

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КАЛЬМАРА
STHENOTEUTHIS OUALANIENSIS (LESSON, 1830)
(OMMASTREPHIDAE)
В ТРОПИЧЕСКОЙ ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКЕ

К. Н. Несис

Sthenoteuthis oualaniensis (ранее *Symplectoteuthis oualaniensis*) — один из наиболее массовых кальмаров Индо-Пацифики (Зуев, Несис, 1971; Зуев и др., 1975). Он распространен от Красного моря и Восточной Африки до западного побережья Центральной Америки, достигая на севере южной части о-ва Хонсю (Несис, 1973а). М. Р. Кларк (Clarke, 1965, 1966) обнаружил, что в Индийском и Тихом океанах этот вид представлен двумя частично симпатричными формами, различающимися по наличию или отсутствию крупного фотофора на спине в передней части мантии. Кальмары со спинным фотофором крупнее, созревают позже и достигают более крупных размеров, чем без него. Кларк предположил, что эти формы — два самостоятельных вида. К такому же выводу пришла Ю. А. Филиппова (Filipova, 1968), обработавшая сборы «Витязя» из Индийского океана. Однако на западной окраине ареала *S. oualaniensis* — в Красном море и Аденском заливе (Зуев, 1971) — и на восточной окраине, в восточно-экваториальной Пацифике (Несис, 1973б) были встречены кальмары только одной формы, взрослые особи которой имели спинной фотофор и по размерам соответствовали крупной форме Кларка и Филипповой, а молодь не имела такого фотофора. На основании этого был сделан предварительный вывод, что обе описанные Кларком формы — лишь возрастные стадии одного и того же вида, поскольку светящийся орган на спине развивается приблизительно ко времени полового созревания кальмара (несколько раньше или позже), так что у особей без светящегося органа он просто еще не образовался (Зуев, Несис, 1971, стр. 218).

Впоследствии мной были переисследованы просмотренные Ю. А. Филипповой сборы и изучены новые материалы, полученные в 50-м рейсе «Витязя» (апрель — июль 1971 г.) в тропической западной Пацифике и прилегающих морях. Оказалось, что в центральной части Индо-Пацифики действительно существуют две формы *S. oualaniensis*: мелкая, быстро созревающая (скороспелая) форма без спинного фотофора и крупная (позднеспелая) форма со спинным фотофором. Однако различия между этими формами — не видовые, а межпопуляционные, аналогичные различиям между скороспелыми и позднеспелыми формами у других оммастрефид (Зуев и др., 1976).

57-й биологический рейс «Витязя» (февраль — май 1975 г.) в тропическую западную Пацифику и австрало-азиатские моря предоставил удачную возможность проверить эту гипотезу. В рейсе были обследованы районы от о-вов Рюкю и Бонин до моря Флорес и северного побережья Новой Гвинеи. Наблюдения за кальмарами проводили на всем

протяжении маршрута. Кроме того, небольшие материалы получены в 16-м рейсе «Дмитрия Менделеева» в декабре 1975 г. в Коралловом море у юго-восточной оконечности и Новой Гвинеи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Кальмаров ловили ночью на световых станциях закидным сачком и японской кальмароловной блесной; личинки попадались в разноглубинный трал Айзекса — Кидда, нейстонный трал и другие орудия лова. У добытых кальмаров измеряли длину мантии и определяли пол, стадию зрелости, балл наполнения желудка, состав пищи, наличие и степень развития спинного фотофора. Стадии зрелости кальмаров определяли визуально по 5-балльной шкале. 0 — пол не определим; самки: I — нидаметальные железы маленькие, тонкие, прозрачные, II — железы слегка увеличены, тонкие, белого цвета, III — железы сильно увеличены, широкие, белые, в яичнике появляются зрелые яйца, но в яйцеводах яиц нет, IV — первые порции зрелых яиц поступают из яичника в яйцеводы, V — значительная часть (половина или более) яиц перешла в яйцеводы; самцы: I — семенник мал, едва заметен, II — семенник увеличен, но формирование сперматофоров не началось, III — в сперматофорном мешке появляются первые сперматофоры, IV — немногочисленные мелкие сперматофоры в сперматофорном мешке, V — сперматофорный мешок наполнен множеством крупных сперматофоров.

Наполнение желудка определяли по стандартной пятибалльной шкале. Развитие спинного фотофора оценивали по трем стадиям: на месте фотофора имеются только отдельные обособленные фотогенные гранулы; гранулы концентрируются в овальное скопление, но они мелкие и не имеют желтого пигмента; фотофор вполне развит.

Всего в 57-м рейсе было измерено 20 экз. личинок и ранней молодежи и 102 более крупных кальмара, определена стадия зрелости у 95 экз., вскрыты желудки у 98 кальмаров; в 16-м рейсе нис «Дмитрий Менделеев» исследовано 18 экз.¹

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИИ

В 57-м рейсе «Витязя» *S. oualaniensis* наблюдались (рис. 1) по всей исследованной акватории, от района южнее о-ва Окинава и восточнее о-вов Волкано до морей Флорес, Банда и Новогвинейского. Этот вид отсутствовал только у Окинавы и о-вов Бонин, севернее 25°15' с. ш. на западе и 28° с. ш. на востоке. На севере района *S. oualaniensis* встречались вместе с видами *Ommastrephidae*, чей ареал протягивается дальше к северу: *Ommastrephes bartrami* и *Eucleoteuthis luminosa*. В остальных частях обследованного района он был доминирующим видом эпипелагических кальмаров; кроме него встречались лишь немногочисленные *Onychoteuthis banksi*, *Hyaloteuthis pelagica* и *Thysanoteuthis rhombus*. Численность *S. oualaniensis* везде была невелика. Относительно много кальмаров наблюдалось над Филиппинским желобом, в морях Сулу, Сулавеси, Флорес, Банда, Коралловом, меньше — у о-вов Яп, Палау, Волкано, меньше всего — в Новогвинейском море и центральных водах Филиппинского моря южнее субтропической конвергенции. Однако даже в самых богатых кальмарами местах их численность не превышала нескольких десятков одновременно в поле зрения. Относительное обилие кальмаров довольно четко связано со степенью трофности

¹ Приношу благодарность за помощь в работе А. С. Лазареву, В. А. Нечаеву, Н. В. Парину, Б. И. Федоряко, Г. К. Фисунову, А. Г. Цокуру, В. М. Чувасову и Ю. Н. Шербачеву.

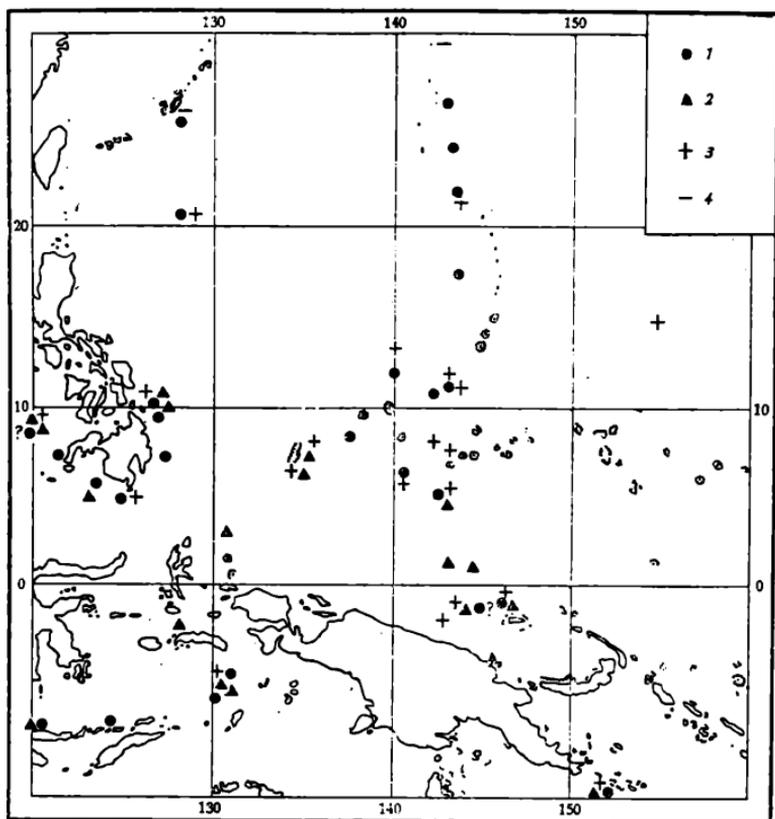


Рис. 1. Распространение *Sthenoteuthis oualaniensis* в тропической западной Пацифике по сборам 50-го и 57-го рейсов «Витязя» и 16-го рейса «Дмитрия Менделеева»

1 — позднеспелая форма; 2 — скороспелая форма; 3 — личинки и молодь; 4 — кальмары не встречены

районов: больше кальмаров наблюдалось в районах повышенной биологической продуктивности, с относительно высокой биомассой мезопелагических рыб.

На большей части обследованного района, как в 50-м, так и в 57-м рейсе встречались обе группировки кальмаров — со спинным фотофором и без него, однако в северной части центральных вод — севернее 10—12° с. ш. — попадались только крупные кальмары позднеспелой формы. Вблизи северного берега Новой Гвинеи отмечены только скороспелые кальмары, но кальмаров там вообще было очень мало и нельзя утверждать, что позднеспелая форма не встречается в этом районе.

Нерест кальмаров наблюдался почти по всему району исследований, но везде был слабым. Личинки и ранняя молодь (длина мантии до 21 мм) обнаружены в центральной и южной частях Филиппинского моря, в морях Сулавеси, Банда, Новогвинейском, Коралловом, у западных Каролинских о-вов. В 50-м рейсе «Витязя» личинки и ранняя молодь (длина мантии до 16 мм) встречались у Каролинских о-вов, в южной части Филиппинского моря и в море Сулу и попадались несколько чаще, чем в 57-м рейсе. Самые мелкие ринхотейтисы (до 5 мм) составляли 75% общего числа личинок и ранней молоди в 57-м и 54% — в 50-м рейсе. Малая интенсивность нереста в период 57-го рейса объясняется либо тем, что в этом районе *S. oualaniensis* размножается круглогодично,

либо тем, что разгар нереста приходится здесь на лето северного полушария. В северо-западной части Индийского и восточной части Тихого океана разгар нереста позднеспелой формы приходится на зиму северного полушария (Зуев, 1971; Зуев, Несис, 1971).

Ранние личинки ловились от поверхности до глубины 1000 м, поздние личинки и ранняя молодь — до 100 м:

Горизонт, м	0	100	200	500	1000	1500
Длина мантии 1—5 мм	1	6	4	2	2	—
» » 5—21 мм	1	4	—	—	—	—

В 50-м рейсе 78% личинок и молоди было выловлено у поверхности, остальные на горизонтах 60—220 м.

Все кальмары крупнее 7 см были пойманы только у поверхности в темное время суток, на свет, за исключением одного (8 см), попавшего в пелагический оттер-трал (лов 0—250 м).

Размерный ряд *S. oualaniensis* в сборах 57-го рейса был трехвершинным (рис. 2). Доминировали кальмары размерами менее 1, 11—13 и

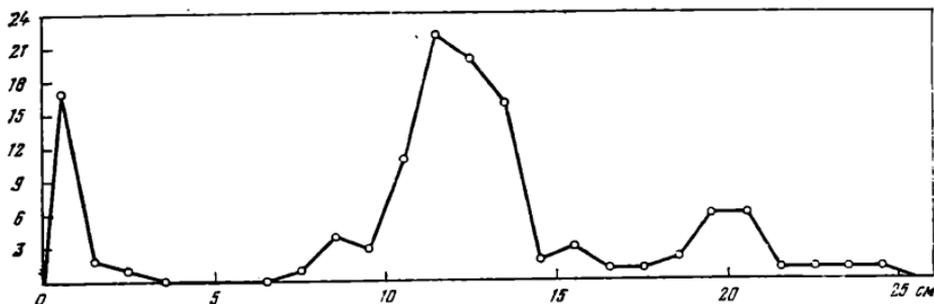


Рис. 2. Общий размерный ряд *S. oualaniensis* в сборах 57-го рейса «Витязя»

19—21 см. Такая форма размерного ряда отражает, однако, лишь специфику использованных орудий лова. Личинки и ранняя молодь хорошо ловятся сетями и тралами, кальмары крупнее 3 см с легкостью уходят от этих орудий лова. На кальмароловные блесны реагируют только особи крупнее 15 см, для более молодых применявшиеся нами стандартные блесны слишком велики. Кальмаров размером около 7—17 см привлекает свет подводной лампы, они подходят к самому борту и их — при определенном навыке — можно ловить закидным сачком. Кальмары мельче 5—7 см не подходят на свет, а особой крупнее 20 см сачком поймать трудно, они более осторожны и к самому борту не подходят, зато хорошо хватают блесну. Кроме того, на своеобразной форме размерного ряда сказывается описанное ниже различие в размерах особей обеих группировок и пространственная разобщенность мест нагула и нереста позднеспелых кальмаров. В 50-м рейсе сачком и блесной ловили кальмаров размером 7—14 см, однако полученный материал слишком мал для объективных выводов.

Позднеспелая и скороспелая формы хорошо различаются по размерам, при которых начинается половое созревание.

Самцы скороспелой формы начинают созревать при длине мантии 8—10 см и становятся зрелыми примерно при 10 см; самки скороспелой формы начинают созревать при 11—12 см и созревают примерно при 13 см; самцы позднеспелой формы начинают созревать при 11—12 см и созревают при 12—13 см; самки позднеспелой формы начинают созревать при 18—20 см и становятся половозрелыми при 20—24 см (таблица).

Размерные ряды полового созревания скороспелой и позднеспелой форм *S. oualaniensis* (число особей)

Пол	Форма	Стадия зрелости	Длина мантии, см																
			8-9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24-25	
Самцы	Скороспелая	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		III	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		IV+V	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Самцы	Позднеспелая	I	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		II	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		III	—	—	—	2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		IV+V	—	—	—	1	9	7	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
Самки	Скороспелая	I*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		II	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		III	—	—	1	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		IV+V	—	—	—	1	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Самки	Позднеспелая	I	—	1	4	5	4	8	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	
		II	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	1	—	—	—	—	—	
		III	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	1	—
		IV+V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	6	1	1	—	1

* Особи, находящиеся на промежуточных стадиях I—II, II—III и III—IV, включены, соответственно, в число особей на стадиях I, II и III.

Максимальный размер самца скороспелой формы в пробах 50 и 57-го рейсов «Витязя» и 16-го рейса «Дмитрия Менделеева» 11,0 см, самки 15,0 см, самца позднеспелой формы 16,0 см, самки 24,1 см. Самцы позднеспелой формы превосходят самцов скороспелой формы в среднем на 2—3 см, самки — на 7—10 см. Г. В. Зуев (1971) определил темп роста *S. oualaniensis* Аденского залива на 1-м году жизни в 12—15 мм/мес. у самцов и 15—20 мм/мес. у самок. Эти данные ориентировочны, к тому же популяция Аденского залива включает только позднеспелых особей, достигающих крупных размеров — самцы до 25, самки до 32 см. Но если темп роста наших особей такой же, то самцы скороспелой формы созревают в возрасте 7—8 месяцев, продолжительность их жизни составляет около 8—9 месяцев, тогда как самки созревают в возрасте 8—9 месяцев и живут немного дольше самцов. Самцы позднеспелой формы созревают в возрасте 8—10 месяцев и живут до 1 года, самки созревают в возрасте около 12 месяцев и живут немногим более 1 года.

Среди пойманных кальмаров преобладают самки, их в 1,7 раза больше, чем самцов. Соотношение полов среди особей скороспелой формы 1:2,7, позднеспелой — 1:1,6. Однако среди мелких кальмаров доминируют самцы, крупные же кальмары — сплошь самки:

		Скороспелая форма				
Размер, см		8-11	14-17	20-23	26	
Самцы		6	—	—	—	—
Самки		1	14	1	—	—
		Позднеспелая форма				
Самцы		2	32	1	—	—
Самки		5	17	11	12	8 2

Такая разница в соотношении полов в разных размерных группах свидетельствует о том, что самцы обеих форм гибнут раньше, чем самки. Вероятно, основная доля самцов погибает после спаривания, которое у кальмаров обычно происходит задолго до нереста.

Места нереста и нагула у кальмаров скороспелой формы, по-видимому, совпадают. Иное положение у позднеспелой формы — крупные, близкие к нересту самки ловились только на севере района, вблизи жёлоба Рюкю и восточнее о-вов Волкано, а также у Каролинских о-вов, в морях Сулавеси и Флорес. Самые крупные самцы и самки пойманы в зоне Куроисио у о-вов Волкано. В олиготрофных центральных водах и в малопродуктивном море Банда встречалась лишь молодь. Очевидно, подрастающие самки (в меньшей степени самцы) позднеспелой формы мигрируют на откорм в продуктивные районы, а затем возвращаются на нерест.

Личинки и молодь обеих форм неразличимы. Ранние личинки — типичные ринхотейгисы с длинным хоботком и тонкой мешковатой мантией. Глазные фотофоры становятся заметны при длине мантии около 3—3,5 мм, ректальный фотофор на кишке — при 3—4 мм. При длине мантии около 8 мм хорошо заметны оба кишечных фотофора, они круглые, одинакового размера. Хоботок личинки по мере роста становится относительно короче, при длине мантии 4,5—5 мм он начинает расщепляться у основания и примерно при 9 мм щупальца полностью обособляются (конец стадии личинки). Вскоре после этого срстаются мантийный и вороночный хрящи. Молодые кальмары узкие, стройные, в их окраске бросаются в глаза карминовые тона хроматофоров глубинного слоя.

Различия между скороспелыми и позднеспелыми кальмарами становятся видны только с началом полового созревания. Наиболее заметное различие между ними — наличие или отсутствие спинного фотофора. У кальмаров раннеспелой формы он отсутствует. У позднеспелых кальмаров обоего пола он становится заметен как скопление множества очень мелких беловатых гранул при длине мантии 10—12 см. При размере более 12 см фотофор вполне развит и состоит из тесно сближенных гранул светло-желтого цвета, более крупных, чем на стадии формирования фотофора. Связь состояния спинного фотофора с размером кальмаров позднеспелой формы такова:

Длина мантии, см	7	8	9	10	11	12	13	14	15	... 25
Фотофор не заметен	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—
Начало формирования	—	—	—	6	14	3	1	—	—	—
Фотофор развит	—	—	—	—	2	13	15	2	34	

Таким образом, фотофор развивается при определенном и постоянном размере тела, очень быстро, вероятно, менее чем за месяц.

Противоположным образом протекает эволюция фотофоров на вентральной стороне глазного яблока. Эти овальные оранжевые пятна хорошо заметны у всех молодых кальмаров. Они имеются у зрелых кальмаров скороспелой и у созревающих самцов позднеспелой формы. У зрелых самцов и созревающих самок позднеспелой формы они постепенно становятся слабо заметными, а затем исчезают; у крупных кальмаров позднеспелой формы они совершенно неразличимы.

В 57-м рейсе для стимуляции биолюминесценции кальмаров применялась обработка слабым раствором перекиси водорода (Herring, 1974; Несис, 1976). Наблюдали свечение кальмаров разного размера, относящихся к обеим формам. У всех кальмаров имеются многочисленные мел-

кие светло-желтые светящиеся гранулы, разбросанные поодиночке на спинной и особенно брюшной стороне мантии, краях плавников, на голове, руках и щупальцах. Их распределение у скороспелых и позднеспелых кальмаров одинаково и напоминает распределение одиночных фотофоров у атлантического *S. pteropus* (Roper, 1963). У всех кальмаров имеются два кишечных фотофора — они светятся ярко у молодых и слабо у взрослых. Глазные фотофоры крупных позднеспелых кальмаров перестают светиться уже тогда, когда при внешнем осмотре глаза их еще можно различить.

Спинной фотофор светится ярче других. У скороспелых кальмаров на его месте находится лишь несколько отдельных желтоватых светящихся телец, расположенных так же, как у молодежи до начала формирования фотофора. У позднеспелых кальмаров яркое свечение фотофора наблюдается уже в начале его формирования, когда гранулы еще мелкие и не пигментированы.

Размеры, при которых начинает формироваться спинной фотофор, одинаковы — длина мантии 10 см. В этот период самцы скороспелой формы уже созревают или близки к зрелости, самки находятся на II—III стадиях зрелости, тогда как самцы и самки позднеспелой формы еще находятся на I стадии зрелости, и процесс созревания у них еще не начался.

Кальмары скороспелой формы, особенно самки, отличаются от зрелых позднеспелых также по внешнему виду: они стройнее, их плавник относительно короче и уже, разница между шириной и длиной плавника не так бросается в глаза, как у крупных позднеспелых кальмаров. Однако, эти различия соответствуют морфологическим изменениям при росте кальмаров (Woguth, 1970) и, по-видимому, обусловлены разницей в размерах кальмаров скоро- и позднеспелой форм.

Различается и строение гектокотиля самцов (рис. 3). Общая схема его строения одинакова (Pfeffer, 1912; Adam, 1960): у основания гектокотиля сохраняется 6—8 пар присосок, дистальная половина руки лишена присосок и изменена. Однако у самцов скороспелой формы гектокотилизованная рука не длиннее противоположной брюшной руки, защитные мембраны на проксимальном отрезке руки (часть, которая несет присоски) не пронзены отверстиями, вентральная защитная мембрана на дистальной части руки дугообразно выгнута наружу и образует полукруглую лопасть. У самцов позднеспелой формы измененная рука длиннее и толще противоположной, основания обеих защитных мембран на проксимальной части руки пронзены 5—7 отверстиями, располагающимися между соседними парами присосок, вентральная защитная мембрана на дистальной части руки прямая, без лопасти. У неполовозрелых самцов позднеспелой формы строение гектокотиля до некоторой степени промежуточное между гектокотиями зрелых самцов обеих форм. В проксимальной части руки имеются отверстия, однако вентральная защитная мембрана на конце руки слабо, но явно изогнута, а сама рука не превосходит противоположную по длине и толщине. Относительная длина и степень измененности гектокотиля увеличиваются быстрее, чем происходит рост тела и соответствующие морфологические изменения других его частей. Известны различия в строении гектокотиля у мелких и крупных самцов ряда видов *Loliginidae* и *Ommastrephidae*. Можно предполагать, что развитие гектокотиля позднеспелых самцов проходит через стадию, соответствующую его строению у скороспелых.

Сперматофоры скоро- и позднеспелых самцов имеют типичное для омматрефид строение и морфологически неразличимы (рис. 4). Однако они резко различаются по размерам: сперматофоры скороспелых самцов примерно вдвое мельче, чем позднеспелых. Так, размер сперматофоров

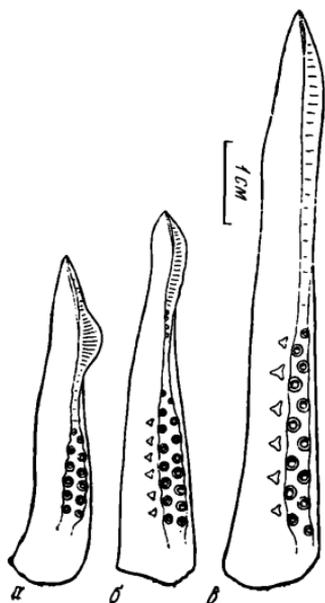
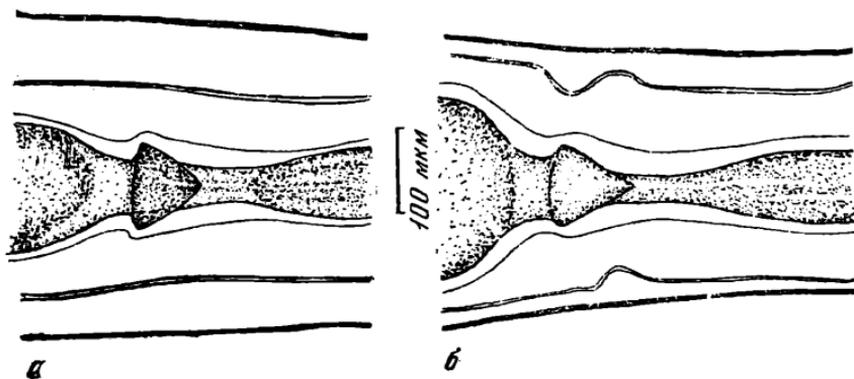


Рис. 3. Гектокогиль зрелого самца скороспелой формы (а), созревающего (б) и зрелого (в) самцов позднеспелой формы *S. oualaniensis*

Длина мантий: а — 106 мм, б — 113 мм, в — 128 мм. Рис. Г. Н. Похильской

Рис. 4. Оральный конец цементного тельца сперматофоров скороспелой (а) и позднеспелой (б) формы *S. oualaniensis*

Длина мантий 93 мм (а) и 132 мм (б)



у скороспелых самцов с длиной мантий 93 и 106 мм составляет соответственно 12,0—13,5, в среднем 12,7 мм и 14,7—16,3, в среднем 15,8 мм, а у позднеспелых самцов с длиной мантий 132 и 135 мм — соответственно 26,5—31, в среднем 27,6 мм и 24,5—27, в среднем 25,8 мм. Размеры сперматофоров созревающих самцов позднеспелой формы — промежуточные: при длине мантий 127 и 128 мм длина сперматофоров, соответственно, 21,5—24, в среднем 22,2 мм и 18,5—22, в среднем 20,8 мм (во всех случаях измерено по 10 сперматофоров). По данным Г. В. Зуева (1971), длина сперматофоров *S. oualaniensis* из Индийского океана 19—39 мм, дважды были встречены самцы с мелкими (14—15 мм) и крупными (41—50 мм) сперматофорами; в наших пробах самцов со столь крупными сперматофорами, как 4—5 см, не встречалось.

Разница в размерах сперматофоров у скоро- и позднеспелых самцов обусловлена тем, что длина сперматофоров определяется размерами отделов сперматофорной железы и сперматофорного мешка, а рост этих отделов, как и всех протоков половой системы, характеризуется сильной

положительной аллометрией в период полового созревания и слабой отрицательной аллометрией после достижения половозрелости (Зуев, Несис, 1971).

Различия в размерах зрелых яиц незначительны. Диаметр зрелых яиц из яйцеводов скороспелых самок 0,60—0,85 мм, позднеспелых — 0,65—0,85 мм. Диаметр зрелых яиц у крупных самок позднеспелой формы из Аденского залива и восточно-экваториальной части Тихого океана 0,75—0,85 мм (Зуев, 1971; Несис, 1973б).

Существенной разницы в питании и поведении скоро- и позднеспелых кальмаров заметить не удалось, небольшие различия определяются лишь разницей размеров. Питание кальмаров было не очень интенсивным: доля пустых желудков 13%, средний балл наполнения 1,9. Преобладали умеренно наполненные желудки:

Балл наполнения	0	1	2	3	4	5
Число желудков	13	21	36	20	9	1

Относительно интенсивно кальмары питались в западной половине Филиппинского моря: средний балл наполнения 2,2, доля пустых желудков 3%, а также восточнее о-вов Волкана: средний балл 2,5, доля пустых желудков 8%. Наименее интенсивное питание наблюдалось в морях Сулавеси и Сулу: средний балл 1,1, доля пустых желудков 27%.

Основной пищевой объект кальмаров — миктофиды (74% от общего числа указаний на пищу), далее идут кальмары (16%), планктонные ракообразные (6%) и рыбы, кроме миктофид (4%). Планктонные ракообразные отмечены в пище мелких кальмаров, с длиной мантий 8—15 см, кальмары встречены в пище особей размерами от 9 до 22 см. От питания *S. oualaniensis* Индийского океана (Филиппова, 1974) питание изученных нами кальмаров отличается повышенной долей миктофид и пониженной — ракообразных и мелких кальмаров. Скорее всего, эти различия связаны с разницей размеров в материалах Ю. А. Филипповой преобладали особи размером 12—14 см, в наших, кроме них, было немало особей крупнее 18 см. В Аденском заливе, Аравийском море и восточно-экваториальной Пацифике основной объект питания позднеспелых кальмаров, как и в тропической западной Пацифике — миктофиды, на втором месте — собственная молодь (Зуев, 1971; Несис, 1973б).

При лове на свет постоянно приходилось наблюдать процесс охоты кальмаров. Чаще всего они нападали на приповерхностных миктофид, ориентируясь по отблеску чешуи в луче света. Иногда кальмары хватали летучих рыб, летучих полурылов, диодонов. В руках одного пойманного кальмара был свежепойманный малек мезопелагической рыбы *Melanostomias* sp., поднявшийся к поверхности. У другого кальмара с длиной мантий 170 мм в руках был наполовину съеденный *Onychoteuthis banksi*, размером лишь в половину меньше хищника (85 мм). Хищник успел сожрать половину своей добычи за несколько секунд между моментом, когда он схватил жертву у борта судна, и тем, когда он был пойман. Охота кальмаров за летучими рыбами наблюдалась неоднократно, но редко бывала успешной — рыбки явно превосходили хищников в скорости.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ обширных сборов «Витязя», небольших коллекций нис «Академик Курчатов» и «Дмитрий Менделеев» и литературных данных приводит к заключению, что крупные позднеспелые кальмары встречаются по всей акватории, где распространен *S. oualaniensis*. Ареал позднеспелой формы совпадает с видовым. Область распространения мелкой скороспелой формы более узка: скороспелые кальмары отсутствуют у восточной Африки, в Красном море, Аденском заливе, западной части Аравийского моря, в Южно-Китайском и северной части Филиппинского моря, у Японии, в восточной половине Тихого океана между Полинезией и Америкой, у Гаваев и, по-видимому, также на южной периферии ареала вида. Основная область распространения скороспелой формы — экваториальная зона Индийского океана, Бенгальский залив, Андаманское и австрало-азиатские моря и тропическая западная часть Тихого океана (главным образом, Микронезия, Меланезия и западная Полинезия). Этот ареал можно грубо очертить прямоугольником с границами, проходящими на западе по 55° в. д., на востоке по 175° з. д., на севере и юге — по $10-15^\circ$ с. и ю. ш. Это — наиболее теплая часть Индо-Вестпакифики, где поверхностная температура почти никогда не бывает ниже 27° С. В то же время, продуктивность основной части этого обширного региона средняя или низкая. Наиболее продуктивные части ареала *S. oualaniensis* — зоны мористее Сомалийского и Аравийского апвеллингов и районов подъема вод у западного побережья Центральной Америки, а также воды Куроисио. Они лежат за пределами ареала скороспелой формы и используются лишь позднеспелыми кальмарами.

Размеры скороспелых кальмаров при половом созревании, насколько можно судить при сравнении наших результатов с отрывочными данными Кларка (1966) и Филипповой (Filipova, 1968), одинаковы по всему ареалу этой формы. Позднеспелые кальмары Аденского залива и Аравийского моря созревают позже и достигают более крупных размеров, чем кальмары изученного нами района. В тропической западной Пацифике самцы этой формы созревают при длине мантии 12—13 см, самки при 20—24 см а в северо-западной части Индийского океана среди самцов размером до 15 см лишь 37% зрелые, среди самок размером 20—25 см — лишь 50%. Максимальные размеры самцов в сборах Г. В. Зуева 24,5 см, самок 30,5 см, соответственно на 8,5 и 6,5 см больше, чем в наших сборах. По Ю. А. Филипповой (1968), длина мантии позднеспелых самок в этом районе достигает даже 35 см. В восточной части Тихого океана самки *S. oualaniensis* достигают размера 27—30 см (Несис, 1973б; Wormuth, 1970). Напомню, что в исследованном районе самые крупные кальмары были встречены на его северной периферии, в зоне Куроисио. Таким образом, размеры позднеспелых кальмаров увеличиваются на периферии ареала, в наиболее холодных и одновременно самых продуктивных его частях.

Известно, что высокая температура ускоряет рост, развитие и созревание головоногих моллюсков (Boletzky, 1975; Borer, 1971; Mangold, Boletzky, 1973; Richard, 1966a, b и др.). Недостаточное питание также ускоряет созревание; голодающие кальмары и осьминоги созревают значительно раньше обычного (Mangold, Boucher-Rodoni, 1973; Rowe, Mangold, 1975). Таким образом, относительно низкая температура при обильном питании стимулирует крупные размеры и позднее созревание, высокая температура при недостаточном питании — раннее созревание при малых размерах.

Можно сделать вывод, что скороспелая и позднеспелая формы — внутривидовые группировки, выработавшиеся в эволюции как приспособ-

собление к наиболее полному использованию возможностей существования в ареале вида. Скороспелая форма — немигрирующая группировка, обитающая в самых теплых частях ареала. Позднеспелая группировка включает животных, нагуливающих в холодных, но богатых кормом периферийных районах и размножающихся в более теплых центральных частях ареала. В нагульных миграциях участвуют главным образом самки, созревающие позже самцов и при значительно больших размерах; молодь и мелкие самцы позднеспелой формы не совершают длительных миграций, их распространение накладывается на ареал скороспелой формы. Позднеспелая форма распадается на ряд популяций, разобщенных громадными расстояниями. Эти популяции генетически изолированы, как изолирована позднеспелая форма в целом от скороспелой, но, вероятно, обмен генами между популяциями в какой-то мере осуществляется, поддерживая генетическое единство вида. По-видимому, целесообразно рассматривать скороспелую группировку как суперпопуляцию, а позднеспелую — как комплекс суперпопуляций.

Вполне аналогична вышеописанной популяционная структура *S. pteropus* — атлантического викариата *S. oualaniensis*. У этого вида имеются мелкая быстро созревающая экваториальная популяция; частично симпатричная с ней межпассатная популяция, более крупная и позже созревающая; близкие к экваториальной популяции Карибского моря и Мексиканского залива; связанные с межпассатной периферические популяции, для которых характерны наиболее крупные размеры и позднее созревание. Особи экваториальной популяции не совершают крупных перемещений, тогда как у периферических и межпассатной популяций места нагула находятся вдалеке от нерестилищ, на окраинах ареала (Зуев, 1973; Зуев и др., 1976; Зуев, Шевченко, 1973; Несис, 1974, 1975). Существование двух или нескольких частично симпатрических популяций, различающихся временем и местами нереста, темпом роста и созревания, дальностью миграций, характерно для многих оммастрейд: *Todarodes pacificus* (Зуев, Несис, 1971; Шевцов, 1971; Hamabe, Shimizu, 1966 и мн. др.), *T. sagittatus*, *T. angolensis*, *Ommastrephes bartrami* (Зуев и др., 1976), *Nototodaros sloani sloani* (Kawakami et al., 1972—74), *Dosidicus gigas* (Несис, 1970). У *O. bartrami*, *D. gigas* и, по-видимому, *T. sagittatus* имеются две, у *T. pacificus* и *N. sloani sloani* — по крайней мере четыре группировки. У видов рода *Todarodes*, кроме мигрирующих, имеются «оседлые» группировки, особи которых не совершают больших миграций, у *Ommastrephes* и *Dosidicus* «оседлых» группировок, видимо, нет.

Спинной фотофор *S. oualaniensis* и *S. pteropus* развивается гораздо позже прочих фотофор, которые имеются уже у поздних личинок; у других *Ommastrephinae* все фотофоры развиваются на поздней личиночной стадии или стадии малька (наши наблюдения). Основная функция фотофоров кальмаров, по-видимому, — внутривидовое опознавание, особенно в период размножения. Это тем более относится к органам, которые развиваются только к периоду полового созревания, как например, брахиальные фотофоры самок некоторых крабид (Young, 1975). Естественно предполагать, что развитие таких органов контролируется теми же гормонами, что и процесс полового созревания. В то же время многие морфологические изменения в онтогенезе кальмаров происходят лишь по достижении животными определенного размера. Это — довольно обычное явление в животном мире. Например, у северной креветки *Pandalus borealis* (протерандрического гермафродита) переход от ювенильной стадии к стадии самца и от него — к самке происходит в разных районах в разном возрасте, но примерно при одном и том же размере (Rasmussen, 1953; Несис, Соболева, 1968).

Напрашивается предположение, что спинной фотофор *S. oualaniensis* развивается при постоянном, специфичном для вида размере — около 10 см, но только в том случае, если процесс полового созревания еще не начинался и половые органы находятся на I стадии развития. Это имеет место у позднеспелой формы. Кальмары скороспелой формы к моменту начала созревания еще не достигают размеров, при которых возможно образование этого фотофора, а когда они дорастают до 10 см, процесс полового развития у них идет полным ходом или даже заканчивается. Очевидно, выделение гормона, запускающего развитие фотофора, к этому времени уже прекратилось, и его формирование становится невозможным.

Связана ли редукция глазного фотофора у самых крупных кальмаров также с прекращением выделения какого-то гормона или, что вероятнее, с тем, что у крупных кальмаров окружающие глаз ткани становятся слишком толсты и плохо пропускают свет, так что фотофор делается ненужным, — сказать пока невозможно.

У *S. pteropus* спинной фотофор также формируется при определенном размере, но меньшем, чем у *S. oualaniensis* — 8—9 см (Зуев и др., 1975). В то же время наиболее скороспелые особи *S. pteropus* созревают примерно при тех же размерах, что позднеспелые *S. oualaniensis* в тропической западной части Тихого океана: самцы при длине мантии 12—15 см, самки — около 20 см (Зуев и др., 1976; Зуев, Шевченко, 1973; Несис, 1975), т. е., значительно позже, чем развивается спинной фотофор. Отсутствие у *S. pteropus* популяции, созревающей при столь малых размерах, как скороспелые *S. oualaniensis*, связано отчасти с более интенсивным ростом и более крупными размерами *S. pteropus* — максимальный размер этого вида вдвое больше, чем *S. oualaniensis*, длина мантии годовалых самок 30—35 см (Зуев, Шевченко, 1973), а отчасти с более низкой температурой воды, которая на большей части ареала вида снижается зимой до 25—20° С. В итоге среди *S. pteropus* не бывает особей без спинного фотофора.

ВЫВОДЫ

1. В ходе 50- и 57-го рейсов «Витязя» и 16-го рейса «Дмитрия Менделеева» кальмары *Sthenoteuthis oualaniensis* были встречены от района южнее о-ва Окинава (25°15' с. ш.) и восточнее о-вов Бонин (28° с. ш.) до морей Флорес, Банда, Новогвинейского и северной части Кораллового. Численность кальмаров везде невысока и связана со степенью трофности района.

2. В тропической западной части Тихого океана и прилегающих морях совместно обитают две формы вида: мелкая скороспелая и крупная позднеспелая. Ареал позднеспелой формы совпадает с ареалом вида, скороспелая форма обитает только в наиболее теплых районах центральной Индо-Вестпафийки, приблизительно от 55° в. д. до 175° з. д. между 10—15° с. и ю. ш.

3. Ранние личинки *S. oualaniensis* обитают на горизонтах 0—1000 м, преимущественно до 200 м, поздние — в эпипелагиали, молодь и взрослые особи по ночам поднимаются к поверхности.

4. В изученном районе самцы и самки скороспелой формы созревают при длине мантии 10 и 13 см соответственно, в возрасте приблизительно 7—8 и 8—9 месяцев, самцы и самки позднеспелой формы — при длине 12—13 и 20—24 см в возрасте приблизительно 8—10 и 12 месяцев. Максимальный размер самца и самки скороспелой формы в наших пробах 11 и 15 см, позднеспелой 16 и 24 см.

5. Среди неполовозрелых кальмаров обеих форм преобладают самцы, которые, по-видимому, погибают вскоре после спаривания. Крупные кальмары представлены только самками.

6. Кальмары скороспелой формы, по-видимому, «оседлы», позднеспелой — совершают протяженные нагульно-нерестовые миграции, уходя на откорм в более продуктивные районы, лежащие на периферии ареала вида. Размеры позднеспелых кальмаров на окраинах ареала больше, чем в центре.

7. Различия между скоро- и позднеспелыми кальмарами становятся заметны только с началом полового созревания. У позднеспелых кальмаров имеется крупный спинной фотофор; отсутствующий у скороспелых. Этот фотофор начинает развиваться при постоянном размере — около 10 см, когда позднеспелые кальмары находятся на I стадии зрелости, а скороспелые уже созрели или созревают. Высказано предположение, что фотофор развивается только в том случае, если к моменту достижения размера 10 см половое созревание еще не началось, в противном случае он не образуется.

8. Отмечены различия между обеими формами в очертаниях тела и строении гектокотилия у самцов, по-видимому, обусловленные различиями размеров. Глазные фотофоры сохраняются у скороспелых кальмаров на всю жизнь, у позднеспелых — редуцируются к моменту достижения половозрелости.

9. Основные пищевые объекты кальмаров обеих форм — миктофиды и собственная молодь, мелкие кальмары поедают также планктонных ракообразных.

ЛИТЕРАТУРА

- Зуев Г. В. 1971. Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана. Киев, «Наукова думка», 1—223.
- Зуев Г. В. 1973. Некоторые черты биологии и распределения кальмаров *Ommastrephes pteropus* в Карибском море.— Зоол. ж., т. 52, № 3, 180—184.
- Зуев Г. В., Несис К. Н. 1971. Кальмары (биология и промысел). М., «Пищевая промышленность», 1—360.
- Зуев Г. В., Несис К. Н., Нигматуллин Ч. М. 1975. Система и эволюция родов *Ommastrephes* и *Symplectoteuthis* (Cephalopoda, Ommastrephidae).— Зоол. ж., т. 54, № 10, 1468—1479.
- Зуев Г. В., Несис К. Н., Нигматуллин Ч. М. 1976. Распространение родов *Ommastrephes* d'Orbigny, 1835, *Sthenoteuthis* Verrill, 1880 и *Todarodes* Steenstrup, 1880 (Cephalopoda, Oegopsida) в Атлантическом океане.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., т. 81, № 4, 53—63.
- Зуев Г. В., Шевченко М. М. 1973. Биология и распространение океанического кальмара *Ommastrephes pteropus* (Steenstrup, 1955) в водах тропической Атлантики.— Гидробиол. ж., т. 9, № 6, 15—21.
- Несис К. Н. 1970. Биология перуанско-чилийского гигантского кальмара *Dosidicus gigas*.— Океанология, т. 10, № 1, 140—152.
- Несис К. Н. 1973а. Типы ареалов головоногих моллюсков северной Пацифики.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 91, 213—239.
- Несис К. Н. 1973б. Головоногие моллюски восточно-экваториальной и юго-восточной частей Тихого океана.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 94, 188—242.
- Несис К. Н. 1974. Океанические головоногие моллюски юго-западной Атлантики.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 98, 52—75.
- Несис К. Н. 1975. Головоногие моллюски Американского Средиземного моря.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 100, 259—288.
- Несис К. Н. 1976. Стимуляция биолюминесценции у головоногих моллюсков.— Океанология, т. 16, № 1, 150—154.
- Несис К. Н., Соболева М. С. 1968. Рост северной розовой креветки в проливе Скагеррак.— Матер. рыбохоз. исслед. Сев. бассейна, т. 12, 105—109.
- Филиппова Ю. А. 1974. О питании океанических кальмаров семейства *Ommastrephidae*.— Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. 99, 123—132.
- Шевцов Г. А. 1971. Биология и промысел тихоокеанского кальмара в Курьло-Хоккайдском районе.— «Моллюски. Пути, методы и итоги их изуч., сб. 4». Л., «Наука», 65—68.

- Adam W. 1960. Notes sur les Céphalopodes. XXIV.— Contribution à la connaissance de l'hectocotyle chez les Ommastrephidae.— Bull. Inst. roy. Sci. natur. Belgique, v. 36, N 19, 1—10.
- Boletzky S. V. 1975. Élevage de céphalopodes en aquarium.— Vie Milieu, v. 24, N. 2A (1974), 309—340.
- Borer K. T. 1971. Control of food intake in *Octopus briareus* Robson.— J. comp. Physiol. Psychol., v. 75, N. 2, 171—185.
- Clarke M. R. 1965. Large light organs on the dorsal surfaces of the squids *Ommastrephes pteropus*, «*Symplectoteuthis oualaniensis*» and «*Dosidicus gigas*».— Proc. Malacol. Soc. London, v. 36, N. 5, 319—321.
- Clarke M. R. 1966. A review of the systematics and ecology of oceanic squids.— Adv. mar. Biol., v. 4, 91—300.
- Filippova J. A. 1968. New data on the Cephalopoda of the Indian Ocean.— Proc. Symp. Mollusca, v. 1, 257—264.
- Hamabe M., Shimizu T. 1966. Ecological studies on the common squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup, mainly in the southwestern waters of the Japan Sea.— Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Labor., v. 16, 13—55.
- Herring P. J. 1964. New observations on the bioluminescence of echinoderms.— J. Zool., London, v. 172, N 3, 401—418.
- Kawakami T. et al. 1972—1974. A preliminary note on the ecology of the ommastrephid squid *Nototodaros sloani sloani* (Gray) in New Zealand waters, I—III. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., v. 70, 1—23 (1972), v. 76, 53—69 (1973), v. 79, 35—68 (1974).
- Mangold K., Boletzky S. V. 1973. New data on the reproductive biology and growth of *Octopus vulgaris*.— Marine Biol., v. 19, N. 1, 7—12.
- Mangold K., Boucher-Rodoni R. 1973. Rôle du jeûne dans l'induction de la maturation génitale chez les femelles d'*Eledone cirrosa* (Cephalopoda: Octopoda).— C. R. Acad. Sci. Paris, v. 276D, N. 13, 2007—2010.
- Pfeffer G. 1912. Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. Erg. Plankton-Exp. Humboldt Stift., Bd. 2, F. a., 1—815.
- Rasmussen B. 1953. On the geographical variation in growth and sexual development of the deep sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.).— Rept. Norw. Fish. Mar. Investig., v. 10, N. 3, 1—160.
- Richard A. 1966a. La température, facteur externe essentiel de croissance pour le céphalopode *Sepia officinalis* L.— C. R. Acad. Sci. Paris, v. 263D, N. 16, 1138—1141.
- Richard A. 1966b. Action de la température sur l'évolution génitale de *Sepia officinalis* L.— C. R. Acad. Sci. Paris, v. 263D, N. 25, 1998—2001.
- Roper C. F. E. 1963. Observations on bioluminescence in *Ommastrephes pteropus* (Steenstrup, 1855), with notes on its occurrence in the family Ommastrephidae (Mollusca: Cephalopoda).— Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., v. 13, N. 2, 343—353.
- Rowe V. L., Mangold K. 1975. The effect of starvation on sexual maturation in *Illex illecebrosus* (Lesueur) (Cephalopoda: Teuthoidea).— J. exp. mar. Biol. Ecol., v. 17, N. 2, 157—164.
- Wormuth J. H. 1970. Morphometry of two species of the squid family Ommastrephidae.— Veliger, v. 13, N. 2, 139—144.
- Young R. E. 1975. *Leachia pacifica* (Cephalopoda, Teuthoidea): spawning habitat and function of the brachial photophores.— Pacif. Sci., v. 29, N. 1, 19—25.

**POPULATION STRUCTURE
IN THE SQUID *STHENOTEUTHIS OUALANIENSIS*
(LESSON, 1830) (OMMASTREPHIDAE)
IN THE WESTERN TROPICAL PACIFIC**

K. N. Nesis

Summary

During the cruises 50 and 57 of the R/V «Vityaz» and 16 of the R/V «Dmitry Mendeleev» (1971 and 1975) the distribution and biology of the squid *Sthenoteuthis* (formerly *Symplectoteuthis*) *oualaniensis* has been studied in the Western tropical Pacific between Ryu-Kyus — Bonin Is. and New Guinea. *S. oualaniensis* is represented by two groups — a small early maturing (EM) group and a big lately maturing (LM) one. The males and females in the EM group mature at a mantle length of 10 and 13 cm respectively, in the LM group at 12—13 and 20—24 cm respectively. The range of the LM group equals the species' range, the sizes of LM squids increase approaching the periphery of the range. The range of EM group occupies only the central part of the species' range, between ca. 55° E

and 175° W and 10—15° N and S. Among immature squids in both groups males are predominating, all big squids are females. The duration of live in EM group is ca. 8—10 months, in LM females lives slightly more than 1 year. EM squids seem not to make great migrations, LM squids migrate to the feeding grounds in the productive areas and come back for spawning. LM squids differ from the EM ones by the presence of a big dorsal mantle photophore. This photophore develops at a constant mantle length of 10 cm but only in the case when at this moment the squid is still at the 1st stage of maturation; in EM squid it is absent. There are also been noted the differences between EM and LM squids in the form of the hectocolylus, the spermatophore size and the reduction of the eye photophores, it is possible that these differences are connected with the size differences. EM and LM must be two genetically different superpopulations of the same species. The main feeding objects of both groups are lanternfishes and squids, small squids feed also on planktonic crustaceans.