

ПРОВ 98

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

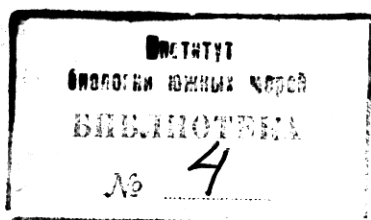
БИОЛОГИЯ МОРЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 38

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ
РЫБ И КАЛЬМАРОВ



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1976

D'Ancona U. L'ermafroditismo nel genere «Diplodus» (Sin. «Sargus» Teleostei).— Boll. Soc. Ital. Biol. Sper., 1945, 20.

Манолов Ж. Преглед на видовия състав на сем. Sparidae (Pisces) от Българското Черноморско крайбрежие.— Изв. инст. океан. и рибно стопанство. Варна, 1970, 10.

Tortonèse E. Biologie comparée de trois espèces méditerranéennes de Diplodus (Pisces, Sparidae).— Rép. Proc.-Verb. Reun. Commiss. internat. l'explorat. Scient. Mer. Méditerr. Monaco, 1965, 18, 2.

Tortonèse E., Cautis J. Révisions des poissons de la Famille des Sparidés vivantes près des côtes de Roumanie, Estratto Dagli.— Annal. del Museo Civico Di storia Naturale Di Genova, 1967, 76.

Zavodnik N. Notes on the biometrical characteristics and growth of the Annular Bream *Diplodus annularis* L. (Pisces, Sparidae) from the Northern Adriatic.— *Thalassia Jugoslavica*, Zagreb, 1968, 4.

Институт биологии южных морей
АН УССР, Севастополь

Поступила в редколлегию
14 января 1975 г.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ САМОК КАЛЬМАРА *Symplectoteuthis pteropus* (Steenstrup)

Г. В. Зуев

Изучаемый вид кальмаров — наиболее массовый среди головоногих моллюсков в эпипелагиали тропической Атлантики, он достигает значительной численности и биомассы, представляя вполне определенный интерес для хозяйственного использования как потенциальный промысловый объект (Зуев, Несис, 1971).

Естественно, что для рационального использования данного вида необходимо знать его внутривидовую структуру и организацию, степень расчлененности на отдельные локальные популяции и характер взаимодействия между ними, определяющий в конечном счете динамику численности этих популяций и вида в целом. К сожалению, еще нет глубоких, всесторонних исследований, посвященных данному виду, проведенных на популяционном уровне, что имеет свои объективные причины. Настоящая статья посвящена внутривидовой структуре самок, которые, будучи значительно более многочисленными и крупными по сравнению с самцами, составляют основную часть видовой популяции.

Исходя из концепции популяционной структуры видов (Майр, 1968, 1974; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973), априори можно считать, что видовое население *S. pteropus* в пределах своего обширного ареала, занимающего всю акваторию тропической области Атлантического океана включая Карибское море, Мексиканский залив и прилежащие воды бореальной и нотальной областей, биологически неоднородно и различается по своим требованиям к условиям среды в разных географических и климатических районах, т. е. представлено рядом местных популяций.

Тем не менее во внешнем строении кальмаров из различных участков видового ареала, а также в их анатомии никаких заметных различий, выходящих за пределы индивидуальной изменчивости, обнаружить не удастся, что, однако, не может сколько-нибудь серьезно противоречить представлению о разделении этого вида на серию последовательных, постепенно изменяющихся и широко соприкасающихся между собой отдельных популяций, поскольку морфологическая обособленность, как известно (Майр, 1968, 1974), явление вторичное, представляющее собой побочный продукт генетической дивергенции.

Внутривидовая изменчивость наиболее четко проявляется в особенностях размерной структуры популяции взрослых половозрелых самок. Их размерный ряд, учитывая окончательные размеры тела *S. pteropus*, весьма широк: в его состав наряду с мелкими (всего лишь 15—20 см), но уже

достигшими половой зрелости особями входят самки, имеющие предельные для данного вида размеры — 50—60 см.

Количественное определение зрелых самок в зависимости от размеров тела обнаруживает довольно сложную картину: вариационная кривая абсолютной численности имеет три вершины, свидетельствуя о явной гетерогенности видовой популяции (рис. 1). Возможность повторных случаев полового созревания здесь исключена, поскольку *S. pteropus* по своей биологии размножения моноциклический. После вымета яиц самки погибают, т. е.

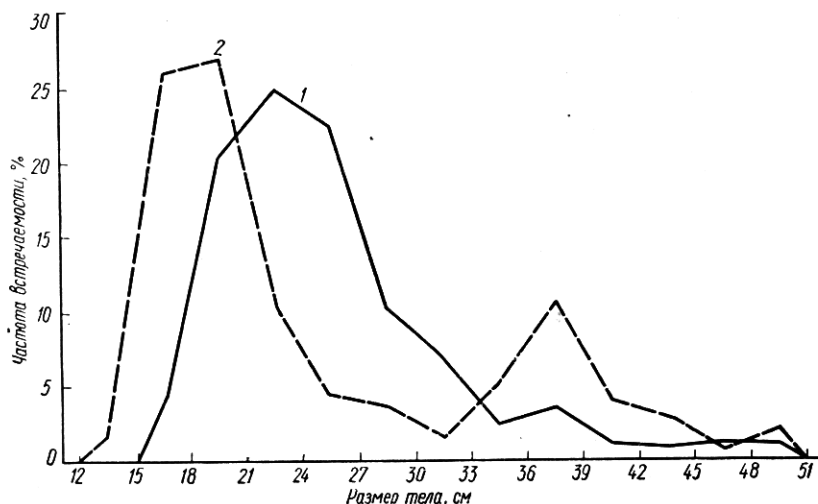


Рис. 1. Вариационные кривые абсолютной численности самок:
1 — взрослых, 2 — созревающих.

дефинитивные размеры непосредственно определяются скоростью развития репродуктивной системы и началом ее функционирования: чем раньше самки становятся половозрелыми, тем меньше их абсолютные размеры. Пики численности характерны для самок длиной 18—30; 39—42 и 45—50 см. Можно предполагать, что описанная изменчивость размерной структуры видовой популяции взрослых самок (полимодальность) отражает существование внутривидовых различий в скорости полового созревания самок в разных условиях среды, т. е. наличие локальных репродуктивных физиологических популяций.

Исходя из предположения о нормальном характере размерного распределения самок внутри каждой из популяций, для выделения последних использован графический метод «вероятностной бумаги» (Harding, 1949; Cassie, 1954; Summers, 1968). Кумулята размерных классов взрослых самок представляет собой совокупность точек, располагающихся вдоль ломаной линии, состоящей из трех отрезков, каждый из которых соответствует определенной размерной группе или популяции (рис. 2). В соответствии с положением точек перегиба А и В оказывается, что относительная численность популяций составляет 90; 5; 5%, а их модальные значения равны 24, 25; 38, 75; 45, 25. Значения дисперсий составляют соответственно $\pm 4,50$, $\pm 6,00$, $\pm 6,38$ (табл. 1).

Проверка существенности различий между выборками производилась по двум параметрам — дисперсиям и средним значениям. Дисперсии сравнивали с помощью критерия Фишера по формуле

$$F = \frac{S_1^2}{S_2^2},$$

где $S_1^2 > S_2^2$ — дисперсии сравниваемых выборок. Различия между дисперсиями в обоих случаях оказались достоверны (при уровне значимости 0,05, табл. 1), поэтому для сравнения средних использован приближенный t -критерий:

$$t_1 = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{\frac{S_1^2}{n_1} + \frac{S_2^2}{n_2}}}$$

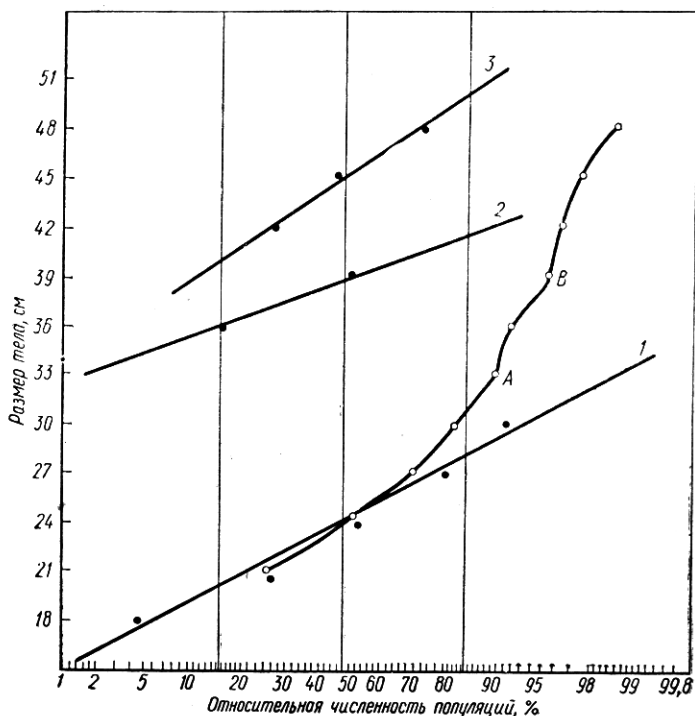


Рис. 2. Кумулята и частота размерных групп самок на «вероятностной бумаге»:

1 — раннесозревающие; 2 — позднесозревающие мелкие; 3 — позднесозревающие крупные; А и В — точки перегиба.

Число степеней свободы f для t определяется соотношением

$$f = \frac{1}{\frac{u^2}{n_1 - 1} + \frac{(1 - u)^2}{n_2 - 1}}$$

где

$$u = \frac{S_1^2/n_1}{\frac{S_1^2}{n_1} + \frac{S_2^2}{n_2}}$$

Таблица 1

Результаты статистической обработки размерной структуры взрослых самок *S. pteropus*

Физиологическая популяция	n	$\bar{x}$	σ	σ_x^2	t	t_1	t_2
Раннесозревающие	363	24,25	$\pm 4,50$	20,25	22,6 5,1	10,6 3,3	20 25
Позднесозревающие мелкие	20	38,75	$\pm 6,00$	36,00			
Позднесозревающие крупные	20	45,25	$\pm 6,38$	40,25			

Различие между средними также в обоих случаях оказывается достоверным при уровне значимости 0,05 (табл. 1).

Нормальные кривые частотного распределения внутри отдельных популяций, а также суммарная кривая хорошо соответствуют гистограмме распределения частот размерных классов (рис. 3). Таким образом, наличие трех размерных физиологических специфических популяций самок *S. pteropus* можно считать доказанным.

Для доказательства того, что каждая из этих размерных популяций своим существованием обязана различиям в скорости полового созревания, т. е. является репродуктивной физиологической расой, были изучены темпы развития репродуктивной системы самок в онтогенезе.

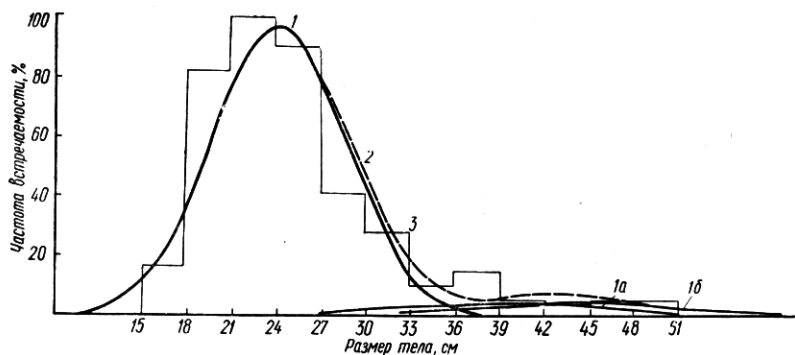


Рис. 3. Размерная структура популяций самок:

1 — распределение частот внутри популяции; 2 — суммарная кривая частот; 3 — гистограмма распределения частот размерных групп.

Как известно, скорость наступления половой зрелости оказывает исключительно большое влияние на все стороны жизни популяций, определяя их размерно-возрастную структуру, плодовитость, темп воспроизводства, что в конечном счете характеризует особенности динамики отдельных популяций и вида в целом. С этих позиций изучение процессов развития заслуживает особого внимания. Темп развития репродуктивной системы и начало ее функционирования у пойкилотермных животных, и в частности у моллюсков, тесным образом связаны с интенсивностью их обмена веществ в различных условиях существования (Wilbur, Owen, 1964; Винберг, 1968). Благодаря этому внутривидовые различия в скорости полового созревания служат одним из важнейших физиологических показателей степени фенотипической изменчивости вида и его расчлененности на локальные группировки.

Относительную скорость полового созревания самок *S. pteropus* разных популяций определяли по степени развития органов репродуктивной системы, выраженной комплексом качественных и количественных характеристик, в зависимости от абсолютных размеров тела. Абсолютные значения скорости полового развития, к сожалению, пока неизвестны.

В ходе онтогенеза закономерно изменяются качественные и количественные характеристики, учитываемые шкалой стадий зрелости и динамикой роста коэффициента зрелости (см. табл. 1). Для самок *S. pteropus* степень зрелости гонад количественно выражается с помощью коэффициента зрелости, представляющего собой отношение веса органов половой системы к весу тела, представленное в процентах.

Расчет коэффициента зрелости производили по следующей формуле:

$$K_z = \frac{P_{яч} + P_{яц} + P_{нж} + P_{яж}}{P_t - P_ж} \cdot 100 \%, \quad (1)$$

где $P_{яч}$ — вес яичника; $P_{яц}$ — вес яйцеводов; $P_{нж}$ — вес нидаментальных желез; $P_{яж}$ — вес яйцевых желез; P_t — вес тела; $P_{ж}$ — вес желудка. Анализ динамики коэффициента зрелости самок *S. pteropus* в онтогенезе свидетельствует о его непрерывном росте, который разделяется на два неравных по интенсивности и продолжительности периода. Первый — это период медленного роста, характеризующий самые ранние стадии развития половых желез от момента закладки. В течение этого периода относительный вес органов репродуктивной системы увеличивается незначительно. Индивидуальные значения коэффициента зрелости в конце его не превышают, как правило, 0,8—1,0% (среднее значение 0,9). Затем наступает период быстрого роста коэффициента зрелости (период собственно созревания), в течение которого происходят интенсивное развитие и рост всех органов репродуктивной системы: нидаментальных и яйцевых желез, яичника и яйцеводов. Значения коэффициента зрелости резко возрастают, увеличиваясь более чем в 20—25 раз, и достигают 20—25% к моменту нереста самки. Продолжительность периода быстрого роста коэффициента зрелости во времени, по-видимому, невелика (от нескольких дней до нескольких недель).

К числу качественных показателей степени развития половой системы самок кальмаров относятся внешний вид и размеры яичников, яйцеводов, нидаментальных желез, макро- и микроскопические особенности строения яиц и т. д.

Анализ стадий зрелости половых желез самок в соответствии со специально разработанной 5-балльной шкалой показывает, что период медленного роста коэффициента зрелости совпадает со стадиями I и II развития гонад, которые должны соответствовать периоду синаптного пути и протоплазматического роста ооцитов (Буруковский, Вовк, 1974).

Последующее резкое увеличение коэффициента зрелости функционально связано с процессами качественной перестройки в яичнике (часть ооцитов переходит в фазу трофоплазматического роста). Яичник из стадии II переходит последовательно к стадиям III, IV₁, VI₂ и IV₃, в конце которой происходит вымет зрелых яиц. Продолжительность каждой из этих стадий невелика. Таким образом, изменения длительности развития половых желез, ускорение или задержка созревания у самок *S. pteropus* связаны с удлинением или сокращением сроков прохождения второй стадии зрелости яичников. Подобный характер развития половых желез отмечен у рыб (Коселев, 1971).

В зависимости от степени развития гонад в онтогенезе, всех самок *S. pteropus* можно разделить на три группы — незрелые, созревающие и взрослые зрелые (табл. 2). Группу незрелых самок составляют особи с половыми железами на самых ранних стадиях развития (I, II). К группе созревающих относятся самки в III и IV стадиях развития. Для самок этой категории отмечен самый высокий темп развития гонад — индивидуальные значения коэффициента зрелости варьируют от 1 до 10%. К группе взрослых самок принадлежат взрослые особи в IV₂ и IV₃ стадиях развития, содержащие в яйцеводах определенный запас зрелых яиц.

Таблица 2

Качественные и количественные характеристики степени зрелости самок *S. pteropus*

Стадия зрелости гонад	Значение коэффициента зрелости, %	Характер роста коэффициента зрелости	Категория самок
I II	0,6 0,9	Медленный	Незрелые
III IV ₁ IV ₂ IV ₃	2,6 7,0 9,7 22,5	Быстрый	Созревающие Зрелые

Скорость полового развития самок *S. pteropus* изучалась только на созревающих самках, как группе наиболее показательной в этом отношении благодаря интенсивному росту и развитию гонад. По своей размерной структуре созревающие самки удивительно напоминают взрослых: вариационная кривая абсолютной численности созревающих самок полимодальна и повторяет таковую взрослых самок (см. рис. 1, 2). Среди созревающих самок наиболее многочисленны (первый модальный класс) особи длиной 15—21 см, для взрослых самок соответствующий пик численности, как это показано выше, включает размерную группу 18—27 см. Следующему модальному классу созревающих самок (33—39 см) среди взрослых соответствует

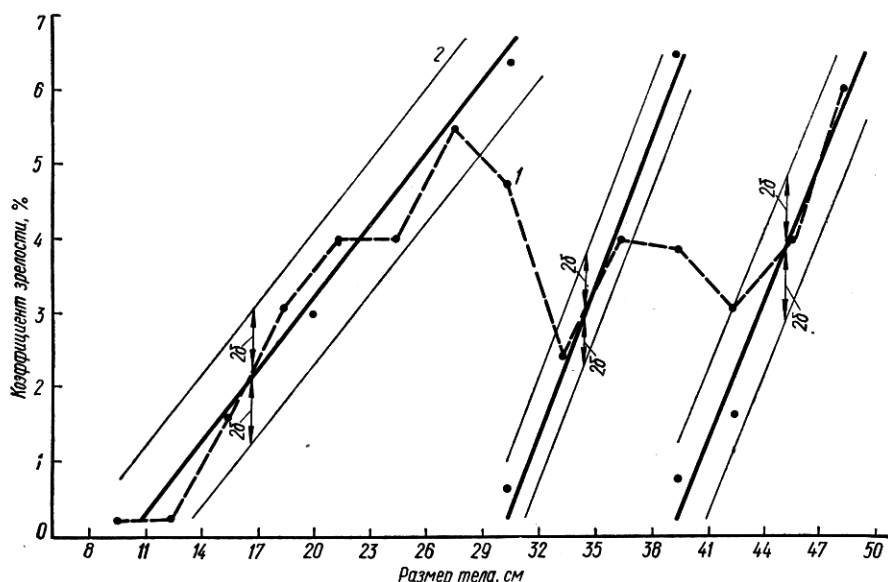


Рис. 4. Вариационная кривая изменения коэффициента зрелости созревающих самок (1) (штриховая линия), теоретические линии регрессии коэффициента зрелости по длине мантии трех размерных популяций самок и границы колеблемости в пределах ± 26 (2).

размерная группа 39—42 см. Третий модальный класс для созревающих и зрелых самок состоит из особей 45—50 см длиной. Некоторое смещение пиков численности взрослых самок вправо по оси абсцисс (в сторону увеличения абсолютных размеров) относительно соответствующих им пиков численности созревающих особей закономерно и функционально связано с непрекращающимся в онтогенезе ростом кальмаров.

Таким образом, по характеру размерной структуры популяции созревающих самок можно судить о внутривидовых различиях в скорости полового созревания. Характер зависимости между коэффициентом зрелости и размерами тела (длиной мантии) созревающих самок подтверждает их неоднородность по этому признаку: вариационная кривая изменения коэффициента зрелости имеет трехвершинный характер (рис. 4). Детальный анализ индивидуальных значений коэффициента зрелости свидетельствует о наличии трех групп особей, созревающих при различной длине тела, среди которых имеет место закономерное увеличение средних значений коэффициента зрелости, чем и объясняется полимодальность кривой коэффициента зрелости. Самки первой группы созревают при длине 14—32 см, второй — 34—41 и третьей — 41—50 см. Количественно зависимость между величиной коэффициента зрелости и длиной мантии, т. е. скорость полового созревания для каждой из трех популяций, хорошо описывает-

ся уравнением прямой линии ($y = ax + b$) и имеет следующий вид:

$$\begin{aligned}y_1 &= 0,32x - 3,2; \\y_2 &= 0,65x - 19,4; \\y_3 &= 0,62x - 24,2,\end{aligned}$$

где y_i — коэффициент зрелости; x — длина мантии (см). Значения среднего квадратичного отклонения (σ_{yx}) составляют соответственно $\pm 0,45$; $\pm 0,32$; $\pm 0,48$ (Рокицкий, 1961).

$$\sigma_{yx} = \sqrt{\frac{\sum (y - \hat{y})^2}{n - 2}},$$

где $y - \hat{y}$ — отклонение от регрессии. Итак, видовая популяция самок *S. pteropus* дифференцирована на три внутривидовые формы, отличающиеся скоростью полового развития и абсолютными размерами тела (репродуктивные физиологические расы).

Как отмечалось выше, *S. pteropus* — вид моноциклический. С переходом гонад в III и последующие стадии зрелости (период быстрого роста коэффициента зрелости) линейный рост самок резко замедляется, так что дальнейшего увеличения их длины почти не происходит, хотя они продолжают активно питаться. Энергетические резервы организма в это время, без сомнения, мобилизуются для накопления значительного количества запасных веществ в развивающихся ооцитах.

Так, самки, достигающие половой зрелости при длине 15—30 см, не достигают, как правило, более 33—35 см. Это раннесозревающие самки. Для самок, массовое созревание которых происходит при длине 33—39 см, предельные размеры в основном не превышают 40—45 см. Это — позднесозревающие мелкие самки. И, наконец, самки, созревающие при длине тела более 40—45 см, вырастают до 55—60 см. Это — позднесозревающие крупные самки.

Для каждой популяции самок с учетом созревающих и взрослых особей были построены вариационные кривые изменения длины мантии. Статистическая обработка данных по каждой из этих групп показывает, что все три популяции реально существуют (достоверность выше 95%; уровень значимости меньше 0,05) (табл. 3). Достоверность полученных отличий вычислялась по методу сравнения двухфакторного комплекса (Плохинский, 1960; Шувалов, 1972), поскольку нормальность сравниваемых выборок предварительно не устанавливалась.

Формула определения достоверности (Плохинский, 1960) следующая:

$$F = \frac{x_1 - x_2}{\sigma_z^2} \cdot \frac{n_1 - n_2}{n_1 + n_2},$$

где x_1 и x_2 — средние арифметические двух сравниваемых выборок; n_1 и n_2 — число экземпляров в каждой выборке; σ_z^2 — случайная девиата, полученная из формулы

$$\sigma_z = \frac{C_1 + C_2}{n_1 + n_2 - 2}; \quad C = V\sigma^2 = \sigma^2(n - 1),$$

где $C_1 + C_2$ — сумма дисперсий.

Таблица 3

Результаты статистической обработки размерной структуры созревающих и зрелых (взрослых) самок

Внутривидовая группа самок	n	$\bar{x}$	m	σ	v	σ_z^2
Раннесозревающие	479	22,52	$\pm 0,07$	$\pm 1,61$	7,1	2,50
Позднесозревающие мелкие	51	36,47	$\pm 0,17$	$\pm 1,28$	3,5	2,46
Позднесозревающие крупные	20	45,55	$\pm 0,52$	$\pm 2,20$	4,8	

Таким образом, в результате исследования размерной структуры популяции взрослых и созревающих самок *S. pteropus* с помощью графического метода «вероятностной бумаги», а также изучения динамики их коэффициента зрелости в онтогенезе были выделены, несмотря на сходство во внешнем строении, три репродуктивные физиологические популяции, различающиеся скоростью полового созревания и, как следствие этого, общими размерами тела.

К популяции раннесозревающих самок относятся особи, созревающие при длине 17—30 см и имеющие окончательные размеры тела, как правило, не более 35 см. В количественном отношении это самая многочисленная популяция, она включает в себя около 90 % всех кальмаров. Позднесозревающие самки представлены двумя размерными популяциями. К одной из них — мелкой — принадлежат особи, созревающие при длине тела 33—40 см и имеющие окончательные размеры не более 45 см. Позднесозревающие крупные самки становятся половозрелыми не ранее, чем достигнут длины 40 см, их предельная величина 50—60 см. Обе эти популяции менее многочисленны по сравнению с раннесозревающими самками, однако необходимо помнить, что данные по количественному распределению кальмаров получены с помощью крючковых орудий лова, обладающих определенной селективностью.

Итак, изменчивость размерной структуры популяций взрослых самок *S. pteropus* определяется популяционными различиями в скорости их полового созревания: чем раньше самки становятся половозрелыми, тем их абсолютные размеры меньше.

ЛИТЕРАТУРА

Буруковский Р. И., Вовк А. Н. Некоторые вопросы оогенеза у североамериканского кальмара (*Logido pealei* Les.) банки Джорджес.— Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1974, 66, 5, 44—50.

Винберг Г. Г. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, «Высшая школа», 1968.

Зуев Г. В., Несис К. Н. Кальмары. М., «Пищепром», 1971.

Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротематия у рыб.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М., «Наука», 1971, 186—218.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., «Мир», 1974.

Плохинский Н. А. Дисперсионный анализ. Новосибирск. Изд-во СО АН СССР 1960, 108—109.

Рокицкий П. Ф. Основы вариационной статистики для биологов. Минск, Изд-во Белорусского гос. ун-та, 1961.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Готов Н. В. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1973.

Шувалов В. С. Географическая изменчивость некоторых видов семейства Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida).— В кн.: Географическая и сезонная изменчивость морского планктона. Исследования фауны моря, XII (XX). Л., «Наука», 1972, 146—160.

Cassie R. M. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distribution. — Austr. J. Mar. and Fr. Water. Res., 1954, 5, 513—522.

Harding S. P. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions.— S. Mar. Biol. Ass. U. K., 1949, 28, 141—153.

Summers E. C. The growth and size distribution of current year class *Loligo pealei*.— Biol. Bull., 1968, 135, 366—377.

Wilbur K. M., Owen G. Growth.— In.: Physiology of Mollusca, I. Academic Press New York — London, 1964, 211—242.

Институт биологии южных морей
АН УССР, Севастополь

Поступила в редколлегию
30 декабря 1974 г.