2210269
12. Машукова О.В. К вопросу о свечении черноморского гребневика *Pleurobrachia pileus* Muller, 1776 // Вестник Прикаспия. 2018. № 3 (22). С. 15–20.
13. Melnik A., Melnik L., Mashukova O., Melnikov V. Field studies of bioluminescence in the Antarctic sector of the Atlantic Ocean in 2002 and 2020 // Luminescence. 2021. Vol. 36, № 8. PP. 1910–1921. doi: 10.1002/bio.4125
14. Couwelaar M. *Pleurobrachia pileus*. Zooplankton and Micronekton of the North Sea. Marine Species Identification Portal, 2015. URL: https://species-identification.org/species.php?species_group=zmns&id=241 (дата обращения: 05.07. 2022).
15. Özsoy E., Mikaelyan A. Sensitivity to Change. Black Sea, Baltic Sea and North Sea. Dordrecht : Springer Science & Business Media, 1997. 516 p. doi: 10.1007/978-94-011-5758-2
16. Серавин Л.Н. Ревизия видового состава гребневиков рода *Mnemiopsis* (отряд Lobata) 2. Видовая принадлежность черноморского мнемииопсиса и видовой состав рода *Mnemiopsis* // Зоологический журнал. 1994. Т. 73, № 1. С. 19–34.
17. Лабас Ю.А., Машанский В.Ф. Структурная основа свечения гребневиков // Биология моря. 1976. Т. 1. С. 57–66.
18. Neal K. Sea gooseberry - *Pleurobrachia pileus*. Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information, MarLIN, 2005. URL: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/2050> (дата обращения: 05.07.2022).
19. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных: учебник для студентов высших учебных заведений. М. : Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2002. 592 с.
20. Costello J.H., Coverdale R. Planktonic feeding and evolutionary significance of the lobate body plan within the Ctenophora // The Biological Bulletin. 1998. Vol. 195, № 2. PP. 247–248. doi: 10.2307/1542863
21. Аннинский Б.Е., Аболмасова Г.И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море // Океанология. 2000. Т. 40, № 5. С. 63–69.
22. Melnikov V., Melnik A., Mashukova O., Kapranov S., Melnik L. Bioluminescence of ctenophores near the boundary of oxygen depleted waters at the redoxcline of the Black Sea // Luminescence. 2021. Vol. 36, № 4. PP. 1063–1071. doi: 10.1002/bio.4037
23. Courtney A., Liegey J., Burke N., Hassett A.R., Lowery M., Pickering M. Characterization of geometric variance in the epithelial nerve net of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* // J. Comp. Neurol. 2022. Vol. 530, № 9. PP. 1438–1458. doi: 10.1002/cne.25290
24. Лазарева Л.П. О поглощении кислорода гребневиками *Pleurobrachia pileus* O.F. Müller разных размеров в зависимости от температуры и солености окружающей среды // Труды Карадагской биологической станции. 1961. № 17. С. 86–97.
25. Mutlu E., Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* // Marine Biology. 1999. Vol. 135. № 4. PP. 589–601.
26. Виноградов М.Е., Флинт М.В., Николаева Г.Г. Современное состояние экосистемы Черного моря. М. : Наука, 1987. 239 с.

References

1. Öztürk B, Mihneva V, Shiganova T. First records of *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860) (Ctenophora: Lobata) in the Black Sea. *Aquatic Invasions*. 2011;6(3):355-360. doi:10.3391/ai.2011.6.3.12
2. Purcell JE. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 2005;85(03):461-476. doi: 10.1017/S0025315405011409
3. Anninskii BE, Finenko GA, Dacyk NA. Alternative conditions of mass appearance of the scyphozoan jellyfish, *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), and the ctenophore, *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776), in plankton of the Black Sea. *South of Russia ecology development*. 2020;15(2):35-47. doi: 10.18470/1992-1098-2020-2-35-47 In Russian, English summary
4. Zaika VE, Tokarev YUN, Mashukova OV. Vidovye razlichiya grebnevikov Chernogo morya v reakciyah na izmenenie temperatury [Species differences of the Black Sea crests in reactions to temperature changes]. *Marine ecological journal*. 2014;13(1):17-25. In Russian
5. Finenko GA, Romanova ZA, Abolmasova GI, Anninsky BE, Pavlovskaya TV, Bat L, Kideys A. Ctenophores-invaders and their role in the trophic dynamics of the planktonic community in the coastal regions off the Crimean coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay). *Oceanology*. 2006;46(4):472-482. doi: 10.1134/S0001437006040047 In Russian, English summary
6. Mashukova O, Danilova O, Melnik L. Variability of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz (Ctenophora: Lobata) bioluminescence while regeneration. *Ecologica Montenegrina*. 2020;37:19-26. doi:10.37828/em.2020.37.3
7. Esser M, Greve WM, Boersma M. Effects of temperature and the presence of benthic predators on the vertical distribution of the ctenophore *Pleurobrachia pileus*. *Marine Biology*. 2004;145(3):595-601. doi: 10.1007/s00227-004-1348-0
8. Haddock SHD, Case JF. Not all ctenophores are bioluminescent: *Pleurobrachia*. *Biological Bulletin*. 1995;189(3):356-362. doi:10.2307/1542153
9. Flint MV. Struktura i produkcionnye harakteristiki planktonnyh soobshchestv Chernogo moray [Structure and production characteristics of Black Sea plankton communities]. Moscow: Nauka Publ.; 1989. 266 p. In Russian
10. Tokarev YuN, Mashukova OV. Bioluminescence of the Black Sea ctenophores-aliens as an index of their physiological condition // Luminescence - An Outlook on the Phenomena and their Applications. Croacia: InTech Publ.; 2016. Ch. 14. PP. 351–378. doi:10.5772/65063
11. Anctil M, Shimomura O. Mechanism of photoinactivation and re-activation in the bioluminescence system of the ctenophore *Mnemiopsis*. *Biochem J*. 1984;221(1):269-272. doi: 10.1042/bj2210269
12. Mashukova OV. K voprosu o svechenii chernomorskogo grebnevikov *Pleurobrachia pileus* Muller, 1776 [On the issue of the luminescence of the Black Sea ctenophore *Pleurobrachia pileus* Muller, 1776]. *Vestnik Prikaspiya*. 2018;3(22):15-20. In Russian
13. Melnik A, Melnik L, Mashukova O, Melnikov V. Field studies of bioluminescence in the Antarctic sector of the Atlantic Ocean in 2002 and 2020. *Luminescence*. 2021;36(8):1910-1921. doi: 10.1002/bio.4125
14. Couwelaar M. "*Pleurobrachia pileus*". Zooplankton and Micronekton of the North Sea. Marine Species Identification Portal, 2015. [Electronic resource]. Available at: https://species-identification.org/species.php?species_group=zmns&id=241 (accessed 05.07. 2022).
15. Özsoy E, Mikaelyan A. Sensitivity to Change. Black Sea, Baltic Sea and North Sea. Dordrecht: Springer Science & Business Media Publ.; 1997. 516 p. doi: 10.1007/978-94-011-5758-2
16. Seravin LN. Reviziya vidovogo sostava grebnevikov roda *Mnemiopsis* (otryad Lobata) 2. Vidovaya prinadlezhnost' chernomorskogo mnemiopsisa i vidovoj sostav roda *Mnemiopsis*.

- [Revision of the species composition of the combworts of the genus *Mnemiopsis* (order Lobata)
2. Species belonging to the Black Sea *mnemiopsis* and species composition of the genus *Mnemiopsis*] *Zoologicheskij zhurnal*. 1994;73(1):19-34. In Russian
17. Labas YUA, Mashanskii VF. Strukturnaya osnova svecheniya grebnevikov [The structural basis of the ctenophore light-emission]. *Biologiya morya*. 1976;1:57-66. In Russian
 18. Neal K. "Sea gooseberry - *Pleurobrachia pileus*". Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information, MarLIN, 2005 [Electronic resource]. Available at: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/2050> (accessed 05.07. 2022).
 19. Sharova IH. Zoologiya bespozvonochnyh: Uchebnik dlya studentov vysshih uchebnyh zavedenij. [Invertebrate Zoology: A textbook for students of higher educational institutions] Moscow: Gumanit. izd. centr VLADOS Publ.; 2002. 592 p. In Russian
 20. Costello JH, Coverdale R. Planktonic feeding and evolutionary significance of the lobate body plan within the Ctenophora. *The Biological Bulletin*. 1998;195(2):247-248. doi: 10.2307/1542863
 21. Anninskii BE, Abolmasova GI. Temperature as a factor influencing the intensity of the metabolism and mass development of the ctenophore *mnemiopsis leidyi* in the black sea. *Oceanology*. 2000;40(5):63-69. In Russian, English summary
 22. Melnikov V, Melnik A, Mashukova O, Kapranov S, Melnik L. Bioluminescence of ctenophores near the boundary of oxygen depleted waters at the redoxcline of the Black Sea. *Luminescence*. 2021;36(4):1063-1071. doi: 10.1002/bio.4037
 23. Courtney A, Liegey J, Burke N, Hassett AR, Lowery M, Pickering M. Characterization of geometric variance in the epithelial nerve net of the ctenophore *Pleurobrachia pileus*. *J Comp Neurol*. 2022;530(9):1438-1458. doi: 10.1002/cne.25290
 24. Lazareva LP. O pogloshchenii kisloroda grebnevikami *Pleurobrachia pileus* O. F. Müller raznyh razmerov v zavisimosti ot temperatury i solenosti okruzhayushchej sredy [On the oxygen absorption of the *Pleurobrachia pileus* O.F. Müller ctenophore of different sizes depending on the temperature and salinity of the environment]. *Trudy Karadagskoj biologicheskoy stancii*. 1961;17:86-97. In Russian
 25. Mutlu E, Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus*. *Marine Biology*. 1999;135(4):589-601.
 26. Vinogradov ME, Flint MV, Nikolaeva GG. Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Chernogo morya [The current state of the Black Sea ecosystem]. Moscow: Nauka Publ.; 1987. 239 p. In Russian

Информация об авторах:

Мельник Александр Валерьевич, канд. биол. наук, с. н. с., лаборатория билюминесценции, ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4371-384X>

E-mail: melnikalexsand@gmail.com

Силаков Михаил Иванович, н. с., отдел физиологии животных и биохимии, ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6325-7776>

E-mail: ilmihvokalis@mail.ru

Машукова Ольга Владимировна, канд. биол. наук, в. н. с., отдел физиологии животных и биохимии, ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3061-9122>

E-mail: olgamashukova@yandex.ru

Мельник Лидия Александровна, м. н. с., лаборатория билюминесценции, ФГБУН ФИЦ Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7326-1581>

E-mail: melniklidi@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexandr V. Melnik, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher Bioluminescence Laboratories of the Plankton Department of IBSS, The A.O. Kovalevsky Institute of Biology South Sea of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4371-384X>

E-mail: melnikalexsand@gmail.com

Mikhail I. Silakov, Research worker Animal Physiology and Biochemistry department of IBSS, The A.O. Kovalevsky Institute of Biology South Sea of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6325-7776>

E-mail: ilmihvokalis@mail.ru

Olga V. Mashukova, Cand. Sci. (Biol.), Leading researcher Animal Physiology and Biochemistry department of IBSS, The A.O. Kovalevsky Institute of Biology South Sea of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3061-9122>

E-mail: olgamashukova@yandex.ru

Lidia A. Melnik, Junior research worker Bioluminescence Laboratories of the Plankton Department of IBSS, The A.O. Kovalevsky Institute of Biology South Sea of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7326-1581>

E-mail: melniklidi@gmail.com

The authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 15.08.2022;
одобрена после рецензирования 07.03.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 15.08.2022;
approved after reviewing 07.03.2024; accepted for publication 14.06.2024.*