

С. А. МИЛЕЙКОВСКИЙ

ЛУННАЯ ПЕРИОДИЧНОСТЬ НЕРЕСТА У ЛИТОРАЛЬНЫХ
И ВЕРХНЕСУБЛИТОРАЛЬНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
БЕЛОГО МОРЯ И ДРУГИХ МОРЕЙ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 8 VIII 1958)

Лунная периодичность размножения и нереста, свойственная многим видам литоральных беспозвоночных тропических и бореальных морей⁽¹⁵⁾, для фауны литорали арктических морей до сих пор в литературе не отмечалась.

Наличие лунной периодичности в размножении литоральных беспозвоночных Белого моря было установлено нами путем изучения динамики численности в планктоне их пелагических личинок; достоверность же результатов обработки количественных проб морского холо- и меропланктона доказана статистически⁽⁷⁻¹⁰⁾.

Материал собирался в Великой Салме — проливе между п-о. Киндо и о. Великий (Белое море, Кандалакшский залив). С 26 VI по 14 IX 1957 г. было взято 58 количественных проб планктона. Пробы брались отдельно с горизонтов 16—8 и 8—0 м сетью Джеди из газа № 43 с замыкателем. Изучалась динамика численности всех личинок донных беспозвоночных, а также (для сравнения) ряда постоянных планктеров и их личинок. Все пробы, фиксированные 4% формалином, были просчитаны тотально. Для построения графиков использовалась величина плотности данного вида в 1 м³ в слое 16—0 м, так как численность всех изучаемых видов изменялась в обоих горизонтах синхронно. Кроме того во всех графиках эмпирические неравномерные ряды (пробы брались часто, в июле через день — два, в августе — сентябре через два-четыре дня, но не совсем регулярно, главным образом из-за погоды) переведены линейной интерполяцией в равномерные — трехдневные. Это, а также взятие всех проб в одну и ту же фазу прилива (на полной воде) и на одном и том же месте В. Салмы позволило в значительной степени снять элемент случайности. Так как максимальная глубина В. Салмы около 25 м, а преобладают глубины до 20 м, то личинки донных беспозвоночных, встречавшиеся в ее планктоне, все принадлежали к литоральным и верхнесублиторальным видам.

Как показал анализ, динамике численности большей части личинок донных беспозвоночных из планктона В. Салмы присущ единый закономерный ритм, отражающий лунную периодичность нереста данных видов (рис. 1 а — е). Лунная периодичность нереста свойственна, по нашим данным, следующим беспозвоночным В. Салмы: брюхоногим *Lacuna divaricata* (O. Fabr.), *Littorina littorea* L.; *Diaphana minuta* Brown, *Philine aperta* L., *Limapontia capitata* Müll., *Eubranchus exiguus* (A. a. H.), *Tergipes despectus* Johnston, а также, вероятно, еще ряду видов из отряда голожаберных⁽³⁾; она присуща ряду двустворчатых — *Mytilus edulis* L., *Macoma baltica* L., *Mya arenaria* L.; некоторым усоногим — *Balanus balanus* L., *Verruca strömia* O. F. Müller; ряду мшанок и иглокожих *Ophiopholis aculeata* L., *Ophiura robusta* Ayers, *Asterias rubens* L. (см. рис. 1), а также, очевидно, судя по суммарной динамике численности, и ряду видов *Polychaeta*.

Правильность отражения динамикой численности пелагических личинок в планктоне лунной периодичности в размножении бентических беспозвоночных для разных видов объясняется по-разному. Во всех морях лунная периодичность нереста наблюдается у местных видов в теплое время года (¹⁵). У многих видов морских мелководных беспозвоночных, и откладывающих кладки и вынашивающих молодь, время развития от яйца до свободноплавающей личинки занимает в теплое время года приблизительно одну или две недели (^{12, 13, 15}), так что если массовая откладка кладок наблюдается во время одной фазы луны, то массовый выход личинок в планктон прихо-

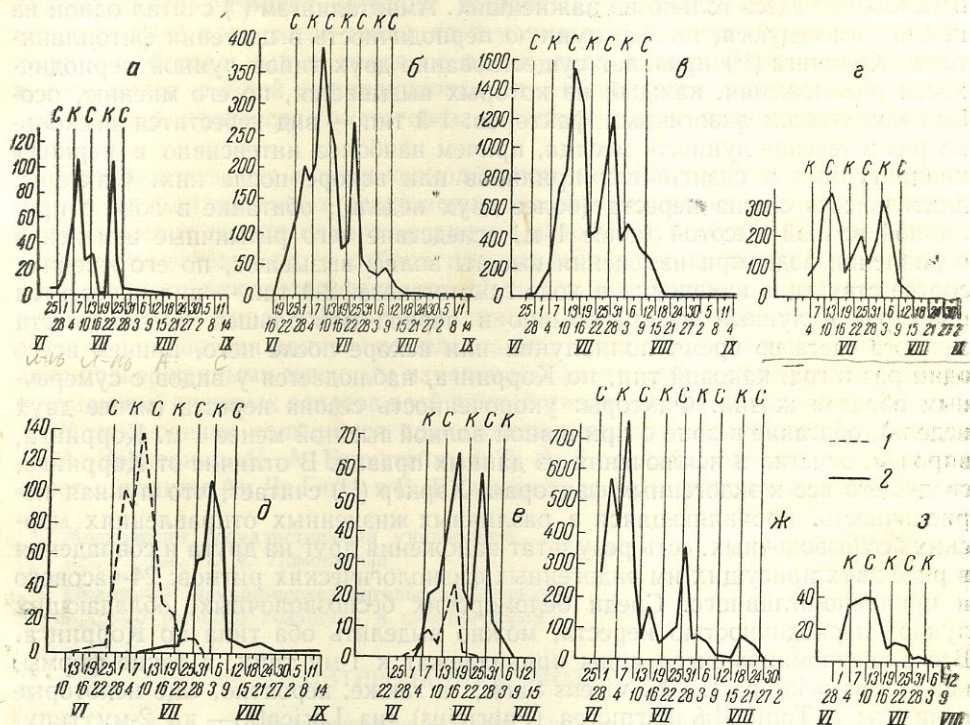


Рис. 1. Динамика численности некоторых постоянных и временных планктеров в планктоне В. Салмы в июле — сентябре 1957 г. По оси абсцисс — даты наблюдений, по оси ординат — число экземпляров в 1 м³ в слое воды 0—16 м. С — сизигийный прилив, К — квадратурный прилив. а — е — пелагические личинки донных беспозвоночных. а — *Lacuna divaricata* (личинки 1-го возраста, пребывавшие в планктоне не более трех дней), б — *Lacuna divaricata* (личинки всех возрастов), в — 3—4 массовых вида *Bivalvia*, г — 2—3 вида *Cirripedia* (науплиусы), д — 2 вида *Ophiuroidea* (1) и 2 вида *Bryozoa* (личинки типа *Cyphonautes*) (2), е — *Asterias rubens* (растула (1) и бипиннария (2)); ж — з — динамика численности постоянных планктеров: ж, з — *Aglantha digitalis* (личинки), ж — *Sagitta elegans* (личинки и неполовозрелая молодь)

дится как раз на время одной из следующих лунных фаз; то же, судя по нашим данным относительно *Asterias rubens* L., свойственно, вероятно, и ряду беспозвоночных, выметывающих в воду или половые продукты, или личинок на самых ранних стадиях развития. У ряда видов *Bivalvia* эмбриогенез летом настолько ускорен, что личинки появляются в планктоне уже через два-три дня после оплодотворения яиц (¹⁶).

Пики численности всех вышеперечисленных личинок в планктоне В. Салмы приходятся приблизительно на периоды квадратурных и сизигийных приливов. Некоторое несовпадение объясняется в основном двумя причинами: 1) нерегулярностью взятия проб, 2) влиянием круглосуточного освещения, которое, согласно Хэркер (¹⁴), нарушает правильность проявления всех эндогенных физиологических ритмов у животных и смещает их максимумы. Динамика численности некоторых постоянных планктеров

В. Салмы, а также их личинок: *Aglantha digitalis* (O. F. Müller), *Hydro-medussae Trachylina*, *Fritillaria borealis* Lohman (*Appendicularia*), *Sagitta elegans* Verrill (*Chaetognatha*), *Limacina helicina* Phipps, *Clione limacina* Phipps (*Gastropoda*, *Opisthobranchia*) — напротив, не показывает наличия у них закономерного ритма нереста (рис. 1 ж, з); кажущееся сходство объясняется тем, что у этих видов за весенне-летний период сменяются два поколения, дающие два пика численности.

Огностительно природы лунной периодичности размножения у морских литоральных беспозвоночных существуют многочисленные гипотезы. Мы остановимся здесь только на важнейших. Амирталингэм⁽⁶⁾ считал одной из причин имеющуюся, якобы, лунную периодичность в цветении фитопланктона. Корринга⁽¹⁵⁾ признает существование двух типов лунной периодичности размножения, каждый из которых вызывается, по его мнению, особым комплексом экзогенных факторов: 1-й тип — вид нерестится несколько раз в течение лунного месяца, причем наиболее интенсивно в периоды квадратурных и сизигийных приливов или вскоре после них. Факторы: длительность сезона нереста (более двух недель); обитание в зоне с приливной волной высотой более 1 м, вследствие чего ритмичные изменения в давлении воды при изменении высоты волн вызывают, по его мнению, соответствующие изменения в ходе гаметогенеза. 2-й тип — вид нерестится один раз в лунный месяц, обычно в период наибольшей интенсивности лунного света во время полнолуния или вскоре после него, причем всего один раз в год, каковой тип, по Корринга, наблюдается у видов с сумеречным образом жизни. Факторы: укороченность сезона нереста (менее двух недель), обитание в зоне с приливной волной высотой менее 1 м. Корринга, впрочем, отметил и исключения из данных правил. В отличие от Корринга, сводящего все к экзогенным факторам, Хэркер⁽¹⁴⁾ считает, что лунная периодичность, проявляющаяся в различных жизненных отправлениях морских беспозвоночных, есть результат наложения друг на друга и совпадения в ряде двух присущих им эндогенных физиологических ритмов: 24-часового и приливо-отливного. Среди беломорских беспозвоночных, обладающих лунной периодичностью нереста, можно выделить оба типа по Корринга. Все вышеупомянутые виды принадлежат к 1-му типу, а такие формы, как *Nereis pelagica* L., *N. virens* Sars., а также, вероятно, еще некоторые полихеты и *Tonicella marmorea* (Fabricius) (из *Loricata*) — ко 2-му типу. Однако с тем, как объясняет Корринга природу обоих типов, никак нельзя согласиться.

В Кандалакшском заливе высота приливной волны достигает 2,5 м⁽⁴⁾, однако здесь представлены оба типа. Роение гетеронереидной стадии *N. virens* в 1956—1958 гг. приходилось на разные фазы луны, но неизменно на весеннюю температуру воды 9—11°. В безливном Черном море наблюдается лунная периодичность (1-го типа по Корринга!) в роении двух видов полихет⁽²⁾. Дюкро⁽¹¹⁾, воздействуя на виды *Gibbula* (*Gastropoda*, *Prosobranchia*) резкими переменаами температуры воды в аквариуме, обнаружил, что максимальный вымет ими половых продуктов в ответ на раздражение приходится на время квадратурных и сизигийных приливов в море. Все это говорит в пользу мнения Хэркера о том, что лунная периодичность в различных сторонах жизнедеятельности морских беспозвоночных есть, в первую очередь, проявление эндогенных физиологических ритмов самого организма. Однако Хэркер, в свою очередь, упускает из виду, что эта периодичность выработалась у обитателей литорали и верхней sublиторали в результате естественного отбора⁽¹⁾, под воздействием целого комплекса экзогенных факторов. Черновская⁽⁵⁾ показала, что характер суточных изменений температуры воды, солености, щелочности, содержания силикатов и окисляемости на литорали восточного Мурмана связан, в первую очередь, с периодичностью приливо-отливных явлений и одинаков для всех сезонов года и всех типов литорали. Очевидно, эта закономерность должна быть присуща в той или иной степени литорали всех морей открытого типа

(беломорские и черноморские беспозвоночные, обладающие лунной периодичностью размножения, — не эндемики, а сравнительно недавние, в геологическом смысле слова, вселенцы из Атлантики, поэтому и они лишь подтверждают правило). Нам кажется, что ритмика, присущая всему этому комплексу факторов, не может не оказывать влияния на ритмику всех физиологических процессов обитателей литоральной и верхнесублиторальной зон. Несомненно также, что на ход гаметогенеза и эмбриогенеза у этих видов влияют и такие факторы, как закономерное изменение времени осушки литорали и динамика пищевых запасов на дне и в планктоне. Так как для эмбрионального развития морских животных требуется определенное для каждого вида количество тепла, то в морях арктических, бореально-арктических и бореальных в холодное время года в размножении обитающих в них видов лунной периодичности не наблюдается — вследствие замедления хода процессов гаметогенеза и эмбриогенеза низкой температурой воды.

Нам кажется, что лунная периодичность нереста у морских литоральных и верхнесублиторальных беспозвоночных есть проявление эндогенных физиологических ритмов самого организма, выработавшихся и закрепившихся в процессе естественного отбора под воздействием комплекса экзогенных ритмично изменяющихся факторов среды, характерного для побережий морей открытого типа. Проявление лунной периодичности контролируется, помимо воздействия данного комплекса, еще и такими, хотя и не ритмичными, зато подверженными сезонным изменениям факторами, как температура воды и динамика пищевых запасов всей данной акватории (а не только литорали).

В заключение пользуемся возможностью выразить свою признательность Л. А. Зенкевичу, Я. А. Бирштейну и В. А. Бродкой за внимание и ценные советы, а также Ан Де Гюну и Б. Виленкину за помощь при сборе материала.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
7 VIII 1958

Полярный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ч. Дарвин, Происхождение человека и половой отбор, 1874. ² М. И. Киселева, ДАН, 117, № 4 (1957). ³ С. А. Милейковский, ДАН, 120, № 6 (1958).
- ⁴ Н. Ю. Соколова, Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., 8 (1958). ⁵ Е. Н. Черновская, Гидрологические и гидрохимические условия на литорали восточного Мурмана и Белого моря, Изд. АН СССР, 1956. ⁶ C. A. Mirthalingam, J. Mar. Biol. Ass. UK, (N. S.), 15 (1928). ⁷ H. Barnes, *ibid.*, 28, 3 (1949). ⁸ H. Barnes, *ibid.*, 29, 1 (1950). ⁹ H. Barnes, T. B. Bagenal, *ibid.*, 29, 3 (1950). ¹⁰ H. Barnes, S. M. Marshall, *ibid.*, 30, 2 (1951). ¹¹ C. Ducros, C. R. Soc. Biol., 151, 2 (1957).
- ¹² T. Gascoigne, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 63, 1 (1957). ¹³ S. Hamada, T. Ino, Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 16 (1957). ¹⁴ J. E. Harker, Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., 33, 1 (1958). ¹⁵ P. Korringa, Ecol. Monogr., 17, 3 (1947). ¹⁶ G. Thorson, Medd. Kom. Danm. Fick og Habunders, ser. Plankton, 4 (1946).