

УДК 594.5(269)

О РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ САМОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ АНТАРКТИЧЕСКИХ ГОЛОВОНОГИХ

Ч.М. Нигматуллин (АтлантНИРО)

ABOUT REPRODUCTIVE BIOLOGY OF FEMALES IN SOME SPECIES OF ANTARCTIC CEPHALOPODS

Ch.M. Nigmatullin (AtlantNIRO)

The paper describes ontogenetic development and maturation of oocyte stock, potential fecundity and characteristic features of reproductive strategies of Antarctic octopods (*Pareledone turqueti*, *P. charcoti*, *Adelieledone polymorpha*) and squids (*Moroteuthis knipovitchi*, *Psychroteuthis glacialis*, *Galiteuthis glacialis*, *Mesonychoteuthis hamiltoni*). All species analyzed had intermediate type (octopods) or frontal type (squids) of oocyte development, with synchronized development of the retail oocyte stock in period of protoplasmatic growth, and non-synchronous development during active vitellogenesis. Female fecundity varied from 92–190 oocytes (in some octopods) to 4–4.2 millions oocytes (in *M. hamiltoni*). All species have quasi-synchronous development of moderate or large eggs and probably intermittent spawning. This type of reproductive strategy in Antarctic cephalopods probably is determined by short Antarctic summer and the necessity to fit the spawning to the period of highest biological productivity.

За последние 30 лет в исследованиях биологии антарктических головоногих намечился прогресс, особенно в изучении их трофических связей, места и роли в экосистеме [обзоры: Clarke, 1980, 1985; Filippova, 2002; Collins, Rodhouse, 2006]. Однако эти исследования в отношении различных сторон биологии ведутся крайне неравномерно. Так, изучение репродуктивной биологии антарктических головоногих в эти годы практически не проводилось. По сути эти исследования находятся на начальном этапе [обзоры: Kuehl, 1988; Collins, Rodhouse, 2006].

Достаточно сказать, что имеющиеся сведения о плодовитости самок антарктических осьминогов [Kuehl, 1988] значительно занижены, поскольку были учтены лишь вителлогенные ооциты. Данные о плодовитости кальмаров имелись только для одной зрелой самки *Moroteuthis knipovitchi* длиной мантии 312 мм и массой яичника 19,1 г. Ее плодовитость была оценена в 60 тыс. [Clarke, 1980, p. 111]. Однако данные о минимальных размерах учитываемых ооцитов в этой работе отсутствуют, и поэтому степень корректности этой оценки не ясна.

Недавно была опубликована заметка о величине плодовитости и размерной структуре ооцитов в яичнике зрелой самки антарктического кальмара *Galiteuthis glacialis* [Laptikhovsky, Arkhipkin, 2003]. Однако ее результаты в сравнении с имеющимися аналогичными данными по этому виду [Nesis et al., 1998] вызывают вопросы, на которые ответа пока нет

В последнее десятилетие нами были проведены исследования основных репродуктивных характеристик семи видов антарктических головоногих (табл. 1, 2).

Эти исследования впервые позволили выявить особенности развития фонда ооцитов в онтогенезе, уровни плодовитости и сформулировать основные черты репродуктивной стратегии данных видов. Часть этих данных опубликована [Нигматуллин, 2004 а,б; Нигматуллин и др., 2001; Nesis et al., 1998; Nigmatullin, 2002, 2006; Nigmatullin, Piatkowski, 1997; Piatkowski et al., 1997], главным образом в тезисной форме. Ниже приведены основные результаты этих исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили репродуктивные системы 42 самок осьминогов (22 экз.) и кальмаров (20 экз.), собранных в 1968–2002 гг. (см. табл. 1, 2). Осьминоги были добыты из траловых уловов на шельфе о. Южная Георгия (см. табл. 1) в 2000–2002 гг. Исследованные незрелые, созревающие и выбойные кальмары были собраны из траловых уловов (см. табл. 2, виды 1–2), желудков кашалотов (см. табл. 2, вид 4) и с поверхности воды в полынье (см. табл. 2, вид 3) [Nesis et al., 1998] в атлантическом секторе Антарктики в 1968–2002 гг. Репродуктивные системы были зафиксированы в 6–8%-ном растворе формалина на морской воде. Все приведенные ниже промеры получены на фиксированном материале.

У исследованных самок измерялась длина магии (ДМ) и определялись пол и стадии зрелости. Стадии зрелости репродуктивной системы определяли по упрощенному варианту шкалы [Nigmatullin, 1989], которая включала незрелых (I–II стадии), созревающих (III–IV), зрелых (V), перестовых (VI) и выбойных (VII) самок.

Для определения размерной и фазовой структуры ооцитов и уровня плодовитости у осьминогов промерялись и подсчитывались все имеющиеся в яичнике ооциты с определением их размеров (большой диаметр) и фазы развития. У кальмаров эти промеры, подсчеты и определения выполнялись на ооцитах из трех навесок, взятых из разных частей яичника – передней, средней и задней. Наличие самых мелких ооцитов (0,05–0,1 мм) в яичниках кальмаров контролировали на гистологических срезах яичников. Размеры навесок яичников в зависимости от стадии зрелости самок и размеров ооцитов колебались от 10–25 мг для незрелых самок и до 25–80 мг у созревающих. Для созревающей самки *P. glacialis* использовали навески массой 175–240 мг.

У кальмаров для определения размерной структуры ооцитов промеряли от 50–100 до 200–750 ооцитов в зависимости от диапазона их размеров у данной самки. Протоплазматические ооциты I и II фаз развития имели самую различную форму (чаще округлую), и у них измеряли случайный диаметр. Форма ооцитов III фазы развития и вителлогенных была, как правило, овальная и у них измеряли больший диаметр.

Выделялись следующие фазы развития ооцитов [Nigmatullin et al., 1995]: 1) протоплазматические с простым фолликулом и видимым ядром (I и II фазы); 2) протоплазматические с формирующимся сложным фолликулом, то есть находящиеся в процессе образования выпячиваний (складок) фолликулярного эпителия в ооплазму (III фаза); 3) вителлогенные (в фазе трофоплазматического роста (IV фаза) и 4) зрелые яйца. Последние подразделялись на две группы: а) яйца, находящиеся в яичнике внутри фолликулярного эпителия (V фаза); б) овулировавшие яйца (вышедшие из фолликулярной оболочки) в полость яичника (VI фаза).

Уникальная черта оогенеза головоногих – образование глубоких складок фолликулярного эпителия, позволяющих значительно увеличить площадь его контакта с ооплазмой. Складчатость фолликулярного эпителия у кальмаров характеризуется наличием продольных и поперечных складок. Поэтому изучение количественных ее аспектов у них крайне затруднено. Для осьминогов характерен наиболее простой тип выпячивания фолликулярного эпителия с абсолютным преобладаани-

ем продольных складок [Нигматуллин и др., 2001]. Поэтому на поперечных срезах через середину вителлогенных (середина 4-й фазы) ооцитов *Adeliele-done polymorpha* было определено количество фолликулярных складок (табл. 3) и глубина их впячивания.

Изучение ооцитов проводили под увеличением $\times 16$ и $\times 40$. Контроль за размерами самых мелких ооцитов на гистологических срезах яичников *P. glacialis*, *M. knipovitchi* и *M. hamiltoni* показал, что данные увеличения давали вполне корректные результаты о размерной структуре ооцитов: ооциты меньше зарегистрированных при исследовании под увеличением $\times 40$ отсутствовали на срезах при их просмотре под увеличением $\times 360$.

Под развитием яичника понимается характер (степень синхронности или асинхронности) процессов роста и созревания в онтогенезе всей совокупности ооцитов, имеющих в яичнике этих моноциклических животных [Nigmatullin, 2002; Нигматуллин, 2004б].

Величина индивидуальной потенциальной плодовитости (ПП) определялась как сумма всех ооцитов размером $>0,05$ мм, имеющих в яичнике и яйцеводных трубках или яйцеводах. В связи с этим следует подчеркнуть, что уровень потенциальной плодовитости формируется и хорошо учитывается уже у незрелых самок на I–II стадиях зрелости, далее ее пополнения не происходит [Нигматуллин, 2004б].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Осьминоги

Величины потенциальной плодовитости у изученных осьминогов были в пределах 92–190 ооцитов (см. табл. 1). Принципиальных различий в характере развития яичника и фолликулярного эпителия ооцитов у исследованных осьминогов не обнаружено.

Таблица 1. Данные о материале и величинах потенциальной плодовитости (ПП) антарктических осьминогов

Table 1. Number of studies specimens and and potential fecundity (ПП) in Antarctic octopods

Вид осьминога	Количество, экз.	ДМ, мм	Стадия зрелости	ПП
<i>Pareledone turqueti</i>	2	43–61	II	92–130
<i>Pareledone charcoti</i>	2	55–56	II	107–139
<i>Adeliele-done polymorpha</i>	18	28–92	II–V	98–190

Pareledone turqueti (Joubin, 1905) (см. табл. 1). Размеры ооцитов мелкой самки 0,5–2,5 мм. Наиболее продвинутые ооциты – протоплазматические в фазе формирования сложного фолликула. По численности они доминировали и составляли 92,4% ПП. У более крупной самки размеры ооцитов колебались в пределах 0,15–6,1 мм (моды 1–2 и 5–6 мм). Ооциты длиной до 4–5 мм были протоплазматическими, а длиной 5–6 мм – на начальных этапах фазы вителлогенеза. Количество последних составляло 23% ПП, то есть эта самка (ДМ 61 мм) находилась на первых этапах формирования расходного фонда ооцитов.

Pareledone charcoti (Joubin, 1905) (см. табл. 1). У обеих самок размеры ооцитов были в пределах 0,5–3,7 мм с модальными группами 1–3 мм. Наиболее продвинутые ооциты были представлены протоплазматическими с формирующимся сложным фолликулом. Они составляли 60–64,8% ПП.

Adeliele-done polymorpha (Robson 1932) (см. табл. 1; рис. 1). Величина ПП не связана с ДМ и стадией зрелости: у незрелых самок она колебалась в пределах

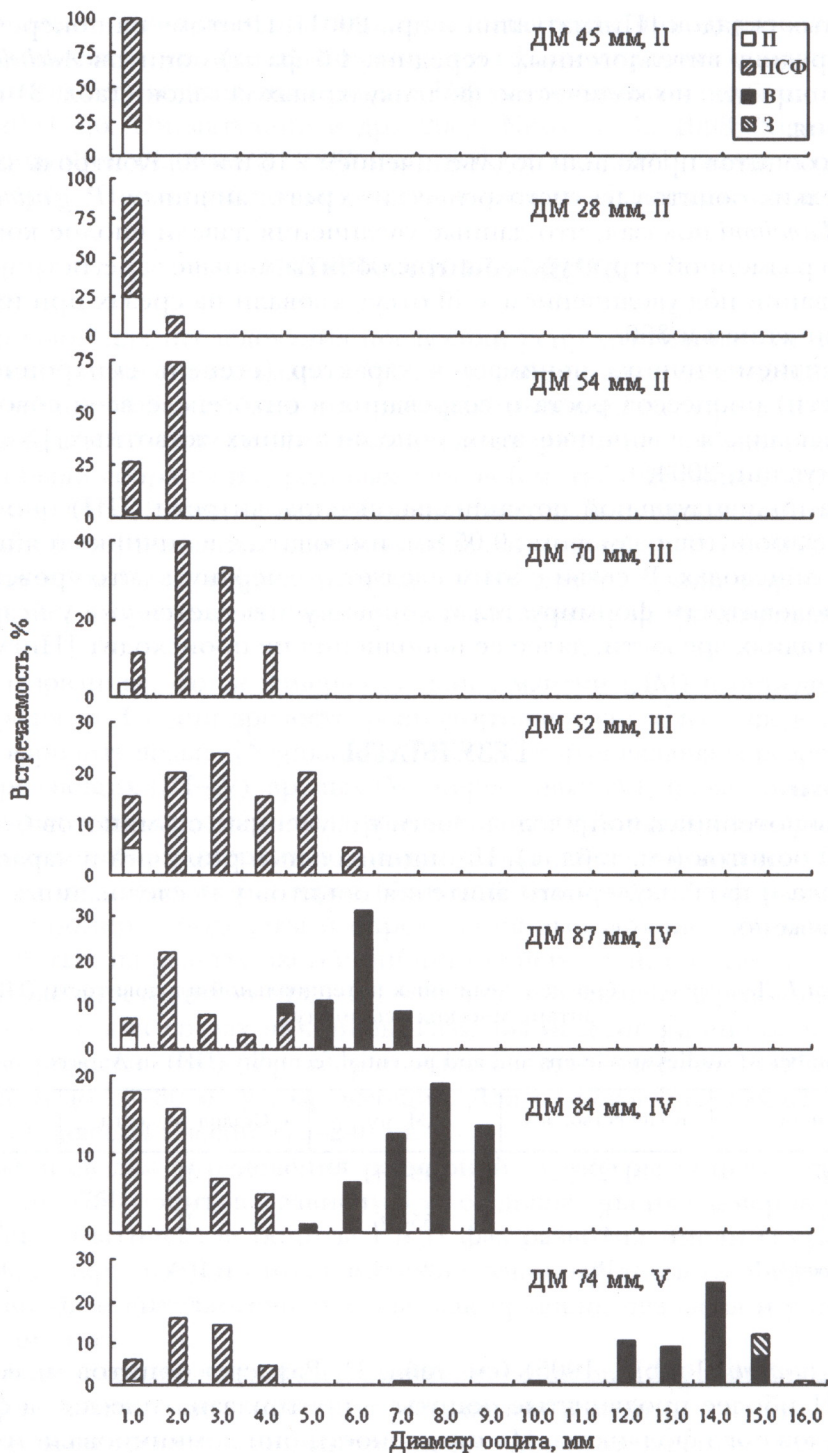


Рис. 1. Динамика размерно-фазовой структуры ооцитов *Adelieledone polymorpha* в онтогенезе. П – протоплазматические ооциты; ПСФ – протоплазматические ооциты в фазе формирования сложного фолликула; В – вителлогенные ооциты; З – зрелые ооциты; II–V – стадии зрелости

Figure 1. Changes of size-phase composition of oocytes in *Adelieledone polymorpha* during ontogeny. П – protoplasmic oocytes; ПСФ – protoplasmic oocytes in the stage of complex follicle; В – vitellogenic oocytes; З – mature oocytes; II–V – maturity stages

98–175 (средняя 144), у созревающих – 119–190 (153) и у зрелой составляла 147 (1,2 ооцитов/г). У самой мелкой самки (ДМ 28 мм) величина ПП была 186, а у наиболее крупной (ДМ 92 мм) – 151. По-видимому, диапазон ДМ зрелых самок достаточно узок и связь ПП с размерами тела отсутствует. Аналогичное явление бы-

ло отмечено у холодноводных средне- и крупнояйцовых осьминогов *Bentoctopus* и *Bathypolyopus* из Берингова моря [Nigmatullin, 1997].

Для изучения характера развития фолликулярного эпителия изученные ооциты были разделены на 8 групп, которые соответствуют фазам развития. Ооциты I фазы развития имели размеры 0,4–0,6 мм, а II фазы — 0,5–1,0 мм. У них фолликулярные складки отсутствовали. Ооциты подфазы III–I размерами 0,8–5,0 мм имели по 8–16 неглубоких фолликулярных складок. Ооциты III–II подфазы размерами 3,5–5,5 мм имели по 12–15 фолликулярных складок разной глубины проникновения (до 50% диаметра ооцита). В IV вителлогенной фазе по размерам ооцитов и соответственно по количеству аккумулированного желтка выделяются три подфазы. В подфазах IV–I (размеры 4,9–6,0 мм) и IV–II (5,5–12,0 мм) ооциты имели по 12–15 складок. В IV–III подфазе, завершающей вителлогенез (12,0–15,5 мм), в ооцитах было отмечено 6–14 складок. На завершающем этапе оогенеза в V фазе развития (зрелые ооциты еще «одетые» фолликулярным эпителием) ооциты имели размеры в пределах 13,0–16,0 мм.

Следовательно, формирование сложного фолликула у *A. polymorpha* начинается при длине ооцитов около 0,8–1,0 мм и заканчивается при достижении размеров около 5–6 мм, когда начинается собственно вителлогенез. Это увеличение длины ооцитов примерно в 4–6 раз происходит лишь за счет внедрения 12–16 складок фолликулярного эпителия внутрь ооцита, они почти полностью заполняют его полость [Нигматуллин и др., 2001]. В процессе вителлогенеза по мере накопления желтка в ооцитах количество и глубина проникновения складок в оплазму постепенно уменьшается. Происходит «изгнание» складок из внутреннего объема ооцита на его увеличивающуюся по площади поверхность. На завершающем этапе оогенеза у ооцитов длиной более 14,5–15 мм фолликулярные складки отсутствовали.

Несколько зрелых ооцитов (V фаза развития) размером 15,2–15,6×7,8–8 мм были близки к овуляции. По-видимому, зрелые овулировавшие яйца этого вида имеют размеры около 15 мм. Судя по данным С. Куэл [Kuehl, 1988], размеры зрелых яиц у *P. charcoti* и *P. turqueti* крупнее — около 19–20 мм.

В яичниках всех незрелых (II и III стадии зрелости) *A. polymorpha* (ДМ 28–70 мм) были обнаружены только протоплазматические ооциты, включая таковые в фазе формирования фолликулярных складок (см. рис. 1). Их размеры были 0,1–5,5 мм с хорошо выраженной одной модальной группой, которая по мере увеличения ДМ самок изменялась от 0,5–0,8 до 1–3 мм. При этом также увеличивались минимальные размеры ооцитов и количество ооцитов в фазе формирования сложного фолликула. У наименее зрелой самки (ДМ 45 мм) размеры ооцитов были 0,2–1,0 мм (мода 0,5–1,0 мм), а у самки с ДМ 52 мм, наиболее продвинутой в созревании — 0,5–5,5 мм (мода 1,5–3,5 мм) (см. рис. 1).

У созревающих самок с ДМ 84–92 мм на стадии IV размеры ооцитов были 0,5–10,0 мм. Наряду с протоплазматическими ооцитами в заметных количествах присутствовали и вителлогенные (5–10 мм). Их численность составляла 53–56% ПП. Размерная кривая ооцитов — единая без каких-либо разрывов, но с хорошо выраженными двумя модами (см. рис. 1). У двух созревающих самок (ДМ 84 и 87 мм) были две модальные группы ооцитов размером 1–3 и 6–8 мм, а у крупной самки с ДМ 92 мм — три модальных группы — 1–2, 5–6 и 8–10 мм.

У зрелой самки (ДМ 74 мм) диапазон размеров ооцитов очень широк и находился в пределах 0,6–15,6 мм. При этом две группы — протоплазматические (0,6–3,7 мм) и вителлогенные (6,7 и 10–15,6 мм) ооциты были хорошо обособлены (см. рис. 1). Вителлогенные ооциты составляли 53% ПП. Среди них представители модальной группы 12–15 мм составляли 40,8% ПП.

Аномальные особи. Следует особо отметить, что в нашем материале были обнаружены аномальные осьминоги, без репродуктивной системы. У 5 экз. осьми-

погов (*Pareledone turqueti* ДМ 45 мм, *P.charcoti* ДМ 56 мм и *Adelieledone polymorpha* ДМ 29, 45 и 52 мм) при отсутствии гектокотилия не удалось обнаружить каких-либо признаков репродуктивных систем. При этом все соматические органы у них были в нормальном состоянии.

Кальмары

Были изучены репродуктивные характеристики четырех видов антарктических кальмаров (табл. 2). Величины их ПП варьировали в широких пределах — от 8,2 тыс. до 4,2 млн. ооцитов. Наблюдалось принципиальное сходство в характере развития яичников у этих видов.

Таблица 2. Данные об исследованном материале и величинах потенциальной плодовитости (ПП) антарктических кальмаров

Table 2. Number of studied specimens and potential fecundity (ПП) in Antarctic squids

Вид кальмара	Количество, экз.	ДМ, мм	Стадии зрелости	ПП, × 1000
Onychoteuthidae				
<i>Moroteuthis knipovitchi</i>	5	200–350	II–IV	60–100
Psychroteuthidae				
<i>Psychroteuthis glacialis</i>	9	130–315	II–III	8,2–15,6
Cranchiidae				
<i>Galiteuthis glacialis</i>	2	420–475	VII	40–80
<i>Mesonychoteuthis hamilloni</i>	4	1780–2350	II–III	4000–4200

Moroteuthis knipovitchi Filippova, 1972 (см. табл. 2). Значения ПП были в узких пределах между 90 и 100 тыс. ооцитов. У незрелых самок с ДМ 200–256 мм в яичниках были обнаружены только протоплазматические ооциты размером 0,3–0,45 мм. Ооциты размером менее 0,3 мм у этих самок отсутствовали.

У созревающей самки с ДМ 350 мм длина ооцитов (большой диаметр) была в пределах 0,7–1,2 мм с ярко выраженной модальной размерной группой 1,0–1,1 мм (94,1% ПП). Среди них было небольшое количество протоплазматических ооцитов в фазе формирования сложного фолликула (3,9%) размером 0,7–0,8 мм. Абсолютно доминировали (96,1%) вителлогенные ооциты размером 1,0–1,2 мм с модой 1,0–1,1 мм (98%). Наиболее крупные ооциты имели размер 1,2×0,7–0,8 мм. Ооциты размером менее 0,7 мм у этой самки не обнаружены и при гистологическом исследовании.

Psychroteuthis glacialis Thiele, 1920 (см. табл. 2; рис. 2). Величины ПП были 10,7–15,6 тыс. ооцитов. В яичниках незрелых самок с ДМ 130–210 мм присутствовали только протоплазматические ооциты размером 0,15–0,7 мм. Диапазон их размеров у каждой самки был очень узкий и включал представителей двух-трех и редко четырех размерных групп. Но в последнем случае численность крайних групп была весьма низка (см. рис. 2, ДМ 182 мм). При этом с увеличением размера самки увеличивались и минимальные, модальные и максимальные размеры ооцитов, и увеличивался диапазон размеров отсутствующих ооцитов мелких размерных групп. Развитие всего фонда ооцитов происходило почти синхронно (см. рис. 2, ДМ 130–210 мм).

В яичнике созревающей самки с ДМ 315 мм количество размерных групп ооцитов резко увеличивается до девяти при их длине 0,9–1,8 мм с довольно широкой модальной группой 1,2–1,6 мм (75,3%). Треть ооцитов (31,7%) были протоплазматическими на самых последних этапах формирования сложного фолликула (III фаза развития). Их размеры были 0,9–1,2 мм с модой 1,2 мм (см. рис. 2).

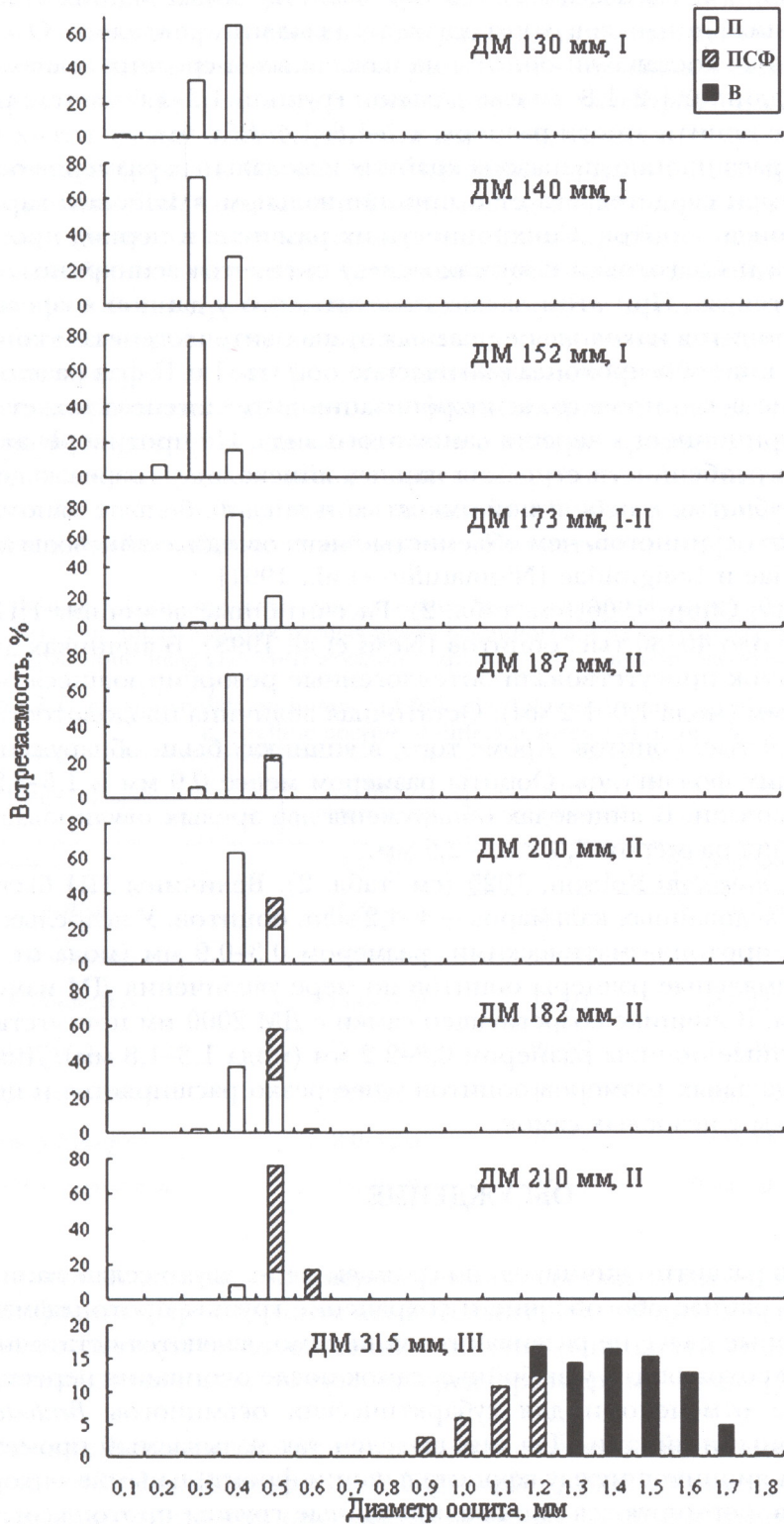


Рис. 2. Динамика размерно-фазовой структуры ооцитов *Psychroteuthis glacialis* в онтогенезе. П – протоплазматические ооциты, ПСФ – протоплазматические в фазе формирования сложного фолликула, В – вителлогенные; I-III – стадии зрелости

Figure 2. Changes of size-phase composition of oocytes in *Psychroteuthis glacialis* during ontogeny. П – protoplasmic oocytes; ПСФ – protoplasmic oocytes in the stage of complex follicle; В – vitellogenic oocytes; I-III – maturity stages

Часть из них длиной 1,0–1,2 мм, возможно, были на самых ранних этапах вителлогенеза, но явных признаков откладки желтка выявить не удалось. Основную массу в этом яичнике составляли ооциты на начальных и средних этапах вителлогенеза (68,3%) длиной 1,2–1,8 мм с модальной группой 1,3–1,6 мм (см. рис. 2). Наиболее крупные ооциты имели размеры 1,7–1,8×1,4–1,55 мм.

Значительное расширение диапазона крайних и модальных размеров ооцитов у созревающей самки свидетельствует о принципиальном изменении характера развития всего фонда ооцитов. Синхронность их развития в период протоплазматического роста и подготовки к вителлогенезу сменяется асинхронизацией в процессе вителлогенеза. При этом важно отметить, что у данной созревающей самки весь запас ооцитов находился на разных этапах вителлогенеза и конечном этапе подготовки к нему, а протоплазматические ооциты I и II фаз развития отсутствовали. Кроме всего прочего, асинхронизация вителлогенеза может свидетельствовать о порционности нереста самок этого вида. Не противоречат этому предположению и особенности строения парных яйцеводов у созревающей самки. Они узкие, трубчатые с небольшой емкостью и внешне больше напоминают яйцеводные трубки осьминогов, чем объемистые мешковидные яйцеводы кальмаров *Ommastrephidae* и *Loliginidae* [Nigmatullin et al., 1991].

Galiteuthis glacialis Chun, 1906 (см. табл. 2). Рассчитанные величины ПП находятся на уровне около 40–80 тыс. ооцитов [Nesis et al. 1998]. В яичниках двух отнерестившихся самок присутствовали вителлогенные резорбирующиеся ооциты размером 0,9–1,4 мм (мода 1,0–1,2 мм). Остаточная величина плодовитости была на уровне 10,6–20,9 тыс. ооцитов. Кроме того, в яичниках были обнаружены 2,1–3,4 тыс. запустевших фолликулов. Ооциты размером менее 0,9 мм и 1,5–3,2 мм в яичниках отсутствовали. В яйцеводах обнаружены два зрелых овулировавших и не выметанных яйца размером 3,3 × 2,4–2,5 мм.

Mesonychoteuthis hamiltoni Robson, 1925 (см. табл. 2). Величины ПП были наибольшими для исследованных кальмаров – 4–4,2 млн. ооцитов. У незрелых самок все ооциты были протоплазматическими, размером 0,3–0,9 мм (мода от 0,4 до 0,7–0,8 мм). Минимальные размеры ооцитов по мере увеличения ДМ изменяются от 0,3 до 0,5 мм. В яичнике созревающей самки с ДМ 2000 мм присутствовали только вителлогенные ооциты размером 0,8–2,2 мм (мода 1,3–1,8 мм). Диапазон предельных и модальных размеров ооцитов у нее резко расширяется и почти в 3–6 раз больше, чем у незрелых самок.

ОБСУЖДЕНИЕ

Осьминоги

Важная черта в развитии яичников, по крайней мере, двух исследованных видов осьминогов – раннее обособление и сохранение группы протоплазматических ооцитов, которые далее не развиваются и, видимо, являются остаточной частью ПП, которая сохраняется у выборных самок после окончания нереста. Аналогичное явление отмечено и для субарктических осьминогов *Bentoctopus* и *Bathypolypus* с крупными яйцами. Для них выделен так называемый промежуточный тип развития яичников между афронтальным и фронтальным: в онтогенезе у этих осьминогов формируются две изолированные группы протоплазматических и вителлогенных ооцитов с выраженным хиатусом между ними [Nigmatullin, 1997, 2002].

Развитие расходной группы ооцитов у всех изученных осьминогов происходит квазисинхронно. У созревающих и зрелых самок всегда имеются две в той или иной степени обособленных размерно-фазовых групп ооцитов (см. рис. 1). Первая состоит из мелких протоплазматических ооцитов, вторая – из более крупных вителлогенных. Все ооциты расходного фонда, по-видимому, вовлекаются в процесс вителлогенеза в относительно короткий промежуток времени. При

этом происходит некоторая асинхронизация развития ооцитов, обусловленная очень высокими энергетическими затратами организма самки на текущий рутинный обмен и одновременно на генеративный – откладка желтка при формировании достаточно крупных яиц. У зрелой самки *A. polymorpha* (ДМ 74 мм) хорошо выражен хиатус между этими группами ооцитов, то есть их судьба «определилась» окончательно (рис. 1). Вторая вителлогенная группа ооцитов составляет до 50-70% величины ПП. Она, по всей видимости, является расходным фондом ооцитов, реализующимся в процессе нереста. Однако, для окончательного суждения об этом необходимо изучение яичников нерестовых и выбойных самок с определением количества протоплазматических ооцитов остаточного фонда. Если оно будет на том же уровне, что и у созревающих и зрелых самок, то можно будет считать величину расходного фонда ооцитов равной 50-60% ПП.

Степень развития складчатости фолликулярного эпителия у исследованной *A. polymorpha* характерна для осьминогов с яйцами среднего размера: у них количество складок в ооцитах, находящихся на среднем этапе вителлогенеза, было в пределах 10–15 (табл. 3). У видов с мелкими яйцами их количество минимальное, а у крупнояйцовых видов – наибольшее [Нигматуллин и др., 2001].

Таблица 3. Сравнительные данные о количестве складок фолликулярного эпителия в вителлогенных ооцитах разных видов осьминогов и их некоторых репродуктивных характеристиках [По Нигматуллин и др., 2001, и неопубликованным материалам]

Table 2. Comparative data on number of follicular folds and some reproductive characteristics in vitelline oocytes of different species of octopods

Вид осьминога	Длина ооцитов, мм	Количество складок, шт.	Потенциальная плодовитость	Длина зрелых яиц, мм/% ДМ
<i>Octopus vulgaris</i>	3,7–4,4	4–5	200000–550000	2,2/1–2
<i>Enteroctopus dofleini</i>	15,5–17,0	6–8	30000–70000	6,0/1–2
<i>Bathypolypus salebrosus</i>	12,2–14,0	14–18	150–323	15,0/16–25
<i>Paroctopus conispadicus</i>	15,0–16,0	14–21	642–1153	15,0/6–9
<i>Benthoctopus</i> sp. A	15,0–16,0	25–27	109–236	29,0/20–25
<i>Benthoctopus januarii</i>	21,0–25,0	17–23	450–500	25,0/20–23
<i>Adelieleidone polymorpha</i>	8,0–12,0	10–15	98–190	15,0/17–20
<i>Opisthoteuthis californiana</i>	7,6–10,9	23–27	2500–3800	9,5/5–10

Полученные данные о размерно-фазовом составе ооцитов и характере складчатости фолликулярного эпителия вителлогенных ооцитов осьминога *A. polymorpha* вполне соответствуют сведениям об этих репродуктивных характеристиках для других осьминогов, имеющих среднеразмерные яйца [Nigmatullin, 1997, 2002].

Размеры зрелых яиц инцирратных осьминогов находятся в пределах 0,7–37 мм [Mangold, 1989; Laptikhovsky, 1998; Nigmatullin, 2002]. У исследованных нами антарктических осьминогов они размером около 15–20 мм, то есть среднеразмерные, и даже близки к нижнему пределу крупноразмерных яиц осьминогов. В соответствии с этим уровень ПП исследованных видов был сходен и колебался от 92 до 190 ооцитов. Эти величины характерны для самых низкоплодовитых осьминогов с крупными размерами зрелых яиц [Laptikhovsky, 1998; Nigmatullin, 2002]. Их низкий уровень плодовитости обусловлен двумя факторами: установкой на развитие относительно крупных яиц (17–20% ДМ зрелых самок) и мелкими размерами самих самок этих осьминогов. Уровень ПП тем выше, чем мельче яйца и крупнее зрелые самки [Mangold, 1989; Nigmatullin, 2002].

Следовательно, для изученных антарктических осьминогов характерны промежуточный тип развития яичников с фронтальным развитием [Nigmatullin, 2002] расходного фонда ооцитов и низкие величины плодовитости с установкой на квазисинхронное формирование среднеразмерных яиц размером около 15–20 мм.

Кальмары

Для всех исследованных кальмаров характерно синхронное фронтальное развитие всего запаса ооцитов в период их протоплазматического роста. Поэтому в яичниках этих самок отсутствуют представители самых младших групп ооцитов. Количество этих отсутствующих групп увеличивается по мере созревания: у изученных созревающих и выбойных самок протоплазматические ооциты отсутствовали вовсе. В процесс вителлогенеза все ооциты, составляющие ПП, вовлекаются почти одновременно, вернее, в короткие сроки. При этом происходит некоторая асинхронизация развития ооцитов, по-видимому, обусловленная крайне высокими энергетическими затратами организма самки на одновременное формирование желтка в крупных ооцитах всего фонда ПП.

Таким образом, для всех исследованных видов антарктических кальмаров характерен фронтальный тип развития яичника. Судя по отрывочным данным, он также присущ субарктическо-арктическому гонатидному кальмару *Gonatus fabricii* [Kristensen, 1983], умеренноводной крапхиде *Teuhowenia megalops* [Muus, 1956], тропическо-субтропической онихотевтиде *Onychoteuthis banksi* [Arkhipkin, Nigmatullin, 1997] и видам рода *Histioteuthis* из субтропических и умеренных вод [Lartikhovskiy, 2001]. Для этих представителей гонатид, крапхид, онихотевтид и хистиотевтид характерны гетеротопные жизненные циклы. Нагул молоди происходит в эпипелагиали, с началом созревания эти кальмары мигрируют на большие глубины и в той или иной степени изменяют свой морфологический и экологический облик. Это проявляется в изменении формы тела, дегенерации части мышечных тканей и прекращении активного питания [Nesis, 1985; Arkhipkin, Nigmatullin, 1997]. Созревание ооцитов происходит за счет энергии накопленной в эпипелагиали и запасенной в теле (печени, мантии и т.п.).

Для подавляющего большинства исследованных в этом отношении кальмаров характерен афронтальный тип развития яичника. При этом в процессе протоплазматического роста и вителлогенеза до конца нереста общий запас ооцитов развивается асинхронно и ооциты практически всех размерных групп и фаз развития (характерных для данной стадии зрелости) присутствуют в яичниках. У большинства представителей этой группы головоногих с мелкими зрелыми яйцами ооциты младших размерных групп доминируют по численности до конца оптогенеза или же у некоторых кальмаров с крупными зрелыми яйцами (*Beryteuthis magister*, Gonatidae) они присутствуют в конце жизни в относительно небольших количествах [Нигматуллин и др., 1996]. Этот тип развития яичников присущ прибрежным и океаническим кальмарам Ommastrephidae, океаническим Thysanoteuthidae, Enoploteuthidae и склоновому гонатидному кальмару *Beryteuthis magister* [обзоры: Nigmatullin, Piatkowski, 1997; Nigmatullin, 2002]. Они представляют почти все основные таксономические и морфо-экологические группы колеоид и обитают почти во всех типах экосистем Мирового океана (кроме арктической и антарктической). Можно предположить, что афронтальный тип развития яичника является исходным, примитивным типом для колеоидей.

Таким образом, фронтальный тип присущ двум группам кальмаров — чисто приполярным антарктическим и арктическим видам и тропическо-умеренноводным глубоководным видам с эпипелагической молодью и глубоководными взрослыми стадиями самок. Общим для них является синхронное развитие всего запаса ооцитов в период протоплазматического роста, асинхронизация их развития в период интенсивного вителлогенеза, формирование среднеразмерных и крупных яиц и относительно короткий порционный нерест.

Зрелые яйца исследованных антарктических кальмаров – средне- и крупноразмерные (по крайней мере, более 2–3 мм), что естественно для обитателей этой высокоширотной зоны Мирового океана. В соответствии с этим уровень ПП исследованных видов певелик: низкий (10–16 тыс.) и средний (около 100 тыс.) [Nigmatullin, 2002]. И лишь величина ПП у *M. hamiltoni* (4–4,2 млн.) относительно высока, но лишь за счет гигантских размеров тела. При этом максимальные значения ПП для кальмаров находятся на уровне 20–35 млн. [Nigmatullin, 2002].

Таким образом, для репродуктивной стратегии исследованных антарктических кальмаров характерны фронтальный тип развития яичников с синхронным развитием всего запаса ооцитов в период протоплазматического роста и асинхронизацией их развития в период интенсивного вителлогенеза, относительно невысокие величины плодовитости с установкой на квазисинхронное формирование среднеразмерных и крупных яиц размером более 2–4 мм и, по-видимому, относительно непродолжительный порционный нерест.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общими для изученных антарктических головоногих являются промежуточный (осьминоги) и фронтальный (кальмары) типы развития яичников с синхронным развитием расходного запаса ооцитов в период протоплазматического роста, асинхронизацией их развития в период интенсивного вителлогенеза, формирование среднеразмерных и крупных яиц. Такой тип репродуктивной стратегии, по-видимому, эволюционно вторичен и формировался из исходного асинхронного типа развития яичника неоднократно в разных филогенетических линиях головоногих, если возникала необходимость резкого ограничения продолжительности нереста [Nigmatullin, 2002]. В случае полярных головоногих это могло быть обусловлено сезонным «ограничителем»: единственным коротким летним периодом максимума биологической продуктивности и необходимости «пригонки» к нему всего комплекса репродуктивных адаптаций (узкое средовое «окно»).

В этом отношении важно отметить, что аналогичные репродуктивные адаптации, вплоть до синхронизации развития расходного фонда ооцитов, обнаружены и у антарктических рыб и донных беспозвоночных [обзоры: Лисовенко, 1987; Kock, 1992; Pearse et al., 1991; Clarke, 1992].

Выражаю признательность Несису К.Н., Родхаузу П. (Rodhouse P.), Пиатковски У. (Piatkowski U.), Алексееву Ф.Е., Алексеевой Е.И., Лапгиховскому В.В., Филипповой Ю.А. и Буруковскому Р.Н. за консультации и обсуждение результатов и Якушеву М.Р. – за помощь при подготовке рисунков. Особая признательность Сибиной Т.А., Лапгиховскому В.В., Кирилловой О.П., Чайковской Е.С. за большую техническую помощь; Алексеевой Е.И. – за изготовление гистологических срезов яичников; Пиатковски У., Вовку А.Н., Юхову В.Л. и Фетисову А.А. за сбор материала в полевых условиях; Филипповой Ю.А. – за передачу нескольких гонад кальмаров для обработки.

ЛИТЕРАТУРА

Лисовенко Л.А. 1987. Репродуктивная биология антарктических рыб в связи с условиями их обитания // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики / О.А. Скарлато, А.П. Алексеев, Т.Г. Любимова (ред.). М: Наука. С: 337–357.

Нigmatullin Ч.М. 2004а. Характер развития яичников, плодовитость и репродуктивная стратегия антарктических кальмаров. Эволюция морских и наземных экосистем в перигляциальных зонах // Тезисы докладов международной конференции (г. Ростов-на-Дону, 6–8 сентября 2004 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во ООО «ЦВВР». С. 101–105.

Нигматуллин Ч.М. 2004б. Основные черты репродуктивной биологии самок колеоидных головоногих моллюсков на индивидуальном уровне // Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов: Тезисы докладов международного научного семинара (Мурманск, 2–4 ноября 2004 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. С. 82–85.

Нигматуллин Ч.М. 2004в. Характер развития ооцитов и плодовитость антарктических осьминогов // Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов». Тезисы докладов международного научного семинара (Мурманск, 2–4 ноября 2004 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. С. 86–89.

Нигматуллин Ч.М., Александров С.А., Дмитриева О.А., Яременко О.В. 2001. Количественная характеристика развития фолликулярного эпителия в ооцитах осьминогов в связи с их экологией // VIII съезд Гидробиологического общества РАН (16–23 сентября 2001 г., Калининград). Тезисы докладов. Т. 1. Калининград. С. 61–62.

Нигматуллин Ч.М., Лаптиховский В.В., Сабиров Р.М. 1996. Репродуктивная биология командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 101–124.

Arkhipkin A.I., Nigmatullin Ch.M. 1997. Ecology of the oceanic squid *Onychoteuthis banksi* and the relationships between the genera *Onychoteuthis* and *Chaunoteuthis* (Cephalopoda: Onychoteuthidae) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. Vol. 77. P. 839–869.

Boyle P., Rodhouse P. 2005. Cephalopods: ecology and fisheries. Oxford: Blackwell Science Ltd. 452 p.

Clarke M.R. 1980. Cephalopods in the diet of sperm whales of the southern hemisphere and their bearing on sperm whale biology // Discovery Report. Vol. 37. 324 p.

Clarke M.R. 1985. Marine habits – Antarctic cephalopods // Bonner W.W. and D.W.H. Wallton (eds). Key environments – Antarctica. Oxford: Pergamon Press. P. 193–200.

Clarke A. 1992. Reproduction in the cold: Thorson revisited // Invertebrate Reproduction and Development. Vol. 22. No 1–3. P. 175–184.

Collins M.A., Rodhouse P.G.K. 2006. Southern Ocean cephalopods // Adv. Mar. Biol. Vol. 50. P. 191–265.

Filippova Ju.A. 2002. Review of Soviet/Russian studies on squids in the Antarctic Ocean // Bull. Mar. Sci. Vol. 71. P. 255–267.

Kock K.-H. 1992. Antarctic fish and fisheries. Cambridge: Cambridge University Press. 359 p.

Kristensen T.K. 1983. *Gonatus fabricii*. Cephalopod Life Cycles, P.Boyle ed. Vol.1: London, Academic Press. P. 159–173.

Kuehl S. 1988. A contribution to the reproductive biology and geographical distribution of Antarctic Octopodidae (Cephalopoda) // Malacologia. Vol. 29. P. 89–100.

Laptikhovskiy V.V. 1998. Differentiation of reproductive strategies within a taxon, as exemplified by octopods // Ruthenica. Vol. 8. No 1. P. 77–80.

Laptikhovskiy V.V. 2001. First data on ovary maturation and fecundity in the squid family Histioteuthidae. *Scientia Marina*. Vol. 65. No 2. P. 127–129.

Laptikhovskiy V., Arkhipkin A. 2003. The reproductive features of a mature female of the deep sea planktonic squid *Galiteuthis glacialis* (Cephalopoda: Cranchiidae) from the Southern Ocean // Polar Research. Vol. 22. No 2. P. 395–397.

Mangold K. 1989. Reproduction, croissance et durée de vie / P.P. Grassé (ed.). *Traité de Zoologie. Anatomie, systematique, biologie*. T. V. Fasc. 4, Céphalopodes. Paris: Masson. P. 493–552.

Muus B.J. 1956. Development and distribution of a North Atlantic pelagic squid, family Cranchiidae // Medd. Danmarks Fiskeri- og Havunders. N.S. 1 (15). P. 1–15.

Nesis K.N. 1996. Mating, spawning and death in oceanic cephalopods: A review // Ruthenica. Vol. 6. No 1. P. 23–64.

Nesis K.N., Nigmatullin Ch.M., Nikitina I.V. 1998. Spent females of deepwater squid *Galiteuthis glacialis* under the ice at the surface of the Weddell Sea (Antarctica) // J. Zool., Lond. Vol. 244. P. 185–200.

Nigmatullin Ch.M. 1989. Las especies de calamar mas abundates del Atlantico Sudoeste y sinopsis sobre la ecologia del calamar (*Illex argentinus*) // Frente Maritimo. Vol. 5. Sec. A. P. 71–81.

Nigmatullin Ch.M. 1997. Algunas características reproductivas de hembras octópodos en los declivers del Noroeste del Mar de Bering // III Congreso Latinoamericano de Malacología (III CLAMA) (13-17 octubre 1997, Ensenada B.C., Mexico). CICESE. Ensenada B.C. P. 193.

Nigmatullin Ch.M. 2002. Ovary development, potential and actual fecundity and oocyte resorption in coleoid cephalopods: a review // Berliner Palabiologische Abhandlungen. Bd. 1. P. 82-84.

Nigmatullin Ch.M. 2006. Fecundity and oocyte stock development in Antarctic squids. «Cephalopod life cycles». Cephalopod International Advisory Council Symposium 2006 (CIAC'06). 6-10 February 2006, Hobart, Tasmania, Australia. Abstract book. Hobart. P. 90.

Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I., Sabirov R.M. 1991. Structure of the reproductive system of the squid *Thysanoteuthis rhombus* (Cephalopoda: Oegopsida) // J. Zool., Lond. Vol. 224. No 2. P. 271-283.

Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I., Sabirov R.M. 1995. Age, growth and reproductive biology of diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 124. No 1-3. P. 73-87.

Nigmatullin Ch.M., Piatkowski U. 1997. A new type of ontogenetic development of the ovary in cephalopods // Cephalopod: Biodiversity, Ecology and Evolution. International symposium and workshops (31 August - 14 September 1997, Cape Town, South Africa). Abstracts. Cape Town. P. 66.

Pearse J.S., McClintock J.B., Bosch I. 1991. Reproduction of Antarctic benthic marine invertebrates: tempos, modes and timing // American Zoologist. Vol. 31. P. 65-80.

Piatkowski U., Rodhouse P., Nigmatullin Ch.M. 1997. A hypothesis of reproductive strategy in Antarctic squids // Cephalopod: Biodiversity, Ecology and Evolution. International symposium and workshops (31 August - 14 September 1997, Cape Town, South Africa). Abstracts. Cape Town. P. 73.