

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМЕНИ А. О. НОВАЛЕВСКОГО

**ЭКОЛОГО—
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ
ДОННЫХ
ОРГАНИЗМОВ**

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 33582

ИЗДАТЕЛЬСТВО
" НАУКОВА ДУМКА "
КИЕВ — 1970

- De Blok W. a. Geelen H. The substratum required for the settling of mussel (*Mytilus edulis*). -Arch. neerl. zool., 13 (suppl. 1), 1956.
- Kändler R. Muschellarven aus dem Helgolander Plankton. Bestimmung ihrer Artzugehörigkeit durch Aufzucht. -Wiss. Meeresunt., N.F. Abt., Helgoland, 16, 5, 1926.
- Knight - Jones E.W. Gregariousness and some other aspects of the settling behaviour of *Spirorbis*. -J. Mar. Biol. Assoc., 30, 2, 1951.
- Knight - Jones E.W. Laboratory experiments on gregariousness during setting in *Balanus balanoides* and other barnacles. -J. Exper. Biol., 30, 2, 1953.
- Purchon R.D. The structure and function of the British Pholadidae (rock-boring Lamellibranchia). -Proc. Zool. Soc., 124, 1955.
- Rees C.B. The identification and classification of lamellibranch larvae. -Hull. Bull. mar. ecol., 3, 19, 1950.
- Thorsen G. Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. -Zool. Anz., 16, Suppl., 1952.
- Thorsen G. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). -Treatise Mar. Ecol. and Paleoecol., 1, Geol. Soc. America, Memoir 67, 1957.
- Turner R.D. The family Pholadidae in the Western Atlantic and the Eastern Pacific. Part I - Pholadinae. -*Johnsonia*, 3, 33, 1954.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ *SEPIA PHARAONIS*
ЕННЕНБЕРГ И ЕЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ В
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Г.В.Зуев

Каракатица *Sepia pharaonis* (Cephalopoda, Sepiidae) принадлежит к числу наиболее крупных и массовых видов сем. Sepiidae. Она широко распространена в Западной Пацифике и Индийском океане, от Японии и Австралии до восточного побережья Африки, в Красном море. В последние годы, в связи с распространением советского рыболовного промысла на акваторию Индийского океана, эта каракатица добывалась траулерами в

Аденском заливе, Аравийском море и у м.Гвардафуй (северо-восточная Африка) в донные тралы. В отдельных случаях уловы составляли несколько сот килограммов за траление; как доставная часть уловов встречается повсеместно в этом районе. Наиболее крупные экземпляры достигают более 30 см мантии и веса около 2,5 кг. Самцы несколько крупнее самок. Наиболее многочисленна в уловах размерная группа длиной 19-23 см.

В обзоре сем. *Sepiidae* В.Адам и В.Риис (Adam a Rees, 1966), приводя данные о вертикальном распространении *S.pharaonis*, называют 100 м максимальной глубиной ее обитания. К сожалению, авторы не указывают первоисточника, из которого взята эта величина, что крайне важно. Морфологическое строение раковины *S.pharaonis* является типичным для представителей этого семейства, и, как стало известно из результатов последних исследований Е.Дентона (Denton a. Gilpin-Brown, 1961), раковины такого типа выдерживают давление всего лишь 20-25 атм. В природе гидростатическое давление такой величины встречается на глубинах 200-250 м, т.е. в зоне верхней батии. Можно предположить, что раковина *S.pharaonis* более прочна, нежели раковина *S.officinalis*, с которой производились эксперименты, но и в этом случае дополнительная прочность ее едва ли превысит несколько атмосфер. Все это заставляет сомневаться в правильности определения авторами нижней границы обитания вида. По-видимому, все же тысячетметровая глубина названа ошибочно.

В северо-западной части Индийского океана *S.pharaonis* повсеместно встречается в сублиторали от 15-20 до 180 м (ниже 180-метровой изобаты траления не производились, а литературные данные отсутствуют) на самых различных грунтах: иле, песке, ракушечнике, среди коралловых рифов и скал.

Изучение морфологии каракатицы еще более убеждает в том, что этот вид — типично прибрежный обитатель шельфовой зоны. Внешне *S.pharaonis* трудно отличить от представителей других видов этого семейства. Тело ее заметно сжато дорсовентрально, голова крупная, широкая, с большими хорошо развитыми глазами. Мантия толстая, мускулистая, относительная толщина брюшной стенки мантии превышает 5-6% ее длины. Ретракторы головы, воронка и плавники сильные, что свидетельствует о большой активности и подвижности данной формы. Руки и щупальца также развиты хорошо, вооружены многочисленными и крупными присосками. Длина

щупалец почти в три раза превышает длину мантии. Челюсти массивные и твердые, легко дробящие хитиновые покровы ракообразных и кости рыб. Окраска каракатиц также свидетельствует о принадлежности их к прибрежному шельфовому комплексу. Особи обоих полов обладают способностью легко изменять цвет своих покровов, адаптируясь в слоях с различной освещенностью и фоновом грунте. В окраске самцов и самок наблюдается половой диморфизм. Самки менее яркие, обычно окрашены в однородный коричневый цвет различных оттенков (от светлых до темных) в зависимости от места обитания и независимо от возраста и физиологического состояния. Напротив, самцы очень яркие, дорсальная поверхность их мантии, головы и рук (особенно вентральных) покрыта многочисленными и довольно широкими белыми поперечными полосами, так называемая "зеброидная окраска", причем "зеброидность" тем ярче, чем крупнее самец. Это дает основание рассматривать этот тип окраски самцов, непосредственно связанный с их сексуальным состоянием, как атрибут брачного наряда, биологически необходимый для привлечения внимания самок. У молодых неполовозрелых самцов "зеброидность" либо отсутствует, либо выражена очень слабо. В типичном случае "зеброидный" тип окраски рассматривается как приспособительный, имеющий защитную функцию для организма (Котт, 1950). Поперечная черно-белая исчерченность способствует расчленению непрерывных контурных очертаний животного и тем самым делает его "безликим" для хищников. Безусловно, такое истолкование темно-белой поперечной исчерченности имеет определенный смысл, но едва ли оно является основным в отношении каракатиц. Трудно представить, что более крупные и сильные взрослые самцы *S. pharaonis* имеют больше врагов, чем более мелкие неполовозрелые самцы и самки, обитающие здесь же. Следует признать, что биологический смысл "зеброидного" рисунка самцов носит, главным образом, сексуальный характер, гарантирующий большую степень надежности обнаружения партнерами друг друга при спаривании. Следует помнить, что основным рецептором у каракатиц является зрительный, с помощью которого самки находят и выбирают самцов. Ритуал спаривания довольно сложен и включает в себя "любовные игры" (Cott, 1933).

О принадлежности *S. pharaonis* к прибрежной фауне свидетельствует наличие большого чернильного мешка. Как средство защиты

"дымовая завеса" эффективна лишь в освещенной зоне, на глубинах, куда проникает солнечный свет.

О сроках нереста *S. pharaonis* в северо-западной части Индийского океана можно судить лишь по наличию зрелых яиц в яичниках отловленных самок. Самки со зрелыми яйцами встречаются почти круглый год, только в течение двух летних месяцев (июнь и июль) мы не нашли ни одной зрелой самки. В Красном море, в заливе Акаба яйца *S. pharaonis* были обнаружены в июле и сентябре, а молодь встречается круглый год (Adam, 1960). Итак, период нереста этой каракатицы в северо-западной части Индийского океана можно определить, как очень растянутый, продолжающийся в течение десяти месяцев. Не исключено, что в действительности он круглогодичный, но с уверенностью утверждать это пока нельзя, нужны новые дополнительные данные. Поскольку каракатиц из летних (июньско-июльских) уловов в нашем распоряжении было немного и все они были из одного района, не исключается, что в летние месяцы зрелые особи либо перемещаются на другие глубины или грунты, либо их отсутствие в улове объясняется случайностью.

Самки впервые созревают при длине мантии 15-20 см. У них сильно увеличиваются нидаментальные железы, яичник и яйцевод. Относительный вес половых продуктов половозрелых самок достигает нередко 10-14% общего веса тела. Зрелые яйца размером 0,8-0,9 x 0,6-0,7 см, крупные, прозрачно-желтые, овальной формы, с чуть оттянутым одним из полюсов. В. Адам (Adam, 1960), описывая яйца *S. pharaonis* из залива Акаба, приводит для них размер 1,8 x 1,5 см. Количество зрелых яиц в яичнике варьирует от нескольких десятков до нескольких сотен штук. Максимальное число яиц около 400-500. В онтогенезе увеличения размеров яиц не обнаружено: как крупные, так и более мелкие самки выметывают одинаковые по размерам яйца. Абсолютная плодовитость находится в прямой зависимости от длины тела самки. Яйца донных кладок самки прикрепляют к различным предметам на дне, возможно, на растительность и даже непосредственно на грунт. Зрелые самки в пределах шельфа встречаются на самых разных глубинах и грунтах, вследствие чего логично предположить, что нерест идет по всему ареалу. Характер нереста остается неизвестным, можно лишь предполагать, что он порционный, яйца выметываются отдельными порциями в течение какого-то отрезка времени (сезона нереста). Какова продолжительность сезона нереста отдельной самки и какое число порций

икры она выметывает, также неизвестно. Косвенными указаниями на порционность икротетания у *S. pharaonis* служат особенности строения яичника и характер изменения коэффициента зрелости в пределах нерестовой популяции. В яичнике зрелой самки можно наблюдать группы яиц, различающиеся между собой размерами и степенью зрелости. Одни из них очень мелкие, другие имеют промежуточные размеры и, наконец, группы крупных яиц, среди которых одни характеризуются наличием ретикулярного рисунка на оболочке — это еще не зрелые яйца, другие, совершенно прозрачные — зрелые. Внешне зрелые яйца напоминают гроздь желтого винограда. Относительное содержание зрелых яиц варьирует от особи к особи, от нуля (у неполовозрелых форм) до 100%. Последнее обстоятельство, а именно почти 100%-ное созревание яиц в яичнике, вызвало некоторое сомнение в отношении безоговорочного признания порционного нереста у этого вида. Почему нельзя предположить, что все яйца в яичнике созревают одновременно и одновременно же выметываются?

Анализ коэффициента зрелости, однако, показал, что его значения у самок чрезвычайно сильно (в некоторых случаях в 10–12 раз) варьируют, т.е. относительный вес яичника у одних самок более чем в 10 раз превышает таковой у других. Столь значительные вариации в значениях коэффициента зрелости могут свидетельствовать о том, что в составе нерестовой популяции одновременно имеются самки, находящиеся на разных фазах процесса размножения. Одни из них, характеризующиеся более высокими значениями коэффициента зрелости, только начинают нереститься, другие, коэффициент зрелости которых ниже, уже успели выметать часть яиц к моменту их поимки. В течение сезона размножения, по мере того как самка выметывает очередные порции икры, коэффициент зрелости каждой отдельной самки должен постепенно снижаться.

Сопоставляя размеры, при которых самки становятся половозрелыми и имеют максимально доступные для них размеры, можно видеть, что половозрелыми самки становятся относительно поздно, достигая к этому времени в среднем 70–80% максимальной длины. Учитывая быстрый рост, отличающий *Cephalopoda* от других групп, и малую продолжительность жизни большинства видов их, следует допустить, что самки *S. pharaonis* становятся половозрелыми не позднее, чем через год, и размножаются в течение

лишь одного сезона, после чего погибают. Общую продолжительность жизни самок ориентировочно можно оценивать в полтора-два года.

Самцы *S. pharaonis*, как уже упоминалось, достигают больших размеров, но впервые созревают при меньших размерах тела, нежели самки. При созревании анатомические изменения органов половой системы самцов выражены значительно слабее. Их семенник лишь немного увеличивается и достигает 4-6% общего веса тела. Сперматофорный мешок также невелик, его относительная величина, как правило, не превышает веса семенника и очень редко чуть больше последнего. В сперматофорном мешке формируются сперматозоиды, длина которых составляет 1,0-1,5 см. Количество сперматозоидов непостоянно, нередко их насчитывается всего несколько десятков, но иногда имеется 350-400 штук. Достигая половой зрелости, самцы сохраняют потенциальную способность к совокуплению и оплодотворению самок в любое время, так что частично сперматозоиды всегда оказываются выметанными. Вместо выброшенных сперматозоидов начинается формирование новых, так что в сперматофорном мешке всегда можно найти какой-то запас их.

Способы и сроки совокупления у каракатиц *S. pharaonis* неизвестны. Можно предполагать, однако, что одним из способов является способ, известный в литературе под названием "голова к голове" (Mangold-wirs, 1963). Заключается он в том, что самец и самка сближаются головами, переплетаются "руками" и самец переносит с помощью гектокостцев зрелые сперматозоиды на буккальный семеприемник самки. У некоторых самок была обнаружена икра в буккальном семеприемнике. Однако у ряда зрелых самок буккальные семеприемники пусты, что заставляет предположить наличие у этого вида каракатиц еще и другого способа совокупления, который обычен для большинства других видов цефалопод и заключается в том, что непосредственно в момент вымета яиц самец спаривается с самкой, подплывая к ней снизу, и оплодотворяет яйца, поливая их спермой. Возможно, спаривание повторяется несколько раз, так как нам приходилось обнаруживать сперматозоиды в буккальном семеприемнике у молодых самок, еще не достигших половой зрелости. В этом случае спаривание произошло задолго до откладки яиц, и сперма должна сохраниться до момента их вымета, т.е. в течение нескольких

недель, а возможно, и месяцев. Известно (Lane, 1957), что сперма цефалопод может оставаться биологически активной длительное время, сохраняясь в буккальных семеприемниках.

Столь необычный на первый взгляд характер оплодотворения яиц у цефалопод известен довольно широко. Биологически он представляется весьма целесообразным, поскольку гарантирует нерестовую популяцию от влияния различного рода случайностей непосредственно во время размножения. Комбинированное оплодотворение самок самцами должно рассматриваться как экологическое приспособление вида к обеспечению своего биологического процветания, лучшей выживаемости. Еще в большей мере эта особенность биологии размножения оправдана при условии быстрого роста и малой продолжительности жизни популяции: в этом случае самцы новой генерации, которые должны вырасти из отложенных яиц, полностью смогут обеспечить воспроизводство следующего поколения самок. В идеальном случае раннее оплодотворение исключает необходимость присутствия самцов на нерестилищах или же сводит их количество к минимуму без всякого ущерба для воспроизводительной способности популяции. Не исключается, что более раннее созревание самцов *S. pharaonis* биологически необходимо прежде всего для обеспечения первого раннего оплодотворения еще молодых самок, значительно повышающего надежность оплодотворения яиц на нерестилище. Раннее оплодотворенная самка даже без участия самца оплодотворяет выметываемые яйца, используя для этого запас спермы, содержащийся в ее буккальном семеприемнике.

К сожалению, многие предположения, высказанные в данной статье, из-за недостаточного количества наблюдений и материала остаются непроверенными.

В пределах северо-западной части Индийского океана, включающей в себя Аравийское море, Аденский и Персидский заливы, было обнаружено две эколого-географические популяции *S. pharaonis*. Одна из них населяет шельфовую зону Аденского залива и Аравийского моря, причем каракатицы в уловах многочисленны и встречаются повсеместно. Вторая популяция обнаружена лишь в Персидском заливе. По-видимому, она менее многочисленна — самки в уловах встречаются значительно реже.

Существенных морфологических различий между представителями этих популяций обнаружить не удалось, за исключением лишь

того, что особи первой популяции более крупные и становятся половозрелыми при больших размерах тела. Если максимальная длина мантии для каракатиц из Персидского залива, согласно нашим данным, не превышает 23 см, то в Аравийском море она составляет 33 см. В Персидском заливе самый маленький половозрелый самец имел длину 13 см, самка - 15 см, в Аравийском же их размеры были соответственно 15,5 и 18 см. Еще более показательно в этом отношении сопоставление средних арифметических значений числа зрелых самцов и самок малых размеров обеих популяций.

В Персидском заливе *S. pharaonis* одинаково часто встречается как на жестких грунтах - песке и ракушечнике, так и на мягких, тогда как в Аравийском море она предпочитает илистое дно.

Самцы *S. pharaonis* из Персидского залива имеют более крупные сперматофоры по сравнению с таковыми у самцов из Аденского залива или Аравийского моря. Их длина достигает 1,5-2 см, что по отношению к длине мантии составляет 10-11%. Различия в размерах зрелых яиц у самок разных популяций не обнаружены, вследствие чего абсолютная плодовитость *S. pharaonis* из Персидского залива ниже (максимальное количество зрелых яиц в яичниках не превышает 200 штук).

Заключение

1. В северо-западной части Индийского океана обнаружены две эколого-географические популяции *S. pharaonis*, одна из которых географически приурочена к шельфовой зоне Аденского залива и Аравийского моря, другая - к Персидскому заливу.

2. Морфологически представители этих популяций неразличимы. Каракатицы из Аравийского моря более крупные и становятся половозрелыми позднее, чем каракатицы из Персидского залива.

3. Самцы популяции из Персидского залива отличаются более крупными сперматофорами, а самки меньшей абсолютной плодовитостью. Если в Аравийском море плодовитость самок достигает 450-500 яиц, то у самок из Персидского залива максимальное число яиц в яичнике не превышает 200.

4. В Аравийском море *S. pharaonis* предпочитает мягкие илистые грунты, тогда как в Персидском заливе эти каракатицы одинаково часто встречаются как на песке и ракушечнике, так и в иле.

5. Нерест *S. pharaonis* носит порционный характер. Откладка яиц продолжается почти в течение всего года, наиболее интенсивный нерест в зимний период – декабрь–февраль. Ориентировочно самки достигают половой зрелости в конце первого года жизни и живут не более двух лет.

6. Представляется спорным вопрос об установлении нижней границы обитания *S. pharaonis* на глубине 1000 м. Морфологический анализ внешнего строения и раковины этой каракатицы дает веские доказательства того, что она обитает в сублиторали и, возможно, верхней батии, до глубины 300 м.

ЛИТЕРАТУРА

- Котт Х. Приспособительная окраска животных. ИЛ М., 1950.
- Adam W. Cephalopoda from the Gulf of Aqaba-Sea Fish. Res. Stat. Haifa, 26; Contr. knowledge of the Red Sea, 16, 1960.
- Adam W., Kees W. A review of the Cephalopod family Sepiidae.-The John Murray Exp. 1933-34, sci. rep., 11, 1, 1966.
- Bott R. Kopula und Eiablage von *Sepia officinalis*. - Zts. Morph. Oecol. Tiere, 34, 1938.
- Denton E. a. Gilpin - Brown J. The buoyancy of the cuttlefish *Sepia officinalis* (L). - J. mar. biol. Ass. U.K., 41, 1961.
- Lane F. Kingdom of the Octopus. London, 1957.
- Mangold - Wirz K. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane.- Vie et Milieu, 13A, 1963.

НАДЕЖНОСТЬ И МОЗГ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Г.В.Зуев

Надежность – проблема первоначально техническая, возникшая как следствие технического прогресса, как его производное. Технический прогресс и автоматизация производства привели к появлению сложнейших машин, приборов и радиоэлектронных устройств, часто объединенных в единые комплексы и системы. При этом в развитии машиностроения, приборостроения и средств автоматики наблюдаются две тенденции. Во-первых, растет значимость создаваемых систем, что заставляет требовать повышения надежности их работы. Во-вторых, растет их сложность, что при-