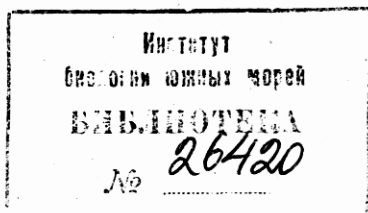


АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
В ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЕ ОКЕАНА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»
КИЕВ - 1975

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ВНУТРИВИДОВЫХ ГРУППИРОВКАХ
В ТРОПИЧЕСКОЙ АТЛАНТИКЕ (CERPHALOPODA; MOLLUSCA)

Г.В.Зуев

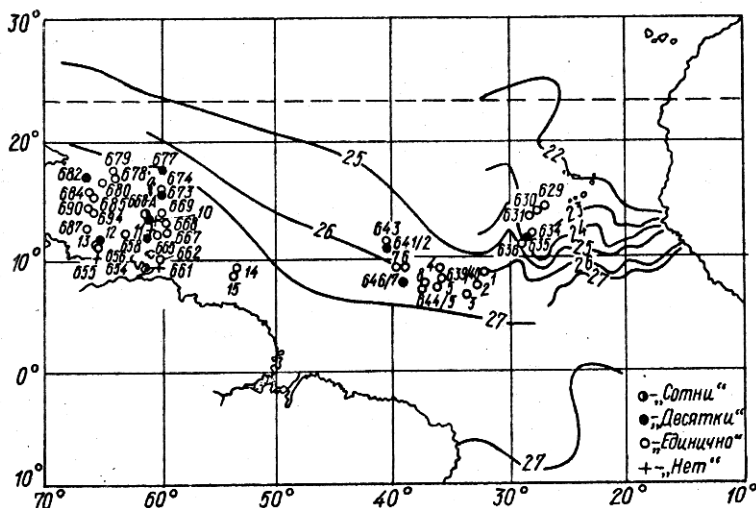
Исследование популяционной структуры видов растений и животных - выявление внутривидовой изменчивости и выделение локальных популяций - имеет важное значение как в теоретическом плане, так и для рационального использования природных ресурсов, особенно промысловых организмов. Настоящая работа посвящена исследованию географической изменчивости океанического кальмара *O. pteropus* - массового эпипелагического вида Тропической Атлантики с целью выяснения его популяционной структуры и характера внутривидовых отношений. В основу работы положены данные 7-го рейса н/с "Академик Вернадский".

Условия жизни в пелагиали отличаются определенным своеобразием, которое заключается прежде всего в сильной зависимости организмов от условий среды. Особенно широко известно влияние температуры воды на жизнедеятельность гидробионтов.

Гидрологическая характеристика эпипелагиали

В гидрологическом отношении исследуемый район (см. рисунок) представлен различными структурами вод и различными типами водных масс. В его восточной части к юго-западу от островов Зеленого Мыса (станции 629-636) находится обширная зона дивергенции Северного Пассатного и Межпассатного (Экваториального) течений, для которой характерно усиление процессов вертикальной циркуляции с образованием областей подъема вод и, соответственно, районов повышенной биологической продуктивности. Температура поверхностного слоя воды в этом районе составляет 23,8-24,6°C. Подъем глубинных вод, обогащенных минеральными солями, отмечался на станции 635. К этой же станции приурочены скопления кальмаров *O. pteropus*.

Район исследований в Центральной тропической Атлантике (станции I-8; 639-647) занят водами с температурой поверхностного слоя 26-27°C. По своему происхождению это - тропическая водная масса, довольно однородная по своей структуре, процессы вертикальной циркуляции в которой выражены довольно слабо. Одной из основных причин ослабления вертикальной циркуляции вод в этом районе является, по-видимому, постепенное увеличение глубины залегания слоя температурного скачка по сравнению с Восточной Атлантикой. Биоло-



Район исследований в 7-м рейсе н/с "Академик Вернадский" (май - июль 1973 г.)

гическая продуктивность вод незначительна. Некоторое исключение представляет расположенная в северо-западной точке исследованного района станция 641-3, где отмечены скопления кальмаров. В соответствии со схемой геострофической циркуляции поверхностных вод в Атлантическом океане (Булатов, 1971), эта станция оказывается в зоне дивергенции, простирающейся в виде постепенно сужающейся полосы через весь океан от островов Зеленого Мыса до побережья Южной Америки.

В прикарибском районе Атлантики (станции 662-667) поверхностный слой воды прогрет до $27,3-27,7^{\circ}$. Он сформирован водами Южного и Северного пассатных течений, в значительной мере трансформированных в экваториальной зоне. Слой температурного скачка выражен неочетливо, вертикальная циркуляция очень слабая. Только на самой северной станции 667 гидрологического разреза по 60° з.д. наблюдается подъем изотерм. На этой же станции были встречены кальмары, принадлежащие к виду *O. bartramii*, населяющего субтропические и умеренные воды Атлантики. В данном случае это - самая южная точка обнаружения *O. bartramii* в Западной Атлантике. По-видимо-

му, где-то недалеко расположена область подъема холодных глубинных вод, с которыми кальмары проникают так далеко на юг.

Биологическая характеристика кальмаров

В Восточной Атлантике видовое население кальмаров *O. pteropus* представлено особями обоих полов. Длина мантии самок варьирует от 13 до 43,5 см, длина самцов - 14,5-20,5 см. Среди самок преобладают особи длиной 20-23 см (более 40% улова), многочисленны также самки длиной 13-17 см (около 30%), крупные же самки больше 30 см составляют только 12%. Несмотря на столь значительные различия в размере в отношении развития органов репродуктивной системы самки однородны - все они без исключения неполовозрелые (стадии зрелости половых желез самок I и II). С увеличением абсолютных размеров тела происходит постепенный рост и развитие их половой системы. Все самки неоплодотворенные - на буккальных мембранах не обнаружено остатков сперматофоров.

Среди самцов встречаются молодые неполовозрелые особи и взрослые со зрелыми сперматофорами в ниджемовом органе. Среди взрослых самцов встречаются особи с относительно длинными и короткими сперматофорами. Длина так называемых "длинных" сперматофоров - 16,5-19,5% длины мантии при их абсолютных размерах 3,3-3,6 см, относительная длина "коротких" сперматофоров всего 13-15% при абсолютной их длине 2,6-2,8 см (при одинаковых размерах тела самцов). Самцы становятся половозрелыми при длине 18,5 см. По своей численности самцы значительно уступают самкам. Соотношение полов близко 5:1.

Кальмары интенсивно питаются, особи с пустыми желудками встречаются очень редко. По-видимому, в этом районе летом происходит нагул молодежи, которая мигрирует сюда из репродуктивной области ареала данной популяции. Учитывая относительно большую численность мелких особей, можно предполагать, что область размножения данной популяции должна находиться недалеко. Гидрологические условия данного района вполне соответствуют высказанной точке зрения относительно функционального состояния популяции.

В Центральной тропической Атлантике размерный ряд кальмаров аналогичен таковому предыдущего района. По наблюдениям и уловам их длина мантии варьирует от 10 до 40 см (в одном случае длина самки составляла 45 см). Среди самок преобладают особи длиной до 25 см (около 80%), особи крупнее 30 см составляют только 5-6%. Размерный ряд самцов варьирует от 17,5 до 21 см.

Половая структура популяции самок довольно сложная: в уловах встречаются самки разной степени зрелости (стадии I-Y). В соответствии с различиями в скорости полового созревания все самки могут быть разделены на две группы (при отсутствии сколько-нибудь заметных внешних различий). Самки первой группы становятся половозрелыми (стадия IV) при длине мантии 24-25 см, при длине 27 см они созревают все. Их максимальные размеры не превышают 30-32 см. Самки второй группы созревают позднее и, соответственно, их предельные размеры больше. В уловах все самки этой группы оказались неполовозрелыми (стадии зрелости I-III). Единственная самка длиной 45 см имела в яйцеводах крупные зрелые яйца, однако ее принадлежность именно к этой популяции (биологически специфичной группировке) не является бесспорной для нас.

Среди мелких самок преобладают неполовозрелые длиной 17-23 см (более 70%). Индивидуальные значения коэффициента зрелости половозрелых самок - 4,8-13,5.

Среди группы крупных самок наиболее многочисленны особи длиной 23-27 см (65%), размерная группа от 30 до 40 см не превышает 10%, и совсем нет мелких (меньше 20 см) самок. Эти самки по характеру развития и состоянию половых желез по отношению к абсолютным размерам тела идентичны самкам из Восточной Атлантики и составляют с последними, по-видимому, единую биологически специфичную популяцию. Подавляющее большинство самок неоплодотворенные.

Среди самцов вновь обнаружены особи с короткими и длинными оперматофорами, хотя и те и другие созревают при одинаковых размерах тела (18,5 см). Самки во много раз многочисленнее самцов, соотношение полов 7:1.

Кальмары из Западной тропической Атлантики (станции 14,15), прикарибского района (станции 662-667) и Карибского моря по своей биологии и размерному составу одинаковы. Они представлены всеми размерно-возрастными группами от мелких 5-6-сантиметровых особей до крупных экземпляров длиной 36-38 см. Преобладают три размерные группы - это особи длиной 16-19 см (более 40%), 23-25 см (около 20%) и 28-30 см (около 10%), более крупные кальмары составляют только 5,5%. Самцы немногочисленны, их приблизительно в 6 раз меньше, чем самок. Половая структура популяции самок сложная. Наряду с половозрелыми взрослыми особями длиной 17-18 см встречаются одновременно значительно более крупные (длиной 32-33 см) неполовозрелые самки, в яичниках которых еще нет созревающих и зрелых яиц. По скорости роста и развития половых желез в онтогенезе

удалось выделить три группы самок. Самки первой группы созревают при длине 17 см, а их максимальные размеры чаще всего не превышают 25 см. В уловах эти самки наиболее многочисленны, они составляют почти половину (точнее 48%) общего количества самок. Темпы полового созревания их велики: при длине 20 см все они половозрелые. Индивидуальные значения коэффициента зрелости самок варьируют от 3,7 до 13,6.

Самки второй группы созревают при длине 24-25 см и вырастают до 30 см. Их доля в уловах достигает 40%. Значения коэффициента зрелости для них 4,7-13,5.

К третьей группе принадлежат самые крупные (длиной до 38 см) и самые малочисленные (12% в уловах) самки, созревающие при длине мантии 31-32 см. Значения коэффициента зрелости для этих самок составляют 4,8-7,2 и лишь в одном случае коэффициент зрелости был 21,8 (в яйцеводах самки было около 80% зрелых яиц). Абсолютная плодовитость ее - 1 115 000 яиц.

Самцы по размерам сильно уступают самкам, самый крупный среди них был длиной 21 см. Созревают самцы при длине 13,5 см.

Элементы популяционной структуры вида *O. pteropus*

На основе описанных выше морфо-физиологических различий между самками из разных географических районов Тропической Атлантики можно сделать вывод о том, что видовое население *O. pteropus* далеко неоднородно в пределах своего ареала, несмотря на отсутствие резких отличий в условиях среды. В исследованном районе обнаружены по крайней мере три биологически специфичные внутривидовые группировки. Крупные самки длиной 38-43,5 см, населяющие воды Восточной, Центральной и Западной Атлантики включая Карибское море, принадлежат к единой популяции, которую мы будем далее именовать К а н а р с к о й. Представители этой популяции распространены наиболее широко (и возможно, наиболее многочисленны) по сравнению с остальными и населяют водные массы, различные по структуре и происхождению. В Восточной Атлантике стацией Канарской популяции являются водные массы северного субтропического антициклонического круговорота, представленные Канарским и Северным Пасатным течениями, вторичные водные массы широтных течений и нейтральные области (западная и восточная) с Карибским морем.

Основой ареала Канарской популяции является, по-видимому, восточная нейтральная область между северным субтропическим и северным тропическим круговоротами, где развивается довольно ус-

стойчивый циклонический круговорот, образуемый Канарским, Северным Пассатным течением и Межпассатным противотечением. Основу ареала населяет независимая, способная к постоянному самостоятельному размножению популяция.

Жизненный цикл Канарской популяции представляется следующим образом. Из основного района размножения в Северо-Восточной тропической Атлантике (циклонический круговорот и прилежащие воды) молодь активно расселяется за пределы репродуктивной области популяционного ареала главным образом в южном и западном направлениях. Распространению же молоди на север препятствует низкая температура воды (ниже $16-17^{\circ}$), которая является основным ограничивающим фактором. Основная часть молоди держится вместе, образуя скопления в продуктивной зоне открытого океана в зоне дивергенции Северного Пассатного и Межпассатного течений южнее и юго-восточнее островов Зеленого Мыса. Летом и осенью по мере прогрева вод в Северном полушарии молодь мигрирует вдоль Африканского побережья в северном направлении и в сентябре достигает островов Мадейра, где в это время поверхностный слой воды прогревается до $22-23^{\circ}$. Начало зимнего охлаждения в октябре вызывает перемещение кальмаров обратно на юг в репродуктивную область. К зиме молодые кальмары в массе достигают половой зрелости. Начало нереста приходится на зиму (январь-февраль). Возможно, что нерест растянут во времени и даже продолжается в течение всего года, однако его пик выражен в зимне-весенний сезон года, так что в отношении этой популяции можно говорить о сезонном характере размножения.

Однако какая-то часть молоди, мигрирующая из репродуктивной области ареала, вновь туда не возвращается, расселяясь в пределах обширного видового ареала, где ведет в основном одиночный и кочевой образ жизни. Как следует из наших данных, в Центральной Атлантике обитают только молодые еще неполовозрелые особи Канарской популяции, и лишь в прикарибском районе и в Карибском море вновь обнаружены взрослые крупные самки. По нашему мнению, эти самки могут принадлежать к той части Канарской популяции, которая пересекает океан. С точки зрения внутривидовых взаимоотношений, она представляет собой суперпопуляцию (Беклемишев, 1969), внутри которой невозможно взаимодействие особей по всей акватории из-за обширных размеров последней. С точки зрения морфологической структуры популяции, учитывающей ее состав, из популяций низшего порядка это — сложная популяция. И наконец, с точки зрения меж-

популяционных отношений (функциональной структуры) – это комплекс популяций.

Биологически специфичную популяцию из Центральной и Западной Атлантики, населяющую тропические водные массы с высокими температурами, в частности воды Межпассатного противотечения, мы выделяем в межпассатную популяцию. Основа ареала этой популяции, по-видимому, находится в пределах северного тропического круговорота, где существует либо единая независимая популяция, либо несколько, в разной мере взаимодействующих между собой.

Жизненный цикл межпассатной популяции имеет ряд отличительных черт от канарской и представляется в следующем виде. Прежде всего здесь нет резко выраженного сезонного пика размножения и протяженных миграций молоди, поскольку смена сезонов года на акватории, занятой этой популяцией, выражена слабее. Черты сезонности размножения все же сохраняются, о чем может свидетельствовать многочисленность в летние месяцы (июнь–июль) впервые созревающих самок (стадия зрелости IV) и довольно малыми значениями коэффициента зрелости. Очевидно, летом интенсивность нереста Межпассатной популяции несколько снижается и вновь усиливается с наступлением зимы.

Размножение происходит во всему ареалу, так как неполовозрелые, но уже оплодотворенные, с одной стороны, и взрослые половозрелые самки, с другой, встречаются повсеместно. В результате отличается и функциональная структура ареала Межпассатной популяции – репродуктивная и нагульная области ее ареала территориально совмещены.

Обнаруженная в Западной Атлантике и Карибском море мелкая популяция *O. pteropus* ограничена в своем распространении наиболее высоко прогретыми тропическими водами. Ее ареал находится в зоне экваториальной дивергенции, простирающейся в общей сложности от Гвинейского залива – на востоке, до побережья Южной Америки – на западе, в западной нейтральной области между северным субтропическим и тропическим круговоротами и в Карибском море. Она представлена, вероятно, рядом более мелких независимых популяций, в разной степени взаимодействующих между собой. По особенностям своего жизненного цикла и функциональной структуре ареала эта популяция, названная нами экваториальной, близка к межпассатной популяции.

Сопоставляя межпопуляционные различия в скорости роста и полового созревания кальмаров с условиями их обитания, можно отме-

туть, что одним из определяющих факторов этого является температура воды. Быстрым ростом и ранним созреванием при относительно небольших размерах отличаются кальмары экваториальной популяции, ареал которой занимает район с температурами поверхностного слоя, как правило, выше $26-27^{\circ}\text{C}$.

Оособи канарской популяции, населяющие северо-восточную и северную окраины видового ареала, где температура воды составляет $17-25^{\circ}\text{C}$, при значительно более крупных размерах тела медленно растут и поздно созревают. Представители межпассатной популяции занимают промежуточное положение между рано и поздно созревающими формами.

Исходя из отношения кальмаров разных популяций к температуре воды, можно видеть, что эволюция этого вида шла в направлении приобретений и развития приспособлений к обитанию при все более низких температурных условиях. Из центра ареала, который, очевидно, первоначально занимал только район наиболее высоко прогретых вод вблизи экватора (в западной или восточной части океана) кальмары постепенно расселялись в более высокие широты Северного и Южного полушарий, образуя на своем пути местные группировки. В Северном полушарии дальше остальных мигрировала Канарская популяция, заселившая к настоящему времени обширную область в северо-восточной части тропической зоны Атлантики. Более того, с летним прогревом вод эта популяция проникает к северу до 35° с.ш. и достигает островов Мадейра.

Популяционные ареалы оказываются тесно связанными с температурой воды. Температурный фактор играет основную роль в ограничении горизонтального распространения кальмаров (и, по-видимому, вертикального тоже), относящихся к быстроплавающим нектонным формам, оказываясь таким образом своеобразным экологическим барьером для беспрепятственного смещения в океанской пелагиали видового населения.

Экологическая структура популяций определяется характером горизонтальной циркуляции вод, повторяя структуру деформационного поля Атлантического океана. Количественное же распределение кальмаров в эпипелагиали, как и других экологически близких форм, обуславливается в первую очередь трофическими причинами.

Выводы

1. Несмотря на отсутствие устойчивых внешних различий, видовое население эпипелагического кальмара *O. pteropus* неоднородно и по своим морфо-физиологическим характеристикам может быть расчле-

нено (по крайней мере в исследованном районе) на три биологически специфичные популяции.

2. Канарская популяция, представленная крупными (до 40-43,5 см) особями, населяет все типы водных масс в пределах тропической зоны Атлантики. Основа ее ареала находится в северо-восточной части тропической зоны, где обитает независимая популяция. Стацией Канарской популяции являются водные массы северного субтропического круговорота, восточная и западная нейтральные области, Карибское море. Межпассатная популяция населяет тропические воды Центральной и Западной Атлантики с температурой поверхностного слоя не ниже 24-25°C. Основой ее ареала является северный субтропический круговорот (его южная периферия) и западная нейтральная область. Экваториальная популяция населяет наиболее высоко прогретые воды экваториальной Атлантики и Карибское море, где образует ряд независимых популяций. Отличается быстрым ростом и ранним созреванием при небольших (24-25 см) размерах тела.

3. Характер и интенсивность взаимодействия между популяциями различны и полностью определяются структурными особенностями деформационного поля Атлантики. В направлении северо-восток - юго-запад увеличивается интенсивность смешения разных популяций и усложняется функциональная организация вида.

4. Районы образования скоплений *O. pteropus* на исследованной акватории немногочисленны и локальны по своим масштабам. К их числу принадлежит район Восточной Атлантики (станция 635), где обнаружен подъем глубинных вод, очевидно, в зоне дивергенции Северного Пассатного и Межпассатного течений. Второй район находится в Центральной Атлантике (станция 641-3), также в зоне дивергенции. Третий район расположен в Карибском море (станция 668 А), где его развитие обязано дивергенции струй течения, идущего через пролив между островами Сент-Люсия и Сент-Винсент из Атлантического океана.

Л и т е р а т у р а

- Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. "Наука", М.
Булатов Р.П. 1971. Исследование циркуляции и переноса вод Атлантического океана. - Океанологические исследования, № 22. "Наука", М.