

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ имени П.П. Гиршова

На правах рукописи
УДК 594.582.2/8+639.273

АЛЕКСЕЕВ Дмитрий Олегович

СИСТЕМА, ФИЛОГЕНИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ФИОЛОГИЯ И
ПЕРСПЕКТИВЫ ПРОМЫСЛА КАЛЬМАРОВ ПОДОТРЯДА
MYOPSIDA

СЭ.СЭ.18 - гидробиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

*С уважением
от автора
Д. Алексеев*

Москва, 1991

Работа выполнена во Всесоюзном научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Научный руководитель - кандидат биологических наук
Ю.А. Филиппова

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
К.Н. Несис
кандидат биологических наук
Д.Л. Иванов

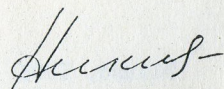
Ведущая организация - Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО)

Защита диссертации состоится " " _____ 1991 г
в _____ часов на заседании специализированного Совета К 002.86.01
по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук
при Институте океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР по адресу:
117218, Москва, Красикова, 23.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР.

Автореферат разслан " " _____ 1991 г.

Ученый секретарь
специализированного Совета,
кандидат биологических наук

 Г.Г. Николаева

В В Е Д Е Н И Е

Актуальность. Миопсидные кальмары известны человечеству с глубокой древности. Они являются важным и высоко ценным объектом питания во многих странах и по промышленной значимости среди головоногих уступают только кальмарам семейства *Sepiastrephidae*.

Миопсиды населяют шельфовые воды тропиков и субтропиков всех океанов и играют заметную роль в их экосистемах. Будучи активными хищниками, они поедают многих ракообразных, рыб и головоногих и, в свою очередь, составляют существенную долю в рационе некоторых хищных рыб, птиц и млекопитающих.

Миопсидные кальмары являются традиционным объектом физиологических, биохимических и эмбриологических исследований. В последние годы на основе накопленного богатого опыта осуществлены успешные попытки разведения этих кальмаров в неволе.

Однако, несмотря на большое научное и прикладное значение этой группы, биология *Myopsida* изучена крайне недостаточно.

Систематика миопсидных кальмаров разработана крайне неудовлетворительно. В некоторых случаях до сих пор не решены вопросы родовой и видовой принадлежности, синонимии некоторых видов. Мы не имеем даже определителя *Myopsida*, который бы отвечал современным требованиям и охватывал всю мировую фауну

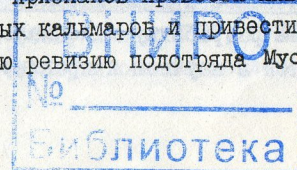
Сведения по распространению *Myopsida* очень неполны, в ряде случаев не установлены границы ареалов даже некоторых промысловых и массовых видов.

Данные по экологии имеются лишь для нескольких хорошо известных видов, но даже и они отрывочны и не обобщены.

Охарактеризованная ситуация обуславливает актуальность темы представленной работы.

Цели и задачи. Конечной целью работы являлось обобщение и систематизация всех имеющихся сведений о миопсидных кальмарах в связи с необходимостью строго научного подхода при эксплуатации, рационального использования этой важной промышленной группы головоногих. Исходя из этого перед настоящей работой были поставлены следующие задачи:

1. На основании морфологического анализа с использованием максимального числа различных признаков провести инвентаризацию всех известных видов миопсидных кальмаров и привести в порядок их синонимию, выполнить полную ревизию подотряда *Myopsida* от



подвидового до семейственного уровня;

2. Обобщить, дополнить на основании собственных данных или выполнить заново, привести к единому стандарту диагноза всех валидных таксонов *Myopsida*;

3. Выявить филогенетические связи в подотряде *Myopsida*, составить картину их эволюции в прошлом и выявить современные тенденции в эволюции;

4. На основании собственных и литературных данных уточнить распространение всех таксонов *Myopsida*, выявить особенности географического распространения и вертикального распределения, обсудить возможные пути расселения миопсидных кальмаров;

5. Обобщить имеющиеся данные по биологии миопсидных кальмаров, выявить основные особенности их экологии, в первую очередь в промышленном аспекте;

6. На основании литературных данных и промышленной статистики дать общую оценку количественного распределения, состояния промысла *Myopsida* и перспектив его дальнейшего развития.

Научная новизна. Впервые проведен сравнительно-морфологический анализ подотряда *Myopsida* в полном объеме и на всех уровнях - от семейства до подвида. Уточнены составы и ранг всех таксонов *Myopsida*, приведены к единому стандарту все их диагнозы. На этой основе полностью переработана система *Myopsida*, изменен ранг ряда таксонов, выделены 3 новых подсемейства, 1 новый род, 2 новых подрода, описан 1 новый для науки вид. Впервые составлена определительная таблица для всех современных *Myopsida* Мирового океана.

Дополнены данные по географическому распространению ряда видов *Myopsida*, выявлены особенности распространения и вертикального распределения современных таксонов.

Впервые представлена картина филогенетических связей в пределах подотряда, выявлены основные центры видообразования и описаны пути расселения подотряда *Myopsida*.

Обобщены данные по биологии миопсид, выделены их наиболее важные промыслово-биологические параметры. Проанализировано современное состояние и перспективы развития промысла и марикультуры подотряда *Myopsida*.

Теоретическое и практическое значение. Настоящая работа, направленная на разработку максимально приближенной к естественной системы важной в научном и практическом отношении группы голово-

ногих моллюсков, является основанием для решения различных задач теоретической и прикладной малакологии.

Филогенетические, эволюционные, зоогеографические и экологические теоретические построения позволяют проследить общие направления и пути эволюции неритических придонно-пелагических головоногих моллюсков.

Создание новых определительных таблиц значительно облегчит работу морских биологов в полевых условиях, позволит избежать ошибок при нахождении редких видов и видов в новых для них районах обитания.

Анализ географического и вертикального распределения, структуры ареалов и особенностей биологии *Myopsida* создает возможности для изучения динамики популяций и регулирования промысла. Обзор данных промысловой статистики и оценка величины возможного вылова позволяют оценить значение отдельных районов и объектов промысла, наметить пути наиболее рационального развития промысла.

Апробация работы и публикации. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на У Всесоюзной конференции по промышленным беспозвоночным /Нарочь, 1990/, Всесоюзном совещании по изучению моллюсков /Ленинград, 1991/, объединенных коллоквиумах лаборатории промышленных беспозвоночных и водорослей и отдела морской экологии ВНИРО /Москва, 1989, 1990/, коллоквиумах лаборатории промышленных беспозвоночных АтлантиИРО /Калининград, 1989, 1991/ и коллоквиуме лаборатории океанической ихтиофауны ИОАН СССР /Москва, 1990/.

По материалам диссертации опубликовано 7 и находится в печати 2 работы.

Структура и объем работ. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка цитированной литературы и приложения. Рукопись содержит 129 страниц текста /из них основная часть - 117 страниц/, 32 рисунков и 12 таблиц. В приложение вынесены определительные таблицы. В список литературы входит 45 отечественных и 209 зарубежных публикаций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для настоящей работы послужила обширная коллекция головоногих ВНИРО, в ходе работы использовались также материалы из коллекций ЗИН АН СССР, ИОАН СССР, АтлантиИРО, ЮгНИРО, Зоологического музея МГУ. Не менее четверти объема исследованного

материала было собрано самим автором. Всего было проанализировано более 1300 экземпляров кальмаров. Исследованный материал охватывает 37 видов /около 80% рецентных видов/, представляющих 13 из 14 родов подотряда *Myopsida*. В работе использовался материал, собранный практически из всех районов ареала *Myopsida*, за исключением вод Австралии и Океании.

Все исследованные кальмары определялись, по возможности, до вида, у кальмаров измерялась длина мантии по дорсальной стороне, определялись пол и стадия зрелости. Для составления морфологических описаний некоторые экземпляры подвергались более тщательным промерам по схеме, за основу которой была взята унифицированная схема описания кальмаров /Roper, Voss, 1983/. В некоторых случаях выполнялись срезы гладиусов по методике Бизикова /1990/. В работе была принята номенклатура частей гладиуса того же автора /Бизиков, 1989/. Биологическое состояние исследуемых животных определялось по методике ВНИРО /Филиппова, 1983/.

СИСТЕМАТИКА MYOPSIDA.

Первые род и вид миопсидных кальмаров - *Loligo vulgaris* - были описаны Ламарком в 1798 г. К настоящему времени описано более 100 видов *Loligo*. Положение миопсидных кальмаров в системе *Cephalopoda* неоднократно пересматривалось, а система *Myopsida* постепенно усложнялась. В основном, современная концепция систематики *Myopsida* была разработана Нэфом /1921/1923/, она принята большинством современных авторов.

На уровне родов и видов, однако, неразбериха в систематике *Myopsida* сохранилась до настоящего времени. Большинство видов оставалось объединенным в один огромный и явно гетерогенный род *Loligo*, не было единого мнения и относительно валидности и состава остальных родов. Необходимость ревизии *Loliginidae*, и, в первую очередь, рода *Loligo*, стала очевидной. Первые попытки ее проведения были предприняты Нацукари /1983, 1984/ и Браконичким /1986/. Им, однако, так и не удалось полностью разрешить все проблемы, связанные с гетерогенностью *Loligo* и установить родственные связи внутри подотряда. Неудачи этих ревизий в значительной степени объясняются тем, что при рассмотрении этой группы авторы сознательно концентрировали все внимание на одном-двух признаках, считая их ключевыми при построении системы, пренебрегая другими.

В настоящей работе использовалось максимально большое число признаков. Анализ их показал, что наиболее высокую степень значимости имеют строение гладиуса, гектокотилия, сперматофора, наличие фотофоров. Таким образом, отдавалось предпочтение внутренним структурам, жестким /скелетным/ образованиям и репродуктивным органам. Путем сравнения всех таксонов, начиная с подвида, по комплексу признаков /с учетом указанных приоритетов/ были выделены наиболее естественные группы, определена степень их обособленности и родственные связи с другими группами, после чего устанавливался их ранг и положение в системе. При этом ни один из признаков не может быть использован изолированно для выделения всех таксонов одного ранга и, поэтому, характеристики всех таксонов представляют собой комбинацию признаков.

Пересмотр системы *Myopsida* удобнее всего начать с рассмотрения строения гектокотилей. Все их разнообразие может быть сведено к двум типам: тип 1 /симметричный/ - на гектокотилизированной части руки оба ряда присосок превращены в папиллы и тип 2 /асимметричный/ - на гектокотилизированном участке руки в папиллы превращен только дорсальный ряд присосок. Установлено; виды с 1 и со 2 типами строения гектокотилей почти полностью изолированы друг от друга географически.

Исследование гладиусов *Myopsida* подтвердило обособленность групп с разными типами строения гектокотилей и показало необходимость повышения таксономического ранга рода *Alloteuthis*, единственного из всех *Myopsida* имеющего настоящий ростр.

Наконец, привлечение таких признаков, как строение сперматофоров и наличие или отсутствие фотофоров подтверждает правомерность уже упомянутого деления, а также позволяет разделить каждую из групп, выделявшихся по строению гектокотилия, на две. По комплексу всех перечисленных признаков выделяются пять групп, имеющих наиболее высокий и приблизительно одинаковый ранг внутри ц/о *Myopsida*. Им предлагается придать статус подсемейств /табл.1/. В результате в рамках единственного в подотряде семейства *Loliginidae* выделяются подсемейства *Loligininae* - роды *Loligo* /2 вида/, *Sepiotheuthis* /4 вида/, *Loliolus* /2 подрода, 6 видов/; *Uroteuthinae* subfam.n. - роды *Uroteuthis* /4 вида/, *Photololigo* /7-9 видов, 3 подрода/, *Afrololigo* /1 вид/ и *Estuariolus* gen.n. /1 вид/; *Lolligunculinae* subfam.n. - роды *Lolliguncula* /3 вида/; *Amerigo* /2 подрода, 7 видов/, *Doryteuthis* /2 вида/, *Loliolopsis* /1 вид/; *Pickfordiateuthinae* - род *Pickfordiateuthis* с 1 видом; *Alloteuthinae* subfam.n. - род *Alloteuthis* с 3 видами.

Таблица 1. Диагностическая таблица для определения подсемейств Loliginidae.

подсемейство	признаки				
	фотофоры на чернильном мешке	рострум	тип гектокотилия	нить эйякуляторного аппарата в спираль	плавники /допол. признак
Loligininae	нет	нет	1	да	терминальн.
Uroteuthinae	есть	нет	1	да	терминальн.
Alloteuthinae	нет	есть	1	да	терминальн.
Lolligunculinae	нет	нет	2	да	терминальн.
Pickfordiateuthinae	нет	нет	2	нет	суб-терминальн.

Большой по объему и явно гетерогенный род *Loligo* в предложенной системе разделяется на ряд небольших и легко диагностируемых родов, вошедших в подсемейства *Loligininae*, *Uroteuthinae* и *Lolligunculinae*.

Несомненным достоинством предлагаемой системы является легкая диагностируемость всех таксонов, чего не удавалось добиться ни в одной из ранее предлагавшихся систем.

ФИЛОГЕНИЯ П/О MYOPSIDA

Палеонтологическая летопись *Myopsida* очень неполна. В настоящее время известны лишь гладиусы юрских миопсид - *Palaeololigo*, и немногочисленные находки статолитов палеогеновых миопсид.

Строение гладиусов, сходное с *Palaeololigo*, имеют рецентные роды *Lolliguncula*, *Loliolus* и *Afrololigo*. Все они имеют сравнительно узкий рахис со слабо развитыми утолщениями, широкое перо с сохраняющимися латеральными пластинками и хорошо развитыми флагами конуса. Перечисленные рецентные роды представляют обе большие группы, выделенные на основе строения гектокотилей. В этих родах наблюдается и наибольшее количество других признаков, которые можно считать чертами примитивности /неинвертированный проксимальный край роговых колец присосок, просто устроенные цементные тельца сперматофоров, небольшие размеры, короткая мантия/. Видимо,

приблизительно такой же набор черт имели и неспециализированные представители *Palaeololigininae*, которые так же, как и упомянутые рецентные роды, имели небольшие размеры, относительно широкую мантию и, предположительно, обитали на мелководьях внутреннего шельфа. Вероятно, от них и следует выводить почти всех рецентных *Loliginidae* - за исключением *Alloteuthis*.

На гладиусах *Palaeololigo* ростр не обнаружен. То, что он есть на гладиусах *Alloteuthis*, дает основание для предположения, что этот род является, возможно, потомком еще более древних предков или неизвестных ростроморфных палеололигинид.

На границе мела - палеоцена, вероятно, уже существовало несколько родов *Loliginidae*. Во всяком случае, род *Sepioteuthis*, судя по особенностям его современного распространения, в период поздне меловой трансгрессии уже был распространен по всему Мировому океану и морфологически, видимо, мало отличался от современных *Sepioteuthis*. В строении гладиуса *Sepioteuthis* также имеется ряд черт сходства с примитивным гладиусом *Palaeololigo*.

Еще до распада Тетиса произошло и разделение потомков *Palaeololigininae* на две эволюционные ветви - группы с "симметричными" и "асимметричными" гектокотилиями. Исходным следует признать "симметричный" тип строения гектокотилия, поскольку именно он имеется у наиболее древних рецентных родов - *Alloteuthis* и *Sepioteuthis*.

Можно предположить, что группа с "асимметричными" гектокотилиями тяготела к Западному Тетису. После изоляции Америки от Старого Света две группы с разными типами гектокотилей эволюционировали в значительной мере независимо.

В водах Старого Света ближайшими потомками палеололигинид являются *Sepioteuthis*, *Loligo* и *Loliolus* /п/сем. *Loligininae*/. Несколько позже там же возникли фотофорные лолигиниды подсемейства *Uroteuthinae* - вероятно, от кальмаров, напоминающих *Loliolus*. Наибольшее число примитивных черт среди *Uroteuthinae* сохранил относительно малоспециализированный род *Estuariolus*, внешне сходный с *Loliolus*. С этой группой связана последняя крупная вспышка таксономической радиации. В наиболее продвинутых родах - *Photololigo* и *Uroteuthis* интенсивный процесс видообразования продолжается по сей день. Следствием этого является большое количество форм и очень сходных, недавно обособившихся видов.

Uroteuthinae заняли господствующее положение в Индо-Вестпацифике, вытеснив на периферию ареала и в экзотические биотопы

представителей других подсемейств, а заодно и более примитивных представителей своего подсемейства.

В водах Нового Света наиболее близок к *Palaeololigo* род *Lolliguncula*. Здесь от лоллигункулоподобных предков возникло две группы, пошедшие по пути нектонизации. Одна эволюционная ветвь пошла по пути усиления и упрощения гладиуса при увеличении размеров и сохранении примитивного гектокотила, привела к роду *Doryteuthis*. Во второй ветви проблема усиления гладиуса была решена уникальным способом – образованием осевой структуры гладиуса с пятью продольными утолщениями. Эта ветвь привела к возникновению рода *Amerigo*. Уже после образования Панамского перешейка он разделился на два подрода.

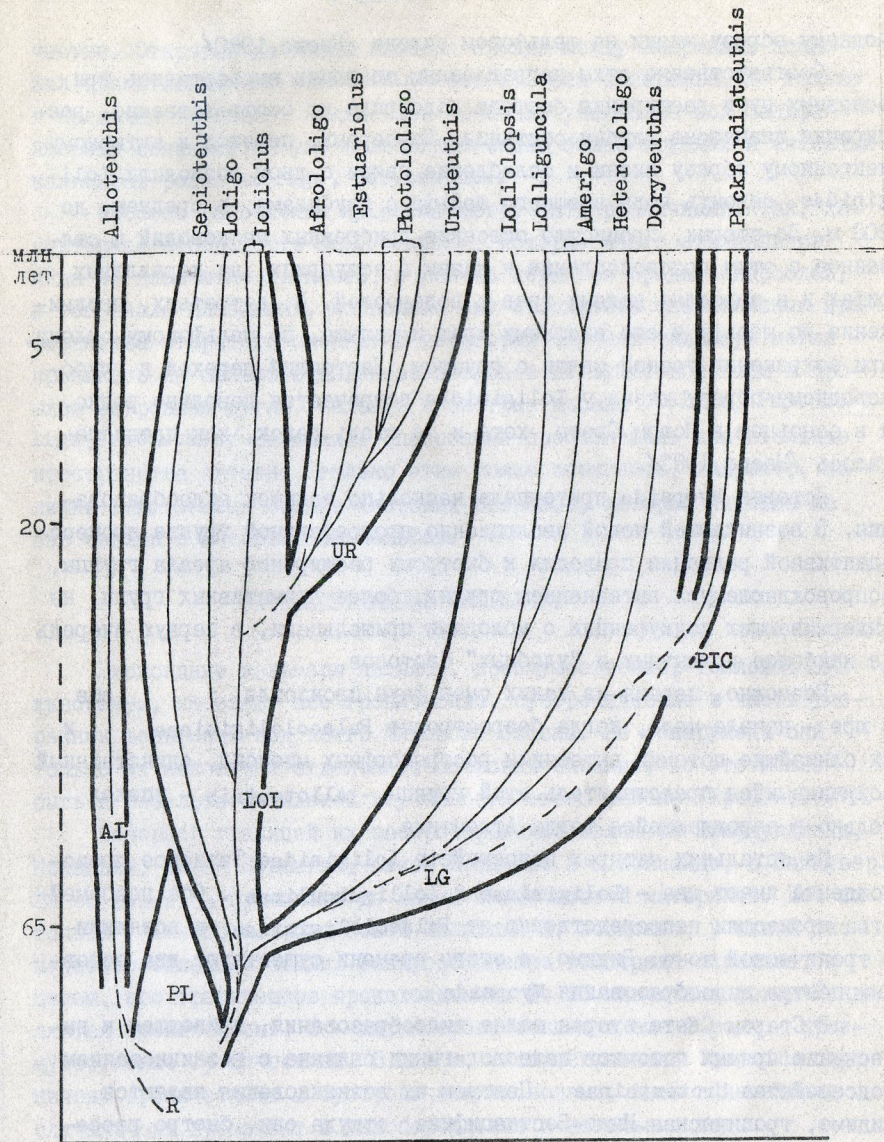
Непосредственно от лоллигункулоподобных предков возникли еще два специализированных рода – *Loliolopsis* и *Pickfordiateuthis*. Первый, судя по тому, что обитает только в Восточной Пацифике и отсутствует в Атлантике, возник относительно недавно /после образования Панамского перешейка/ – его возраст не более 5 млн. лет. *Pickfordiateuthis* появился несколько раньше и специализировался настолько сильно, что в течение долгого времени его относили к самостоятельному семейству *Pickfordiateuthidae* Voss, 1953.

Единственная в Старом Свете группа с "асимметричными" гектокотилами – род *Heterololigo* возник, видимо, вскоре после обособления двух групп с разным строением гектокотила. Этим можно объяснить некоторые черты сходства *Heterololigo* с *Sepioteuthis*.

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И РАССЕЛЕНИЕ MYOPSIDA.

Исходной жизненной формой *Myopsida*, видимо, были небольшие, не очень быстрые, но маневренные кальмары, обитавшие на мелководьях внутреннего шельфа, тесно связанные с дном и обитающие только в полносолёных водах.

Главным направлением адаптивной радиации *Myopsida* являлось максимально полное освоение шельфов /Несис, 1980/, а генеральное направление эволюции жизненных форм – нектонизации, увеличение размеров и освоение пелагиали. Наряду с этим, для ряда групп, пошедших по пути специализации, характерно усиление связи с дном и приобретение облика и физиологических особенностей позволяющих, с одной стороны, проникнуть на прибрежные мелководья /вплоть до границы с литоралью/, имеющие сложный рельеф дна и испытывающие влияние стока пресных вод, а с другой стороны, перейти к полуглубоко-



Филогения n/o *Myopsida*.

Условные обозначения : AL – Alloteuthinae; LOL – Loligininae; UR – Uroteuthinae; LG – Lolligunculinae; PIC – Pickfordiateuthinae; PL – Palaeololigininae; R – гипотетический ретроформный предок миопсид.

водному образу жизни на шельфовом склоне /Несис,1980/.

Соответственно этим направлениям эволюции выработались три основных пути расширения биотопа подотряда и, соответственно, расширения диапазона глубин обитания. Во-первых, переход к активному нектонному образу жизни и ослабление связи с дном позволили Loli- ginidae освоить воды внешнего шельфа с глубинами, в среднем, до 200 м. Во-вторых, произошло освоение прибрежных мелководий и свя- занное с этим приспособление к жизни в эстуариях, на коралловых рифах и в зарослях водных трав и водорослей. И, в-третьих, продви- жение по шельфу к его внешнему краю и дальше, по шельфовому склону, при сохранении тесной связи с грунтом. Настоящий переход к глубо- ководному образу жизни у Loliginidae встречается довольно редко, и в основном в Новом Свете, хотя и не столь редок, как предпола- галось /Несис,1982/.

История Myopsida претерпела несколько всплеск видообразова- ния. В возникающей новой эволюционно прогрессивной группе процесс адаптивной радиации приводил к быстрому расширению ареала группы, сопровождаемому вытеснением других, более примитивных групп, не выдерживающих конкуренции с молодыми пришельцами, в первую очередь из наиболее привычных и "удобных" биотопов.

Возможно, первая из таких смен фаун произошла еще в юре - начале мела, когда безростровые Palaeololigininae и их ближайшие потомки вытеснили ростроморфных миопсид, единственный сохранившийся представитель этой группы - Alloteuthis - уцелел только в зарождающейся тогда Атлантике.

Из остальных четырех подсемейств Loliginidae Тетисное проис- хождение имеют два - Loligininae и Lolligunculinae . Оба подсемей- ства произошли непосредственно от Palaeololigininae и возникли в тропической зоне. Видимо, с этого времени существуют два основ- ных центра видообразования Myopsida .

В Старом Свете вторая волна видообразования, приведшая к вы- теснению прямых потомков палеололигинид связана с возникновением подсемейства Uroteuthinae . Центром их возникновения являются, видимо, тропическая Индо-Востпацифика, откуда они, быстро рассе- ляясь, заселили весь Старый Свет, вытеснив в прохладные воды и на прибрежные мелководья роды Loligo, Loliolus, Heterololigo, Afro- loligo, Estuariolus . В Атлантике, правда, Uroteuthinae немногочисленны. В настоящее время проникновению их через южную оконеч- ность Африки препятствует холодное Бенгельское течение.

У берегов Америки Lolligunculinae эволюционировали в одино-

честве. Открытый до конца миоцена пролив между Америками позво- лил примитивным Lolligunculinae освоить оба побережья, но только в пределах тропиков. Дальнейшее освоение умеренных вод шельфа Америки связывается уже с возникновением более крупных и активных кальмаров родов Amerigo, Doryteuthis.

Способы расселения Myopsida могут быть различными. Так, ха- рактерная особенность Sepioteuthis, которые часто откладывают яйца на плавающие предметы, а молодь держится среди водорослей, в том числе плавающих, позволила ему преодолеть значительные про- странства открытого океана. В некоторых случаях кальмары могли проникать на шельфы отдаленных островов по существовавшим в про- шлом островным дугам. Сильные и быстрые пловцы /Loligo, Photolo- ligo, Uroteuthis/ оказались способными преодолевать значительные пространства активно, только этим можно объяснить, например, на- личие P.forbesina шельфе Азорских островов, который никогда не был связан с материковым шельфом.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ MYOPSIDA.

Миопсидные кальмары являясь, преимущественно, тепловодными животными, населяют все тропические, субтропические и часть уме- ренных шельфовых вод всего Мирового океана. Не обнаружены они только на некоторых отдаленных островах Океании, но это может быть и результатом плохой изученности этого района /Хромов,1987/.

Северной границей их распространения являются Ньюфаундленд, Исландия, Южная Норвегия, Южное Приморье и о.Хоккайдо, о.Ванкувер. На юг Myopsida проникают до южных оконечностей материков. Нет их только у Южного острова Новой Зеландии и, возможно, у южной око- нечности Огненной Земли. Распространение подотряда отражает, в целом, его тропическое происхождение. Из 13 известных родов 7 яв- ляются тропическими, 2 - широкотропическими и еще 2 рода - преи- мущественно тропическими. В целом, распространение Myopsida огра- ничено тропическими и субтропическими водами, лишь в немногих случаях они проникают в южнобореальные и нотальные воды.

Myopsida - единственная группа головоногих, отдельные пред- ставители которой смогли приспособиться к обитанию в воде с по- низженной соленостью, что позволило им проникнуть в эстуарии.

Среди Myopsida преобладают кальмары с достаточно протяженны- ми ареалами. Лишь немногие виды /H.bleekeri, A.ocula, A.surinamen- sis, P.arabica S.loliginiformis/ являются узкими эндемиками. На-

блюдается устойчивая тенденция - расширение наших знаний о *Myopsida* приводит к уменьшению числа видов, считающихся узкими эндемиками.

Уменьшение видового разнообразия *Myopsida* наблюдается в островных фаунах с удалением от материкового шельфа. Так, при 9 видах, обитающих в Карибском бассейне, у Бермудских островов отмечено только 2-3 вида /Voss, 1960/. Точно так же резко обеднена фауна *Myopsida* Океании - у большинства исследованных островов обитает единственный вид *S. lessoniana* /Voss, 1954; Okutani, 1980/.

Биомасса *Myopsida*, наоборот, возрастает на периферии ареала семейства. Самые многочисленные виды - субтропические, нотальные и бореальные.

В составе *Myopsid* нет ни одного рода с панокеаническим ареалом, более того, распространение большинства родов и подродов ограничивается одной зоогеографической областью. Большинство примитивных родов имеет ареалы на периферии совокупного ареала подотряда /*Heterololigo*, *Loligo*, *Estuariolus*, *Alloteuthis*, *Nipponololigo*/, молодые же роды /*Uroteuthis*, *Photololigo*, *Amerigo s.str.*, *Doryteuthis*/ занимают преимущественно тропические, традиционные районы обитания *Myopsida*.

Для зоогеографической оценки особенностей распространения различных таксонов и выяснения возможностей районирования шельфов по миопсидным кальмарам был использован метод сгущения границ ареалов /Семенов, 1982/. Оценивалась также степень фаунистического сходства разных регионов по числу эндемиков.

Сравнение регионов, выделяющихся по областям сгущения границ ареалов, по степени эндемизма /табл.1/ показало, что мировая фауна *Myopsida* может быть разделена на три больших зоогеографических области, характеризующихся наивысшей степенью эндемизма на всех уровнях - это Западная Атлантика вместе с Восточной Пацификой, Восточная Атлантика, Индо-Вестпацифика. Тропические воды Америки и Индо-Вестпацифики представляют собой два важнейших самостоятельных и имеющих одинаковый ранг центра видообразования. В самостоятельную переходную подобласть выделяется Южная Африка от Северной Намибии до Южного Мозамбика. У Америки некоторые черты переходной подобласти имеет регион от устья Амазонки до Южной Бразилии.

Были сравнены особенности распространения *Myopsida* с существующим зоогеографическим районированием Мирового океана.

Наиболее существенные из областей сгущения границ ареалов

Myopsida совпадают с границами общепризнанных зоогеографических областей /Несис, 1982; Семенов, 1982/. Единственной неожиданностью является выявление границы в районе устья р. Амазонки - видимо, она не очень высокого ранга, но вполне отчетливая и не случайная. Эта граница не указывается в глобальных зоогеографических построениях /Несис, 1982; Семенов, 1982; Беклемитев, 1969; Екман, 1953/, однако о ее существовании сообщалось ранее /Palasiq, 1977 и др./.

Таблица 2. Число различных таксонов и доля эндемиков в фаунах миопсидных кальмаров различных районов Мирового океана.

Район	Видов		Родов		Подсемейств	
	всего	эндем.	всего	эндем.	всего	эндем.
Зап. Атлантика+Вост. Пацифика	17	17	7	6	3	2
в том числе:						
Зап. Атлантика	11	11	6	2	3	0
Карибский р-н	9	7	5	2	3	0
Бразильский р-н	4	1	4	0	2	0
Вост. Пацифика	6	6	4	1	2	0
Перуано-Чилийский р-н	2	1	2	0	1	0
Калифорнийско-Экваторский р-н	5	4	4	0	2	0
Вост. Атлантика	6	6	4	2	3	1
в том числе Сев-Вост. Атл.	4	4	3	0	3	0
Индо-Вестпацифика	22	22	10	7	3	0
в том числе:						
Сино-Японский р-н	7	2	4	1	3	0
Индо-Малайский р-н	16	4	8	1	2	0
Зап.-Индоокеанск. р-н	12	4	7	0	2	0
Красноморский р-н	5	2	4	0	2	0
Южная Африка	3	1	3	0	2	0

У *Myopsida* выработалась также приспособленность разных таксонов к различным глубинам обитания /в пределах шельфа/. Это обусловлено тремя основными направлениями эволюции жизненных форм *Myopsida*, упомянутыми выше, и позволило миопсидам расширить диапазон глубин обитания и наиболее полно и рационально использовать ресурсы шельфовых вод. В районах, где фауна *Myopsida* богата вида-

ми, разобщенность между ними по глубинам обитания выражена, как правило, достаточно четко.

Описанная биотопическая, географическая и батиметрическая разобщенность большинства таксонов *Myopsida* представляются результатом активной внутрigrупповой конкуренции у *Myopsida*, что в определенной мере противоречит ранее существовавшему мнению о том, что эволюция *Myopsida* обусловлена, в первую очередь, межгрупповой /с демерсальными рыбами/ конкуренцией /Песис, 1980/.

СТРУКТУРА АРЕАЛОВ *MYOPSIDA* И МИГРАЦИИ.

Два этих вопроса взаимосвязаны теснейшим образом, поскольку миграции, совершаемые nekтонными животными, и определяют структуру их ареала. Ареалы миопсид имеют гораздо более сложное строение, чем то, которое предлагается в схемах функционального строения ареалов nekтона /Парин, 1968; Беклемишев, 1969; Parin, 1984/.

У *Myopsida* можно выделить три основных типа миграций:

1. Батические миграции - в различной степени характерны для большинства видов; как правило, выражаются в выходе на мелководье для нереста в благоприятный сезон и уход в глубинные воды в неблагоприятный.

2. Вертикальные миграции - характерны практически для всех видов. Наиболее хорошо известны суточные вертикальные миграции, но у некоторых видов встречаются и вертикальные миграции, связанные сформенной фазой онтогенеза /как правило - переход от планктонной личинки к придонно-нектонной молодежи/.

3. Миграции вдоль изобат - характерны преимущественно для видов умеренных вод. Необходимым условием для осуществления таких миграций является наличие способствующей миграциям системы течений и вытянутая в меридиональном направлении береговая линия. В результате миграций вдоль изобат как правило разъединяются нагульная и нерестовая области, а сама нагульная область увеличивается по площади и перемещается в наиболее продуктивные районы.

Сочетание в различных вариантах основных типов миграций и образует все разнообразие в структуре ареалов *Myopsida*.

Для составления общей схемы структуры ареалов *Myopsida* были взяты за основу принципы описания ареала, предложенные Париним /1968/ и Беклемишевым /1969/.

Основа ареала и в нашем случае должна включать акваторию, на которой осуществляется замкнутый жизненный и миграционный цикл,

образование которого обусловлено множеством факторов, и в котором вид /популяция/ может существовать неопределенно долго. Внутри основы ареала целесообразно выделить области: размножения, нагула, и "зимовальную" /рис.2/. Каждая из перечисленных областей имеет свои, только ей свойственные особенности. В отдельных случаях отдельные области могут перекрываться, вплоть до простейшего варианта - совпадения областей размножения и нагула и отсутствия других у кальмаров рода *Sepioteuthis*.

В некоторых случаях кальмары выносятся течениями за пределы своего ареала, не имея шансов вернуться назад. Эта область сходна с областью выселения планктона, но имеет и отличия и поэтому лучше называть ее "областью переноса" - для акватории, находясь на которой кальмары имеют шанс достичь другого подходящего для них биотопа и "область выноса" - если кальмары обречены на гибель в открытом океане.

Обобщенная схема функциональной структуры ареала кальмаров п/о *Myopsida* /рис.2/ получается, в результате, принципиально сходной со схемой функциональной структуры ареалов планктона /Парин, 1968; Беклемишев, 1969/, что свидетельствует об универсальности схемы, разработанной упомянутыми авторами, и ее применимости для описания ареалов как планктона, так и nekтона.

БИОЛОГИЯ *MYOPSIDA*.

Наиболее существенными чертами биологии *Myopsida* являются следующие:

Все *Myopsida* - неритические, и большинство из них - тепловодные животные, что отражает происхождение группы.

Все *Myopsida* - хищники, обычно активно догоняющие свою жертву. Они играют существенную роль в трофической сети шельфовых вод и являются преимущественно консументами 3-4 порядка и сами составляют значительную долю питания многих рыб, млекопитающих и птиц, в том числе промысловых /акул, хека, трески, алеписавров, тунцов, скумбрии, лососевых, более крупных кальмаров и др./ /Fields, 1965; Вовк, 1974; Okutani, Kubota, 1976 и др./.

Единственные из всех головоногих, некоторые представители сем. *Loliginidae* приспособились к обитанию в сильно опресненных водах, что позволило им в некоторых районах заселить эстуарии.

Продолжительность жизни *Myopsida* составляет не более года и, возможно, лишь как редкое исключение - 2 года /Howard, 1979/.

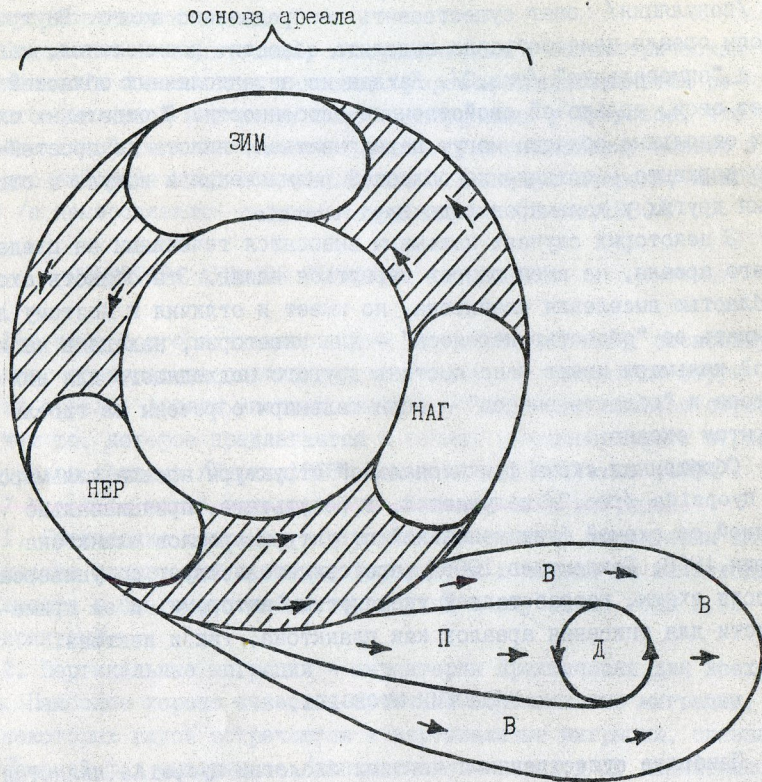


Рисунок 2. Функциональная структура ареала миопсидных кальмаров (схематизировано).

Условные обозначения: НЕР - нерестовая зона; НАГ - нагульная зона; ЗИМ - зимовальная зона; П - зона переноса; Д - дочерняя популяция; В - зона выноса.

При этом все они являются моноциклическими животными и погибают после первого же нереста.

Процесс спаривания изучен для очень немногих видов - *A. opalescens* /Fields, 1965/, *S. sepioidea* /LaRoe, 1971/, *P. forbesi* /Boletzky, 1987/. Оно происходит на дне, как правило, в непосредственной близости от места откладки яиц и незадолго перед нерестом. Обычно, для каждого вида характерны свои глубины, характер рельефа и тип грунта дна, предпочитаемые для откладки яиц. Иногда кальмарами создаются огромные "поля кладок яиц". Эта особенность может сделать некоторые виды особенно уязвимыми при донном траловом промысле.

Плодовитость у разных видов сильно варьирует - у видов с планктонной личинкой она обычно оценивается десятками тысяч яиц /Voss, 1983; Nixon, 1980; Fields, 1965; Вовк, 1974/. У видов, молодь которых быстро переходит к придонно-нектонному образу жизни, плодовитость составляет несколько тысяч: 1,4-6,3 тыс. у *L. brevis* /Nixon, 1980/ и около 60 тыс. у *L. vulgaris* /Mangold-Wirz, 1963/. У видов, активно использующих различные укрытия, она еще меньше - сотни или даже десятки яиц, как, например, у *P. pulchella*.

Эмбриональное развитие изучено для немногих видов, обычно инкубационный период составляет от нескольких недель до нескольких месяцев, продолжительность эмбрионального развития обратно-пропорциональна температуре воды /Boletzky, Hanlon, 1985/.

Темпы роста миопсид достаточно высоки в течение всей жизни, хотя относительно несколько замедляются к концу жизни. У активно питающейся молоди *A. realei* в ночное время прирост может достигать 0,05 мм/час /Vecchione, 1981/. Среднемесячные приросты этого вида достигают 20 мм/мес летом, и составляют 4-6 мм/мес в зимние месяцы /Lange, Sissenwine, 1980/. Известные величины прироста других видов имеют тот же порядок /LaRoe, 1971; Jackson, 1989; Vecchione, 1987 и др./. Такая высокая скорость роста при активном образе жизни требует очень высокого уровня обмена и потребления пищи и кислорода. В большинстве случаев потребление кислорода составляет 0,3-0,7 мг·г⁻¹·час⁻¹, а суточный рацион составляет при этом 20-110% массы тела. /LaRoe, 1971; Hurley, 1976; Vecchione, 1987 и др./.

Большинство миопсид являются еврифагами, лимитирующим фактором в выборе пищевых объектов являются лишь размеры и подвижность жертвы.

Для большинства видов известна также смена пищевых объектов,

соответствующая смене фаз онтогенеза. Планктонная молодь питается преимущественно планктонными ракообразными /Vecchione, 1981, 1987; Vinogradov, 1984; Vovk, Khvichiya, 1980/. С ростом в рационе появляются головоногие и увеличивается доля рыб. Некоторые объекты - полихеты, щетинкожелудные и, даже, полихеты, также встречаются в питании миопсид достаточно регулярно, но, в целом, не играют значительной роли /Cabreza, 1969; Пинчуков, Макарова, 1979 и др./.

С ростом относительные суточные рационы постепенно уменьшаются /LaRoe, 1971/. Интенсивность питания сильно зависит от сезона /Вовк, 1974; Amaratunga, 1983 и др./ и от биологического состояния, существенно уменьшаясь в период спаривания и нереста /Fields, 1965; Oommen, 1977/.

Высокие темпы роста и способность быстрого наращивания биомассы в совокупности с коротким жизненным циклом, делают миопсид привлекательными для промысла, так как это позволяет устанавливать высокий процент промышленного изъятия, а в случае перелова дает возможность быстро восстановить численность. Но, с другой стороны, становятся более вероятными и значительные естественные колебания численности и биомассы, что является нежелательным для промысла фактором.

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРОМЫСЛА MYOPSIDA.

Ежегодный вылов *Myopsida* в настоящее время достигает приблизительно 450 тыс. т. Эта цифра складывается из известного вылова *Loliginidae*, превышающего 200 тыс. т. /FAO, 1987/ и доли лолигинид в вылове неопределенных кальмаров /"*Loliginidae*+*Ommastrehiidae*"/, которая, предположительно, может достигать 200 тыс. т.

Основными районами промысла являются Средиземноморье /основной промысловый вид *L. vulgaris*/, Восточная Атлантика от Мавритании до Северного моря /*L. vulgaris*, *P. forbesi* /, Юго-Западная Атлантика /*A. patagonica*/, воды Юго-Восточной Азии /*P. edulis*, *P. chinensis*, *P. duvauceli*, *U. singhalensis*/, воды Японии и Китая /*P. edulis*, *L. japonica*, *H. bleekeri*/, воды Калифорнии /*A. opalescens*/. В значительной мере утратил свое значение район Северо-Западной Атлантики, где в последние годы заметно снизился промысел *A. pealei*. Добываются *Loliginidae*, в основном, Японией, некоторыми странами Юго-Восточной Азии, странами Западной Европы и США /табл. 3/. При этом наблюдается отчетливая тенденция к увеличению суммар-

ных выловов.

Таблица 3. Вылов миопсидных кальмаров в последние годы некоторыми странами /в т./, по данным ФАО /1987/.

страна	1984	1985	1986	1987	основные виды
Япония ^X	1781	643	24577	68371	<i>A. pealei</i> , <i>A. patagonica</i> , <i>L. vulgaris</i> , <i>L. reynaudi</i>
Таиланд	66340	63996	71344	55000	<i>P. edulis</i> , <i>P. chinensis</i> , <i>P. duvauceli</i> , <i>U. singhalensis</i>
Филиппины	20314	24623	26632	26431	<i>P. edulis</i> , <i>P. chinensis</i> , <i>P. duvauceli</i>
Индонезия	8478	10531	10931	12860	<i>P. edulis</i> , <i>P. chinensis</i> , <i>P. duvauceli</i>
Южная Африка	1218	4664	4216	2726	<i>L. reynaudi</i>
Италия	6222	7531	8037	8125	<i>A. pealei</i> , <i>L. vulgaris</i>
Испания	19506	15977	35928	33945	<i>A. pealei</i> , <i>A. patagonica</i> , <i>L. vulgaris</i>
Франция	2780	3394	3764	4373	<i>L. vulgaris</i>
Португалия	998	791	987	1675	<i>P. forbesi</i> , <i>L. vulgaris</i>
Греция	455	477	483	2096	<i>L. vulgaris</i>
Венесуэла ^{XX}	2594	1910	1367	1362	<i>L. vulgaris</i>
Аргентина	104	239	250	205	<i>A. patagonica</i>

x - без учета вылова в собственных прибрежных водах, составляющего несколько десятков тысяч тонн /в основном *H. bleekeri*, *L. japonica*, *P. edulis*/.

xx - промысел у Северо-Западной Африки.

Отечественный промысел *Loliginidae* на сегодняшний день очень незначителен - ежегодно добывается 2-3 тыс. т. *A. patagonica* на Патагонском шельфе и, видимо, приблизительно столько же *L. vulgaris* у берегов Западной Сахары и Мавритании.

Имеющиеся в настоящее время сведения позволяют считать, что наиболее вероятно развитие промысла лолигинид в Аденском и Оманском заливах и у Восточной Африки, в Тонкинском заливе, в Кариб-

ском море и Мексиканском заливе /Зуев,1971; Chikuni,1983; Roper et al.,1984; Voss,1971,1984/.

Оценивая перспективы развития отечественного промысла миопсидных кальмаров надо учитывать ряд сложностей. Во-первых, с введением 200-мильной экономических зон почти все запасы лоллигинид недоступны для свободного промысла.

Во-вторых, расширение промысла возможно за счет, в первую очередь, тропических видов, так как субтропические и бореальные виды, легко образующие плотные скопления, освоены промыслом достаточно полно. Тропические же виды, хотя и очень многочисленные, как правило менее доступны для промысла, особенно для крупнотоннажных судов.

Вместе с трудностями имеются и выигрышные стороны промысла лоллигинид. Это высокая пищевая ценность мяса /Sidwell,1981/, сравнительно редко, но сравнению с другими кальмарами поражаемого паразитическими нематодами рода *Anisakis*, опасными для человека /Hochberg,1983/, практически неограниченный спрос /Жигалина,1989/ и высокие цены на этих кальмаров и продукты их переработки.

В некоторых случаях уже сейчас лоллигиниды составляют значительную долю прилова на промысле рыб и креветок и более тщательная сортировка уловов позволяет без дополнительных усилий повысить рентабельность промысла /Voss,1971; Nixon et al.,1980/.

Наконец, в настоящее время уже достигнуты первые результаты в области выращивания лоллигинид в неволе.

Наиболее популярным объектом разведения являются кальмары рода *Sepioteuthis*. К настоящему времени уже накоплен богатый опыт содержания их в неволе /Boletzky,Hanlon,1983/. Эти кальмары легко переносят содержание в аквариуме, размножаются и хорошо растут, достигая за 4-6 месяцев веса 2,5 кг /Jackson,1989; Hanlon,лич.сообщ./.. В США в настоящее время почти все потребности в кальмарах для лабораторных исследований удовлетворяются за счет искусственно выращиваемых *Sepioteuthis sepioidea* /Hanlon,лич.сообщ./..

Из других миопсидных кальмаров наиболее часто содержатся в неволе *A.opalescens*, *A.pealei*, *L.vulgaris*, *P.forbesi*, *H.bleekeri* /Boletzky,1979,1987; Matsumoto,Shimada,1980;Hurley,1976 и др./.. Однако, на сегодняшний день известно лишь небольшое число удачных случаев выращивания этих кальмаров до полного созревания и откладки яиц и наладить их воспроизводство в неволе пока не удается /Boletzky,Hanlon,1983/.

В И В О Д И

1. На основе сравнительно-морфологического анализа проведена полная ревизия подотряда *Myopsida*. Описано 3 новых подсемейства, 1 новый род, 2 новых подрода и 1 новый вид миопсидных кальмаров.

2. В составе подотряда сохраняется одно семейство *Loliginidae* с пятью подсемействами - *Loligininae*, *Uroteuthinae*, *Alloteuthinae*, *Lolligunculinae* и *Pickfordiateuthinae*. В подотряде насчитывается 44-46 валидных видов.

3. Все предложенные таксоны морфологически однородны, монофилетичны и легко диагностируемы. В целом предлагаемая система максимально приближена к естественной.

4. Современные *Myopsida* возникли, вероятно, от *Palaeololigininae* или сходных с ними форм. Подсемейства *Loligininae*, *Uroteuthinae*, *Lolligunculinae* и *Pickfordiateuthinae* произошли от единой ветви, отделившейся от безростровых палеололигинин не позже мела. *Alloteuthinae*, вероятно, произошли независимо от остальных подсемейств от неизвестного ростроморфного представителя палеололигинин.

5. Эволюция жизненных форм у *Myopsida* шла в направлении от небольших, не очень быстрых, но маневренных, придонных кальмаров внутреннего шельфа к крупным, быстрым нектонным формам.

6. Уточнены ареалы ряда таксонов *Myopsida*. Биогеографический анализ фауны *Myopsida* в целом показывает, что распространение отдельных таксонов миопсид соответствует общепринятому зоогеографическому районированию шельфов.

7. В пределах ареала подотряда выделяется два центра видообразования - у берегов тропической Америки и в тропической Индо-Вестпацифике.

8. Особенности распространения отдельных таксонов и батиметрического распределения *Myopsida* свидетельствуют о значительной роли внутригрупповой конкуренции в эволюции подотряда.

9. Функциональная структура ареалов *Myopsida* в наиболее общем случае состоит из основы ареала /включающей нерестовую, нагульную и зимовальную области/ и области выноса /переноса/.

10. Короткий жизненный цикл, быстрый рост и развитие, способность к образованию плотных скоплений при высоких пищевых качествах позволяют считать *Myopsida* ценным объектом промысла. Ресурсы миопсид в традиционных районах промысла эксплуатируются

ся достаточно полно. Увеличение вылова возможно, в основном, за счет освоения запасов тропических видов и более полного использования Loliginidae, добываемых в качестве прилова.

11. Миопсидных кальмаров можно рассматривать как перспективный, в будущем, объект марикультуры.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

1. Алексеев Д.О. О систематической значимости традиционных и некоторых новых диагностических признаков в семействе Loliginidae (Cephalopoda) // Моллюски: результаты и перспективы их исследований. VIII Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Тез.докл., Л., Наука, 1987. -С. 54-56.
2. Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Хромов Д.П. Эволюция раковины в подклассе Coleoidea (Cephalopoda). // Там же. -С. 52-53.
3. Алексеев Д.О. Возможности и ограничения использования гладиусов в диагностике видов и родов семейства Loliginidae (Cephalopoda) // Зоол.ж., 68,6, 1989. -С. 36-42.
4. Алексеев Д.О. Освоение кальмарами сем. Loliginidae мелководий, удаленных от шельфа. // Современные проблемы рыбохозяйственных исследований. М., изд. ВНИРО, 1989. -С. 29-39.
5. Алексеев Д.О. Система и эволюция Myopsida (Cephalopoda) Нового Света. // У Всесоюзная конференция по промышленным беспозвоночным. Тез.докл., М., изд. ВНИРО, 1990. -С. 76-77.
6. Алексеев Д.О., Бизиков В.А. Эволюция хитиновых структур / гладиусов и роговых колец присосок / в семействе Loliginidae // Там же. -С. 77-78.
7. Корзун Ю.В., Алексеев Д.О. Систематическое положение кальмара *Loligo singhalensis* Ortmann, 1891 (Cephalopoda, Loliginidae). // Зоол.ж.
8. Алексеев Д.О. Система и филогения кальмаров подотряда Myopsida (Cephalopoda). // Тез.докл. IX Всесоюзного совещания по изучению моллюсков. Л. /в печати/.
9. Алексеев Д.О. Систематическое положение фотофорных кальмаров сем. Loliginidae (Cephalopoda). // Зоол.ж. /в печати/.