



**ИТОГИ НАУКИ
и ТЕХНИКИ**

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ТОМ 2

ПРОМЫСЛОВЫЕ МОЛЛЮСКИ

Москва 1973

**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ
СОВЕТА МИНИСТРОВ СССР
ПО НАУКЕ И ТЕХНИКЕ**

**АКАДЕМИЯ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ
СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК**

ВСЕСОЮЗНЫЙ ИНСТИТУТ НАУЧНОЙ И ТЕХНИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ



ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

СЕРИЯ

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ТОМ 2

ВЫПУСКИ И ТОМА СЕРИИ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ РАНЕЕ:

1. Зоология беспозвоночных 1972. Том 1, М.

СЕРИИ «ИТОГОВ НАУКИ И ТЕХНИКИ» ПО БИОЛОГИИ,
ВЫХОДЯЩИЕ В 1973 г.

- | | |
|---|---|
| 1. Генетика человека. Том 1 | 11. Вирусология. Том 2 |
| 2. Биофизика. Том 3 | 12. Микробиология. Том 2 |
| 3. Общая экология и биоценология.
Гидробиология. Том 1 | 13. Растениеводство (Биологические ос-
новы). Том 2 |
| 4. Зоология позвоночных. Том 4 | 14. Фармакология. Химиотерапевтиче-
ские средства. Проблемы фармако-
логии. Том 4 (Противовоспалитель-
ные средства) |
| 5. Зоология беспозвоночных. Том 2 | 15. Фармакология. Химиотерапевтиче-
ские средства. Проблемы фармако-
логии. Том 5 (Математические ас-
пекты) |
| 6. Энтомология. Том 2 | 16. Молекулярная биология. Том 2 |
| 7. Зоопаразитология. Том 3 | |
| 8. Физиология человека и животных.
Том 11 (Гормоны) | |
| 9. Физиология человека и животных
Том 12 (Почки) | |
| 10. Онкология. Том 6 | |

Примечание редакции: начиная с 1972 г. вместо года, по материалам которого, в основном, написаны обзоры данного сборника «Итогов науки», указывается номер тома этого сборника.

МОСКВА 1973

ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

ЗООЛОГИЯ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ТОМ 2

ПРОМЫСЛОВЫЕ МОЛЛЮСКИ

Под редакцией доктора биологических наук *Л. П. Познанина*
и кандидата биологических наук *А. А. Шилейко*

МОСКВА 1973

СЕРИЯ

«ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ»

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР — член кор. АН СССР *А. А. Ничипорович*
УЧЕНЫЙ СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ —

канд. мед. наук *В. А. Кочукова*

ЧЛЕНЫ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ: профессор *В. В. Алпатов*,
профессор *Л. Л. Балашев*, профессор *Г. Г. Винберг*,
профессор *Ю. А. Владимиров*, член-кор. АН СССР *М. С. Гиляров*,
докт. биол. наук *Я. Л. Глембоцкий*, канд. с.-х. наук *Е. В. Ластовка*,
профессор *И. М. Нейман*, докт. биол. наук *Л. П. Познанин*,
канд. биол. наук *И. А. Поляков*, профессор *Т. А. Работнов*,
профессор *А. А. Роде*, канд. биол. наук *Б. И. Рукавишников*,
профессор *Г. А. Степанский*, канд. мед. наук *В. Н. Тарасов*,
канд. вет. наук *О. А. Чайкина*, академик *С. С. Шварц*

Сборник содержит 3 обзорных статьи. В работе кандидата биологических наук *К. Н. Несиса* «Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков» подробно рассмотрены 23 экологических группы головоногих — 5 донных, 6 — нектобентических и 12 пелагических. Приведенные данные освещают эволюцию этого класса. В статье использована большая библиография.

Работа *Ю. А. Филипповой* «Распространение и биология кальмаров» освещает вопросы распространения, размножения и роста, питания и других сторон экологии и промысла этих животных.

В обзоре кандидата биологических наук *И. А. Садыховой* «Разведение и некоторые черты биологии двусторчатых моллюсков» рассматриваются основные особенности биологии промысловых видов (устрицы, гребешки, мидии) и способы их культивирования.

Авторы: кандидат биологических наук *К. Н. Несис*,
кандидат биологических наук *Ю. А. Филиппова*,
кандидат биологических наук *И. А. Садыхова*

Научные редакторы: докт. биол. наук *Л. П. Познанин*,
канд. биол. наук *А. А. Шилейко*

О ВТОРИЧНОЙ ИНФОРМАЦИИ В ОБЛАСТИ МАЛАКОЛОГИИ

(от редакторов сборника)

Предлагаемый вниманию читателей сборник обзоров по промысловым моллюскам является вторым томом серии "Зоология беспозвоночных" ежегодника "Итоги науки и техники", выпускаемого Всесоюзным институтом научной и технической информации. Первый том этой серии, включающий монографический обзор, составленный одним из авторов этих строк под названием "Некоторые аспекты изучения современных континентальных брюхоногих моллюсков" вышел в свет в 1972 г. В предисловии к нему отмечалось, что он и настоящий, второй сборник по моллюскам, задуманы как единое издание, посвященное этой интересной группе животных.

Ниже публикуются 3 обзорных статьи. В работе кандидата биологических наук К.Н. Несиса "Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков" подробно рассмотрены 23 экологические группы *Cephalopoda* — 5 донных или придонных, 6 нектобентических и 12 пелагических; автор считает, что приведенные данные подтверждают существующие представления об эволюции этого класса. В статье использована большая библиография. Работа Ю.А. Филипповой "Распространение и биология кальмаров" излагает материалы по распространению, размножению и росту, питанию, некоторым другим сторонам экологии и промыслу этих животных. Наконец, в статье кандидата биологических наук И.А. Садыховой

"Разведение и некоторые черты биологии двустворчатых моллюсков" рассматриваются основные особенности биологии промысловых видов (устрицы, гребешки, мидии) и способы их культивирования.

Таким образом, данный сборник посвящен экологии (в широком смысле слова) морских промысловых моллюсков — представителей классов головоногих и двустворчатых, а также способам культивирования последних. Вместе с предыдущим сборником, упомянутым выше ("Зоология беспозвоночных", том 1), настоящее издание дает представление о различных сторонах изучения трех классов моллюсков (в том числе брюхоногих). Однако надо заметить, что читатель, просмотревший оба тома, не найдет в них никаких данных по бороздчатобрюхим, моноплакофорам, панцирным, лопатоногим, морским гастроподам, пресноводным двустворчатым. Да и в настоящей книге объекты освещены преимущественно с одной стороны: отсутствуют данные по морфологии, физиологии, систематике; обширный класс двустворок представлен здесь лишь устрицами, мидиями, гребешками и еще тремя видами, имеющими промысловое значение. Другими словами, нельзя сказать, что в "Итогах науки" нашли отражение успехи в изучении типа моллюсков в целом.

Это сказано отнюдь не в упрек авторам статей: со своими задачами они успешно справились. Но отсюда следует, что в двух сборниках невозможно осветить, даже очень кратко, все существенное, что делается в области теоретической и прикладной малакологии. Очевидный вывод — необходимо продолжить изложение успехов малакологии в дальнейших изданиях серии "Зоология беспозвоночных". И более того, необходимо в дальнейшем так строить зоологические серии ежегодников "Итоги науки и техники", чтобы они освещали все основные достижения в изучении всех типов и классов животных; основное внимание при этом должно уделяться конечно, тем группам, представители которых имеют особо важное практическое или теоретическое значение.

Эти ежегодники вместе с реферативными и библиографическими журналами, различными указателями и прочим поисковым аппаратом следует отнести к так называемой "вторичной информации" в области науки, которая, используя данные "первичных", оригинальных исследований, существенно способствует научному прогрессу нашей эпохи.

Вместе с тем, и нам хотелось бы особенно это подчеркнуть, обстоятельные обзорные работы, составляющие предмет "Итогов науки" имеют и самостоятельное, эвристическое значение. Именно они должны в значительной мере способствовать тем широким обобщениям, к которым стремится любая наука, а в данном случае малакология.

Л.П. Познанин, А.А. Шилейко

УДК 594

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ (ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ) ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

К.Н. Несис

Институт океанологии АН СССР

Головоногие моллюски — осьминоги, каракатицы и кальмары — излюбленный объект исследований анатомов, морфологов, физиологов, эмбриологов, биофизиков, биохимиков и т.д., но образ жизни подавляющего большинства их почти или вовсе не изучен. О биологии даже таких массовых, промысловых видов, как осьминог *Octopus vulgaris* или каракатица *Sepia officinalis*, давно уже ставших настоящими "подопытными кроликами" биологов-экспериментаторов, до недавнего времени знали больше по наблюдениям в аквариумах, чем в природных условиях. Лишь в самые последние годы этот пробел стал заполняться, и сегодня мы, хотя бы в общих чертах, можем представить себе образ жизни "типичных" видов головоногих моллюсков.

Разработанной экологической классификации головоногих моллюсков нет. Обычно в сводных и обзорных работах либо описывается биология отдельных видов, без попытки как-то сгруппировать и типизировать их, либо используются такие весьма общие характеристики, как "прибрежный", "бентический", "нектонный", "планктонный", "нектобентический", "абиссальный" вид (Grimpe, 1928; Okutani, 1967; Mangold-Wirz, Fioroni, 1970; Packard, 1972 и др.). Серьезная попытка анализа жизни

ных форм головоногих была сделана Дж. Воссом (G. Voss, 1967), выделившим типы эпи-, мезо-, бати- и абиссопелагических и соответственно эпи-, мезо-, бати- и абисобентических головоногих. Однако эта классификация учитывает лишь один фактор — глубину — и объединяет, например столь различающихся экологически животных, как *Octopus*, *Sepia* и *Loligo*.

В настоящем обзоре дается новая экологическая классификация головоногих моллюсков с краткой характеристикой их строения и образа жизни. Составляя ее, я пытался объединять только формы, наиболее сходные по образу жизни, одновременно избегая излишнего дробления групп. Надо помнить, что двух экологически вполне сходных видов быть не может, поэтому невозможно избежать некоторой схематизации, если желаешь видеть лес за деревьями (в чем и состоит цель всякой классификации).

Единицей классифицируемых объектов взят род (в очень редких случаях приходилось использовать виды или группы видов). Роды классифицируются: а) по характеру биотопа, б) по степени подвижности и двигательным механизмам, в) по способу добывания пищи. Именно эти принципы — местообитание, способ передвижения и род пищи — были положены Д.Н.Кашкаровым (1938) в основу выделения жизненных форм, т.е. адаптивных типов животных. Мы вправе поэтому рассматривать выделяемые ниже группы экологически сходных родов как жизненные формы головоногих моллюсков. Современная экология рассматривает жизненные формы именно как адаптивные эколого-морфологические группы в пределах одного таксона высокого ранга (Криволуцкий, 1967, 1971).

Описание этих форм дано в дихотомической форме. Такой метод наиболее удобен и уже предлагался в современной экологической литературе (Kühnelt, 1965). В приведенной ниже классификации упомянуты все без исключения роды головоногих моллюсков, которые автор на основании критического пересмотра системы класса Cephalopoda считает валидными. Естественно, что экологических данных для большинства из них крайне мало, характеристику многих родов приходится давать, базируясь на их строении и сведениях об условиях поимки животных. В особенности это, разумеется, относится к глубо-

ководным формам. Роды, отнесенные к той или иной группе предположительно, даются со знаком вопроса.

При составлении экологической классификации головоногих моллюсков были использованы как собственные данные, основанные на обработке обширных коллекций Института океанологии АН СССР, Зоологического института АН СССР и некоторых сборов Атлантического института рыбного хозяйства и океанографии, так и все доступные автору литературные источники, лишь малая часть которых приведена в библиографии. Для ориентировки читателя в конце описания каждой группы приводятся ссылки на основные (преимущественно новейшие, а из старых лишь обзорные) литературные источники и биологии видов этой группы. Более подробные ссылки можно найти в работах: Акимушкин, 1963; Зуев, Несис, 1971; Adam, Rees, 1966; Clarke, 1966; Jaeckel, 1958, Mangold-Wirz, 1963a; Mangold-Wirz, Fioroni, 1970; Packard, 1972; Robson, 1929, 1932; Roper, Young, Voss, 1969; Thore, 1947; R. Young, 1972a.

Границы между отдельными группами в предлагаемой классификации оказались нерезкими, и в некоторых случаях довольно трудно четко разделить две группы или отнести данный род к той или иной из них. Это и естественно — невозможно втиснуть многообразие живой природы в жесткие рамки схемы. Чтобы смягчить впечатление этой "смазанности" границ разных групп, в каждой из них выделяется "типовой" род, по которому группа и называется.

КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

1. Обитатели бентали и шельфа

Донные, придонные и нектобентические головоногие.

1.1. Донные и придонные животные

Значительную (часто основную) часть жизни проводят в тесном контакте с поверхностью грунта, передвигаясь по дну или над дном.

1.1.1. Донные животные

Передвигаются по грунту. Сюда относятся осьминоги семейства Octopodidae. Они не имеют плавников и усиковидных придатков на руках, умбрелла (перепонка, соединяющая руки) не доходит до концов рук.

1.1.1.1. Прибрежные донные животные – тип Octopus

Octopus (большая часть видов),* Cistopus, Haralochlaena, Macrochlaena, Euahectopus, Scaevargus, Eledone, южноафриканские виды Pareledone.

Животные от мелких до очень крупных размеров. Тело обычно крепкое, мускулистое, руки длинные, умбрелла небольшая или умеренных размеров, мантийное отверстие широкое, жабры хорошо развиты. Чернильный мешок всегда имеется. Кожа часто шероховатая, бугорчатая или покрыта папиллами. Окраска обычно пестрая, мраморная, с пятнами или полосами, иногда очень яркая (Haralochlaena). Некоторые виды (Octopus cyaneus, O. bimaculatus, O. maia и др.) имеют крупные глазчатые пятна у основания умбреллы – средство дезориентации хищников, нападающих на осьминога. Осьминоги свободно меняют окраску, могут быть окрашены покровительственно или "надевать отпугивающую маску"; скульптура поверхности кожи тоже меняется, усиливая маскирующий эффект. Светиться способен только один вид – O. arakawai.

Обитают в верхней сублиторали или по всему шельфу, некоторые виды – в нижней сублиторали и верхней батии (Scaevargus unicirrhus, O. salutii) или в широком диапазоне глубин от прибрежья до батии (O. dofleini, Eledone cirrosa). Живут среди камней, скал, на рифах, среди морских трав и водорослей, на песчаном и илистом грунте и т.п. Селятся, как правило, в норах (которые иногда строят сами) или в убежищах (щели и трещины в скалах, раковины, банки, бутылки и пр.). Норы и убежища делятся на постоянные (непрерывно с хорошим

* "Роды" Paroctopus, Pinnoctopus, Callistoctopus, Macroctopus, Robsonella и Enteroctopus я считаю синонимами рода Octopus.

бзором окрестности) и временные (для отдыха, засады, поедания добычи). Активны в сумерках или всю ночь, день проводят сидя в норе, иногда закрывая вход камешком. Способ передвижения — "хождение" или короткие "перебежки" впласть с помощью воронки. Пища видоспецифична, многие осьминоги — стенофаги. Обычный корм осьминогов — донные десятиногие и ротоногие раки или двустворчатые и брюхоногие моллюски, реже (у крупных видов) — донная рыба. Могут есть также падаль. Охотники-обшариватели, исследующие дно в поисках добычи, реже — засадчики. Питаются как подвижной, так и неподвижной добычей. Добыча обычно мала по сравнению с охотником. Пойманную добычу парализуют ядом задних слюнных желез, уносят "подмышками" (под зонтиком) в нору, остатки часто складывают в кучу близ входа в убежище. Пищу едят аккуратно, тщательно, маленькими кусочками. Могут просверливать радулой раковины (даже довольно толстые) двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Как правило, одиночные, "необщительные" животные, собирающиеся в стаи только на время миграций; лишь немногие виды (например, *E. cirrosa*) постоянно живут небольшими группами. Чувство дома (хоминг) выражено очень отчетливо, территориального поведения обычно нет. Одни виды оседлы, другие (*O. vulgaris*, *O. dofleini*, *E. cirrosa*, *E. moschata*) совершают протяженные нерестовые и нагульные миграции, обычно направленные по нормали к берегу. Спаривание часто происходит задолго до нереста — иногда за 3 — 3,5 месяца и сопровождается особым "демонстративным" поведением самца, но "ухаживания" и драк между самцами не бывает. Самец переносит сперматофоры (длина их у гигантского осьминога *O. dofleini* может превышать 1 м) гектокотилизированной рукой в воронку самки. У некоторых видов самец при спаривании держится на расстоянии "вытянутой руки" от самки. Нерест, как правило, близ берегов. Яйца от мелких до крупных, откладываются гроздьями или пучками в норах, в раковинах моллюсков и в других убежищах. Плодовитость от нескольких десятков до нескольких сотен тысяч яиц. Самка охраняет яйца все время до вылупления последних личинок, не отходя ни на минуту, тщательно омывая и очищая яйца. Иногда она активно помогает личинкам вылупиться. Все это время она питается очень слабо или (чаще) вообще не принимает никакой пищи, сильно тощает

и, как правило, гибнет вскоре после конца "насиживания". Длительность эмбрионального развития обычно 1–3 мес. Личинки либо планктонные с длительной (*O. vulgaris*, *O. maculopus*, *O. cyaneus*) или укороченной (*E. cirrosa*, *Pareledone nigra*) пелагической стадией, либо донные (*O. joubini*, *O. briareus*, *H. maculosa*). Рост очень быстрый. Самки достигают половозрелости в возрасте 1 года или еще раньше. Самцы созревают раньше самок, но не гибнут после первого периода размножения, продолжают расти и могут жить до 2–3 лет.

Осьминоги – животные с высоко развитым интеллектом, легко обучающиеся, с хорошей памятью. В аквариумах – если им предоставляют убежище, без которого они жить не могут, и исключают возможность "побега" (к чему они весьма склонны) – живут подолгу, быстро привыкают к работающим с ними людям, узнают их "в лицо". Многие виды *Octopus* и *Eledone* имеют важное промысловое значение. В Японии освоено искусственное выращивание осьминогов в промышленных масштабах. Следует заметить, что укус некоторых осьминогов, особенно австралийского *H. maculosa*, чрезвычайно ядовит и может быть смертельным. (Булгакова, 1971; Altman, 1967; Altman, Nixon, 1970; Arnold, Arnold, 1969; Boletzky, 1969; Boletzky, Boletzky, 1969; Borer, 1971; Brough, 1965; Burgess, 1966; Dew, 1959; Eibl-Eibesfeldt, Scheer, 1962; Garcia, 1968, 1969; Itami a.oth., 1963; Jaeckel, 1958; Kanamaru, Yamashita, 1969; Katsutani, Wada, 1968; Legac, 1969; MacGinitie, MacGinitie, 1968; Mangold-Wirz, 1963a; Mangold, 1968; Mangold a.oth., 1971; Messenger, 1963; Nixon, 1966, 1969, 1971; Orelli, 1962; Packard, 1963, 1972; Packard, Sanders, 1969, 1971; Pilson, Taylor, 1961; Robson, 1929; Sarvesan, 1971; Solis, 1967; Sutherland, Lane, 1969; Taki, 1941, 1964; Taylor, Chen, 1969; Trueman, Packard, 1968; Vevers, 1961, 1962; G. Voss, 1971c; Wells, 1962; Wells, Wells, 1970; Wodinsky, 1969, 1971, 1972; Wood, 1963; Yarnall, 1969; J. Young, 1962).

1.1.1.2. Глубинные донные животные – тип Benthoctopus

Benthoctopus, *Bathypolypus*, *Teretoctopus*, *Graneledone*, *Thaumeledone*, *Grimpella*, *Velodona*, *Tetracheledone*, *Octopus*

(часть видов: *O. leioderma*, *O. ochotensis*, *O. yendoi*, *O. tsugarensis*, *O. longispadiceus* и др.), *Pteroctopus*, *Berrya*, *Sasakinella*, *Danoctopus*.

Животные мелких или средних размеров. Тело обычно, хотя и не у всех видов, дряблое, ткани оводнены, мягки наощупь, мышечный слой часто редуцирован, пронизан студенистым веществом. Руки большей частью сравнительно короткие, умбрелла глубокая (бывает, правда, и обратное соотношение). Мантийное отверстие часто значительно сужено, заметна тенденция к уменьшению размеров жабр. Чернильный мешок у большинства видов отсутствует (подсем. *Bathypolypodinae*) или редуцирован (*Berrya*). Кожа обычно совершенно гладкая, но у ряда видов (из родов *Bathypolypus*, *Velodona*, *Gnaneledone*) бугорчатая или покрыта папиллами. Глаза большие, иногда огромные. Окраска, как правило, однотонная — фиолетовая, коричневая, пурпурная, реже светлая, цветных пятен и полос не бывает. Менять цвет могут, но не столь хорошо, как виды группы *Octopus*. Органов свечения нет.

Обитают в верхней батии, реже — преимущественно в высоких широтах северного и южного полушария — в нижней сублиторали. В нижнюю батию проникают лишь немногие виды *Benthoctopus* и *Gnaneledone*, только *G. verru-cosa* приурочена к нижней батии. Живут на илистых или песчаных грунтах. Нор, по-видимому, не строят. В локомоции заметную роль играет реактивное движение с использованием умбреллы (по способу медузы), по крайней мере у видов с глубокой умбреллой. Вероятно, ночные животные. В питании большое место занимает малоподвижный бентос — полихеты, моллюски, иглокожие. Живут поодиночке. Больших миграций не совершают. Спаривание, видимо, как у видов группы *Octopus*. Яйца крупные, их несколько десятков или сотен, развитие без пелагической личинки. Половозрелость наступает в возрасте 1–2 лет. Промыслового значения не имеют. (Mangold-Wirz, 1963a; Mangold, 1965; Rodson, 1932; Taki, 1964; G. Voss, 1967).

Особую подгруппу составляют антарктические осьминоги *Megaleledone senoi* и *Pareledone* spp., занимающие промежуточное положение между типами *Octopus* и *Benthoctopus*. Они широко эврибатны — от верхней сублиторали до абиссали, размеры их — средние или крупные, мантия

мускулистая, но наощупь довольно мягкая, руки относительно короткие, умбрелла средних размеров, мантийное отверстие широкое, чернильный мешок хорошо развит. Окраска однотонная или со светлыми пятнами. Живут на смешанных грунтах. Основная пища — малоподвижный бентос. Яйца очень крупные, у *M. senoi* рекордных размеров — длина яиц 34 мм. Развитие прямое. (Несис, Пропп, 1968; Robson, 1932, Taki, 1961).

1.1.1.3. Абиссальные донные животные — тип Bentheledone

Род *Bentheledone* с двумя видами, найденными всего несколько раз на глубинах 2900–4100 м, представляет собой единственный известный пока пример абиссальных донных осьминогов из подотряда *Incirrata*. Маленькие животные, мягкие наощупь, с относительно короткими руками и глубокой умбреллой, без чернильного мешка и с заметно редуцированными жабрами. Глаза хорошо развиты. Окраска одного вида, темно-пурпурная, другого — серовато-белая (абиссальный тип окраски). Яйца крупные, а по сравнению с размерами животных — огромные: длина яйца *B. rotunda* — 29% длины туловища самки! (Robson, 1932).

1.1.2. Придонные (бентопелагические) животные

Живут у дна, но передвигаться по грунту не могут, двигаются только вплавь. Сюда относятся осьминоги подотряда *Cirrata*. Они имеют пару весловидных плавников и два ряда усиковидных придатков на руках. Это батимальные и абиссальные животные небольших, средних и крупных размеров со студенистым телом и хорошо развитыми глазами. Руки относительно короткие, на всю или почти на всю длину соединенные умбреллой. Зоб, радула и чернильный мешок отсутствуют, мантийное отверстие крайне редуцировано (узкая щель вокруг основания воронки), жабры модифицированы. Окраска однотонная, обычно фиолетовая, пурпурная или бурая. Органов свечения нет. Живут на илистых грунтах. Передвигаются с помощью умбреллы, резким толчком выбрасывая из-под нее воду (плавание по способу медузы); при бегстве от опасности используется мантийно-вороночный аппарат; скорость при этом, однако, невелика. Маневрирование, "зави-

сание" над дном и медленные перемещения на короткие расстояния осуществляются посредством плавников. Питаются придонным зоопланктоном и мелким нектобентосом, в основном, видимо, ракообразными. Крупную пищу потреблять неспособны. Гектокотилизация имеется не у всех видов, механизм переноса сперматофоров не установлен. Яйца крупные, донные, развитие прямое.

1.1.2.1. Животные, имеющие форму колокольчика - тип Cirroteuthis

Cirroteuthis, *Stauroteuthis*,[?] *Froekenia*, *Grimpoteuthis*, *Chunioteuthis*.

Тело округлое, овальное или коническое, хорошо обособленное от рук. Умбрелла тонкая, плавники обычно довольно длинные. Глаза большие (только у *Cirroteuthis muelleri* очень маленькие). Преимущественно нижнебатиальные и абиссальные животные. Зарегистрированы на глубинах до 5300 м и, видимо, широко заселяют ложе Мирового океана. На подводных фотографиях, снятых на глубинах 1300-5200 м, видно, что эти осьминоги парят над самой поверхностью грунта, максимально растопырив руки, при этом они похожи на раскрытый зонтик. При испуге резко бьют плавниками с одновременным выбросом воды из воронки и уплывают. Основную часть жизни проводят, паря над поверхностью дна. Один вид группы, *C. muelleri*, может подниматься в пелагиаль, приближаясь по образу жизни к группе 22222. (Robson, 1932; Roper, Brundage, 1972; G. Voss, 1967)

1.1.2.2. Животные, имеющие форму лепешки - тип Opisthoteuthis

Один род, *Opisthoteuthis*. Тело в виде невысокого купола лежит на распластанных руках, соединенных толстой - не тоньше рук - умбреллой, рот направлен прямо вниз, воронка - назад. Глаза очень большие. Плавники короткие. Обитают преимущественно в верхней и средней батии, в абиссаль почти не заходят. Не способны к таким быстрым и резким броскам, как виды предыдущей группы, и, видимо, основную часть жизни проводят на дне, то вспархивая над ним, то опускаясь снова. *O. californiana* совершают небольшие миграции, перемещаясь

выше и ниже по склону, что связано с размножением. Соотношение полов равное. Плодовитость – несколько сот яиц. (Pereyga, 1965; Robson, 1932).

1.2. Нектобентические животные

Основная зона обитания – придонный слой воды.

1.2.1. Животные, тесно связанные с дном

Используют дно как место ночевки, засады и откладки яиц. Сюда относятся наutilusы и каракатицы подотряда Sepiina.

1.2.1.1. Нектобентические животные, имеющие аппарат нейтральной плавучести

Настоящие каракатицы (сем. Sepiidae) и наutilusы. Имеют прочную раковину с камерами, заполненными частью жидкостью, частью газом, и сифон, позволяющий изменять соотношение газ – жидкость в камерах. В период покоя животное тяжелее воды и опускается на дно, в период активности приобретает нейтральную плавучесть.

1.2.1.1.1. Обитатели мелководий – тип Sepia

Sepia, Sepiella

Настоящие каракатицы – животные средних и крупных размеров с известковой внутренней раковинкой и узкими плавниками вдоль всего туловища. Руки обычно короткие, мощные, щупальца втяжные. Окраска пестрая, с пятнами и полосами, у многих видов поперечно-полосатая “зебroidная”. Быстро и свободно меняют цвет, могут “надевать” покровительственную, отпугивающую, дезориентирующую “маски”. Поверхность кожи обычно гладкая, у некоторых видов (например, *Sepia tullbergi*) бугорчатая, усиливающая маскировочный эффект. Органов свечения нет.

Обитают в сублиторали, иногда – на литорали или в самой верхней батии. Живут на песках, илах, среди морских трав и т.д., среди скал довольно редки. Днем неподвижно лежат на дне, замаскировавшись или забросав спинную сторону грунтом. Охотятся в сумерках или ночью.

Нор не делают. Способ передвижения – плавание с помощью плавников (ундуляция), резкие броски осуществляются при помощи воронки. Крупные виды питаются рыбой, крабами, креветками, другими головоногими, мелкие – ракообразными: мизидами, бокоплавами, мелкими креветками и другими. Некоторые виды, возможно, питаются и бентосом. На неподвижную пищу обычно не реагируют. По способу охоты – скрадывающие хищники или засадчики. Добычу хватают внезапным броском с короткой дистанции, молниеносно – “на лету” – выбрасывая в последнюю долю секунды шупальца. Справляются с довольно крупной добычей, поедают ее на месте. Одни виды живут небольшими стаями, другие поодиночке. Большинство каракатиц кочует в пределах ограниченного района. *Sepia officinalis* совершает протяженные сезонные миграции, но у большинства видов миграции малы. Нерест вблизи берегов, на мелководье, обычно растянутый. Спариванию предшествует “ухаживание” и ритуализованные “турниры” самцов, устанавливающих иерархию подчинения. Сперматозоиды переносятся гектокотилизированной рукой на ротовую мембрану самки. Яйца крупные, донные, откладываются поодиночке или кучками, самка тщательно прикрепляет их к разным возвышающимся над дном, предпочтительно вертикальным предметам и иногда для маскировки окрашивает своими чернилами. Плодовитость – сотня или несколько сотен яиц. Яйца не охраняются. Инкубация – 1-2 мес. Из яйца выходит вполне сформировавшаяся донная молодь, пелагической стадии нет. Рост быстрый. Половозрелость наступает в 6-12 мес., лишь самки наиболее крупных каракатиц созревают в 2 года. Максимальная продолжительность жизни – 2-3 года, большинство гибнет после первого нереста.

Каракатицы – довольно спокойные, легко обучающиеся животные с хорошо развитым интеллектом. В аквариумах живут подолгу, размножаются и дорастают до зрелости. Многие виды имеют большое промысловое значение (Зуев, 1970; 1971; Нигматуллин, 1972a; Adam, Rees, 1966; Boulet, 1964; Bouligand, 1961; Choe, 1963, 1966; Denton, Gilpin-Brown, 1961; Garcia, 1968, 1969, 1970; Holmes, 1955; Jaeckel, 1958; Lemaire, 1971; Mangold-Wirz, 1963a; Mangold, 1966; Messenger, 1968; Pfeiffer, 1963; Richard, 1966 a,b, 1967 a,b, 1968, 1969; Schröder, 1966, 1969; Wells, 1958, 1962; Yagi, 1960; Yasunaga, Kajihara, 1969; Yasunaga a. oth., 1971; Zhang, Lu, 1965).

1.2.1.1.2. Обитатели глубин – тип Nautilus

Один род – наutilus; единственный доживший до наших дней представитель подкласса Nautiloidea. Имеет прочную наружную раковину, куда может втягиваться целиком, закрывая устье головным щитом. Раковина – средство пассивной защиты и одновременно гидростатический аппарат. Мантия не мускулистая, воронка не срастается в трубку, щупальца многочисленные, дифференцированные, лишенные присосок. Глаза примитивного устройства, основные органы чувств – обоняние и осязание. Менять окраску не может, чернильного мешка и органов свечения не имеет.

Ареал реликтового типа – только центральная часть Индовестпацифики: от Филиппин и Молуккских о-вов до Новой Каледонии и Самоа, "островками" – у южной и юго-западной Австралии. Живут преимущественно на глубинах от 100 до 600 м, редко – на меньших глубинах, главным образом, на жестких скалистых грунтах. Пища – рыба, крабы, вероятно, также падаль. По способу охоты, вероятно, обшарщики или подкрадывающиеся охотники. Плавают только с помощью воронки, мантия не участвует в локомоции; тем не менее, наutilusы быстры и поворотливы как рыбы. Активны по ночам. Держатся небольшими стайками. Миграции невелики, связаны с размножением. Нерест на мелководьях. Сперматофоры переносятся в специальный семеприемник под клювом самки несколькими специально видоизмененными руками самца. Яйца крупные, донные, откладываются поодиночке. Развитие без пелагической личинки. Продолжительность жизни – 1 год (?).

Умственное развитие невысокое, сложных форм поведения не известно. Наutilusы служат объектом небольшого местного промысла, используются главным образом раковины – на сувениры и украшения. В аквариумах живут, но не размножаются. (Шиманский, 1948; Bidder, 1962; Denton, Gilpin-Brown, 1966; Stenzel, 1964; Wells, 1962).

1.2.1.2. Нектобентические животные,
не имеющие аппарата нейтральной плавучести

Сюда относятся представители сем. Sepiolidae, Sepiariidae и Idiosepiidae отряда Sepiida и сем. Pickfordiateuthidae отряда Teuthida. Животные маленькие и очень маленькие, с закругленной сзади мантией и двумя округлыми или почковидными плавниками по бокам тела. Раковина представлена тонким хитиновым гладиусом или нацело редуцирована. Руки короткие, щупальца втяжные (кроме Pickfordiateuthidae). Глаза хорошо развиты. У многих видов есть органы свечения, выбрасывающие наружу светящуюся слизь ("стреляющие огнем"). Свечение обусловлено развитием симбиотических светящихся бактерий.

1.2.1.2.1. Обитатели мелководий (реже нижней
сублиторали или верхней батии), поднимающиеся
к поверхности воды — тип Sepiola

Sepiola, Sepietta, Rondeletiola, Iniotheuthis, Euprymna, Sepiadarium, Sepioloidea, Idiosepius, Pickfordiateuthis.

Животные обычно очень маленькие — сюда относятся самые крохотные из современных головоногих. Мантия крепкая, мускулистая. Кожа гладкая. Окраска однообразная, коричневая, красноватая, желтоватая, сероватая, только Sepioloidea pacifica имеют яркую пеструю окраску с цветными полосами. Цвет меняют, но далеко не столь быстро, как Octopus или Sepia, и набор "масок" гораздо беднее. Чернильный мешок хорошо развит. Sepiola и Rondeletiola имеют светящиеся органы.

Одни виды, например Sepiola affinis, S. rondeleti, S. trirostrata, Sepietta obscura, S. neglecta, виды родов Iniotheuthis Euprymna (часть), Sepioloidea, Sepiadarium, Idiosepius, Pickfordiateuthis, живут на мелководьях вблизи берега, другие, как Sepiola robusta, S. ligulata, ligulata, S. atlantica, S. pfefferi, S. aurantiaca, S. intermedia, S. birostrata, Sepiella oweniana, Rondeletiola minor, некоторые Euprymna, населяют открытый шельф и (редко) верхнюю батиаль. Живут в зарослях морских трав (Idiosepius, Pickfordiateuthis), среди водорослей, на песке, на илу; скалистых и гравийных грунтов избегают. Виды Sepiola и Sepietta струями воды из воронки вымывают небольшие ямки в грунте, а потом руками нагребая себе

на спину грунт, пока над его поверхностью не останутся одни глаза. В таком положении они проводят день, а ночью выходят на охоту. *Eurytmna berryi* камуфлируются, облепляя себя частичками грунта. Крохотные *Idiosepius* (около 1 см длиной) имеют специальный прикрепительный орган в задней половине спинной стороны мантии: этим органом они прилепляются к листьям морских трав, водорослям, ко дну и в таком положении — вертикально или лежа на спине — поджидают добычу. Они питаются в основном бокоплавами, а другие виды — бокоплавами, мизидами, молодыми или мелкими декаподами и пр. По способу охоты — засадчики или скрадывающие хищники. Питаются только подвижной добычей. Могут хватать животных с себя величиной. Добычу поедают на месте. Активны по ночам. Живут поодиночке или маленькими группами. Очень подвижны, быстро плавают с помощью плавников и воронки. В молодости, а особенно в период размножения поднимаются в толщу воды, даже к поверхности, подходят на свет. Такие подъемы свойственны не только мелководным, но и относительно глубоководным (нижнесублиторальным и верхнебатиальным) животным, даже самым миниатюрным. Нерест на мелководьях. Спаривание иногда задолго до нереста, у самцов видоизменяются одна, две или несколько пар рук. Сперматофоры помещаются в мантийную полость самки. Яйца *Idiosepius* мелкие (у *I. paradoxus* — самые мелкие среди всех каракатиц, 0,9 мм), период инкубации короткий — 2–2,5 недели, личинка пелагическая. Яйца других форм крупнее, период инкубации 3–6 недель, пелагической стадии нет. Плодовитость несколько десятков или 1–2 сотни яиц. Яйца откладываются небольшими кучками на подводные предметы. Самка *Sepioloidea lineolata* охраняет кладку, другие виды, насколько известно, нет. После нереста они обычно гибнут. Рост очень быстрый, половозрелость наступает в возрасте нескольких месяцев и продолжительность жизни не превышает 1 года. Одни виды этой группы "нервные" и пугливые, другие спокойные, но все отлично живут и размножаются в аквариальных условиях и очень неприхотливы. Промыслового значения почти не имеют (Arnold et al., 1972; Boletzky, Boletzky, 1970; Boletzky et al., 1971; Choe, 1966; Jaeckel, 1958; Mangold-Wirz, 1963a; Natsukari, 1970; Okutanr, 1968; G. Voss, 1967).

1.2.1.2.2. Обитатели глубин (нижней сублиторали и батии), не поднимающиеся к поверхности
— тип *Rossia*

Rossia, *Semirossia*, *Neorossia*, *Austrorossia*, *Sepiolina*, *Stoloteuthis*, *Iridoteuthis*, *Nectoteuthis*

Животные маленькие, но в среднем крупнее представителей предыдущей группы. Мантия обычно плотная, лишь у некоторых видов (*R. moelleri*, *R. mollicella*) дряблая и мягкая наощупь. Кожа гладкая, реже (например, у *R. palpebrosa*) бугорчатая. Плавники, как правило, крупные, у некоторых видов — *Iridoteuthis*, *Stoloteuthis* — они так велики, что животное похоже на бабочку. У *Neorossia caroli* чернильный мешок нацело редуцирован — единственный случай среди каракатиц. Все члены группы, кроме *Rossia*, *Austrorossia* и *Neorossia*, имеют органы свечения. Виды подсемейства *Rossiinae* окрашены однообразно, *Heteroteuthinae*, наоборот, яркие и пестрые, особенно снизу, красиво ирризируют.

Живут в нижней сублиторали и верхней батии. Виды *Rossia* и *Semirossia* в Арктике и умеренно-холодных районах обоих полушарий иногда поднимаются в верхнюю сублитораль. Эти виды обычно широко эврибатны (*R. pacifica* обнаружена на глубинах 16–1350 м, *R. palpebrosa* — 13–1250 м), но предпочитают глубины более 100 м. Остальные виды строго батийные, преимущественно верхне- или среднебатийные животные. Они живут на илу, илистом песке, реже — на песке, поодиночке или группами. Плавают главным образом с помощью плавников. *Rossia*, по-видимому, закапываются в грунт подобно *Sepiola*. Основная пища, вероятно, придонные ракообразные. По способу охоты — подкрадывающиеся хищники. Миграции, если и есть, то невелики. Нерест на глубинах. Сперматофоры переносятся в мантийную полость самки. Яйца крупные, донные, откладываются поодиночке или небольшими группами. Их всего несколько десятков. *R. palpebrosa* прячет яйца в ткани губок — обычно *Mycale*, реже *Reniera*, *Thenea* и др., прочие виды кладут их на камни, раковины, кораллы и т.п. Инкубация длительная, моллюдь донная, пелагической стадии нет. Продолжительность жизни, возможно, 1–2 года. Виды *Rossia* хорошо живут в аквариумах. (Boletzky, 1970, 1971; Haneda, 1965; Jaeskel, 1958; Mangold-Wirz, 1963 а,б; G.Voss, 1967).

1.2.2. Придонно-пелагические животные

Обитают в придонном слое воды, но на дно обычно не опускаются, кроме периода откладки яиц. Сюда относятся неритические кальмары – *Loliginidae*.

1.2.2.1. Обитатели прибрежного мелководья тип *Sepioteuthis*

Один род, *Sepioteuthis*. Внешне и экологически похожи на каракатиц, с той существенной разницей, что не имеют гидростатического аппарата (раковины) и всю жизнь проводят в движении. Размеры средние, тело мускулистое, плавники очень длинные – во всю длину тела. Окраска в спокойном состоянии полупрозрачная белесая или голубоватая с яркими белыми или цветными пятнами и полосами. Кальмары легко и свободно меняют цвет, имеют покровительственную и отпугивающую "маски". Органов свечения нет.

Живут на коралловых рифах, в зарослях морских трав, на песках и ракушке вблизи берегов. Плавают обычно небольшими стайками, иногда – особенно в период размножения – собираются в косяки. Активные, быстрые и исключительно маневренные кальмары. Двигутся с помощью воронки и плавников. Хищники-загонщики и преследователи. Молодые поедают мизид, мелких декапод, молодь рыб, взрослые – некрупную стайную рыбу, креветок и кальмаров. Предпочитают самую крупную добычу из тех, с которой в состоянии справиться. Со дна пищу обычно не берут. Совершают небольшие нагульные и нерестовые миграции в пределах прибрежной зоны. Нерест у самого берега, ему предшествуют ритуализированные "турниры" самцов и "ухаживание". Самцы крупнее самок и быстрее растут. Сперматофоры переносятся гектокотилизированной рукой на ротовую мембрану самки. Яйца крупнее, чем у прочих кальмаров, заключены по несколько штук в капсулы, похожие на стручок фасоли. Капсулы откладываются небольшими кучками под камни, на раковины, кораллы, ветки деревьев, листья трав, водоросли и пр. Плодовитость – несколько сотен яиц. Период инкубации 3–6 недель. Личинки придонно-пелагические. Растут быстро. Половозрелость наступает в возрасте 6–12 мес. Мак-

симальная продолжительность жизни 2—3 года, обычно — 1 год

Привычные к сложной и изменчивой обстановке прибрежья, *Sepioteuthis* меньше других кальмаров боятся человека, не так пугливы и "нервны". Их удавалось долгое время держать в аквариуме и выращивать от яйца до половозрелости. Имеют небольшое промысловое значение главным образом, в странах восточной и юго-восточной Азии. (Зуев, 1971; Зуев, Несис, 1971; Arnold, 1965; Baycott, 1965; Choe, 1966; Larcombe, Russel, 1971; LaRoe, 1971).

1.2.2.2. Обитатели открытого шельфа — тип *Loligo*

Loligo, *Doryteuthis*, *Alloteuthis*, *Uroteuthis*, *Loliolus*, *Loliolopsis*, *Lolliguncula*.

Типичные неритические кальмары мелких, средних, редко крупных размеров с мускулистым телом и относительно короткими плавниками, изредка превышающими половину длины мантии. Плавники располагаются в задней части тела. Окраска в спокойном состоянии обычно светлая, у мелких видов полупрозрачная, с мелкими глазчатыми пятнышками (крупный хроматофор, вокруг него светлое кольцо — а вокруг того — второе кольцо из мелких "веснушек"). Цветных полос и пятен обычно нет (только у самцов некоторых видов в период нереста). Цвет меняют мгновенно, но набор "масок" ограничен, покровительственная или расчленяющая окраски наблюдаются редко, а отпугивающая, видимо, никогда. Некоторые виды *Loligo*, *Doryteuthis* и *Uroteuthis* имеют бактериальные органы свечения.

Обитают на шельфе, виды умеренных широт на зиму уходят в верхние горизонты батииали. Живут на песчаных, илисто-песчаных, илистых, ракушечных грунтах, обычно избегают зарослей и скалистых участков. Обязатно стайные животные, ходят большими косяками, только самые старые кальмары — стайками по несколько особей. Молодые кальмары, а иногда и взрослые (особенно в период нереста) поднимаются к поверхности и подходят на свет. Кальмары очень активны и подвижны, непрерывно плавают с помощью воронки и плавников, на дно в норму опускаются только для откладки яиц. Хищники-загонщики и преследователи. Основная пища — мелкая стайная рыба,

24

креветки, мизиды, эвфаузииды, кальмары (в т.ч. своего же вида) и пр. Молодь питается зоопланктоном. Пищу со дна берут только в редких случаях, неподвижной добычей не питаются. Активны в сумерки и по ночам. Кочующие животные, совершают небольшие суточные вертикальные миграции (ночью поднимаются в толщу воды) и протяженные нагульные, зимовальные и нерестовые миграции. Нерест на мелководьях, часто у самого берега. Ему предшествуют "ухаживание" и — иногда — установление временной иерархии соподчинения у самцов. Самцы обычно крупнее самок. Соотношение полов равное. Некоторые виды спариваются дважды — перед подходом на нерестилища и перед выметом яиц. Сперматофоры переносятся при предварительном спаривании на ротовую мембрану самки, перед самым нерестом — внутрь ее мантийной полости. Нерест очень массовый, дружный. Яйца довольно мелкие, упакованы по несколько десятков или сотен в сигарообразные или каплевидные капсулы со студенистой оболочкой. Капсулы откладываются кучками прямо на дно или на какие-либо предметы. Обычно несколько самок кладут яйца в общую кучу, которая может достигать очень больших размеров. Плодовитость — несколько сотен или тысяч яиц. После нереста кальмары обычно массами гибнут. Период инкубации б.ч. от 10 до 45 дней. Имеется пелагическая личиночная стадия. Подростая молодь видов, обитающих в умеренных широтах, на зиму откочевывает на глубины. Половозрелость наступает в возрасте одного, реже — двух лет. Большинство кальмаров погибает после первого нереста, лишь немногие доживают до 3—4 лет.

Очень нервные, пугливые животные, в неволе часто впадают в панику. Взрослые кальмары живут в аквариумах обычно не больше нескольких недель, молодь легче привыкает к неволе.

Многие виды, особенно рода *Loligo*, имеют очень большое промысловое значение (Вовк, 1971, 1972 а,б; Вовк, Нигматуллин, 1972 а; Зуев, 1971; Зуев, Несис, 1971; Arnold, 1962; Boycott, 1965; Castellanos, 1967; Castellanos a. oth., 1968; Fields, 1965; Garcia, 1969; Hall, 1970; Haneda, 1963; Jaekel, 1958; LaRoe, 1971; MacGinitie, MacGinitie, 1968; Mangold-Wirz, 1963a; Okutani, 1968; Okutani, McGowan, 1969; Packard, 1966, 1972;

Roper, 1965; Summers, 1968, 1969, 1971; Tardent, 1962; Tinbergen, Verwey, 1945; Trueman, Packard, 1968; G. Voss, 1971a; Waller, Wicklund, 1968; Wells, 1962).

2. Обитатели пелагиали

Океанические и нерито-океанические животные.

2.1. Эпипелагические или эврибатные, но регулярно встречающиеся у поверхности животные

Либо постоянно живут в эпипелагической зоне во взрослом состоянии, либо проводят там основную часть жизни.

2.1.1. Нектонные животные

Сюда относятся кальмары сем. *Ommastrephidae*, *Onychoteuthidae*, *Thysanoteuthidae* и *Gonatidae*, однако отнюдь не все виды этих семейств. Это животные средних или крупных размеров, с плотным мускулистым телом, сильными плавниками ромбической или сердцевидной формы, расположенными на конце тела (у *Thysanoteuthis* вдоль всей мантии) и относительно короткими и мощными конечностями, которые вооружены присосками с сильно развитыми зубцами, иногда преобразующимися в крючья. Свободно меняют окраску. Чернильный мешок хорошо развит. Светящиеся органы, если есть, то примитивного строения (кроме *Onychoteuthis*). Активные стайные хищники.

2.1.1.1. Океанические животные — тип *Ommastrephes*

Ommastrephes, *Symplectoteuthis*, *Hyaloteuthis*, *Onychoteuthis*, *Onykia* (только молодь), *Thysanoteuthis*, *Gonatopsis* (*Boreoteuthis*).

Ареалы этих кальмаров зональны и протягиваются через весь океан. Они живут преимущественно близ поверхности или широко эврибатны (*Ommastrephes bartrami* — от поверхности до 1500 м), но по ночам поднимаются к поверхности и подходят на свет. Вся ли популяция поднимается к поверхности, или только часть, неизвестно, т.к. эти мощные и быстрые животные не попадают ни в какие активные орудия лова. Обитают над большими глубинами, на шельфе встречаются редко — в основном в

время нагульных миграций, когда в погоне за добычей могут подходить даже к берегам. Главная пища — мелкая рыба (светящиеся анчоусы, летучие рыбы, в умеренных водах — сайра, скумбрушка и пр.), крупные пелагические ракообразные, другие макропланктонные организмы, молодые и мелкие кальмары, в т.ч. своего же вида. У *Ommastrephes* и, вероятно, *Thysanoteuthis* средние размеры добычи малы по сравнению с ними самими и, по-видимому, они, в отличие от других крупных кальмаров, поедают не только самую большую из доступной добычи. Виды этой группы кормятся в основном вечером и утром. Хорошо подходят на свет и ловятся на кальмароловную блесну-джиггер (кроме *Thysanoteuthis* и молоди *Onykia*). Крупные кальмары появляются в луче света только во время "разведки" или в момент броска на добычу, в остальное время держатся в тени, высматривая отблеск чешуи концентрирующейся под лампой мелкой рыбы. Стремительно плавают с помощью воронки; молодые кальмары могут вылетать из воды и пролетать довольно большое расстояние по воздуху. Плавники используются при медленном плавании и маневрировании. Совершают далекие нагульные и нерестовые миграции. Обязательные стайные животные. В период нагула стаи невелики — обычно по несколько особей, во время миграций — очень большие. Среднее число кальмаров в стаях по мере роста кальмаров уменьшаются. Характер строя кальмаров в стае зависит от их возраста и поведения. *Thysanoteuthis* часто плавают парами (одного или разного пола)

Нерест в открытом океане. У *Ommastrephes*, *Symplectoteuthis* и *Onychoteuthis* самцы мельче самок и обычно гораздо малочисленнее их. У прочих форм соотношение полов примерно равное. Спаривание происходит задолго до нереста. Сперматофоры переносятся либо гектокотилизированной рукой на ротовую мембрану самки (*Ommastrephidae*), либо с помощью сильно развитого пениса в ее мантийную полость (*Onychoteuthis*, *Boreoteuthis*). Кладка пелагическая, у *Thysanoteuthis* в виде очень длинного и широкого слизистого цилиндра, у *Symplectoteuthis* — в виде слизистого шнура. Плодовитость — сотня или несколько сотен тысяч яиц. Личинки пелагические, непохожие на взрослых, живут в верхних слоях воды и совершают небольшие вертикальные суточные миграции. Рост быстрый,

самцы созревают обычно в возрасте 1 года, самки — 2 лет. Продолжительность жизни даже у самых крупных видов вряд ли больше 3—4 лет. В аквариумах не выживают. Промысловое значение невелико, но запасы, видимо, значительны. (Вовк, Нигматуллин, 1972 а,б,в; Зуев, 1967, 1971; Зуев, Несис, 1971; Несис, 1971, 1973 а,б, 1974 б; Нигматуллин, 1972 б,в; Филиппова, 1971; Шевцов 1969, 1972; Clarke, 1966; Filippova, 1968; Hartmann, 1970; Nishimura, 1966; Okutani, 1968, 1969; Okutani, McGowan, 1969; Roper, 1963; Silas, 1968; G.Voss, 1967, 1969, 1971a; R.Young, 1972a).

2.1.1.2. Нерито-океанические виды — тип *Todarodes*

Todarodes (*T. sagittatus* и *T. angolensis* также 2213), *Dosidicus*, *Berryteuthis anonychus*.

Внешне и экологически сходны с видами предыдущей группы, но отличаются характером ареалов: не пересекают океаны и живут относительно недалеко от материков или островов, хотя иногда и в сотнях миль от побережья. Размеры средние и крупные. Органы свечения — только у *Dosidicus*. Обитают в толще воды, *Todarodes* иногда (особенно днем) опускаются в придонный слой. Обычно же днем держатся на глубинах от нескольких десятков до нескольких сотен метров *T. sagittatus* зарегистрирован до 2500 м), ночью у поверхности. Основные районы скопления — над краем шельфа и мористее его, в зонах гидрологических фронтов. Активны вечером и утром, иногда всю ночь. Очень быстрые пловцы, даже крупные *D. gigas* иногда вылетают в воздух на небольшую высоту. Главная пища — мелкая рыба (миктофиды, мавролики, скумбрушка и пр.), кальмары, в т. ч. своего же вида, креветки, в молодости — эвфаузииды и др. планктонные рачки. Взрослые кальмары в период нагула в прибрежной зоне пожирают довольно много промысловой рыбы (сельдь, сайра и др.). Способ охоты тот же, что и у других крупных кальмаров — внезапно бросаются на любую подвижную добычу, подходящую по размерам. Живут стаями, в которых число особей тем меньше, чем крупнее кальмары. Совершают протяженные миграции, нагуливаясь в продуктивных водах иногда в тысячах миль от нерестилищ. Дальность миграций определяется максимальным расстоянием, с которого кальмары могут вернуться на нерестилища к началу пе-

риода размножения. У *T. pacificus* имеются по крайней мере 4 независимые нерестовые популяции, различающиеся по времени и местам нереста, путям миграций, местам нагула и темпам созревания. Соотношение полов у этого вида равное, у других *Todarodes* и *Dosidicus* резко преобладают самки. Места нереста *T. pacificus* — на дне в нижней сублиторали. Вероятно, и другие виды нерестуют на дне у кромки шельфа или на склоне. Спаривание — задолго до нереста, на местах нагула или во время нерестовой миграции. Оно происходит, как у видов предыдущей группы. Плодовитость — десятки и сотни тысяч яиц. Яйца мелкие, развитие быстрое. Имеется стадия личинки. Рост быстрый, самцы всех видов обычно созревают в возрасте около 1 года, самки *T. pacificus* — в 1 год, *T. sagittatus* и *D. gigas* — в 2 года. Абсолютно все *T. pacificus* гибнут после первого нереста, т.е. живут лишь один год. Продолжительность жизни прочих *Todarodes* и *Dosidicus* обычно не более 2—3 лет. В аквариумах, да и то недолго, выживает лишь молодь *Todarodes*. *T. pacificus* — самый важный промысловый вид головоногих моллюсков Мирового океана, *T. sagittatus* и *D. gigas* добываются также в значительных количествах. (Зуев, Несис, 1971; Микулич, Козак, 1971; Несис, 1970, 1973 6; Нигматуллин, 19726; Филиппова, 1971; Шевцов, 1970, 1971; Clarke, 1966; Filippova, 1968; Hamabe, 1962, 1963; Hamabe, Shimizu 1966; Hayashi, 1970—71; Jaeckel, 1958; Kasahara, Ito, 1968; Kawaguchi, Nazumi, 1972; Mangold—Wirz, 1963a; Murata, Araya, 1970; Murata a.oth., 1971; Okiyama, 1965; Okutani, 1965, 1966, 1968; Shojima, 1971; Studies..., 1972; Wiborg, 1972).

2.1.2. Планктонные животные — тип *Argonauta*

Argonauta, *Tremoctopus*, *Ocythoe*.

Эпипелагические осьминоги мелких и средних размеров. Тело довольно плотное, руки длинные, мантижное отверстие широкое, глаза и жабры отлично развиты, чернильный мешок имеется. Самки *Argonauta* имеют наружную раковину, выделяемую дистальными частями рук спинной пары и служащую выводковой камерой. Иногда в нее попадает пузырек воздуха — своего рода “несчастный случай” в жизни осьминога, который уже не может уйти вглубь и вынужден дрейфовать у поверхности. В норме же

аргонавты живут как у поверхности, так и в подповерхностных слоях. Мелкие виды (*A. hians*, *A. boettgeri*) — чисто океанические, крупные (*A. argo*, *A. nodosa*) скорее нерито-океанические, но не связаны с дном. Взрослые самки *Ocythoe* имеют аппарат нейтральной плавучести — наполненный газом мешок в спинной части мантийной полости — и всегда живут у поверхности. Наконец, *Tremostopus* не имеют таких приспособлений и живут обычно в поверхностных горизонтах, но иногда и в толще воды. Кожа *Argonauta* и *Tremostopus* гладкая, у самок *Ocythoe* с гребнями на брюшной стороне тела. Окраска довольно пестрая, виды *Tremostopus* имеют на спинных руках яркие глазчатые пятна, один вид этого рода светится. Менять цвет могут только в ограниченных пределах. *Tremostopus* имеют оригинальную систему защитных механизмов. Молодые самки обрывают кусочки жгучих шупалец физалий и носят их на руках верхних двух пар — по кусочку в каждой присоске. Ожог от прикосновения этих кусочков чувствителен даже для человека. Взрослые самки защищаются иначе: широкая боковая оторочка спинной пары рук подразделена поперечными бороздками на участки, каждый из которых несет одну присоску, 1–3 (у разных видов) глазчатых пятна и — иногда — фотофоры. При нападении врага участок отрывается и, лишившись нервно-мышечного тонуса, контролируемого ЦНС, мгновенно расширяется до размеров носового платка, при этом глазчатые пятна резко увеличиваются в размерах, ошеломляя и отпугивая нападающего.

Активны по ночам, вероятно, совершают небольшие суточные вертикальные миграции. Горизонтальные миграции очень велики, но они пассивны и связаны с сезонными колебаниями скорости течений. Питаются планктоном, ловят мелких животных руками. Двигутся с помощью воронки, довольно медленно. Аргонавты плавают небольшими стайками, другие виды — одиночные. Самцы карликовые, во много раз меньше самок. Они не имеют ни раковин, ни защитных средств, только самцы *Ocythoe* используют для жилья пустые домики сальп и боченочников (*Cyclomyaria*). Гектокотилизируется одна из рук, она полностью видоизменяется и развивается в специализированном мешке под кожей. Спаривание, видимо, не требует контакта между самцом и самкой: гектокотиль зрелого самца, наполненный спермой, отрывается от его тела и,

конвульсивно извиваясь, заползает в мантийную полость самки. Все виды проявляют заботу о потомстве: аргонавты вынашивают икру в раковине, Tremostopus — на руках спинной пары, Ocythoe, по некоторым данным, живородящи. Самки аргонавтов начинают размножаться очень рано, вскоре после постройки раковины, и не гибнут после вынашивания первых порций икры (их нерест круглогодичен). Возможно, их личинки в первое время после вылупления живут рядом с матерью. Tremostopus и Ocythoe начинают размножаться только достигнув довольно крупных размеров. Самцы всех видов гибнут сразу же после первого размножения.

В неволе живут плохо, не размножаются. Судя по аквариальным наблюдениям, эти животные "тупые", почти неспособны обучаться. (Несис, 1972 б; Filippova, 1968; Hardwick, 1970; Jones, 1963; Kramer 1937; Nishimura, 1968a; Packard, 1966; 1972; Robson, 1932, Tarlton, Doak, 1968; G. Voss 1967; J. Young, 1960; Zeiller, Compton, 1970)

2.2. Среднеглубинные животные

Живут в нижней эпипелагиали и мезопелагиали или совершают суточные вертикальные миграции в пределах мезопелагиали и прилежащих частей эпи- и батипелагической зон.

2.2.1. Нектонные животные

Сюда относятся океанические кальмары многих семейств и один род отряда каракатиц (Heteroteuthis). Животные от мелких до гигантских (Architeuthis, Moroteuthis robusta) размеров, преимущественно мелкие и средние. Тело плотное, мускулистое, плавники на заднем конце тела (у Heteroteuthis по бокам, но сдвинуты к заднему концу), обычно сердцевидные или ромбические, реже иной формы. Шупальца хорошо развиты, только у Lepidoteuthis автотомизируются во взрослом состоянии. Свободно меняют окраску. Светящиеся органы часто очень сложного устройства и разного строения на разных участках тела. Чернильный мешок хорошо развит. Стайные хищники.

2.2.1.1. Пелагические океанические виды

— тип *Abraliopsis*

Abraliopsis, *Abralia andamanica*, *Enoploteuthis* (большинство), *Pyroteuthis*, *Pterygioteuthis*, *Onykia* (взрослые), *Ancistroteuthis*, *Moroteuthis* (часть видов: *M. robsoni*, *M. aequatorialis*, *M. lonnbergi*), *Brachioteuthis*, *Lycoteuthis* (также 2213), *Selenoteuthis*, *Oregoniateuthis*, *Nematolampas*, *Lampadioteuthis*, *Psychroteuthis*.

Преимущественно интерзональные мезопелагические или мезо-батипелагические животные. Очень активные и подвижные кальмары. Окраска от светлой, полупрозрачной, до темно-красной, часто с мелкими глазчатыми пятнышками. Из 15 родов в 10 имеются многочисленные сложно устроенные светящиеся органы у животных обоего пола (сем. *Enoploteuthidae* и *Lycoteuthidae*), в одном — только у взрослых самцов *Psychroteuthis*), 4 не имеют фотофоров. Кожа обычно гладкая. Обитают вдали от берегов и лишь иногда встречаются вблизи материкового склона. Ареалы обычно трансокеанические или циркум-глобальные. Совершают суточные вертикальные миграции, ночью поднимаются в нижнюю, а иногда и в верхнюю эпипелагиаль. Пища — зоопланктон и микронектон, крупные виды в основном поедают мелкую стайную рыбу (миктофиды и др.). Горизонтальные миграции, видимо, отсутствуют или невелики. Нерест в открытом океане. Гектокотилизация имеется лишь у *Enoploteuthidae* (сперматофоры помещаются в семеприемник на затылке самки), у прочих видов гектокотилия нет. Яйца мелкие, у *Abraliopsis* и *Abralia* выметываются в воду поодиночке. Развитие с личиночной стадией. Личинки эпипелагические. Продолжительность жизни, вероятно, не более года. (Зуев, Несис, 1971; Clarke, 1966, 1969; Gibbs, Roper, 1971; Okutani, McGowan, 1969; Roper, 1966; 1972; Silas, 1968; G. Voss, 1962, 1967, 1969; R. Young, 1971 a).

2.2.1.2. Пелагические нерито-океанические виды

— тип *Watasenia*

Watasenia, *Abralia* (большинство видов), *Enoploteuthis* (часть видов), *Heteroteuthis*.

Экологически сходны с предыдущей группой, но обитают недалеко от берега. Мелкие или средних размеров

животные, с гладкой кожей и светящимися органами на теле или (*Heteroteuthis*) в мантийной полости. Совершают суточные вертикальные миграции. Питаются зоопланктоном. Нерест вблизи берега. Сперматофоры помещаются на затылок или в мантийную полость самки. *W. scintillans* и *A. veranyi* местами подходят для икрометания буквально к самому берегу, однако, яйца не откладывают на дне, а выметывают в воду поодиночке. Вероятно, привычный нерест — приспособление против выноса личинок течениями в бедные пищей районы открытого океана. У *Heteroteuthis*, напротив, яйца донные, откладываются на склоне. Онтогенетическая вертикальная миграция у этих каракатиц — инвертированная: молодь первое время после вылупления живет на глубинах, взрослые — в эпипелагиали и верхних горизонтах мезопелагиали. Личинки прочих видов группы эпипелагические. Продолжительность жизни — около 1 года. *W. scintillans*, японский кальмар-светлячок, имеет некоторое промысловое значение (его ловят главным образом туристы и любители). (Зуев, Несис, 1971; Clarke, 1966, 1969; Nishimura, 1968; Okutani, 1966, 1968, 1969; Roper, 1972; Taki, 1964, G. Voss, 1967).

2. 2.1.3. Придонные нерито-океанические виды — тип *Illex*

Illex, *Todaropsis*, *Nototodarus*, *Martialia*, *Omithoteuthis*, *Berryteuthis magister*, *Gonatus camtschaticus*, *Moroteuthis robusta*, *M. ingens*, *M. knipovitchi*, *Architeuthis*, *Lepidoteuthis*, *Pholidoteuthis*, *Tetronychoteuthis*.

Эту группу трудно отграничить от групп 2112 и 2212, т.к. очень многие нерито-океанические кальмары могут жить как у дна, так и в толще воды. Более того, такие виды, как *Illex illecebrosus* или относящийся к группе 2112 *Todarodes sagittatus* в одних районах живут у дна на глубинах свыше 100 м, в других же — в поверхностных водах и даже вблизи берегов. Я включил в эту группу тех кальмаров, основной биотоп которых — придонный слой воды на глубинах от 100 до 500–1000 м; некоторые из них, как *Lepidoteuthidae*, могут встречаться и глубже, до 1500 м. Кальмары этой группы внешне сходны с эпипелагическими нектонными животными. Их размеры средние, крупные или гигантские. Виды сем.

Ommastrephidae свободно меняют окраску. Светящиеся органы есть только у *Ornithoteuthis*. Плавники кальмаров этой группы крупные, щупальца — короткие и мощные, только у *Architeuthis* плавники небольшие, а щупальца чрезвычайно длинные, но слабые; у взрослых *Lepidoteuthis* щупальца редуцируются. Кожа *Lepidoteuthis* покрыта чешуйками, напоминающими чешую рыб, *Tetronychoteuthis* — звездчатыми бугорками, похожими на паксиллы морских звезд (у взрослых они соединяются в своеобразную "брусчатую мостовую"), сходное строение имеет кожа и *Pholidoteuthis*. Кожа прочих видов группы гладкая или (*M. ingens*, *M. robusta*) морщинистая, но лишена специфических образований.

Эти кальмары распространены вдоль берегов континентов или вдали от материков, но над подводными хребтами и возвышенностями. *Architeuthis* — одиночные животные, все остальные стайные. Взрослые кальмары питаются главным образом рыбой, крупными ракообразными и кальмарами, некоторые виды (например, *M. robusta*), возможно, потребляют и бентос. Молодь питается макропланктоном (эвфаузииды и др.). Большинство видов совершают протяженные нагульные и нерестовые миграции. Имеются и суточные перемещения — днем кальмары держатся у дна, а ночью поднимаются в толщу воды и рассеиваются. *Illex*, *Nototodarus* и *Ornithoteuthis* могут подниматься к поверхности. Кормятся обычно в сумерки. Нерест, по-видимому, у дна на склоне. Самки б.ч. крупнее самцов. Соотношение полов у *Illex* примерно равное, у *Todaropsis* со слабым преобладанием самцов. Сперматофоры переносятся либо на ротовую мембрану (*Todaropsis*, *Nototodarus*, *Martialia*), либо в мантийную полость (*Illex*, *Beryteuthis*). Гектокотиль имеется у *Ommastrephidae* и *Architeuthis*, у прочих форм его нет, его функцию у *Beryteuthis* и *Moroteuthis* выполняет сильно развитый пенис. Кладки неизвестны. Плодовитость — несколько тысяч яиц. Развитие со стадией личинки. Личинки и молодь первые месяцы проводят в толще воды открытого океана и лишь когда подрастут, опускаются ко дну. Продолжительность жизни *Illex* и *Todaropsis* скорее всего 1 год, может быть 2, антарктические *M. ingens*, возможно, живут много лет и размножаются неоднократно. В аквариумах удавалось держать только молодых иллексов, они жили там до нескольких месяцев.

Виды *Ilex* имеют большое промысловое значение, до-
бывают также *Todaropsis*, *Nototodarus* и *B. magister*. (Вовк,
Нигматуллин, 1972 а; Зуев, Несис, 1971; Несис, 1971,
1973 б; Нигматуллин, 1972 б; Нигматуллин, Вовк,
1972; Aldrich, 1968; Bradbury, Aldrich, 1969 а,б; Castel-
lanos, 1964; Clarke, 1964, 1965, 1966; Filippova, 1972;
Jaeckel, 1958; Mangold-Wirz, 1963, а; Mercer, 1971; Nishi-
mura, 1968 б; Roper, Young, 1972; Squires, 1967; G. Voss,
1967).

2.2.2. Полупланктонные и планктонные животные

Животные со слабо мускулистой мантией, мягким,
иногда студенистым телом, неспособные к длительным
активным перемещениям и погоне за добычей. Размеры
мелкие и средние, редко крупные. Плавники либо на зад-
нем конце тела, либо — реже — вдоль всей мантии. Спо-
собность менять окраску ограничена. Светящиеся органы
имеются у абсолютного большинства родов, часто много-
численные, но обычно однообразно устроенные (редко
больше 2—3 типов). Стайные животные, видимо, в основ-
ном, планктофаги.

2.2.2.1. Океанические животные

Обитают в открытом океане.

2.2.2.1.1. Основной движитель — плавники — тип *Chiroteuthis*

Gonatus (большинство видов), *Gonatopsis* (подрод
Gonatopsis), *Ancistrocheirus*, *Octopoteuthis*, *Taningia*
(отчасти 2213)? *Kondakovia*, *Chaunoteuthis*, *Ctenopteryx*,
Histioteuthis, *Neoteuthis*, *Alluroteuthis*, *Chiroteuthis*, *Chiro-*
opsis? *Chiroteuthoides*, *Echinoteuthis*, *Joubiniteuthis*, *Cyclo-*
teuthis, *Discoteuthis*, *Grimalditeuthis*, *Cranchia*, *Liocranchia*,
Leachia, *Drechselia*, *Taonius*, *Phasmatopsis*, *Belonella*, *Gali-*
teuthis, *Mesonychoteuthis* (три последние ро-
да обитают преимущественно в батипелагиали), *Corynomma*,
Verrilliteuthis, *Vossoteuthis*, *Sandalops*, *Liguriella*, *Helicocran-*
chia, *Egea*, *Ascocranchia*, *Bathothauma*.

Мезопелагические или мезо – батипелагические кальмары, молодь некоторых видов поднимается в эпипелагиаль (*Kondakovia*, правда, пока найдена только в эпипелагиали). Преимущественно малоактивны. Большинство видов имеет аппарат нейтральной плавучести: замкнутые полости, заполненные раствором NH_4Cl . Это могут быть либо многочисленные мелкие вакуоли в тканях мантии, головы и рук (но не щупалец!) у *Octopoteuthidae*, *Histioteuthidae*, *Chiroteuthidae*, либо одна обширная полость (чрезвычайно расширенная полость тела) – у *Cranchiidae*. В первом случае мантия толстая, хрящевато-студенистой консистенции, животное плавает так, что продольная ось тела направлена горизонтально; во втором – мантия имеет вид тонкой оболочки желеобразной, пленчатой или кожистой консистенции, нормальное положение кальмара – вниз головой. У *Cranchiidae* и *Grimalditeuthis* мантия сростается с воронкой, а у кранхий и с головой, так что мантийно-вороночный аппарат редуцирован; у других форм он имеет простое строение.

Окраска от светлой полупрозрачной до темно-пурпурной, преобладают красные, бурые, пурпурные, фиолетовые, но не черные тона. Обычны мелкие глазчатые пятна по всему телу. Свыше 80% видов имеют фотофоры. Кожа гладкая, лишь изредка покрыта мягкими папиллами (взрослые *Histioteuthis dofleini*) или хрящевыми шипиками (*Echinoteuthis*, *Cranchia*). Глаза крупные, хорошо развитые. У *Histioteuthis* они асимметричны; крупный левый глаз приспособлен для зрения на малых глубинах, маленький правый – на больших. В обычном положении большой глаз, видимо, направлен вверх, меньший – вниз.

Вертикальные миграции совершают большинство видов группы, если не все. Горизонтальные миграции, если и наблюдаются, то лишь пассивные. Пипца вероятно, планктон и микронектон, *Kondakovia* питается крилем (*Euphausia superba*). Добычу пассивно поджидают на месте и либо подманивают ее фотофорами на конце щупалец (это предполагается для *Chiroteuthis*), либо бросаются на нее коротким рывком в тот момент, когда она проплывает мимо. У многих видов для успешного удержания схваченной добычи служат крючья – на булавке (*Gonatus* s. str., *Belonella*, *Galiteuthis*) или руках (*Gonatidae*, *Ancistrocheirus*, *Octopoteuthis*, *Taningia*). Впрочем, у многих видов щупальца автомируются или полностью редуцируются при переходе от

личинки к стадии малька (*Gonatopsis*, *Octopoteuthis*, *Taningia*, *Chaunoteuthis*, *Grimalditeuthis*, *Leachia*, *Taonius*, *Plasmatopsis*), либо ослабляются *Joubiniteuthis*, некоторые *Liocranchia*).

Особое положение в группе занимает род *Mesonychoteuthis* с единственным антарктическим видом *M. hamiltoni*. Это гигантские кальмары с довольно мощными мускулистыми конечностями и громадными когтями на руках и щупальцах. Несомненно, они способны справляться с крупной активной добычей, но видимо, не догоняют ее, а хватают случайно проплывающих мимо животных. В отличие от других видов группы, они, видимо, на всех стадиях жизненного цикла обитают в батипелагиали.

По-видимому, все виды группы размножаются на глубинах. Яйца относительно крупные. У всех видов имеется личиночная стадия, часто (*Chroteuthis*, *Octopoteuthis*, *Ctenopteryx*, *Ancistrocheirus*, *Gonatopsis*, многие *Cranchiidae*) совершенно не похожая на взрослых. Личиночное развитие длительное. У абсолютного большинства видов личинки развиваются в эпипелагиали и верхней мезопелагиали. Гектокотиль имеется лишь у немногих родов (*Histioteuthis*, роды подсем. *Cranchiinae*), у *Octopoteuthis*, *Taningia*, *Chroteuthis*, *Chiropsis* его функцию выполняет длинный пенис, способный высовываться через вороночное отверстие. Сперматофоры переносятся на ротовую мембрану (*Gonatopsis*), на голову (*Octopoteuthis*) или в специальные разрезы на наружной брюшной стороне мантии самки (*Chaunoteuthis*).

Виды группы очень многочисленны и служат важнейшим объектом питания кашалотов и многих других хищников. В пищу человека непригодны из-за слабого развития мускулатуры и насыщенности тканей раствором хлористого аммония. Промыслового значения не имеют. (Зуев, Несис, 1971; Несис, 1971, 1972 а,б, 1973 а,б; Clarke, 1966, 1967, 1969; Clarke et al., 1969; Denton et al., 1969; Denton, Warren, 1968; Filippova, 1972; Gibbs, Roper, 1971; McSweeney, 1970; Nesis, 1970; Okytani, 1966, 1969; Okytani, McGowan, 1969; Roper, 1972; Roper, Young, Voss, 1969; G. Voss, 1967, 1969; N. Voss, 1969; R. Young, 1972 а,б; Young, Roper, 1969 а,б).

2.2.2.1.2. Основной движитель — умбрелла — тип *Amphitretus* *Amphitretus*, ?*Bolitaena*

Средних размеров пелагические осьминоги со студенистым телом, которое у *Amphitretus* дополнительно покрыто слизистым чехлом. Вороночный аппарат слабо развит, у *Amphitretus* вороночное отверстие редуцировано: две щели по бокам головы. Движение возможно только с помощью умбреллы. Окраска: *Bolitaena* темно-пурпурные, *Amphitretus* бесцветные и почти прозрачные. Глаза небольшие, у *Amphitretus* телескопические (сближены и смотрят вверх). Чернильный мешок имеется, фотофоров нет. Одиночные животные, видимо, не совершают вертикальных миграций. Питаются, вероятно, мелким планктоном. Гектокотиль у *Amphitretus* хорошо развит. Яйца крупные, личинки похожи на взрослых, живут в нижней эпипелагиали Robson, 1932; Thore, 1947; G. Voss, 1967).

2.2.2.2. Нерито-океанические животные

Обитают в толще воды над склоном и подводными возвышенностями, либо вблизи них, но не над шельфом.

2.2.2.1. Животные, имеющие аппарат нейтральной плавучести — тип *Spirula*

Один род, *Spirula*. Маленькие животные со скрученной в виде рога внутренней известковой раковины, помещающейся на заднем конце тела. Плавники очень маленькие, лепестковидные, сидят на самом конце тела под углом к продольной оси. Между ними — крупный фотофор. Мантия мускулистая, плотная, шероховатая, животное способно целиком втянуть в нее голову и конечности. Цвет кремово-белый. Медленно плавают с помощью плавников, изредка совершая короткие броски. Нормальное положение тела — вниз головой. Типично мезопелагические животные, обитают на глубинах от 100 до 1000–1500 м. Нижняя граница обитания определяется глубиной, на которой раковина раздавливается гидростатическим давлением: 1300–2300 м, в среднем 1700–1750 м. Молодь и взрослые спираулы встречаются ночью на глубине 100–300 м, днем на 500–1000, чаще всего на 600–700 м.

Горизонтальные миграции невелики, и животные многочисленны лишь там, где система течений обеспечивает сохранение популяций в ограниченных районах близ склона. Активны по ночам. Живут стаями, которые днем плотнее, чем ночью. Питаются зоопланктоном. Размножаются на дне на глубинах около 500–1500 м. Самец переносит гектокотилизированными руками сперматофоры на ротовую мембрану самки. Яйца донные, довольно мелкие, откладываются, по-видимому, поодиночке. Период инкубации длительный, возможно, несколько месяцев. Личиночной стадии нет. Молодые спорулы первое время после выхода из яйца держатся у дна, а затем поднимаются в толщу воды (инвертированная онтогенетическая миграция). Раотут медленно, половозрелость наступает в возрасте 12–15 мес. Большинство особей гибнет после первого нереста, максимальная продолжительность жизни, по-видимому, не больше 18–20 мес. (Bruun, 1955; Clarke, 1966, 1969, 1970; Denton, Gilpin-Brown, 1971; Denton et al., 1967).

2.2.2.2.2. Животные, не имеющие аппарата нейтральной плавучести – тип Allopousus

Allopousus, ? Idiostopus. Средних размеров или крупные осьминоги со студенистым телом. Вороночный аппарат хорошо развит. Умбрелла у Allopousus очень глубокая, у Idiostopus вовсе отсутствует. Окраска светло-пурпурная. Глаза крупные, чернильный мешок имеется, но небольших размеров, фотофоров нет. Обитают у дна на склоне и в толще воды над склоном, подводными хребтами и возвышенностями, Allopousus иногда – особенно в южной Атлантике – встречается очень далеко от берегов. Малоактивны. Вертикальные миграции невелики или отсутствуют, горизонтальные – пассивные. Питаются, вероятно, зоопланктоном. Гектокотилизация у Allopousus того же типа, как у Argonauta (гектокотиль развивается в особом мешке, рука видоизменяется целиком, при спаривании отрывается от тела), но существенной разницы в размерах между самцами и самками нет; у Idiostopus гектокотиль, хотя и очень длинен, но не отрывается от тела. Размножение, видимо, на дне. Яйца не описаны. Молодь Allopousus живет в эпипелагиали, она одета слизистым чехлом, облегчающим парение в воде. Robson, 1932; Taki, 1963; Thore, 1947; G. Voss, 1967).

2.2. Глубинные животные

Обитают в батипелагиали, нижней мезопелагиали и верхней абиссопелагиали. Заметных суточных вертикальных миграций не совершают. Все глубинные животные — чисто океанические, либо планктонные, либо полупланктонные. Активных нектонных животных среди них нет.

2.2.1. Основной движитель-плавники — тип Bathyteuthis

Bathyteuthis, Mastigoteuthis, Valbyteuthis, Batoteuthis, Promachoteuthis.

Мелкие или средних размеров животные с мягкими студенистыми (особенно у Valbyteuthis) тканями. Плавники у одних родов невелики (Bathyteuthis, Batoteuthis, Valbyteuthis oligobessa), у других весьма крупные (большинство Mastigoteuthis). Щупальца обычно длинные, очень тонкие, со множеством мельчайших присосок. Фотофоры есть лишь у Mastigoteuthis (да и то не у всех видов) и молодых Bathyteuthis (у взрослых они закрыты вакуолизированной тканью и снаружи незаметны), простого и однотипного устройства. Чернильный мешок развит. Глаза обычно крупные, но у некоторых видов (Promachoteuthis, Mastigoteuthis flammea) уменьшены в размерах. У Bathyteuthis глаза полутелескопические, смотрят — при обычном положении тела вниз головой — вперед и вниз, но узость поля зрения возмещается сильным развитием фоточувствительных пузырьков, воспринимающих биoluminesценцию сзади и сверху. Окраска обычно красная, пурпурная, темно-бурая или грязно-серо-белая. Мантийно-вороночный аппарат развит у всех видов. Promachoteuthis не имеют гладиуса, мантия у них срастается с головой на затылке. Виды этой группы малоподвижны, живут небольшими стайками. Питаются зоопланктоном, но Mastigoteuthis своими чрезвычайно длинными щупальцами способны захватывать и более крупную добычу, например, крупных креветок.

Лишь немногие виды группы — мезобатипелагические (Bathyteuthis bacidifera, Valbyteuthis levimana), остальные батипелагические. Некоторые Bathyteuthis и Mastigoteuthis проникают и в верхнюю абиссопелагиаль, но специфич-

ческих абиссопелагических видов, по всей вероятности, не существует. Больших вертикальных миграций виды этой группы не совершают. Размножение только на глубинах. Самки крупнее самцов, по крайней мере у *Bathyteuthis* и *Mastigoteuthis*. Гектокотилизация, видимо, отсутствует у всех видов. Как осуществляется перенос сперматофоров, не установлено, у *Valbyteuthis oligobessa* сперматофоры обнаружены в яичнике самки. Личиночной стадии у *Bathyteuthis*, *Mastigoteuthis* и *Batoteuthis* нет, у *Valbyteuthis* она имеется, но изменения при переходе от личинки к мальку далеко не так велики, как у других *Chiroteuthidae* (взрослые *Valbyteuthis* по некоторым признакам похожи на личинок *Chiroteuthis*). Молодь живет там же, где взрослые, имеет лишь более широкий диапазон вертикального распространения. (Clarke, 1966; Rancurel, 1971; Roper, 1969; Roper, Young, 1967, 1968; G. Voss, 1967; R. Young, 1972 а, б; Young, Roper, 1968)

2.2.2. Основной движитель-умбрелла - тип *Japetella*

Japetella, *Eledonella*, *Dorsopsis*, *Vitreledonella*, *Vampyroteuthis*, *Cirrothauma*.

Животные средних размеров с мягкими студенистыми тканями: *Vitreledonella* и *Cirrothauma* по консистенции похожи на медуз. Умбрелла очень хорошо развита. *Vampyroteuthis* и *Cirrothauma* имеют плавники, играющие, очевидно, немаловажную роль в локомоции. Мантийное отверстие у всех, кроме *Cirrothauma*, широкое, но мантийные мышцы очень слабо развиты. *Vampyroteuthis* имеют пару крупных, сложно устроенных и множество простых мелких фотофоров, прочие виды лишены светящихся органов. *Cirrothauma* - единственный слепой головоногий моллюск, глаза редуцированы и скрыты под покровной тканью. Глаза *Eledonella* и *Vitreledonella* несколько уменьшены в размерах, у прочих родов хорошо развиты (у *Dorsopsis* телескопические, смотрят вверх). Чернильный мешок редуцирован или отсутствует, хорошо развит лишь у *Vitreledonella*. Окраска разнообразна: *Vampyroteuthis* темно-пурпурные с глубоким бархатно-черным цветом на внутренней стороне умбреллы и рук, *Eledonella* светло-красные, *Japetella* светло-коричневые, *Cirrothauma* и *Vitreledonella* почти прозрачны.

Животные малоподвижные, короткие броски совершают лишь при испуге. Специального аппарата нейтральной плавучести нет. Молодые *Japetella* и *Eledonella* имеют наружный чехол из легкой и очень липкой слизи, облегчающий парение в воде, у взрослых его нет. У *Vampyroteuthis* для этой же цели служат крупные жировые клетки. Питаются, вероятно, планктоном. Добычу поджидают пассивно. *Vampyroteuthis* имеет дополнительные органы чувств — длинные тонкие втяжные щупики (филаменты) — органы дальнего осязания, своеобразные фоточувствительные пузырьки "смотрят" внутрь мантийной полости. Живут стайками, состоящими из особей разных размеров. Вертикальных миграций не совершают. Основная зона обитания — батипелагиаль, но в районах с малыми вертикальными градиентами температуры, например, в северной и юго-восточной частях Тихого океана — также нижняя мезопелагиаль. Большинство видов опускаются в верхнюю абиссопелагиаль, а *Cirrothauma murrayi*, по-видимому, батиабиссопелагический вид (но в Арктике она однажды была поймана у поверхности).

Размножение на глубинах. Гектокотиль, насколько известно, имеется лишь у *Eledonella* и *Vitreledonella*. у *Vampyroteuthis* есть специальные семеприемники (на голове перед глазами), у прочих видов их нет. Самки *Vampyroteuthis* крупнее самцов, у других форм нет или она невелика. Разница в размерах между полами. Яйца средних размеров или крупные, выметываются в толщу воды поодиночке (*Vampyroteuthis*) или кучками, в которых отдельные яйца соединены стебельками (*Japetella*, *Eledonella*), *Vitreledonella* предположительно живородящие. Молодые *Japetella*, *Eledonella* и *Vitreledonella* очень похожи на взрослых, *Vampyroteuthis* проходят длительное развитие со сменой личиночных плавников на дефинитивные, развивающиеся ближе к голове, так что молодь некоторое время имеет две пары плавников; в остальном они, однако, тоже похожи на взрослых. Молодь имеет более широкий диапазон вертикального распространения, чем взрослые — от эпипелагиали (*Japetella*, *Eledonella*, *Vitreledonella*) или мезопелагиали (*Vampyroteuthis*) до абиссопелагиали. (Несис, 1972 б, 1973 а; Clarke, 1969; Pickford, 1946, 1949 а,б, 1959; Roper, Brundage 1972; Thore, 1947; G.Voss 1967; R.Young, 1972 а,б).

Из 23 охарактеризованных выше экологических групп головоногих моллюсков 5 донных или придонных (бенто-пелагических), 6 нектобентических и 12 пелагических, из них 5 в тот или иной период жизни связаны с дном. 8 экологических групп — обитатели мелководья (эпипелагиаль или шельф), 11 обитают на средних глубинах (батталь, мезопелагиаль), 4 — глубоководные.

Все экологические группы головоногих представлены в тропических водах. В умеренных и высоких широтах их число снижается, в Арктике и Антарктике представлено лишь по 5–6 групп.

Анализ материалов подтверждает существующие представления об эволюции класса головоногих моллюсков (обзор: Packard, 1972). Эти моллюски возникли и развились в бентали на тропических шельфах. В ходе эволюции примитивные головоногие были оттеснены с шельфа в глубины океана, на их место пришли более прогрессивные группы. Часть этих прогрессивных групп в свою очередь проникла в глубины, нашла там благоприятные для себя условия и дала вспышку таксономического разнообразия. Фауна головоногих средних глубин экологически разнообразнее мелководной именно потому, что в ней представлены как древние реликтовые группы (*Nautilus*, *Spirula*, *Cirrata*, *Vampyroteuthis*), так и эволюционно молодые, процветающие группы (*Sepiolidae*, *Octopodidae*, *Oegopsida*). Хищный образ жизни и приуроченность ко дну, в особенности в период размножения, серьезно затрудняли проникновение головоногих моллюсков в пелагиаль и в абиссаль. Только очень немногие из них сумели приспособиться к обитанию в глубинах океана (две группы из донных и придонных и две — из пелагических). К условиям пелагиали адаптировалось значительно большее число форм: 7 групп. В процессе эволюционного развития головоногие успешно решили проблемы приспособления к донному, придонно-пелагическому и число пелагическому образу жизни, хуже справились с задачей завоевания глубин и совсем не смогли преодолеть солевой барьер и выйти за пределы морской среды обитания.

Л и т е р а т у р а

Акимущкин И.И., 1963. Головоногие моллюски морей СССР. Изд. АН СССР, М.-Л., 1–236.

- Булгакова Г.П., 1971. Материалы по распределению и экологии осьминогов у советских берегов Японского моря (Приморский край). В сб.: "Экология морских организмов", МГУ, М., 14-15.
- Вовк А.Н., 1971. Некоторые данные о биологии и распределении *Loligo vulgaris* L. в водах северо-западной Африки. Гидробиология. Тр. Управл. кадров и учебн. завед. МРХ СССР, 25, 49-59.
- Вовк А.Н., 1972а. О плодовитости североамериканского кальмара *Loligo pealei* (Lesueur, 1821). Тр. АтлантНИРО, 42, 133-140.
- Вовк А.Н., 1972б. О питании североамериканского кальмара *Loligo pealei* Les. Там же, 42, 141-151.
- Вовк А.Н., Нигматуллин Ч.М., 1972 а. О биологии и промысле массовых головоногих моллюсков Атлантики. Там же, 42, 22-56.
- Вовк А.Н., Нигматуллин Ч.М., 1972б. Материалы к распределению крылорукого кальмара *Ommastrephes pteropus* Steenstrup (1855) в тропической зоне восточной Атлантики. Там же, 42, 198-200.
- Вовк А.Н., Нигматуллин Ч.М., 1972в. Некоторые аспекты поведения крылорукого кальмара *Ommastrephes pteropus* Steenstrup в освещенной зоне. В сб.: "Поведение водных беспозвоночных", ИБВВ АН СССР, Борок, 38-43.
- Зуев Г.В., 1967. Новые данные об экологии кальмара *Symplectoteuthis oualaniensis* (Lesson) из Аденоского залива и перспективы промыслового использования его запасов. Гидробиол. ж., 3, № 1, 40-46.
- Зуев Г.В., 1970. Особенности экологии размножения *Sepia pharaonis* Ehrenberg и ее распространение в северо-западной части Индийского океана. В сб.: "Эколого-морфологич. исслед. донных организмов", "Наук. думка", Киев, 113-121.
- Зуев Г.В., 1971. Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана. "Наук. думка", Киев, 1-223.
- Зуев Г.В., Несис К.Н., 1971. Кальмары (биология и промысел). "Пищевая промышленность", М., 1-360
- Кашкаров Д.Н., 1938. Основы экологии животных. Медгиз, Ленингр. отд., М.-Л., 1-602.
- Криволуцкий Д.А., 1967. Понятие "жизненная форма" в экологии животных. Ж. общ. биол., 28, № 2, 153-162.

- Криволуцкий Д.А., 1971. Современные представления о жизненных формах животных. Экология, № 3, 19–23.
- Микулич Л.В., Козак Л.П., 1971. Опыт содержания тихоокеанского кальмара в искусственных условиях. Экология, № 3, 94–96.
- Несис К.Н., 1970. Биология перуанско-чилийского гигантского кальмара *Dosidicus gigas*. Океанология, 10, № 1, 140–152.
- Несис К.Н., 1971. Семейство Gonatidae – массовые кальмары северной Пацифики (распространение, экология, система и филогения). В сб.: "Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Сб. 4", "Наука", Л., 63–65.
- Несис К.Н., 1972а. Пересмотр родов кальмаров *Taonius* и *Belonella* (Oegopsida, Cranchiidae), Зоологич. ж., 50, № 10, 1463–71.
- Несис К.Н., 1972б. Океанические головоногие моллюски Перуанского течения: горизонтальное и вертикальное распространение. Океанология, 12, № 3, 506–519.
- Несис К.Н., 1973. Типы ареалов головоногих моллюсков северной Пацифики. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 91.
- Несис К.Н., 1973б. Система, филогения и эволюция кальмаров семейства Gonatidae (Cephalopoda). Зоологич. ж.
- Несис К.Н., 1974а. Пересмотр родов кальмаров *Corynoma*, *Megalocranchia*, *Sandalops* и *Liguriella* (Oegopsida, Cranchiidae) Тр. Ин-та океанол. АН СССР.
- Несис К.Н., 1974б. Океанические головоногие моллюски юго-западной Атлантики. Там же.
- Несис К.Н., Пропп. М.В., 1968. Самый большой осьминог Антарктики. Природа, № 12, 66–68.
- Нигматуллин Ч.М., 1972а. Биология и промысел каракатиц шельфа северо-западной Африки. Тр. АтлантНИРО, 42, 57–85.
- Нигматуллин Ч.М., 1972 б. Питание оммастрефид побережья северо-западной Африки, Там же, 42, 152–155.
- Нигматуллин Ч.М., 1972 в. К вопросу о стайном поведении крылорукого кальмара *Ommastrephes pteropus* Steenstrup. В сб.: "Поведение водных беспозвоночных", ИБВВ АН СССР, Борок, 86–92.

- Нигматуллин Ч.М., Вовк А.Н., 1971. К биологии короткопорого кальмара (*Illex coindetii* Vérany, 1837) побережья Анголы. Тр. АтлантНИРО, 42, 162–166.
- Филиппова Ю.А., 1971. О распределении кальмаров в пелагиали Мирового океана. В сб.: "Основы биол. продуктивности океана и ее использование", "Наука", М., 89–101.
- Шевцов Г.А., 1969. Предварительные данные о видовом составе личинок Cephalopoda, их распределении и биологии *Onychoteuthis banksi* Leach. Изв. ТИНРО, 68, 186–192.
- Шевцов Г.А., 1970. Некоторые сведения о кальмаре Перуанского течения и прилегающих вод. Там же, 69, 90–93.
- Шевцов Г.А., 1971. Биология и промысел тихоокеанского кальмара в Курило-Хоккайдском районе. В сб.: "Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Сб 4", "Наука", Л., 65–68.
- Шевцов Г.А., 1972. О питании кальмара *Ommastrephes bartrami* Lesueur в Курило-Хоккайдском районе. Гидробиол. ж., 8, № 3, 97–101.
- Шиманский В.Н., 1948. Современный наutilus и его значение для изучения ископаемых головоногих. Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. Ленина, 52, № 3, 77–151.
- Adam W., Rees W.J., 1966. A review of the cephalopod family Sepiidae. Sci. Repts John Murray Exped. 1933–34, 11, № 1, IV+165.
- Aldrich F.A., 1968. The distribution of giant squids (Cephalopoda, Architeuthidae) in the North Atlantic and particularly about the shores of Newfoundland. Sarsia, 34, 393–398.
- Altman J.S., 1967. The behaviour of *Octopus vulgaris* Lam. in its natural habitat: a pilot study. Underwat. Assoc. Rept, 1966–67, 77–83.
- Altman J.S., Nixon M., 1970. Use of the beaks and radula by *Octopus vulgaris* in feeding. J. Zool., Lond., 161, № 1, 25–38.
- Arnold J.M., 1962. Mating behaviour and social structure in *Loligo pealei*. Biol. Bull., 123, № 1, 53–57.
- Arnold J.M., 1965. Observations on the mating behavior of the squid *Sepioteuthis sepioidea*. Bull. Mar. Sci., 15, № 1, 216–222.

- Arnold J.M., Arnold K.O., 1969. Some aspects of hole-boring predation by *Octopus vulgaris*. *Amer. Zoologist*, 9, № 3, 991-996.
- Arnold J.M., Singley C.T., Williams-Arnold L.D., 1972. Embryonic development and post-hatching survival of the sepiolid squid *Euprymna scolopes* under laboratory conditions. *Veliger*, 14, № 4, 361-364.
- Bidder A.M., 1962. Use of the tentacles, swimming and buoyance control in the pearly nautilus. *Nature*, 196, № 4853, 451-454.
- Boletzky S.v., 1969. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*, *O. joubini* und *O. briareus*. *Rev. Suisse Zool.*, 76, № 3, 716-726.
- Boletzky S.v., 1970. On the presence of light organs in *Semirossia* Steenstrup, 1887 (Mollusca: Cephalopoda). *Bull. Mar. Sci.*, 20, № 2, 374-388.
- Boletzky S.v., 1971. *Neorossia* n.g. pro *Rossia* (Allorossia). *caroli* Joubin, 1902, with remarks on the generic status of *Semirossia* Steenstrup, 1887 (Mollusca: Cephalopoda). *Ibid.*, 21, № 4, 964-969.
- Boletzky S.v., Boletzky M.V.v., 1969. First results in rearing *Octopus joubini* Robson, 1929. *Verhandl. Naturforsch. Ges. Basel*, 80, № 1, 56-61.
- Boletzky S.v., Boletzky M.V.v., 1970. Das Eingraben in Sand bei *Sepiola* und *Sepietta* (Mollusca, Cephalopoda). *Rev. Suisse Zool.*, 77, № 3, 536-548.
- Boletzky S.v., Boletzky M.V.v., Frósch D., Gätzi V., 1971. Laboratory rearing of *Sepiolinae* (Mollusca: Cephalopoda). *Mar. Biology*, 8, № 1, 82-87.
- Borer K.T., 1971. Control of food intake in *Octopus briareus* Robson. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 75, № 2, 171-185.
- Boulet P., 1964. La predation chez la seiche. *Actualités Mar.*, 8, № 2, 26-32.
- Bouligand Y., 1961. Le dispositif d'accrochage des oeufs de *Sepia elegans* sur *Alcyonium palmatum*. *Vie et Milieu*, 12, № 4, 589-594.
- Boycott B.B., 1965. A comparison of living *Sepioteuthis sepioidea* and *Doryteuthis plei* with other squids and with *Sepia officinalis*. *J. Zool., Lond.*, 147, № 3, 344-351.
- Bradbury H.E., Aldrich F.A., 1969a. Observations on locomotion of the short-finned squid, *Illex illecebrosus* (Lesueur, 1821), in captivity. *Canad. J. Zool.*, 47, № 5, 741-744.

- Bradbury H.E., Aldrich F.A., 1969b. Observations on feeding of the squid *Illex illecebrosus illecebrosus* (Lesueur, 1821) in captivity. *Ibid.*, 47, № 5, 913-915.
- Brough E.J., 1965. Egg-care, eggs and larvae in the midget octopus, *Robsonella australis* (Hoyle). *Trans. Roy. Soc. New Zeal., Zool.*, 6, № 2, 7-19.
- Bruun A.F., 1955. New light on the biology of *Spirula*, a mesopelagic cephalopod. *Essays Nat. Sci. in honour of Captain Allan Hancock*. Univ. South Calif. Press, Los Angeles, 61-72.
- Burgess L.A., 1966. A study of the morphology and biology of *Octopus hummelincki* Adam, 1936 (Mollusca: Cephalopoda). *Bull. Mar. Sci.*, 16, № 4, 762-813.
- Castellanos Z.J.A. de, 1964. Contribución al conocimiento biológico del calamar argentino, *Illex illecebrosus argentinus*. *Bol. Inst. Biol. Marina, Mar del Plata*, № 8, 1-37.
- Castellanos Z.J.A. de, 1967. Contribución al estudio biológico de *Loligo brasiliensis* Bl. *Ibid.*, № 14, 1-36.
- Castellanos Z.J.A. de, Morris M., Corgnati A.M., Cela A.M., 1968. Estado poblacional de *Loligo brasiliensis* en enero de 1967. *Notas Com. Invest. Cient. Prov. Buenos Aires*, 5, № 9, 1-13.
- Choe S., 1963. Daily age marking on the shell of cuttlefishes. *Nature*, 197, № 4864, 306-307.
- Choe S., 1966. On the eggs, rearing, habits of fry, and growth of some Cephalopoda. *Bull. Mar. Sci.*, 16, № 2, 330-348.
- Clarke M.R., 1964. Young stages of *Lepidoteuthis grimaldii* (Cephalopoda, Decapoda). *Proc. Malacol. Soc. Lond.*, 36, № 2, 69-78.
- Clarke M.R., 1965. "Growth rings" in the beaks of the squid *Moroteuthis ingens* (Oegopsida: Onychoteuthidae). *Malacologia*, 3, № 2, 287-307.
- Clarke M.R., 1966. A review of the systematics and ecology of oceanic squids. *Adv. Mar. Biol.*, 4, 91-300.
- Clarke M.R., 1967. A deep-sea squid, *Taningia danae* Joubin, 1931. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 19, 127-143.
- Clarke M.R., 1969. Cephalopoda collected on the SONDA cruise. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 49, № 4, 961-976.
- Clarke M.R., 1970. Growth and development of *Spirula spirula*. *Ibid.*, 50, № 1, 53-64.
- Clarke M.R., Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., 1969. On the buoyancy of squid of the families Histioteuthidae, Octopoteuthidae and Chiroteuthidae. *J. Physiol.*, 203, 49-50P.

- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., 1961. The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). The effect of light on the buoyancy of the cuttlefish. The distribution of gas and liquid within the cuttlebone. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 41, № 2, 319-342, 343-350, 365-381.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., 1966. On the buoyancy of the pearly nautilus. Ibid., 46, № 3, 723-759.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., 1971. Further observations on the buoyancy of *Spirula*. Ibid., 51, № 2, 363-373.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., Howarth J.V., 1967. On the buoyancy of *Spirula spirula*. Ibid., 47, № 1, 181-191.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., Shaw T.I., 1969. A buoyancy mechanism found in cranchiid squid. Proc. Roy. Soc. Lond, B174, № 1036, 271-279.
- Denton E.J., Warren F.J., 1968. Eyes of the Histioteuthidae. Nature, 219, № 5152, 400-401.
- Dew B., 1959. Some observations on the development of two Australian octopuses. Proc. Roy. Zool. Soc. N.S.W. for 1957-58, 44-52.
- Eibl-Eibesfeldt I., Scheer G., 1962. Das Brutpflegeverhalten eines weiblichen *Octopus aegina* Gray. Ztschr. Tierpsychol., 19, № 3, 257-261.
- Fields W.G., 1965. The structure, development, food relations, reproduction, and life history of the squid *Loligo opalescens* Berry. Fish Bull. Calif. Dept. Fish Game, № 131, 1-108.
- Filippova J.A., 1968. New data on the Cephalopoda of the Indian Ocean. Proc. Symp. Mollusca, Ernakulam, 1, 257-264.
- Filippova J.A., 1972. New data on the squids (Cephalopoda: Oegopsida) from the Scotia Sea (Antarctic). Malacologia, 11, № 2, 391-406.
- Garcia Cabrera C., 1968. Biología y pesca del pulpo (*Octopus vulgaris*) y choco (*Sepia officinalis* hierredda) en aguas del Sahara español. Publ. Tecn. Junta Estud. Pesca, № 7, 141-198.
- Garcia Cabrera C., 1969. Pulpos y calamares en aguas de Sahara espanol. Ibid., № 8, 75-103.
- Garcia Cabrera C., 1970. Especies du genre *Sepia* du Sahara espagnol. Rapp. Cons. Internat. Explor. Mer., 159, 132-139.
- Gibbs R.H., Roper C.F.E., 1971. Ocean Acre. Preliminary report on vertical distribution of fishes and cephalopods. Proc. Internat. Symp. Biol. Sound Scattering in the Ocean,

- Warrenton, Virginia. Maury Center Oceanogr. Sci., Washington, D.C., 119-133.
- Grimpe G., 1928. Pflege, Zucht und Behandlung der Cephalopoden. Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 5, H. 3 (Lief. 278), 331-402.
- Hall J.R., 1970. Description of egg capsules and embryos of the squid, *Lolliguncula brevis*, from Tampa Bay, Florida. Bull. Mar. Sci., 20, № 3, 762-768.
- Hamabe M., 1962. Embryological studies on the common squid, *Ommastrephes sloani pacificus* Steenstrup, in the southwestern waters of the Sea of Japan. Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Labor., 10, 1-45.
- Hamabe M., 1963. Spawning experiments of the common squid, *Ommastrephes sloani pacificus* Steenstrup, in an indoor aquarium. Bull. Japan. Soc. Fish., 29, № 10, 930-934.
- Hamabe M., Shimizu T., 1966. Ecological studies on the common squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup, mainly in the southwestern waters of the Japan Sea. Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Labor., 16, 13-55.
- Haneda Y., 1963. Observations on the luminescence of the shallowwater squid, *Uroteuthis bartschi*. Sci. Rept Yokosuka City Mus., № 8, 10-16.
- Haneda Y., 1965. Squid producing an abundant luminous secretion found in Suruga Bay, Japan. Ibid. № 1, 27-32.
- Hardwick J.E., 1970. A note on the behavior of the octopod *Ocythoe tuberculata*. Calif. Fish. Game, 56, № 1, 68-70.
- Hartmann J., 1970. Tagesgang und vertikale Mikroverteilung von Cephalopoden des Neuston westlich von Madeira. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch., 21, № 1-4, 494-499.
- Hayashi Y., 1970. Studies on the maturity condition of the common squid—I. A method of expressing maturity condition by numerical values. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 36, № 10, 995-999.
- Hayashi Y., 1971a. Ditto—II. Maturity condition of the autumn-spawned squids in the Japan Sea. Ibid., 37, № 5, 387-390.
- Hayashi Y., 1971b. Ditto—III. Ponderal index and weight indices of internal organs during maturation and exhaustion. Ibid., 37, № 10, 960-963.
- Holmes W., 1955. The colour changes of cephalopods. Endeavour, 14, № 54, 78-82.
- Itami K., Izawa Y., Maeda S., Nakai K., 1963. Notes

- on the laboratory culture of the Octopus larvae. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 29, № 6, 514-520.
- Jaeckel S.G.A., 1958. Cephalopoden. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, IXb₃ (Lief. 37), 479-723.
- Jones E.C., 1963. Tremoctopus violaceus uses Physalia tentacles as weapons. Science, 139, № 3556, 764-766.
- Kanamaru S., Yamashita Y., 1969. The fishery biology for the octopus "mizu-dako" (Paroctopus hongkongensis (Hoyle)). (I). Summer movements in Onishika area of north-western part of Hokkaido. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 35, 178-197.
- Kasahara S., Ito S., 1968. Studies on the migration of common squids in the Japan Sea. II. Migration and some biological aspects of common squids having occurred in the off-shore regions of the Japan Sea during the autumn season of 1966 and 1967. Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Labor., 20, 49-69.
- Katsutani K., Wada I., 1968. On the rearing of young octopus (Octopus vulgaris Lamarck). Fish. Experim. Stat. Okayama Pref., 1-10.
- Kawaguchi T., Nazumi T., 1972. Echo-traces of squid, Ommastrephes sloanei pacificus, in the central waters of Japan Sea. FAO Fish. Circular, № 142, 15-25.
- Kramer G., 1937. Einige Beobachtungen an Tremoctopus violaceus delle Chiaje. Note Ist. Italo-Germ. Biol. Marine, Rovigno, № 25, 1-11.
- Kühnelt W., 1965. Grundriss der Ökologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. Jena, G. Fischer, 1-402.
- Larcombe M.F., Russell B.C., 1971. Egg laying behaviour of the broad squid, Sepioteuthis bilineata. New Zeal. J. Mar. Freshw. Res., 5, № 1, 3-11.
- LaRoe E.T., 1971. The culture and maintenance of the loliginid squids Sepioteuthis sepioidea and Doryteuthis plei. Mar. Biology, 9, № 1, 9-25.
- Legac M., 1969. Some observations on the building up of hiding places by the Octopus vulgaris Lam. in the Channel region of the north-eastern Adriatic. Thalassia Jugosl., 5, 193-200.
- Lemaire J., 1971. Table de développement embryonnaire de Sepia officinalis L. (Mollusque Céphalopode). Bull. Soc. Zool. France, 95, № 4 (1970), 773-782.
- MacGinitie G.E., MacGinitie N., 1968. Natural history of marine animals. New York, McGraw-Hill, XII - 523.

- Mangold-Wirz K., 1963a. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. Vie et Milieu, suppl. 13, 1-285.
- Mangold-Wirz K., 1963b. Contribution à l'étude de *Rossia caroli* Joubin. Ibid., 14, № 2, 205-224.
- Mangold K., 1965. Contribution à l'étude de la biologie de *Pteroctopus tetracirrhus* (delle Chiaje). Rapp. Comm. Internat. Explor. Sci. Mer Méditerran., 18, № 2, 261-264.
- Mangold K., 1966. *Sepia officinalis* de la Mer Catalane. Vie et Milieu, 17A, № 2, 961-1012.
- Mangold K., 1968. Contribution à l'étude de la biologie d'*Octopus salutii* Vérany. Rapp. Comm. Internat. Explor. Sci. Mer Méditerran., 19, № 2, 285-287.
- Mangold K., Boletzky S.v., Frösch D., 1971. Reproductive biology and embryonic development of *Eledone cirrosa* (Cephalopoda: Octopoda). Mar. Biology, 8, № 2, 109-117.
- Mangold-Wirz K., Fioroni P., 1970. Die Sonderstellung der Cephalopoden. Zool. Jb., Syst., 97, № 4, 522-631.
- McSweeney E.S., 1970. Description of the juvenile form of the Antarctic squid *Mesonychoteuthis gamiltoni* Robson. Malacologia, 10, № 2, 323-332.
- Mercer M.C., 1971. Cephalopod resources and fisheries in the Northwest Atlantic. Ann. Rept Amer. Malacol. Union for 1970, 30-33.
- Messenger J.B., 1963. Behaviour of young *Octopus briareus* Robson. Nature, 197, № 4873, 1186-1187.
- Messenger J.B., 1968. The visual attack of the cuttlefish, *Sepia officinalis*. Anim. Behav., 16, № 2-3, 342-357.
- Murata M., Araya H., 1970. Ecological studies on squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup, in the waters off the north-east coast of Hokkaido in 1968. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 36, 1-17.
- Murata M., Onoda Y., Tashiro M., Yamagishi Y., 1971. Ecological studies on the squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup, in the northern waters of the Japan Sea. Ibid., 37, 10-31.
- Natsukari Y., 1970. Egg-laying behavior, embryonic development and hatchod larva of the pigmy cuttlefish, *Idiosepius pugmaeus paradoxus* Ortmann. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ., 30, 15-29.
- Nesis K.N., 1970. Occurrence of a rare squid, *Chaunoteuthis mollis* Appellöf (family Onychoteuthidae) in the Indian Ocean. Veliger, 12, № 3, 290-292.

- Nishimura S., 1966. Notes on the occurrence and biology of the oceanic squid, *Thysanoteuthis rhombus* Troschel, in Japan. Publ. Seto Mar. Biol. Labor., 14, № 4, 327-349.
- Nishimura S., 1968a. Glimpse of the biology of *Argonauta argo* Linnaeus in the Japanese waters. Ibid., 16, № 1, 61-70.
- Nishimura S., 1968b. A preliminary list of the pelagic Cephalopoda from the Japan Sea. Ibid., 16, № 1, 71-83.
- Nixon M., 1966. Changes in body weight and intake of food by *Octopus vulgaris*. J. Zool., Lond., 150, № 1, 1-9.
- Nixon M., 1969. The lifespan of *Octopus vulgaris* Lamarck. Proc. Malacol. Soc. Lond., 38, № 6, 529-540.
- Nixon M., 1971. Some parameters of growth in *Octopus vulgaris*. J. Zool. Lond., 163, № 3, 277-284.
- Okiyama M., 1965. On the feeding habit of the common squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup, in the off-shore region of the Japan Sea. Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Labor., 14, 31-41.
- Okutani T., 1965. Studies on early life history of decapodan Mollusca.-I. A synoptic report on Rhynchoteuthion larva of *Todarodes pacificus* Steenstrup. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 41, 23-31.
- Okutani T., 1966. Ditto. II. Planktonic larvae of decapodan cephalopods from the northern North Pacific in summer seasons during 1952-1959. Ibid., 45, 61-79.
- Okutani T., 1967. Preliminary catalogue of decapodan Mollusca from Japanese waters. Ibid., 50, 1-16.
- Okutani T., 1968. Studies... III. Systematics and distribution of larvae of decapodan cephalopods collected from the sea surface on the Pacific coast of Japan, 1960-1965. Ibid., 55, 9-57.
- Okutani T., 1969. Ditto. IV. Squid larvae collected by oblique hauls of a larva net from the Pacific coast of Eastern Honshu, during the winter seasons, 1965-1968. Ibid., 58, 83-96.
- Okutani T., McGowan J.A., 1969. Systematics, distribution, and abundance of the epipelagic squid (Cephalopoda, Decapoda) larvae of the California Current, April, 1954-March, 1957. Bull. Scripps Instn Oceanogr., 14, VI+90.
- Orelli M.v., 1962. Die Übertragung der Spermatophore von *Octopus vulgaris* und *Eledone* (Cephalopoda). Rev. Suisse Zool., 69, № 5, 139-202.

- Packard A., 1963. The behaviour of *Octopus vulgaris*. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, No. spéc., 1D, 35-49.
- Packard A., 1966. Operational convergence between cephalopods and fish: an exercise in functional anatomy. Arch. Zool. Ital., 51, № 2, 523-542.
- Packard A., 1972. Cephalopods and fish: the limits of convergence. Biol. Revs., 47, № 2, 241-307.
- Packard A., Sanders G., 1969. What the octopus shows to the world. Endeavour, 28, № 104, 92-99.
- Packard A., Sanders G.D., 1972. Body patterns of *Octopus vulgaris* and maturation of the response to disturbance. Anim. Behav., 19, № 4 (1971), 780-790.
- Pereyra W.T., 1965. New records and observations on the flapjack devilfish, *Opisthoteuthis californiana* Berry. Pacif. Sci., 19, № 4, 427-441.
- Pfeiffer W., 1963. Beobachtungen an Tintenfischen. Neptun, 3, № 2, 34-37.
- Pickford G.E., 1946. *Vampyroteuthis infernalis* Chun, an archaic dibranchiate cephalopod. I. Natural history and distribution. Dana-Rept., № 29, 1-45.
- Pickford G.E., 1949a. Ditto. II. External anatomy. Ibid., № 32, 1-132.
- Pickford G.E., 1949b. The distribution of the eggs of *Vampyroteuthis infernalis* Chun. J. Mar. Res., 8, № 1, 73-83.
- Pickford G.E., 1959. *Vampyromorpha*. Galathea-Rept., 1, 243-253.
- Pilson M.E.Q., Taylor P.B., 1961. Hole drilling by *Octopus*. Science, 134, № 3487, 1366-1368.
- Rancurel P., 1971. *Mastigoteuthis grimaldii* (Joubin, 1895) *Chiroteuthidae* peu connu de l'Atlantique tropical (Cephalopoda-Oegopsida). Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 9, № 2, 125-145.
- Richard A., 1966a. La température, facteur externe essentiel de croissance pour le Céphalopode *Sepia officinalis* L. C.R.Acad. Sci., D263, № 16, 1138-1141.
- Richard A., 1966b. Action de la température sur l'évolution génitale de *Sepia officinalis* L. Ibid., D263, № 25, 1998-2001.
- Richard A., 1967a. Role de la photopériode dans le déterminisme de la maturation génitale femelle du Céphalopode de *Sepia officinalis* L. Ibid., D264, № 10, 1315-1318.

- Richard A., 1967b. Influence de la température et de la nutrition sur la forme et la striation de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). C.R. Soc. Biol., 161, № 3, 620-624.
- Richard A., 1968. Mise en évidence de l'action de la lumière dans le déterminisme de la ponte chez le Céphalopode *Sepia officinalis* L. C.R. Acad. Sci., D267, № 26, 2360-2363
- Richard A., 1969. The part played by temperature in the rhythm of formation of markings on the shell of cuttlefishes (*Sepia officinalis* L.) (Cephalopoda, Mollusca). *Experientia*, 25, № 10, 1051-1052.
- Robson G.C., 1929. A monograph of the recent Cephalopoda based on the collections in the British Museum (Natural History). Part I. Octopodinae. London, XI + 236.
- Robson G.C., 1932. Ditto. II. The Octopoda (excluding the Octopodinae). London, XI + 359.
- Roper C.F.E., 1963. Observations on bioluminescence in *Ommastrephes pteropus* (Steenstrup, 1855), with notes on its occurrence on the family Ommastrephidae (Mollusca : Cephalopoda). Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 13, № 2, 343-353.
- Roper C.F.E., 1965. A note on egg deposition by *Doryteuthis plei* (Blainville, 1823) and its comparison with other North American loliginid squids. Bull. Mar. Sci., 15, № 3, 589-598.
- Roper C.F.E., 1966. A study of the genus *Enoploteuthis* (Cephalopoda : Oegopsida) in the Atlantic Ocean with a redescription of the type species, *E. leptura* (Leach, 1817). Dana-Rept., № 66, 1-46.
- Roper C.F.E., 1969. Systematics and zoogeography of the worldwide bathypelagic squid *Bathyteuthis* (Cephalopoda : Oegopsida). Bull. U.S. Nat. Mus., № 291, V + 210.
- Roper C.F.E., 1972. Ecology and vertical distribution of Mediterranean pelagic cephalopods. In: Mediterranean biological studies. Final report, vol. I. Smithsonian Instn, Washington, D.C., 282-346 (mimeogr. rept.).
- Roper C.F.E., Brundage W.L., Jr., 1972. Cirrate octopods with associated deep-sea organisms: new biological data based on deep benthic photographic (Cephalopoda). Smithsonian Contris Zool., № 121, 1-46.
- Roper C.F.E., Young R.E., 1967. A review of the Valbyteuthidae and a evaluation of its relationship with the Chiroteuthidae (Cephalopoda : Oegopsida). Proc. U.S. Nat. Mus., 123, № 3612, 1-9.

- Roper C.F.E., Young R.E., 1968. The family Promachoteuthidae (Cephalopoda : Oegopsida). I. A re-evaluation of its systematic, position based on new material from Antarctic and adjacent waters. Antarctic Res. Ser., 11. Biol. Antarct. Seas, 3, 203-214.
- Roper C.F.E., Young R.E., 1972. First records of juvenile giant squid, *Architeuthis* (Cephalopoda : Oegopsida). Proc. Biol. Soc. Washington, 85, № 16, 205-222.
- Roper C.F.E., Young R.E., Voss G.L., 1969. An illustrated key to the families of the order Teuthoidea (Cephalopoda). Smithsonian Contr. Zool., № 13, 1-32.
- Sarvesan R., 1971. Some observations on parental care in *Octopus dollfusii* Robson (Cephalopoda : Octopodidae). J. Mar. Biol. Assoc. India, 11, № 1-2 (1969), 203-205.
- Schröder W., 1966. Beobachtungen bei der Zucht von Tintenfischen (*Sepia officinalis* L.). Sitz. Ber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, N.F., 6, № 1-3, 101-107.
- Schröder W., 1969. Notes concertant Cephalopoda et la reproduction de la seiche commune (*Sepia officinalis* Linnaeus). Zoo. Soc. Roy. Zool. Anvers, 34, № 3, 140-143.
- Shojima Y., 1971. The common squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup, in the East China Sea-I. Distribution and annual abundance. Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Labor., 41, 21-44.
- Silas E.G., 1968. Cephalopoda of the west coast of India collected during the cruises of the research vessel "Varuna", with a catalogue of the species known from the Indian Ocean. Proc. Symp. Mollusca, Ernakulam, 1, 277-359.
- Solís Ramirez M.J., 1967. Aspectos biológicos del pulpo *Octopus maya* Voss y Solís. Pybl. Inst. Nacion. Invest. Biol. Pesqueras, Mexico, 18, XVIII + 90.
- Squires H.J., 1967. Growth and hypothetical age of the Newfoundland bait squid *Illex illecebrosus illecebrosus*. J. Fish. Res. Board Canad., 24, № 6, 1209-1217.
- Stenzel H.B., 1964. Living *Nautilus*. Treatise on Invertebrate Paleontology (ed. by R.C. Moore), pt. K, Mollusca, 3, K59-K93.
- Studies on Japanese common squid (*Todarodes pacificus* Steenstrup). Studies on mechanism underlying the fluctuations in the catch, with reference to promotion of forecasting of its fishing conditions. 1972, Bull. Techn. Counc. Agric. Fish., Res. Stud., 57, 1-246.

- Summers W.C., 1968. The growth and size distribution of the current year class *Loligo pealei*. Biol. Bull., 135, № 2, 366-377.
- Summers W.C., 1969. Winter population of *Loligo pealei* in the mid-Atlantic Bight. Ibid., 137, № 1, 202-216.
- Summers W.C., 1971. Age and growth of *Loligo pealei*, a population study of the common Atlantic coast squid. Ibid., 141, № 1, 189-201.
- Sutherland S.K., Lane W.R., 1969. Toxins and mode of envenomation of the common ringed or blue-banded octopus. Med. J. Austral., 1, № 18, 893-898.
- Taki I., 1941. On keeping octopods in an aquarium for physiological experiments, with remarks on some operative techniques. Venus, 10, № 3-4, 140-156.
- Taki I., 1961. On two eledonid octopods from the Antarctic Sea. J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ., 3, № 2, 297-316.
- Taki I., 1963. On four newly known species of Octopoda from Japan. Ibid., 5, № 1, 57-93.
- Taki I., 1964. On eleven new species of the Cephalopoda from Japan including two new genera of Octopodinae. Ibid., 5, № 2, 277-343.
- Tardent P., 1962. Keeping *Loligo vulragis* L. in the Naples Aquarium. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, No. spéc. 1A, 41-46.
- Tarlton K., Doak W., 1968. The paper nautilus. A sad voyage for a rare soilor. Skin Diver, 17, № 11, 36-39.
- Taylor P.B., Chen Lo-Chai, 1969. The predator-prey relationship between the octopus (*Octopus bimaculatus*) and the California scorpionfish (*Scorpaena guttata*). Pacif. Sci., 23, № 3, 311-316.
- Thore S., 1949. Investigations on the "Dana" Octopoda. Part 1. Bolitaenidae, Amphitretidae, Vitreledonellidae, and Alloposidae Dana-Rept., № 33, 1-85.
- Tinbergen L., Verwey J., 1945. Zur Biologie von *Loligo vulgaris* Lam. Arch. Neerl. Zool., 7, № 1-2, 213-286.
- Trueman E.R., Packard A., 1968. Motor performances of some cephalopods. J. Experim. Biol., 49, № 3, 495-507.
- Vevers H.G., 1961. Observations on the laying and hatching of *Octopus* eggs in the Society's aquarium. Proc. Zool. Soc. Lond., 137, № 2, 311-315.
- Vevers H.G., 1962. Maintenance and breeding of *Octopus vulgaris* in an inland aquarium. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, No. spéc., 1A, 125-130.

- Voss G.L., 1962. A monograph of the Cephalopoda of the North Atlantic. 1. The family Lycoteuthidae. Bull. Mar.Sci. Gulf Caribb., 12, № 2, 264-305.
- Voss G.L., 1967. The biology and bathymetric distribution of deep-sea cephalopods. Stud. Trop. Oceanogr., Miami, 5, 511-535.
- Voss G.L., 1969. The pelagic mid-water fauna of the eastern tropical Atlantic with special reference to the Gulf of Guinea. Proc. Symp. Oceanogr. Fish. Resources Trop. Atlantic, Abidjan, 1966, Rome, 91-99.
- Voss G.L., 1971a. The cephalopod resources of the Caribbean Sea and adjacent regions. FAO Fish. Repts, 71, № 2, 307-323.
- Voss G.L., 1971b. Cephalopods collected by the R/V "John Elliott Pillsbury" in the Gulf of Panama in 1967. Bull. Mar. Sci., 21, № 1, 1-34.
- Voss G.L., 1971c. Shy monster, the octopus. Photo: R.F. Sisson. Natl. Geogr. Mag., 140, № 6, 776-799.
- Voss N.A., 1969. A monograph of the Cephalopoda of the North Atlantic. The family Histioteuthidae. Bull. Mar.Sci., 19, № 4, 713-867.
- Waller R.A., Wicklund R.I., 1968. Observations from a research submersible. - Mating and spawning of the squid, *Doryteuthis plei*. BioScience, 18, № 2, 110-111.
- Wells M.J., 1958. Factors affecting reactions to Mysis by newly hatched *Sepia*. Behaviour, 12, № 1-2, 96-111.
- Wells M.J., 1962. Brain and behaviour in cephalopods. London, Heinemann, 1-171.
- Wells M.J., Weills J., 1970. Observations on the feeding, growth rate and habits of newly settled *Octopus cyanea*. J. Zool., Lond., 161, № 1, 65-74.
- Wiborg K.F., 1972. Undersøkelser av akkar, *Todarodes sagittatus* (Lamarck), i norske og nordatlantiske farvann i 1970-1972. Fiskets Gang, 58, № 24, 492-501.
- Wodinsky J., 1969. Penetration of the shell and feeding on gastropods by *Octopus*. Amer. Zoologist, 9, № 3, 997-1010.
- Wodinsky J., 1971. Movement as a necessary stimulus of *Octopus* predation. Nature, 229, № 5285, 493-494.
- Wodinsky J., 1972. Breeding season of *Octopus vulgaris*. Mar. Biology, 16, № 1, 59-63.
- Wood F.G., Jr., 1963. Observations on the behavior of *Octopus*. Proc. XVIth Internat. Zool. Congr., 1, 73.

- Yagi T., 1960. On the growth of the shell in *Sepia esculenta* Houle caught in Tokyo Bay. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 26, № 7, 646-652.
- Yarnall J.L., 1969. Aspects of the behaviour of *Octopus cyanea* Gray. Anim. Behav., 17, № 4, 747-754.
- Yasunaga Y., Kajihara T., 1969. Biological studies on squid and cuttle-fish.-I. Giant cuttle-fish in Loochoo Island, *Sepia latimanus*. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 60, 195-205.
- Yasunaga Y., Kajihara T., Nishiwaki M., 1971. Ditto. II. On the maturity patterns of *Sepia officinalis*, a cuttle-fish trawled in the western coastal sea of Africa. III On the growth patterns of the shell of *Sepia officinalis*, a cuttle-fish trawled in the western coastal sea of Africa. Ibid., 66, 145-154, 155-159.
- Young J.Z., 1960. Observations on *Argonauta* and especially its method of feeding. Proc. Zool. Soc. Lond., 133, № 3, 471-479.
- Young J.Z., 1962. Courtship and mating by a coral reef octopus (*O. horridus*). Ibid., 138, № 1, 157-162.
- Young R.E., 1972a. The systematics and areal distribution of pelagic cephalopods from the seas off Southern California. Smithsonian Contris Zool., № 97, IV + 159.
- Young R.E., 1972b. Function of extra-ocular photoreceptors in bathypelagic cephalopods. Deep-Sea Res., 19, № 9, 651-660.
- Young R.E., Roper C.F.E., 1968. The Batoteuthidae, a new family of squid (Cephalopoda; Oegopsida) from Antarctic waters. Antarctic Res. Ser., 11. Biol. Antarct. Seas, 3, 185-202.
- Young R.E., Roper C.F.E., 1969a. A monograph of the Cephalopoda of the North Atlantic: the family *Cycloteuthidae*. Smithsonian Contris Zool., № 5, 1-24.
- Young R.E., Roper C.F.E., 1969b. A monograph of the Cephalopoda of the North Atlantic: the family *Joubiniteuthidae*. Ibid., № 15, 1-10.
- Zeiller W., Compton G., 1970. Rare gift from the sea. Sea Frontiers, 16, № 6, 322-327.
- Zhang Jiong, Lu Wei-cheng, 1965. Preliminary observations on the breeding habits of the squid, *Sepiella maindroni* de Rochebrune. Shuichan Xuebao, 2, № 2, 35-44.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ КАЛЬМАРОВ

Ю.А. Филиппова

Всесоюзный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии

ВВЕДЕНИЕ

Все большее и большее внимание привлекают к себе биологические ресурсы Мирового океана в связи с возрастающими потребностями человечества в пищевых продуктах. В орбиту используемых человеком морских животных включаются все новые и новые объекты, которые становятся сперва предметом изучения, научного поиска, а затем и промысла.

В последнее время заметно возрос интерес к головоногим моллюскам, в частности, к кальмарам. Это выражается в увеличении числа публикаций в течение последнего десятилетия (1962–1972 гг.) и объясняется прежде всего тем, что многие кальмары рассматриваются как перспективные промысловые объекты. Немалая доля работ посвящена также и тем кальмарам, которые вылавливаются уже много лет. Недаром наиболее изученным видом является *Todarodes pacificus*, вылов которого Японией в отдельные годы доходил почти до миллиона тонн.

Фауна *Teuthoidea* и распространение кальмаров в Мировом океане изучены неравномерно. Наиболее исследованными являются воды Атлантики, воды Тихого океана,

прилегающие к Японии и воды северо-восточной Пацифики. В течение самых последних лет интенсивно изучаются головоногие моллюски Антарктики. Слабо исследованными остаются до сих пор открытые воды южных окраин Атлантического, Индийского и Тихого океанов.

Публикуемые результаты исследований в большинстве случаев носят характер небольших статей по отдельным частным вопросам. Работ обзорных, сводных или монографического характера очень мало.

Из числа таких сводных работ в первую очередь должен быть отмечен обзор по распространению океанических кальмаров Мирового океана (M. Clarke, 1966), в котором автор свел всю литературу, вышедшую до 1965 года по подотряду *Oegopsida*, включив в него также и свои новые материалы по кальмарам южно-африканских вод.

В 1971 году Зуев и Несис опубликовали обзор литературы по отряду *Teuthoidea* в целом (*Oegopsida*+*Myopsida*), используя работы, опубликованные до 1966 г., а в некоторых случаях и более поздние.

В настоящей работе дается обзор литературы по биологии и распространению кальмаров, главным образом, двух семейств: *Loliginidae* (подотряд *Myopsida*) и *Ommastrephidae* (подотряд *Oegopsida*); эти семейства наиболее типичны для своих подотрядов, наиболее многочисленны, широко распространены в Мировом океане, и имеют важное промысловое значение.

Обзор охватывает работы, опубликованные за последние шесть лет — с 1966 по 1972 гг.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАЛЬМАРОВ (ОТР. *Teuthoidea*)

Отряд кальмаров (*Teuthoidea*) — обширная группа моллюсков, включающая наиболее активных, крупных и многочисленных представителей класса *Cephalopoda*.

Кальмары населяют пелагическую зону всех полносолёных частей Мирового океана от Арктики до Антарктики, от поверхности до абиссальных глубин. Животные стайные, в определенные сезоны в продуктивных районах океанов образуют огромные скопления. Благодаря широкому распространению и высокой численности, а также и потому, что будучи сами хищниками, кальмары являются

кормовыми объектами многочисленных морских обитателей — эта группа представляет собой один из основных компонентов пелагических ценозов.

Отряд *Teuthoidea* делится на два подотряда — *Myopsida* — неритические кальмары и *Oegopsida* — океанические. Распространение этих двух групп существенным образом различается.

Подотряд *Myopsida*, состоит из 2 семейств и насчитывает около 50 видов. Эти кальмары обитают в водах шельфа, редко встречаются на глубинах, превышающих 150–200 м, и лишь некоторые представители этого подотряда опускаются глубже 400 м. Миграции, совершаемые представителями *Myopsida*, также не выходят за пределы шельфовой зоны. *Myopsida* — тепловодные животные, и ареалы большинства видов ограничены тропическими и субтропическими водами, где обитает 2/3 известных видов, а одно семейство *Pickfordiateuthidae* распространено исключительно в тропиках.

Центром возникновения *Myopsida* считается Индовестпафифика, так как фауна этого района отличается наибольшим богатством и разнообразием. Здесь обитает более половины известных видов и представлена 6 из 9 родов, в том числе 2 рода эндемичных (*Uroteuthis* и *Loliolus*).

Фауна *Myopsida* Восточной Пацифики чрезвычайно обеднена и представлена всего 3 родами с 4 видами. Правда, 1 род (*Loliolopsis*) — эндемик этого района.

Что касается миопсидной фауны Атлантического океана, то она хотя и уступает индовестпафифической по числу видов (обитает 1/3 общего числа видов), но по числу родов равна ей. Два рода — *Alloteuthis* и *Pickfordiateuthis* — эндемики Атлантики.

Современное распространение двух родов *Sepioteuthis* и *Doryteuthis*, обитающих в вестиндском районе Атлантики и в тропической зоне Индовестпафифики, но отсутствующих как в Восточной Атлантике, так и в Восточной Пацифике, свидетельствует о давней связи тропических фаун, ныне разобшенных.

Ареалы видов *Myopsida* относительно ограничены и вытянуты вдоль берегов. Фауны восточных и западных берегов океанов разобщены и не имеют общих видов.

Подотряд *Oegopsida* — многочисленная и разнообразная группа, включающая 23 семейства и более 200 видов (Roper, Young, Voss, 1969).

В отличие от *Myopsida* настоящие, океанические кальмары распространены широко в пелагиали океана — от Арктики до антарктического материка. Их присутствие было зарегистрировано даже в районе Северного полюса (Несис, 1971а). Правда, в арктическом бассейне обитает всего 1 вид — *Gonatus fabricii*, в то время как далеко неполный список антарктических кальмаров содержит более 20 видов (Filippova, 1972). Антарктическая фауна *Oegopsida* отличается своеобразием и значительным эндемизмом.

Ареалы видов *Oegopsida* обширны, вытянуты широтно, нередко циркумглобально.

Среди океанических кальмаров есть примеры биполярного распространения семейств и родов: *Crystalloteuthis*, *Todarodes* — биполярные роды; биполярно распространено семейство *Gonatidae*, процветающее в арктобореальных и нотальных водах, но отсутствующее в тропиках (Несис, 1971б). Есть основание считать биполярным и семейство гигантских кальмаров *Architeuthidae*, что подтверждается недавним обнаружением молоди этих моллюсков (Roper, Young, 1972).

Типичные представители *Oegopsida* — активные, чрезвычайно подвижные животные, входящие в состав нектона. Кроме того имеется многочисленная своеобразная группа — семейство *Cranchiidae*, принадлежащее планктонной жизненной форме. От самых мелких представителей (длина манти 1–2 см) до самых крупных, как *Phasmatopsis* (длина мантии 81 см), *Mesonychoteuthis* (225 см) — все кранхииды ведут пассивный образ жизни благодаря наличию специфического приспособления, позволяющего им парить в толще воды. Поддержание нейтральной плавучести обеспечивается тем, что обширный целом этих моллюсков заполнен жидкостью более легкой, чем вода — раствором NH_4Cl и тем самым служит поплавком, уравнивающим вес тела животного (Denton, Gilpin-Brown, Shaw, 1969).

Хлористый аммоний обнаружен и у некоторых других кальмаров (*Histioteuthidae*, *Octopoteuthidae*, *Chroteuthidae*), у которых раствор этого вещества содержится в сильно вакуолизированных тканях головы и конечностей и выполняет ту же роль. (Clarke, Denton, Gilpin-Brown 1969).

Фауна Oegopsida верхних горизонтов пелагиали качественно небогата. В ее состав входят представители семейств Ommastrephidae и Thysanoteuthidae, некоторые представители Onychoteuthidae и Gonatidae. Эпипелагические кальмары, как правило широко распространены, многочисленны и в пределах своих ареалов являются фоновыми. Это чрезвычайно подвижные нектонные формы, совершающие значительные горизонтальные, а также вертикальные перемещения. Развивая большую скорость, сравнимую со скоростью нектонных рыб, некоторые эпипелагические кальмары способны вылетать из воды и проноситься над ней десятки метров.

Теутоцен мезопелагиали чрезвычайно богат. Он включает представителей многих семейств, прежде всего Euploteuthidae, Lycoteuthidae, Histioteuthidae, Chiroteuthidae (Voss, 1967b).

Эгопсидное население батипелагиали очень бедно, представлено в основном Mastigoteuthidae, Grimalditeuthidae, Cranchiidae. Типичный член батипелагического ценоза — род Bathyteuthis. Вертикальные границы его распространения достаточно хорошо известны (Roper, 1969). *B. abyssicola*, например, встречается на глубинах от 300 до 3000 м, преимущественно в горизонтах 1000–2500 м.

Для кальмаров подотряда Oegopsida характерна эврибатность. Многие виды живут в широком диапазоне глубин, совершая регулярные вертикальные перемещения между горизонтами пелагиали. Размах этих перемещений у разных видов различен. Сложная система миграций существует у мезопелагических кальмаров. Одни виды этой группировки (представители родов *Abralia*, *Watasenia* и др.) в ходе суточных перемещений достигают поверхности. Другие формы мигрируют в пределах главного термоклина. Например, *Pterygioteuthis giardi* и *Pyroteuthis margaritifera*, как показали работы с использованием замыкающихся орудий лова, (Gibbs, Roper, 1970; Roper, 1972), днем держатся на глубине 400–600 м, ночью поднимаются в слой 200–100 м.

Температура, видимо, не является препятствием для подобных интерзональных мигрантов, так как в ходе суточных передвижений они вынуждены выдерживать перепад в 15°C.

Роль кальмаров в образовании мигрирующих звукорассеивающих слоев пока не выяснена. Однако надо заметить, что миграции некоторых видов совпадают с перемещением звукорассеивающего слоя Gibbs, Roper, 1970).

Приведенные выше общие сравнительные данные по всему отряду кальмаров служат своего рода введением для более подробного рассмотрения биологии и распространения двух наиболее многочисленных и важных в промысловом отношении семейств: Loliginidae (п/отр. Myopsida) и Ommastrephidae (п/отр. Oegopsida).

СЕМЕЙСТВО LOLIGINIDAE

Подвижные стайные животные мелких и средних размеров (длина мантии от 5 до 70 см). Широко распространены на материковых и островных шельфах умеренных и теплых зон Мирового океана. Большая часть видов обитает в тропиках и субтропиках, и лишь отдельные виды — в бореальных и нотальных водах. Некоторые виды совершают горизонтальные перемещения. Для всех лолигинид характерны подходы к берегам на мелководья для нереста.

Семейство включает 8 родов и более 40 видов.

Распространение

Род *Loligo* Lamarck, 1798

Многочисленная группа, включает более 20 видов. В Атлантическом океане обитает 5 видов *Loligo*, 2 вида известны из Восточной Пацифики, остальные виды распространены в Индовестпацифике. Особенностью распространения этого рода является то, что в Индовестпацифике члены его живут в тропиках, в Атлантике избегают наиболее прогретых районов и наиболее многочисленны в умеренных водах.

Loligo pealei Lesueur, 1821. Обитает в Западной Атлантике от залива Фанди и Южного побережья полуострова Новая Шотландия на севере до Колумбии на юге (Mercer, 1970c). Наиболее многочислен на шельфе между м. Код и м. Кеннеди. В других частях ареала *L. pealei* встречается разреженно.

Многочислен в прибрежных водах в течение теплого времени года, осенью откочевывает на большие глубины. Изучены миграции популяции *L. pealei*, зимующей между 36 и 40° с.ш.

Весной начинаются передвижения стай кальмара к берегам и одновременно в северном направлении. Протяженность миграции в северо-восточном направлении равна 600 милям, а в направлении к берегу — 200 миль (Summers, 1969).

В конце весны кальмары появляются в северных частях ареала у мыса Код, в бухте Винеярд, на южных склонах банки Джорджес (Morice, Fontaine, 1970). В заливе Фанди *L. pealei* появляются в июле, с середины августа количество их начинает уменьшаться и в сентябре уходят последние.

Из бухты Минешма они исчезают в начале ноября (Summers, 1968). Зимой кальмары скапливаются во впадинах материкового склона, причем наибольшие концентрации обнаружены в центральной части района на глубинах 110–183 м. Размеры кальмаров увеличиваются с глубиной. Начиная со второй половины марта скопления кальмара из южных каньонов начинают смещаться к северу (Вовк, Нигматуллин, 1972а).

Обнаружена четкая корреляция между относительной численностью *L. pealei* и распространением температуры выше 8°C. Это объясняет характер распределения скоплений кальмара и передвижений его. Зимой наибольшие концентрации *L. pealei* обнаружены во впадинах склона — в местах затока относительно теплых вод — 9–12° (Вовк, 1969; Summers, 1967).

На основании траловых ловов, сделанных в 1967–68 гг., сделана попытка определения приблизительной численности популяции, зимующей в районе между 36 и 40° с.ш. Были получены цифры — 3,4 и $2,1 \times 10^6$ кг для 1967 и 1968 г. соответственно (Summers, 1969).

По предварительным подсчетам запасы кальмаров у каньона Уолмингтон (площадь 30 кв. миль) в конце зимы равнялись 6–7 т (Вовк, 1969).

Loligo brasiliensis Blainville, 1823.
Распространен вдоль берегов Южной Америки от Кубы до залива Сан-Матиас (Castellanos, Menni, 1968) или южнее, до залива Сан-Хорхе (Castellanos, 1967в). Держится вблизи берегов на глубинах до 100 м. Места нереста и миграции неизвестны.

Loligo patagonia Smith, 1881. Встречен на шельфе Южной Америки от Ла-Платы до Огненной Земли, на Фолклендских о-вах и на банке Бердвуд (Castellanos, Menni, 1968, 1969; Несис, Нигматуллин, 1972). На шельфе Фолклендских о-вов он довольно многочислен (Филиппова, 1969). На патагонском шельфе ареалы *L. brasiliensis* и *L. patagonica* перекрываются.

Loligo vulgaris Lamarck 1789. Обитает в Восточной Атлантике от 59° с.ш. до южной оконечности Африки. В экваториальной зоне (между 14° с.ш. и 16° с.ш.) несмотря на проводившиеся здесь исследования, встречен не был. Многочислен в европейских и североафриканских водах. Зарегистрирован до глубины 550 м, но обычно живет на глубине 10–250 м, при температуре 5–22°. Весной мигрирует в Северное море, где нерестится у берегов Франции, Бельгии, Дании. Осенью *L. vulgaris* уходит к берегам Португалии и в Бискайский залив, где проводит зиму. Популяции Средиземного моря не покидают его пределов.

У берегов Испанской Сахары вид многочислен и промышляется (Sabrega, 1969), далее у берегов Мавритании численность его падает по направлению к югу (Вовк, 1971; Porebski, 1970) и у Сенегала в районе Дакара он бывает только зимой.

Loligo forbesi Steenstrup, 1856. Наиболее крупный представитель семейства (длина мантии до 76 см). Распространен в Восточной Атлантике от берегов Норвегии (Тронхейм-фьорд), Фарерских о-вов до Испанской Сахары и о. Мадейра. В Северном море, особенно в теплое время во время нагульно-нерестовых миграций встречается повсеместно, а в некоторых районах (Доггер-банка, у берегов Шотландии, в датских проливах) в значительных количествах. Скопления *L. forbesi* обнаружены к западу от Ирландии на банках Роккол и Поркьопайн. Часть популяции зимует в Северном море, часть уходит к югу, по видимому, в Бискайский залив.

Loligo opalescens Berry, 1911. Один из самых многочисленных видов рода *Loligo*, издавна промысливаемый у Калифорнии. Распространен в Тихом океане вдоль западных берегов Канады и США от о. Ванкувер на севере до 28° с.ш. на юге. Обитает от поверхности до 100 м. В районах нереста образует огромные скопле-

ния. Основное место размножения — залив Монтерей, где нерест происходит в течение всего года. В северной части ареала у о. Ванкувер нерест происходит в конце лета.

Значительное нерестилище находится в районе Ла-Хоя (у Сан-Диего). Наиболее интенсивно в этом районе *L. opalescens* нерестится в конце зимы, начале весны, о чем свидетельствует численность личинок в планктоне (Okutani, Mcnowan, 1969).

Loligo gahi Orbigny, 1835. Встречается у побережий Перу и Чили — до Огненной Земли. Через Магелланов пролив проникает в Атлантический океан и поднимается к северу вдоль шельфа до зал. Сан-Матиас, а вдоль склона еще севернее — до Ла-Платы (Castellanos, Menni 1968, 1969).

Loligo edulis Hoyle, 1885. Широко распространен в водах Японии, Кореи, у Филиппинских о-вов. Заходит в воды Южного Приморья.

Недавно был обнаружен в северо-западной части Индийского океана (Зуев, 1971). Глубина обитания 150–165 м.

Loligo duvanceli Orbigny, 1831. Тропический вид. Распространен от восточных берегов Африки и Индии до Филиппинских о-вов и о. Тайвань. Обитает на глубинах до 150 м. Скопления этого кальмара обнаружены в северо-западной части Индийского океана, включая Аравийское море, Оманский и Персидский заливы (Зуев, 1971).

Род *Doryteuthis* Naef, 1912

Включает 9 видов; 1 — распространен в тропических водах Западной Атлантики, 2 вида в северо-западной Пацифике, 6 — в тропической части Индоветспацифики.

Doryteuthis plei (Blainville, 1823). Тропический вид. Распространен у берегов Флориды, в Мексиканском заливе до Венесуэлы (Voss, 1971a). Отдельная популяция существует у Бермудских о-вов.

Концентрации этого кальмара отмечались у Багамских о-вов в проливе Санторен (Зуев, 1968). Примерно в этом же районе во время погружения подводного аппарата наблюдались нерестовые скопления *D. plei* (Waller, Wicklund,

1968). Относительно многочислен в Мексиканском заливе у п-ва Юкатан.

Этот вид ловился тралами в прибрежных водах на глубине 5–10 м в северо-западной части Мексиканского залива. В более мористых водах залива он замещался *L. pealei* (Hoese et al., 1968).

Doryteuthis bleekeri (Keferstein, 1866). Субтропический вид, распространенный у берегов Японии, Кореи, в Желтом и Восточно-Китайском морях. Массовый прибрежный вид. Нерестится в бухтах западной части Хонсю. Его личинки разносятся течениями и были встречены в планктоне вдоль тихоокеанских берегов Японии (Okutani, 1968).

Doryteuthis singalensis (Ortmann, 1891). Индомалайский вид. Распространен у берегов Восточной Индии и Цейлона, у Филиппинских и Индонезийских о-вов. Недавно был встречен у западного побережья Аравийского моря и на шельфе Сейшельских о-вов (Зуев, 1971).

Род *Lolliguncula* Steenstrup, 1881

Род включает 5 видов, 4 из них распространены в тропиках, 1 — в субарктических водах.

Lolliguncula brevis (Blainville, 1823) Западноатлантический вид, распространенный от Делавера до Буэнос-Айреса (Voss, 1971a). Обычно встречается в шельфовых материковых водах, а у островов, по-видимому, или редок или отсутствует.

Многочислен в северо-западной части Мексиканского залива (Hoese et al., 1968) и в бухтах западного побережья Флориды, где обитает в эстуариях при солености 17%. Это один из немногих *Gephalaropoda*, способный выносить пониженную соленость (Dragovich, Kelly, 1967).

Встречается у берегов Северной Бразилии (Mabesoone, Coutinho, 1971). Обнаружен в желудках дельфинов *Pontoporia blainvillei*, попавшихся в рыболовные сети у берегов Уругвая (Fitch, Brownell, 11, 1971).

Lolliguncula mercatoris Adam, 1941. Распространен у берегов Западной Африки от Испанской Сахары до залива Людериц (26° ю. ш.). Держится на глубине от 7–37 до 100 м при океанической солености 33%.

Lolliguncula abulati, Adam, 1955. Известен только из Красного моря.

Lolliguncula panamensis Berry, 1911. Отмечался у берегов Панамы и Эквадора. Недавно в Панамском заливе ночью на свет были пойманы зрелые самки этого вида (Voss, 1971 в).

Lolliguncula ellipsura (Hoyle, 1895). Этот вид описан по 1 экземпляру, полученному во время плавания "Челленжера", у берегов Патагонии у м. Виргиния.

Род *Sepioteuthis* Blainville, 1824

Тропический прибрежный род с 3 видами, 1 из которых распространен в тропических водах Западной Атлантики, 2 других в Индийском и Тихом океанах.

Sepioteuthis sepioidea (Blainville, 1823). Единственный представитель рода в западном полушарии. Узкотропический вид, распространен у берегов Флориды от мыса Кеннеди до Ки-Уэст, у Багамских и Антильских о-вов и Тринидада. На континентальном шельфе отмечен у п-ва Юкатан, у Гондураса, Никарагуа и Венесуэлы (Voss, 1971a). Обособленная популяция существует у Бермудских о-вов. Однажды был обнаружен на севере у Вудс Холла на расстоянии 950 и 1440 км от самых северных популяций вида (Mercer, 1970в). Автор объясняет это случайным заносом личинок струями Гольфстрима с юга, скорее всего от побережий Флориды.

Распространение *S. sepioidea* приурочено к коралловым рифам, мелководьям с зарослями "черепашьей травы" (*Thalassia testudinum*) (LaRoe, 1971). Размножается у берегов Флориды и Багамских о-вов в мае-сентябре. *S. sepioidea* не может существовать при низкой температуре, по крайней мере, в искусственных условиях температура 17-18° была для него летальной. Выносил понижение солёности до 23-27‰ (LaRoe, 1970).

Sepioteuthis lessoniana Lesson, 1830.

Индотихоокеанский тропический вид, широко распространен в Индо-Восточной Азии от Красного моря и побережий Африки до Японии, Гавайских и Маршалловых о-вов и Северной Австралии. Массовый прибрежный вид. Особо много числен у берегов Индии и Юго-Восточной Азии.

Распространен на шельфе Западной, Южной и Юго-Восточной Австралии и Северного острова Новой Зеландии.

Самый крупный представитель рода (длина мантии до 40 см). В прибрежные районы Новой Зеландии *S.bilineata* приходит в конце лета. Размножение происходит в феврале и марте при температуре около 20°. Вылупившихся личинок течениями уносит от берегов, куда они возвратятся, став взрослыми (Larcombe, Russell, 1971).

Род *Loliolopsis* Berry, 1929

Тропический род, эндемик Восточной Пацифики. Один вид — *Loliolopsis diomedea* (Hoyle, 1904) распространен от Калифорнийского залива до Перу. В Панамском заливе в мае отмечались нерестовые скопления этого кальмара. Одновременно находили кладки, содержащие многочисленные яйца. (Voss, 1971b).

Род *Alloteuthis* Wülker, 1920

Эндемик Атлантики, включает 3 вида, распространенные исключительно в восточной части океана.

Alloteuthis subulata (Lamarck, 1798).

Распространен от Южной Норвегии до Северо-Западной Африки, особенно часто встречается в Северном море.

Alloteuthis media (Linne, 1758). Обитает в Средиземном море и в Атлантике от Ирландии до Марокко.

Alloteuthis africana Adam, 1950.

Распространен у западных берегов Африки от Сенегала до Анголы.

Род *Uroteuthis* Rehder, 1945

Единственный вид рода *Uroteuthis bartschi* Rehder, 1945 встречен у Филиппинских и Индонезийских о-вов.

Род *Loliolus* Steenstrup, 1856

Обнаружен у Восточной Индии и Индонезийских о-вов. Недостаточно изучен. Нуждается в ревизии.

Размножение

Размножаются *Loliginidae* в прибрежных районах, на мелководьях, в закрытых защищенных от волнений бухтах на небольшой глубине (2–30 м). Миграция лолигинид к берегам сопровождается нередко образованием огромных стай.

В умеренных водах с ясно выраженными сезонными явлениями, нерест, как правило, приурочен к определенному сезону. В тропических и субтропических районах нерест растянут на большую часть года.

Половой диморфизм у кальмаров сем. *Loliginidae* выражается у зрелых особей в видоизменении одной или обеих вентральных рук самцов – гектокотилизации. С помощью этих конечностей осуществляется перенос сперматофоров на семеприемники самки. У зрелых кальмаров наблюдаются также различия в пропорциях тела. Мантия самок обычно шире и толще благодаря сильному развитию яичника и нидаментальных желез. Самцы стройнее самок и, как правило, крупнее их. Исключение составляет *Lolipolopsis diomedea*, у которого самки крупнее самцов (Voss, 1971b).

Соотношение полов обычно равное.

Поведение кальмаров во время размножения, способы копуляции и откладки яиц достаточно хорошо известны благодаря тому, что удавалось неоднократно наблюдать эти процессы непосредственно в море – во время погружения аквалангистов или подводных аппаратов, а также в аквариумах.

Спаривание лолигинид происходит двумя способами – в положении "голова к головке", при этом сперматофоры переносятся на буккальные семеприемники самки, при втором способе самец охватывает самку руками и переносит сперматофоры в мантийную полость ее. Первым способом зрелые самцы копулируют с самками, не достигшими еще зрелости и не готовыми к откладке яиц. При этом сперма, хранящаяся в буккальных семеприемниках, сохраняет свою активность достаточно долго и дает возможность самкам по достижении ими зрелости отложить оплодотворенные яйца.

Одна самка *Doryteuthis plei*, пойманная и помещенная в аквариум, спустя 7 дней после поимки отложила яйца,

а спустя еще 4 дня отнерестились вторично. В этом случае сперма оставалась активной по меньшей мере 11 дней (Roper, 1965).

Второй способ употребляется, когда и самец и самка совершенно зрелые. Откладка яиц в таких случаях непосредственно следует за копуляцией. Во время погружения подводного аппарата вблизи коралловых рифов у Багамских о-вов удалось наблюдать нерест *D. plei* (Waller, Wicklund, 1968). На глубине 14 м этот аппарат натолкнулся на огромную стаю кальмаров. Основная масса их спаривалась (вторым способом). Сразу после копуляции самки устремлялись ко дну и тут же откладывали яйцевые капсулы, вкапывая их основаниями в коралловый песок.

Яйцевые капсулы, продуцируемые полигинидами, бывают разной формы и размера: в виде студенистых шнуров (*Loligo*, *Doryteuthis*), в виде бобовых стручков (*Sepioteuthis*), виноградных ягод (*Alloteuthis*), и содержат разное количество яиц — от 2—9 (*Sepioteuthis*) до 250 (*Doryteuthis*), что в значительной степени зависит от размеров яиц. Самые крупные яйца откладывает сепиотейтис — 11—13 мм. Капсулы прикрепляются к подводным предметам или вкапываются в грунт.

У некоторых полигинид наблюдается тенденция откладывать яйца в непосредственной близости от уже имеющихся кладок. Это особенно характерно для *Loligo* *Doryteuthis*. При массовом нересте образуются огромные общественные кладки, отложенные сотнями самок, что неоднократно наблюдалось на нерестилищах *L. opalescens* в заливе Монтерей. В другом районе размножения этого кальмара — у Ла-Хой, площадь дна, где проходил нерест, судя по исследованиям аквалангистов, была равна 1 600 000 м². 50% площади было усеяно кладками. Плотность — 10 400 капсул на 1 м², каждая капсула содержала в среднем по 212 яиц. Общее число отложенных яиц — 1.76×10^{12} (Okutani, McGowan, 1969).

Стая *D. plei*, наблюдаемая у Багамских о-вов, также откладывала яйцевые капсулы в общую кладку, диаметр которой был около 3 м.

Напротив, самки *Sepioteuthis* образуют небольшие кладки, располагая их на значительном расстоянии друг от друга. Как показали наблюдения аквалангистов, работающих на искусственных рифах вблизи Северного о-ва

Новой Зеландии, *S.bilineata* продуцировали кладки, прикрепляя их к кустам бурых водорослей и поверхность губок. Каждая кладка состояла примерно из 300 капсул; плотность — одна кладка на 100 м^2 (Larcombe, Russell, 1971).

У южной оконечности Флориды LaRoe (1971) обнаружил кладки *S.sepioidea*, помещенные самкой в укромные места — под камни, пустые раковины, под куски ржавого железа и даже внутри пустых крабовых панцирей. Поскольку эти кладки находились на небольшой глубине (4 м), укрытия помогали избежать сильной солнечной радиации.

Плодовитость

Сведения о плодовитости лолигинид отрывочны и противоречивы. Приводились следующие цифры: для *L.vulgaris* — 3 — 6 тыс., для *L.opalescens* — 1 — 4 тыс., для *D.plei* — 14,5 тыс.яиц.

А.Н. Вовк (1972) определял плодовитость, учитывая количество зрелых яиц в яичнике и яйцеводах зрелых самок *L.pealei*. Он определил плодовитость в 7—11 тыс., максимальная — 16 тыс.яиц.

В яичнике созревающих самок находились яйца на разной стадии зрелости, что должно предопределять порционность икрометания. Однако, у взрослых самок большая часть овоцитов оказывалась созревшей. Поэтому можно считать, что нерест единовременный, или дополнительное икрометание происходит с разрывом в несколько дней.

Поскольку считается установленным (для некоторых видов), что самки гибнут после первого нереста, количество яиц, находящееся в яичниках и яйцеводах, определяет индивидуальную плодовитость самок.

Длительность инкубации яиц лолигинид различна у разных видов и прежде всего зависит от температуры. В среднем она равна 12—30 суткам. Только что вылупившаяся личинка способна плавать посредством сокращения мантии (по способу медузы), а также используя воронку (LaRoe, 1971).

Возраст и рост

Методов определения возраста кальмаров пока не разработано. У лолигинид отсутствуют надежные показатели

роста, мечения их не проводилось, а попытки выращивания кальмаров в искусственных условиях, за некоторыми исключениями, оканчивались неудачей.

Данные по росту и возрасту полигинид основываются на изучении размерного ряда уловов кальмаров в течение длительного времени.

Summers (1971) на основании анализа размерного состава траловых уловов на участке шельфа между м. Гаттерас и м. Код в течение ряда лет (1967-70) пришел к заключению, что максимальная продолжительность жизни у самцов *L. pealei* — 36 месяцев, обычно 20-24 месяца, у самок — 19 месяцев. Схема роста *L. pealei*, предложенная автором, приложима и к *L. vulgaris*, и соответствует неасимптотической модели роста.

Продолжительность жизни кальмаров вообще во многих случаях устанавливается ориентировочно, причем имеется тенденция считать показателем возраста размеры животного.

Кальмары растут очень быстро, особенно на первом году жизни. Например, *S. lessoniana* первые 1,5 месяца достигает размера 50 мм (*S. Choe*, 1966), *LaRoe*, (1970, 1971), которому удалось вырастить из яиц взрослых сепиотеутисов, рассчитал, что ежемесячный прирост у *S. sepioidea* равен 21 мм. Сходную величину получил Саммерс для *L. pealei* 18 мм (1968).

На втором году жизни, особенно с наступлением половозрелости, рост замедляется.

Большая часть полигинид становится зрелой в возрасте не менее 1 года. Ляру (1971) считает, что *S. sepioidea* становится зрелым к 6 месяцам.

Питание

Изучение питания кальмаров связано с большими трудностями так как пища поступает в желудок этих животных в сильно измельченном виде, что затрудняет, а иногда и делает невозможным определить состав пищевого комка. Вероятно поэтому сведения о питании так отрывочны и скудны.

Чрезвычайно интересные данные были получены по питанию полигинид, и прежде всего сепиотеутиса, Ляру (1970, 1971).

Личинки *S. sepioidea* спустя 10 часов после вылупливания начинали питаться самостоятельно. При отсутствии подходящего корма личинки через 2 суток погибали. Такое же явление отмечено и у *S. lessoniana* (Alagarwami, 1966). Однако другие долигиниды были способны существовать без пищи более длительный срок.

Молодь *S. sepioidea*, как показали наблюдения Ляру, чрезвычайно требовательна в отношении размеров пищевых организмов. Из всевозможных животных они предпочитали кормиться мизидами, которые изобилуют в зарослях черепашьей травы — месте нереста *S. sepioidea*. На 21–26 день жизни личинки, уже превосходившие мизид вдвое, перестали их есть и перешли на питание гамбузией, которую в возрасте 3 месяцев сменили на другие объекты, главным образом таугоу, гереса и пенеидных креветок, соответствующих им по размерам.

Количество потребленной пищи особенно велико у молодежи. Ляру указывает, что молодь в день съедала до 180% собственного веса. Правда, он успешно их выращивал давая четверть этого количества.

Когда количество пищи уменьшалось до 10–15% — наступал голод, а впоследствии смерть. Относительное количество пищи, с возрастом, уменьшается. Ляру считает, что эффективность потребления у сепиотеутиса в среднем было 10–20%.

Интенсивность пищеварения у кальмаров велика, поэтому в аквариуме всегда находилось достаточное количество пищи. Кальмары питались 3 раза в сутки: утром съедали 1/4 часть рациона, днем такое же количество, основная кормежка приходилась на вечерние часы.

А.Н. Вовк (19726) изучал питание *L. pealei*, исследуя содержимое желудков кальмаров, добытых в районе между м. Гаттерас и 73 с.ш.

Основными объектами питания *L. pealei* осенью служили организмы придонно-пелагического комплекса: кальмары, рыба, десятиногие раки, при этом на первом месте была собственная молодь. Канныализм и ранее наблюдался у долигинид, но в таком масштабе отмечается впервые. Автор объясняет это тем, что молодь в данный сезон смещается в район континентального склона, и, смешиваясь там с представителями более крупных размерных групп, служит им пищей.

Молодь кальмара питается планктонными организмами,

с возрастом переходит на питание бентосными и нектонными формами. Переход в питании с планктона на нектон совершается при размерах, соответствующих половому созреванию (15–18 см).

Наибольшая активность питания приходилась на дневные часы, с максимумом от 16 до 20 часов.

Степень активности питания кальмара изменяется в течение года, возрастая с апреля по август. Осенью интенсивность питания снижается, а в зимний период находится почти на одном уровне.

Враги и паразиты

Лолитиниды многократно отмечались в питании бесчисленного множества морских позвоночных: рыб, млекопитающих и птиц.

В последние годы лолитиниды были встречены в желудках дельфинов (Fitch, Brownell, 1971), барракуд (Waller, Wicklund, 1968), трески (Rae, 1967), мерлузы (Angeluscu, Cousseau, 1969).

Наиболее часто встречающимися паразитами лолитинид являются плевроцекоиды ленточных червей. Кроме них, встречены трематоды, нематоды и некоторые другие паразиты.

Промысел

Наиболее значительный специальный промысел лолитинид ведется у Калифорнии, где добывают (*Loligo opalescens*). Добывают лолитинид также в европейских и североафриканских водах. Промысел ведут многие страны Европы, в основном Испания и Португалия. Однако объем промысла незначителен судя по цифрам, приводимым в рыболовном статистическом справочнике, например за 1970 г. странами Европы в северо-восточной части Атлантики было добыто 5,5 тыс. т.

Незначительное количество лолито ловится у атлантических побережий США. В районе Карибского моря специального промысла головоногих не существует, несмотря на их значительные запасы (Voss, 1971a). Лолитинид

ды попадают в основном как прилов при ловле рыбы или креветок.

Лолигиниды служат объектами местного промысла в странах Южной и Юго-Восточной Азии. Однако цифры уловов не попадают в рыболовную статистику.

Уровень промысла ни в какой степени не отражает величины запасов этих ценных промысловых животных.

СЕМЕЙСТВО OMMASTREPHIDAE

Распространение

Семейство состоит из 3 подсемейств, 10 родов и около 18 видов. Животные среднего и крупного размера (длина мантии до 2 м, обычно не более 1 м). Массовые стайные кальмары. Чрезвычайно подвижные активные пловцы, способные развивать большую скорость. Хорошо известна их способность вылетать из воды. Название "летающие" кальмары относится в основном к оммострепидам.

Многие виды семейства во взрослом состоянии населяют не только эпипелагиаль, но проникают в горизонты градиентного слоя. Нижняя граница вертикального распространения этого семейства не установлена, но его представители неоднократно отмечались на глубинах до 500–800 и даже 1000 м.

Многие виды совершают протяженные горизонтальные миграции.

Ареал этого семейства простирается от субарктических вод до зоны антарктической конвергенции.

Наиболее богата и разнообразна фауна Ommastrephidae Атлантического океана, где обитает 7 из 10 известных родов с 11 видами. Эндемитами Атлантики является род *Martialia* и подсемейство *Illicinae* с двумя родами *Illex* и *Todaropsis*. В Тихом океане два эндемичных рода *Dosidicus* и *Nototodarus*.

Род *Illex* Steenstrup, 1880

Атлантический род. Северная граница ареала проходит у Лабрадора, Гренландии, Фарерских о-вов, Северного моря, южная – у Огненной Земли, банки Бердвуд, юж-

ной оконечности Африки. До недавнего времени считалось, что род *Illex* монотипичен и представлен 3 формами: *Lillecebrosus illecebrosus*, *I.i.argentinus*, *I.i.coindeti* (Aldrich, 1968; Mangold et al., 1969). Более детальное исследование дополнительного материала дало основание группе теутологов (Roper et al., 1969) возвести упомянутые формы в ранг вида, и описать дополнительно еще один вид. Согласно новым данным распространение рода *Illex* следующее.

Illex illecebrosus (Lesueur, 1821). Пан-атлантический вид. Северная граница ареала проходит у Лабрадора, Гренландии, Фарерских о-вов и Ла-Манша, южная пока не может быть определена. Обитает вдоль атлантического шельфа США. Чрезвычайно многочислен в водах Ньюфаундленда и у берегов Новой Шотландии до залива Мэн. Ежегодно весной огромные стаи *Illex* подходят к Ньюфаундленду и далее на север вдоль Лабрадора. Летом кальмар откармливается в прибрежных водах, а осенью начинается откочевка его в сторону океана, в основном на юго-восток.

Детальные статистические исследования показали гетерогенность популяции в районе Ньюфаундленда, проявляющуюся в полимодальности и различном распространении размерных групп *Illex* (Mercer, 1969).

I.argentinus (Castellanos, 1960). Распространен в юго-западной Атлантике вдоль берегов Уругвая и Аргентины. Южная граница ареала проходит по южным склонам банки Бердвуд (Филиппова, 1971). Обитает на глубинах 7 - 800 м (Castellanos, Menni, 1968, 1969).

Illex oxygonius Roper, Zu Mangold, 1969. Границы ареала не определены. Встречен пока в Мексиканском и Чезапикском заливах.

Illex coindeti (Verany, 1837). Обитает в восточной части Атлантики от Ирландии до 14° ю.ш. у берегов Африки и в Средиземном море. Держится на глубинах до 650 м. В Средиземном море в районе Якуба-Блитфеница (СФРЮ) обнаружен на илистых грунтах на глубинах 135-264 м (Gamulin-Brida, Iljanic, 1971). Не образует столь мощных скоплений, как *I. illecebrosus*. Однако у берегов Анголы недавно было обнаружено локальное скопление *I. coindeti* на глубинах 140-300 м, состоящее из не вполне половозрелых кальмаров. Спустя десять дней кальмары исчезли с этих глубин.

Кроме того, *I. coindeti* был обнаружен в Мексиканском заливе и Карибском море (Roper et al., 1969).

Род *Todaropsis* Girard, 1890

Род представлен одним видом — *T. eblanae* (Ball, 1841) обитающем в Средиземном море и Восточной Атлантике от Ирландии до южной оконечности Африки (Voss, 1967a). Промысловых скоплений не образует. Характерно, что он часто встречается в уловах вместе с *I. coindeti*, однако, всегда в меньшем числе и при этом предпочитая большие глубины (Gamulin-Brida, Iljanic, 1971; Нигматуллин, 1972в).

Род *Todarodes* Steenstrup 1880

Род включает 2 вида: *Todarodes sagittatus* (с 2 подвидами) и *J. pacificus*.

Todarodes sagittatus sagittatus Lamarck, 1799.

Распространен в Восточной Атлантике от Исландии на севере до Дакара на юге, включая Канарские о-ва (M. Clarke, 1969), о-ва Зеленого мыса и о. Мадейра. В Средиземном море распространен только в западной части. Стайный массовый вид, местами образует огромные скопления.

Todarodes sagittatus angolensis Adam, 1962. Распространен в южном полушарии в нотальных водах. Встречен у Анголы и ЮАР (Clarke, 1966). Обнаружен в южной части Индийского океана, причем, в массовом количестве, особенно у о-вов Амстердам и Св. Павла (Fillipova, 1968, Филиппова, 1971). Встречен у берегов Южной Америки между 17 и 24° ю.ш. (Несис, 1972). Эти данные позволяют считать, что *T. s. angolensis*, распространен в южном полушарии циркумглобально, причем в восточных частях океанов, подверженных влиянию холодных течений, эта форма проникает на север дальше, чем в западных.

Todarodes pacificus Steenstrup, 1880. Один из самых многочисленных кальмаров. Обитает в северо-западной части Тихого океана. Ареал его включает Японское, Желтое и Восточно-Китайское море, тихоокеанское побережье японских о-вов. Личинки *T. pacificus* были обнаружены в северной части Южно-Китайского моря

(Shojima, 1970). Во время нагульных миграций может доходить до Кроноцкого залива Камчатки.

Этот вид является основой самого значительного из существующих промыслов головоногих.

Род *Nototodarus* Pfeffer, 1912. Монотипический род. *N. sloani* — сублитерально-батиальный вид, держится у берегов, представлен 4 подвидами: *Nototodarus sloani sloani* (Grag, 1849), распространен у берегов Новой Зеландии, *N. sloani gouldi* (McCoy, 1888) — у берегов Австралии и Тасмании, *N. sloani philippinensis* Voss, 1962 — у Филиппинских о-вов и *N. sloani hawaiiensis* (Berry, 1912) — у Гавайских. Молодые *Nototodarus* были встречены в желудках алеписавра, в восточной части Индийского океана (Парин и др., 1969).

Род *Martialia* Rochebrune et Mabile, 1889. Представлен одним видом *M. hiadesi* Rochebrune et Mabile, 1891. Недостаточно изученный вид. Встречен у Огненной Земли, у Фолклендских о-вов и на банке Бердвуд, на Патагонском шельфе до 39° ю.ш. на глубине 145–565 м (Несис Нигматуллин, 1972), Castellanos, 1967a; Castellanos Menni, 1968, 1969).

Род *Ommastrephes* Orbigny, 1835

Ommastrephes pteropus Steenstrup, 1885 — океанический атлантический вид. Распространен в тропической зоне Атлантики. Многочислен в Гвинейском заливе (Voss, 1966). Скопления обнаружены также в зимнее время в мористой части побережья Юго-Западной Африки, у Анголы (Вовк, Нигматуллин, 1972б).

Ommastrephes caroli Furtado, 1887. Обитает в Северной Атлантике от Исландии, Фарерских о-вов до Мадейры. Встречен на юго-западных склонах Большой Ньюфаундлендской банки (Threlfall et al., 1971).

Ommastrephes bartrami (Lesueur, 1821). Населяет субтропические воды Индийского и Атлантического океанов (Филиппова, 1969, 1971), многочислен в северо-западной части Тихого океана (Шевцов, 1972 Murata, Aya, 1970), заходит в Японское море Nishimura, 1968). Недавно зрелые особи были обнаружены в районе Калифорнии (Joung, 1972). Подтвердилось его распространение в южной части Тихого океана (Шевцов, 1970).

Таким образом можно считать, что ареал *O. bartrami*

антитропический: он включает субтропические воды южного полушария и умеренные воды северной части Тихого океана.

Род *Symplectoteuthis* Pfeffer, 1900

Symplectoteuthis oualamensis (Lesson, 1830).

Океанический тропический индо-тихоокеанский вид. Северная граница ареала проходит у Тайваня, Гавайских и Галапагосских о-вов. У южной Америки встречаются, как правило, не южнее 2° ю.ш.; правда были находки и южнее на 17° ю.ш., что, видимо, связано с заходом кальмаров из центральных вод (Несис, 1972). Южная граница проходит у южной оконечности Африки, в центральной части Индийского океана совпадает с зоной субтропической конвергенции (Филиппова, 1968, 1971).

Скопления этого кальмара были обнаружены в Аденском заливе и Красном море (Зуев, 1971).

Symplectoteuthis luminosa Sasaki, 1915. Обитает в теплых и тропических водах Тихого и Индийского океанов. Скоплений этого кальмара не наблюдалось.

Род *Ornithoteuthis* Okada, 1927

Род включает два достаточно редких вида. *Ornithoteuthis volatilis* (Sasaki, 1915) известен из вод Японии, недавно был обнаружен в юго-западной части Тихого океана (Rancurel, 1970). *Ornithoteuthis antillarum* Adam, 1957 известен из разных районов Атлантики, в том числе у южной оконечности Африки (Voss, 1967a) и на Патагонском шельфе (Castellanos, Menni, 1969).

Род *Hyaloteuthis* Pfeffer, 1912

Один, широко распространенный в Атлантическом и Тихом океанах, но редко встречающийся вид — *Hyaloteuthis pelagica* (Bosc, 1802). Недавно встречен в юго-западной части Тихого океана (Rancurel, 1970).

Род *Dosidicus* Steenstrup, 1857

Представлен одним видом *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835). Эндемик восточной части Тихого океана, самый

крупный представитель семейства — длина мантии может достигать 2 метров, а вес 150 кг. Обычно размеры мантии не превышают 1 м, а вес 10–35 кг.

Несмотря на массовость этого вида и высокий промысловый потенциал, биология его изучена недостаточно. *D. gigas* распространен вдоль берегов Южной Америки от Панамского залива до о. Чилоэ. В отдельные годы отмечались заходы в воды Калифорнии. Он многочислен у берегов Перу, Чили, Галапагосских о-вов и о-вов Хуан-Фернандес. Распределение его в течение года изменяется в пределах ареала благодаря значительным миграциям (Несис, 1970, Шевцов, 1970).

Все известные формы *Ommastrephidae* могут быть отнесены к двум группировкам: нерито-океанической и океанической. В качестве представителей первой группировки можно указать на *Dosidicus*, *Todarodes pacificus*, *T. sagittatus*. Эти формы обитают как в океанической зоне, так и в прибрежных водах. Распространению их далеко в океан препятствует необходимость возвращаться к берегам для нереста. Кальмары океанической группировки (*Ommastrephes*, *Symplectoteuthis*) на всех стадиях жизненного цикла обитают в толще воды.

Ареалы нерито-океанических форм приурочены к нейтральным областям, ареалы океанических в общем совпадают с первичными водными массами.

Выявлено существование широтной зональности в распространении массовых океанических форм оммастрефид (Филиппова, 1969, 1971).

Миграции

Из-за недостаточной изученности биологии и распространения *Ommastrephidae* в настоящее время невозможно выделить структурные части ареала для большинства видов. Однако, по некоторым формам (*T. pacificus*) имеются достаточно детальные сведения. Известно, что у видов, распространенных в водах с ясно выраженными сезонными явлениями, нагульная и репродуктивная части ареала разобщены, и связь между ними осуществляется путем миграций.

Многолетние исследования в области биологии *T. pacificus*, проводимые японскими биологами, особенно пу-

тем мечения, показали наличие сложной системы сезонных передвижений популяций этого вида в пределах ареала.

Миграции *T. pacificus* начинаются с пассивного разноса личинок течениями. По мере роста миграция становится активной. В течение весны и лета кальмары зимненерестующей популяции движутся на север в продуктивные районы. Было выяснено, что миграции на север происходят несколькими потоками: один поток следует вдоль восточного побережья Кореи, второй движется к банке Ямато, в центральной части Японского моря, третий – вдоль западных берегов Японии с южной ветвью Цусимского течения, четвертый – вдоль тихоокеанских берегов Японии.

В сентябре кальмары занимают крайнее северное положение у берегов Сахалина, Курил, Приморья. Максимальная протяженность миграций – 400 км, в среднем 2000–2500 км. Мигрируют кальмары с максимальной скоростью 25 миль в сутки (Kawana et al, 1970).

Кальмары весенне-летней популяции, как показывают результаты мечения, не совершают столь дальних передвижений, а остаются в южных частях Японского моря, концентрируясь в пределах локальных круговоротов, или у тихоокеанских берегов – у п-ва Идзу – (Kawana et al, 1970).

Начиная с сентября начинается отход, стай кальмара на юг теми же путями. Из Охотского моря кальмар уходит двумя путями – в Японское море и вдоль океанского побережья (Murata, Araya, 1970). В октябре уже начинается массовая миграция к югу. Но некоторое движение в северном направлении еще имеется и в конце лета (S. Kasahara, 1967).

Существует тесная связь между путями миграций и океанографическими условиями данного сезона. Так, в 1966 году япономорская ветвь Цусимского течения пересекла банку Ямато, а в 1967 она сместилась к северо-востоку от нее, в связи с чем изменилось и направление основного потока мигрантов (S. Kasahara, Ito, 1968).

У *D. gigas* миграции весьма значительны. Подходы огромных стай к берегам носят трофический характер. Места нереста и сроки его неизвестны.

Для оммастревид характерны регулярные суточные вертикальные миграции, при которых кальмары ночью по-

являются у поверхности, а днем опускаются на глубину. Личинки оммастрефид, держащиеся в верхних слоях эпипелагиали, не совершают миграций или они незначительны (Roper, 1972). По мере роста кальмаров размах вертикальных перемещений растет и у взрослых крупных оммастрефид достигает 200–300 метров. *T. sagittatus angolensis*, в южной части Индийского океана постоянно встречающийся ночью у поверхности, обнаруживался в этом районе в желудках кашалотов, которые, как известно, питаются на значительной глубине (Клумов, 1971).

Оммастрефиды обладают положительным фототаксисом. Ночью концентрируются в освещенной зоне вокруг судна. Отмечено, что *O. pteropus* например, привлекается светом белых и красных ламп, а на синий и фиолетовый цвет эти моллюски не реагируют. С возвратом фототаксиса, видимо ослабевает (Вовк, Нигматуллин, 1972в).

Во время ночных станций сделаны наблюдения за поведением *O. pteropus*, в частности, в отношении особенностей стаеобразования (Нигматуллин, 1972б). Стайный образ жизни, вероятно, проявляется у кальмара еще на ранних стадиях постэмбриогенеза. С увеличением размера кальмаров число особей в стаях уменьшается. Автор объясняет это уменьшением численности данной размерной группы с возрастом, а также уменьшением числа врагов у крупных кальмаров. Стая как защитное приспособление имеет для них меньшее значение, чем для более мелких кальмаров. Принципы стаеобразования у кальмаров в общем сходны с таковыми у рыб. Сходство это конвергентного характера, вызванное общими условиями существования в пелагиали.

Размножение

Нагульная миграция у *T. pacificus* завершается нерестом. Нерестилища располагаются в наиболее прогретых частях ареала – в южной части Японского моря и в северной части Восточно-Китайского моря (Shindo et al., 1971).

Спаривание происходит задолго до откладки яиц – в конце нагульного периода. Самки еще незрелые и спаривание происходит в положении "голова к голове". Сперматофоры помещаются самцом на буккальные семеприем-

лики самки, где сперма в неактивном состоянии может храниться свыше 3 месяцев. Нерест происходит с октября по март с пиком в декабре-январе. Дозревание самок происходит уже на нерестищах - в субтропических водах.

Hayashi (1970) считает, что у зрелых самок вес яйцеводов, с наполняющими их яйцами равен весу яичника, у незрелых самок и нерестующихся это равновесие нарушается. То же и у самцов: у зрелых вес семенников равен весу нидхэмова мешка, наполненного сперматофорами.

Нерестятся кальмары на глубине 70-150 м при температуре 15-20°. Кладка демерсальная, содержит до 4000 яиц.

Выклев личинок при 15-20° наступает на 4-5 сутки, при более низкой температуре резко замедляется, а при 10° или ниже развитие прекращается. После рассасывания желточного мешка личинки поднимаются в толщу воды и разносятся течениями. Основная их масса дрейфует вдоль теплого Цусимского течения в Японское море, часть выносится в Тихий океан и с течением Куросио продвигается вдоль восточных берегов Японии (Okutani, 1968, 1969).

Личинки *T. pacificus* были встречены в Южно-Китайском море, где присутствовали в планктоне в течение почти всего года (Shojima, 1970).

К сожалению, для большинства оммастрефид неизвестны ни места нереста, ни сам процесс, но есть основания предполагать, что у кальмаров нерито-океанической группировки они могут быть аналогичными *T. pacificus*.

Преобладание самок в популяциях характерно для некоторых оммастрефид (*Dosidicus gigas*, *Ommastrephes caroli*, *Todarodes sagittatus*), самки которых созревают при больших размерах, чем самцы. Самцы созревают быстрее, и копуляция, как правило, предшествует окончательному созреванию самок.

У нерито-океанических оммастрефид кладки, по-видимому, демерсальные, у океанических - пелагические. В Аденском заливе в поверхностном слое воды была обнаружена кладка, содержащая сотни мелких яиц. После инкубации их в лаборатории выклюнулись личинки, принадлежащие, по-видимому, *S. oualaniensis* (Зуев, 1971).

Неоднократно наблюдалось, что после нереста самки

T. pacificus сильно истощены. Энергетические ресурсы, накопленные животными во время нагула, целиком расходуются в период репродуктивного процесса и не восстанавливаются. Печень – основное энергетическое депо у головоногих моллюсков – теряет 3/4 веса. После нереста животное погибает (Hayashi, 1971).

Некоторые авторы полагают, что кальмары других видов сем. *Ommastrephidae* после первого нереста остаются жить (Зуев и Несис. 1971).

Плодовитость

Данные о плодовитости кальмаров сем. *Ommastrephidae* чрезвычайно скудны. Для некоторых видов приводятся следующие цифры, которые по мнению самих авторов должны рассматриваться как ориентировочные: средиземноморские *Todarodes sagittatus* – 12–15 тыс. яиц (Mangold, 1963); *Dosidicus gigas* – 100–600 тыс. яиц (Несис, 1970); *Symplectoteuthis oualaniensis* – 55–560 тыс., в среднем 270 тыс. яиц, (Зуев, 1971); *T. pacificus* – 70–150 тыс. яиц (по Зуеву и Несису, 1971).

Возраст, рост

Кальмары растут очень быстро. Для *T. pacificus* ежемесячный прирост определяется в 2 – 2,5 см в течение первого года жизни; на втором году скорость роста замедляется: 1 – 1,2 см (Зуев и Несис, 1971). Приблизительно сходная величина прироста отмечается и для *T. sagittatus* и для *Illex illecebrosus*.

Продолжительность жизни *T. pacificus* как правило, один год, редко – до двух. Продолжительность жизни у видов, достигающих крупных размеров, больше. Так, *Dosidicus gigas*, судя по размерным кривым, живут по 3 – 4 года (Несис, 1970).

По данным Squires (1967) среднемесячный прирост ньюфаундлендского кальмара *Illex illecebrosus* равен 2 – 3 см. Во время пребывания в прибрежных водах (период нагула) кальмары увеличиваются в длину

вдвое, и по весу – почти в десять раз. Относительно продолжительности жизни этого кальмара единого мнения не существует.

Питание

Мы располагаем довольно скудными сведениями по питанию кальмаров сем. *Ommastrephidae*, причем большей частью эти данные касаются неритookeанических форм. Все оммастрефиды – активные нектонные хищники, поедающие любую подвижную добычу, подходящую им по размерам. Отсутствие у них избирательности отмечают все исследователи. Состав пищи кальмаров в разных районах различен и определяется прежде всего количеством и доступностью кормовых объектов, имеющих в наличии в данный момент. Так, *T. pacificus* в океанических (открытых) водах питается миктофидами, эвфаузидами, гипериидами и собственной молодью; в сентябре у тихоокеанской стороны о. Хоккайдо кальмары кормились рыбой и кальмарами. Планктонные ракообразные в этом районе не играли заметной роли в их питании. В то же время в Охотском море у тех же кальмаров основу питания составляли именно планктонные ракообразные (Murata, Araya, 1970).

У *Illex illecebrosus* в связи с возрастом происходит смена состава пищи. Молодь питается планктоном. Кальмары 10 – 18 см поедают преимущественно эвфаузиид, а в рационе взрослых особей преобладает рыба, большей частью мойва – *Mallotus* – за стаями которой ньюфаундлендский кальмар подходит к берегам (Squires, 1957).

Ньюфаундлендских кальмаров, содержавшихся в специальных бассейнах на Ньюфаундленде, кормили мойвой. Дефростированных рыбок на ниточке опускали в бассейн. Вода в бассейне находилась в постоянном движении благодаря чему создавалось впечатление, что мойва передвигается самостоятельно. Кальмары охотно "ловили" такую рыбу, выедали у нее спинку, отбрасывая все остальное, а руки омывали водой, выпуская ее из воронки. Если мойва падала на дно, то на такую неподвижно лежащую на дне рыбку кальмары не реагировали (Bradbery, Aldrich, 1969),

У самых крупных кальмаров значительную долю рациона составляла собственная молодь (17–25% по частоте встречаемости). Каннибализм отмечался и у аргентинского представителя этого рода (Ключник, Засыпкина, 1972).

D. gigas в открытых океанических водах питается микрофидами, поднимающимися ночью к поверхности, скумбрешкой и собственной молодь. В прибрежных районах основу его пищи составляла рыба – мерлуза, сардина и анчоус (Несис, 1970).

У оммастрефид, держащихся на материковом склоне у дна, среди кормовых объектов отмечен определенный процент придонно-пелагического комплекса (креветки, каракатицы) (Нигматуллин, 1972).

В открытых водах Индийского океана изучалось питание океанических аммастрефид – *Symplectoteuthis oualaniensis*, *Ommastrephes bartrami*, *T. sagittatus angolensis* (Филлипова, в печати). Эти виды занимают одну и ту же экологическую нишу, замещая друг друга в разных широтных зонах. Их питание в общих чертах обнаруживает значительное сходство: у взрослых особей доминирует рыба; на втором месте кальмары, на третьем – Crustacea. Систематический состав этих пищевых групп у каждого из исследованных видов кальмаров был различным, так как он определялся наличием кормовых объектов в районах их нагула. В тропических и субтропических водах из рыб наиболее часто встречались в желудках кальмаров миктофиды, летучие рыбы, а в умеренных водах у *T. sagittatus angolensis* их место занимала скумбрешка, которая является доминирующей формой в эпипелагическом ихтиоценозе нотальных вод (Парин, 1968). Из ракообразных в питании кальмаров наиболее заметную роль играют мегалопы плейстонных крабов и бокоплавы сем. *Phronimidae*.

Количественный анализ питания кальмаров проводился в единичных случаях. Исследование питания японского кальмара в Курило-Хоккайдском районе показало, что индекс наполнения желудков (вес содержимого желудка, выраженный в процентах от веса тела) не превышал 2% (Шевцов, 1971). Индекс наполнения этого же кальмара, питающегося у п-ва Идзу, колебался в широких пределах. Максимальная величина равнялась 18% (Okutani, 1962).

У океанических оммастрефид Индийского океана индекс наполнения не превышал 11% (Филиппова, в печ.).

Опыт содержания *T. pacificus* в аквариуме показал, что среднесуточный рацион одной особи, весом 30–35 г, составлял 22–23% от веса тела. Более крупные кальмары, весом 60–63 г, съедали в сутки количество пищи, равное 1/4 собственного веса (Микулич, Козак, 1971).

Паразиты

Самыми распространенными паразитами у кальмаров сем. Ommastrephidae считаются плевроцеркоиды ленточных червей. Часто встречаются инфузории, паразитирующие в почках и печени. Значительно реже отмечались круглые черви и дигенетические сосальщики.

Взрослые кальмары *D. gigas* заражены личинками ленточных червей рода *Phyllobothrium* (Несис, 1970). Они обычно присутствуют в кишечнике и полости тела. Интенсивность и экстенсивность заражения в период исследований (август–сентябрь 1968 г.) были невелики.

Паразитофауна ньюфаундлендского кальмара изучена наиболее детально. Обычными паразитами являются плевроцеркоиды рода *Dinobothrium* и *Phyllobothrium*. Наибольшая степень зараженности (до 80%) отмечалась у крупных кальмаров с длиной мантии 22 – 26 см. У особей из восточного побережья о. Ньюфаундленда обнаружены личинки пяти родов ленточных червей: *Phyllobothrium*, sp., *Dinobothrium plicatum*, *Pelichnibothrium speciosum*, *Scolex polymorphus* и *Nybelinia* sp. Замечены сезонные и годовые вариации в степени зараженности кальмаров паразитами. Интенсивность инвазии в 1966 и 1967 гг. была почти одинаковой (39 и 40%). Самый многочисленный паразит – *Dinobothrium plicatum* (Brown, Threlfall, 1968).

Ommastrephidae – типичные промежуточные хозяева ленточных червей; первым промежуточным хозяином этих червей служат, по-видимому, мелкие планктонные ракообразные, а дефинитивным (окончательным) хозяином – акулы и скаты.

Недавно, впервые у кальмаров, была обнаружена цестода *Tentacularia coryphaenae* Bosc в постличиночной стадии. Эта цестода была найдена у ньюфаундлендского

кальмара, пойманного у берегов Флориды и у *O. caroli*, добытого на склоне Grand Banks (Threlfall Lu Aldrich, 1971). Личинки этой цестоды ранее были отмечены лишь у крупных костных рыб: полосатого тунца, барракуды, латимерии, а взрослые, половозрелые цестоды этого вида — только у хрящевых рыб.

Враги

Оммастрефидами питаются многочисленные пелагические и нектонные хищники — рыбы, тюлени, зубатые и усатые киты, а также океанические птицы.

Миграции многих видов дельфинов связаны с передвижениями стай кальмаров. В качестве примера укажем гринду, которая питается почти исключительно ньюфаундлендским кальмаром. Подход этого кальмара к берегам Ньюфаундленда привлекает сюда и гринду, а откочевка его осенью в открытые океанические воды заставляет уходить и названного кита (Mercer, 1967). По крайней мере в течение шести месяцев в году основу питания североатлантической популяции гринды составляет *L. illecebrosus*. Этим же кальмаром питаются стада белухи (полярного дельфина) в заливе Св. Лаврентия.

Подобную картину тесных трофических связей мы наблюдаем в северной половине Тихого океана для нескольких видов дельфинов (тихоокеанского короткоголового, северного китовидного и др.) и *T. pacificus*. Этим же кальмаром питаются северные котики в морской период жизни (Панина, 1970).

Значительна роль оммастрефид (второе место после рыбных объектов) в питании меч-рыбы (Scott, 1968). Вовк (1972) указывает, что в восточной Атлантике меч-рыба питается преимущественно ньюфаундлендским кальмаром. Оммастрефиды были встречены также и в желудках придонных рыб — *Centrocygnus coelolepis*, *Etmopterus spinax* (Clarke, Merrett, 1972).

Промысел

Главная роль в современном промысле кальмаров принадлежит, несомненно, представителям сем. *Ommastrephidae*. Это первенствующее значение они, видимо, со-

хранят и в будущем. Короткий жизненный цикл, высокая плодовитость, быстрый рост, широкое распространение и огромная численность определяют их высокий промысловый потенциал.

В настоящее время основным промыслаемым объектом из головоногих моллюсков является японский кальмар - *T. pacificus*, уровень вылова которого определяет мировой улов *Cephalopoda*.

Анализ японского промысла кальмара на протяжении последних 30 лет (Н. Kasahara, 1972) показывает значительные колебания улова с несколькими пиками, относящимися к 1952, 1963 и 1968 гг., когда добывалось более 600 тыс. тонн кальмаров. В последний же урожайный год вылов достиг максимальной цифры - 800 тыс. тонн.

Основную часть улова давал летне-осенний промысел в Курило-Хоккайдском районе (130 - 250 тыс. т), где японский кальмар добывался судами СССР и Японии. Максимальная добыча этого кальмара советскими судами относится к 1969 г., когда было взято 8 тыс. т, японская - относится к 1968 г. - 390 тыс. т (Шевцов, 1971).

В последние годы, в связи с изменившимися гидрологическими условиями в Курило-Хоккайдском районе, наблюдается снижение численности кальмара и перераспределение его внутри ареала. Местами его скопления стали Японское море - банка Ямато и побережье Кореи, где и раньше наблюдались хорошие концентрации японского кальмара в конце лета и где добывалось около 80 тыс. т ежегодно (S. Kasahara, Ito, 1968).

Gulland (1970) приводит данные, свидетельствующие о напряженном состоянии запасов кальмаров, так как интенсификация их промысла не приводит к увеличению вылова, а скорее наоборот, имеется тенденция к уменьшению его.

Остальные виды оммастрефид или совсем не промышляются, или же добываются в незначительном количестве. Вместе с тем имеются значительные запасы многих видов этого семейства, не затронутые промыслом (Mercer, 1970a).

Литература

- Вовк А.Н., 1969. Перспективы развития промысла длинноперого кальмара. Рыбное хозяйство. № 10:7-9.
- Вовк А.Н., 1971. Некоторые данные о биологии и распределении *Loligo Vulgaris* вод Северо-Западной Африки. Сб. трудов КТИ., Калининград.
- Вовк А.Н., 1972а. О плодовитости североамериканского кальмара *Loligo pealei* (Lesueur, 1821). Тр. Атл. НИИ рыб. х-ва и океаногр. Вып. 42:133-140. ("РЖБиол.", 1972, 12У206).
- Вовк А.Н. 1972б. О питании североамериканского кальмара *Loligo pealei* Lesueur, 1821. Тр. Атл. НИИ рыб. х-ва и океаногр. Вып. 42:141-151.
- Вовк А.Н., Нигматуллин Ч.М., 1972а. О биологии и промысле массовых головоногих моллюсков Атлантики. Тр. Атл. НИИ рыб. х-ва и океаногр., Вып. 42, 22-56.
- Вовк А.Н., Нигматуллин Ч.М., 1972б. Материалы к распределению крылорукого кальмара *Ommastrephes pteropus* Steenstrup, 1885 в тропической зоне Восточной Атлантики. Тр. Атл. НИИ рыб. х-ва и океаногр. Вып. 42, 198-200.
- Вовк А.Н., Нигматуллин Ч.М., 1972в. Поведение, крылорукого кальмара *Ommastrephes pteropus* Steenstrup, 1855 в освещенной зоне. Тр. Атл. НИИ рыб. х-ва и океаногр. Вып. 42:196-198.
- Зуев Г.В., 1968. Скопления кальмаров *Doryteuthis plei* в водах Вест-Индии. Сб. "Исслед. Центр.-Америк. морей". Вып. 2. "Наукова думка", Киев, 71-75 ("РЖБиол.", 1969, 9Д134).
- Зуев Г.В., 1971. Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана. Изд-во "Наукова думка", Киев ("РЖБиол.", 1972, 2Д225К).
- Зуев Г.В., Несис К.Н., 1971. Кальмары. Изд-во "Пищевая промышленность". 358 стр. ("РЖ Биол.", 1972, 1Д214К).
- Клумов С.К., 1971. О питании кашалотов в Южном полушарии. Сб. "Основы биологической продуктивности океана и ее использование". Изд-во "Наука", 115-137
- Ключник Т.С., Засыпкина В.А., 1972. Некоторые данные об аргентинском кальмаре *Illex argentinus* Castellanos, 1960. Тр. Атл. НИИ рыб. х-ва и океаногр. Вып. 42; 190-192.

- Микулич Л.В., Козак Л.П., 1971. Опыт содержания тихоокеанского кальмара в искусственных условиях. Экология, № 3, 94-96 ("РЖ Биол.", 1971, 10Д153).
- Несис К.Н., 1970. Биология перуано-чилийского гигантского кальмара *Dosidicus gigas*. Океанология 10, вып. 1; 140-152 ("РЖ Биол.", 1970, 8Д246).
- Несис К.Н., 1971а. Кальмар *Gonatus fabricii* в центре Арктического бассейна. Гидробиол. Журн. 7, № 1, 93-96 ("РЖ Биол.", 1971, 7Д260).
- Несис К.Н., 1971б. Семейство Gonatidae — массовые кальмары Северной Пацифики. Сб. "Моллюски", № 4, Автореф. докл. Изд-во "Наука", 63-65.
- Несис К.Н., 1972. Океанические головоногие моллюски Перуанского течения: горизонтальное и вертикальное распространение. Океанология, 12, № 3, 506-519. ("РЖ Биол.", 1972, 10Д210).
- Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М., 1972. Придонные кальмары патагонско-фолклендского района. Тр. Атл. НИИ рыб. х-ва океаногр., вып. 42; 170-175.
- Нигматуллин Ч.М., 1972а. Питание оммастрефид побережья Северо-Западной Африки. Тр. Атл. НИИ. рыб. х-ва и океан., вып. 42; 152-156.
- Нигматуллин Ч.М., 1972б. К вопросу о стадном поведении крылорукого кальмара *Ommastrephes pteropus* St., 1855. Сб. "Поведение водных беспозвоночных". Материалы 1-го Симпозиума. Борок.
- Нигматуллин Ч.М., 1972в. К биологии короткоперого кальмара *Illex coindetti* Verany, 1837 побережья Анголы. Тр. Атл. НИИ рыб. х-ва и океаногр., вып. 42; 162-167.
- Панина Г.К., 1970. Экология котиков (*Callorhinus ursinus* L.) в морской период их жизни. Автор. диссерт. Владивосток.
- Парин Н.В., 1968. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. Изд-во "Наука", Москва, 185 стр.
- Парин Н.В., Несис К.Н., Виноградов М.Е., 1969. Материалы по питанию алеписавров (*Alepisaurus*) в Индийском океане. Вопросы ихтиологии, 9, вып. 3(56); 526-533.
- Филиппова Ю.А., 1969. О фауне кальмаров (*Cephalopoda*, *Decapoda*) Южной Атлантики. Зоол. журн., 68, вып. 1; 51-63.

- Филиппова Ю.А., 1971. О распределении кальмаров в пелагиали Мирового океана. Сб. "Основы биол. продукт. океана и ее использ." Изд-во "Наука"; 89-101 ("РЖ Биол.", 1972, 1Д258).
- Филиппова Ю.А., (в печ.). О питании кальмаров (*Oegopsi da*, *Ommastrephidae*) в Индийском океане. Тр. ВНИРО.
- Шевцов Г.А., 1970. Некоторые сведения о кальмаре Перуанского течения и прилегающих вод. Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. х-ва и океаногр., 69; 90-93 ("РЖ Биол.", 1971, 3Д228).
- Шевцов Г.А., 1971. Биология и промысел тихоокеанского кальмара в Курило-Хоккайдском районе. Сб. "Моллюски", Автореф. докл., №4; 65-68.
- Шевцов Г.А., 1972. О питании кальмара *Ommastrephes bartrami* в Курило-Хоккайдском районе. Гидробиол. журн. 8, № 3; 97-101 ("РЖ Биол.", 1972, 10Д215).
- Alagaraswami K., 1966. On the embryonic development of the squid (*Sepioteuthis arctipinnis* Gould) from the Gulf of Manar. J. mar. biol. Ass., India, 8; 278-284.
- Aldrich F.A., Lu C.C., 1968. A reconsideration of forms of squid of the genus *Illex* (*Illicinae*, *Ommastrephidae*) in Newfoundland waters. Can. Journ. of Zoology, 46, № 5, 815-818.
- Angeluscu V., Cousseau M.B., 1969. Alimentacion de la Merluza en el talud continental Argentino. Bol. Inst. Biol. mar., 19.
- Bradbery H.E., Aldrich F.A., 1969. Observations on feeding of the squid *Illex illecebrosus illecebrosus* (Lesueur, 1821) in captivity. Can. J. Zoology, 47, № 5; 913-915. ("РЖ Биол.", 1970, 4Д240).
- Brown E.L., Threlfall W., 1968. A quantitative study of the helminth parasites of the Newfoundland shortfinned squid *Illex illecebrosus illecebrosus* (Cephalopoda; Decapoda). Can. J. Zool., 46(6); 1987-1993.
- Cabrera G.G., 1969. Pulpos y calamares en aguas del Sahara Español. Publ. Tecn. Junta de Estudios de Pesca. Publ. No.8, 75-103.
- Castellanos Z. de, 1967 a. Rehabilitacion del genero *Martialia* Roch. & Mab. 1887 (Mol.; Cephalopoda). Neotropica, 13, № 42, 121-124.

- Castellanos Z. de., 1967b. Contribucion al estudio biologico de *Loligo brasiliensis* Bl. Bol. Inst. biol. mar., 14; 5-35.
- Castellanos Z. de, Menni R., 1968. Los cefalopodos de la expedicion "Walter Herwig". Notas Comis. invest. cient., 6, № 2; 1-31. ("РЖ Биол.", 1970, 9Д315).
- Castellanos Z. de, Menni R., 1969. Nota preliminar sobre distribution de los cefalopodos del Atlantico Sudoccidental. An. Soc. cient. Argent., 188, № 5-6; 205-221 ("РЖ Биол.", 1970, 8Д333).
- Choe S., 1966. On the eggs, rearing habits of the fry and growth of some Cephalopoda. Bull. Mar. Sci., 16, № 2, 330-348.
- Clarke M., 1966. A review of the systematics and ecology of oceanic squids, Adv. mar. biol., 4, 91-300.
- Clarke M., 1969. Cephalopoda collected on the Soud Cruise. J. mar. biol. Ass. U.K., 49, 961-976.
- Clarke M., Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., 1969. On the buoyancy of squid of the families Histiotteuthidae, Octopoteuthidae and Chiroteuthidae. Journ. of Physiology, 203, 49-50.
- Clarke M., Merrett N., 1972. The significance of squid, whale and other remains from the stomachs of bottomliving deep-sea fish. J. mar. biol. Ass. U.K., 52; 599-603.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., Shaw T.J., 1969. Proc. Roy. Soc. London, B174, No.1036; 271-279.
- Dragovich A., Kelly J., 1967. Occurrence of the squid *Loliguncula brevis* in some coastal waters of western Florida. Bull. Mar. Sci., 17, № 4.
- Filippova J.A., 1968. New data on the Cephalopoda of the Indian ocean. Proc. of Symp. on Moll., part 1; 257-264.
- Filippova J.A., 1972. New data on the squids (Cephalopoda; Oegopsida) from the Scotia Sea (Antarctic). Malacologia, 11(2); 391-406.
- Fitch J.E., Brownell R.L., 1971. Food habits of the Franciscana *Pontoporia blainvillei* (Cetacea, Platanistidae) from South America. Bull. Mar. Sci., 21, № 2; 626, -636.
- Gamulin-Brida H., Illijanovic V., 1971. Quelques renseignements sur la distribution des cephalopodes Illicinae au large de l'Adriatique. Rapp. et proc.-verb. reun. Commis. int. explor. sci. Mer mediter., Monaco, 20, № 3; 451-454.
- Gibbs R.H., Roper C.F., 1970. Ocean Acre preliminary report on vertical distribution of fishes and cephalopods

- Proc. internat. Symp. on biol. sound scatter. in ocean. Warrenton, Virginia; 119-133.
- Gulland J.A., 1972. Population dynamics of World Fisheries. Univ. of Washington. Seattle: 305-311.
- Hayashi Y., 1970. Studies on the Maturity Condition of the Common Squid. I. A Method of Expressing Maturity Condition by numerical values. Bull. Jap. Soc. of Sci. Fish., 36, № 10.
- Hayashi Y., 1971. Studies on the Maturity Condition of the Common squid. III. Ponderal index and weight indexed of internal organs during maturation and exhaustion. Bull. Jap. Soc. of Sci. Fish., 37, № 10; 960-963.
- Hoese H.D., Copeland B.J., Moseley F.N., Lane E.D., 1968. Fauna of the Aransas Pass Inlet Texas. III. Diel and seasonal variations in trawlable organisms of the adjacent area. Tex. J. Sci., 20, № 1, 33-60.
- Kasahara H., 1972. Japanese distant-water fisheries. Ann. Review. Fish. Bull., 70, № 2, 227-283.
- Kasahara S., 1967. Studies on the migration of common squids in the Japan Sea. I. Migrations and some biological aspects of common squids occurring in the adjacent waters of Sado Island during the summer season of 1965. Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab., 17, 99-110.
- Kasahara S., Ito S., 1968. Studies on the migration of common squids in the Japan Sea. II. Migrations and some biological aspects of common squids having occurred in the offshore regions of the Japan Sea during the autumn season of 1966 and 1967. Bull. Jap. Sea. Reg. Fish. Res. Lab., 20, 49-69.
- Kawana T., Takemura Y., Yamana T., 1970. Tagging experiments of the common squid along the coast of the Izu Peninsula. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 63.
- Kubota T., Uyeno T., 1970. Food habits of lancetfish *Alepisaurus ferox* (order Myxophiformes) in Suruga Bay Japan. Jap. Journ. of Ichthyology, 17, № 1.
- Larcombe M.F., Russell B.C., 1971. Egg laying behaviour of the broad squid, *Sepioteuthis bilineata*. New Zeal. J. Mar. Fresh. Res., 5, № 1; 3-11. ("РЖ Биол.", 1971, 12/210).
- LaRoe E.T., 1970. Squid reared in aquarium. Science, N.Y., 6, № 2, 14.
- LaRoe E.T., 1971. The culture and maintenance of the loliginid squids *Sepioteuthis sepioidea* and *Doryteuthis plei-*

- Marine Biology, 9, № 1, 9–25. ("РЖ Биол.", 1971, 9Д162).
- Mabesoone J.M., Coutinho P.N., 1970. Littoral and shallow marine geology of Northern and Northeastern Brazil. Trab. Oceanogr. Univ. Fed. Pe., Recife, 12.
- Mangold K., 1963. Biologie des Cephalopodes bentiques et nectoniques de la Mer Catalane. Vie et Milieu, suppl., № 13, 320 p.
- Mangold K., Lu C.C., Aldrich F.A., 1969. A reconsideration of forms of squid of the genus *Illex* (Illicinae, Ommastrephidae). II. Sexual dimorphism. Can. J. of Zoology, 47, № 6, 1153–1156. ("РЖ Биол.", 1970, 8Д229).
- Mercer M.C., 1967. Wintering of Pilot whales *Globicephala melaena*, in Newfoundland Inshore Waters. Journ. of Fish. Res. Board of Canada, 24, № 11, 2481–2484.
- Mercer M.C., 1969a. A.T.Cameron cruise 130, otter-trawl survey from southern Nova Scotia to Cape Hatteras, March–April 1967. Fish. Res. Bd. Can. Tech. Rep. 103, 24p.
- Mercer M.C., 1969b. Biological characteristics of migrant ommastrephid squid *Illex illecebrosus* (Lesueur) in the Newfoundland area. American Zoologist, 9, № 3, Edition 1, 505.
- Mercer M.C., 1970a. Cephalopod resources and fisheries in the Northwest Atlantic. Ann. Rep. for 1970 of Amer. Malacol. Union, 30–33.
- Mercer M.C., 1970b. The tropical loliginid squid *Sepioteuthis sepioidea* from the northwest Atlantic. Fish. Res. Board of Canada, 27, № 10, 1892–1893.
- Mercer M.C., 1970c. Sur la limite septentrionale du calmar *Loligo pealei* Lesueur. Le Naturaliste Canadien, 97, 823–824. ("РЖ Биол.", 1971, 9Д189).
- Morice J., Fontaine B., 1970. Pêche sur le banc George et dépendances à la fin du printemps 1969. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes, 34, Fasc.3, 23–38.
- Murata A., Araya H., 1970. Ecological studies on squid *Todarodes pacificus* St., in the waters of the North–East Coast of Hokkaido in 1968. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., 36.
- Nishimura S., 1968. A preliminary list of the pelagic Cephalopoda from the Japan Sea. Publ. Seto Mar. Biol. Stat. 16, № 1, 71–83.
- Okutani T., 1962. Diet of the common squid *Ommastrephes*

- sloani pacificus landed around Ito port, Shizuoka Prefecture. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 32.
- Okutani T., 1968. Studies on Early Life History of Decapod Mollusca. III. Systematics and distribution of larvae of decapod cephalopods collected from the Sea surface on the Pacific coast of Japan. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 55, 9-57.
- Okutani T., 1969. Studies on Early Life History of Decapod Mollusca. IV. Squid larvae collected by oblique hauls of a larva net from the Pacific coast of eastern Honshu, during the winter seasons, 1965-1968. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 58, 83-96.
- Okutani T., McGowan M., 1969. Systematics, Distribution and Abundance of Epiplanktonic Squid (Cephalopoda, Cuvapoda). Larvae of California Current 1954-57. Bull. of the Scripps Institution of Oceanogr. 14, 1-90.
- Porebski I., 1970. Observations on the occurrence of Cephalopoda in the waters of the NW African shelf, with particular regard to *L. vulgaris* (Lamarck). Rapp. et proc.-verb. reun. Conseil perman. internat. explorat. mer., 159, 142-145. ("РЖ Биол.", 1973, 1Д308).
- Rae B.B., 1967. The food of the dogfish *Squalus acanthias* L. Marine Research, 4.
- Rancurel P., 1970. Les contenus stomacaux d'*Alepisaurus ferox* dans le sud-ouest Pacifique (Cephalopodes). Cah. O.R.S.T.O.M. ser. Oceanogr., 8, № 4, 3-87. ("РЖ Биол.", 1971, 9Д187).
- Roper C.F., 1965. A note on egg deposition by *Doryteuthis plei* (Blainville, 1823) and its comparison with other North American Loliginid squids. Bull. mar. Sci. 15, 589-598.
- Roper C.F., 1969. Systematics and Zoogeography of the worldwide Bathypelagic squid *Bathyteuthis* (Cephalopoda, Oegopsida). Smith. Inst. U.S. Nat. Mus., 291, 210 p.
- Roper C.F., 1972. Ecology and vertical distribution of Mediterranean pelagic cephalopods. Mediter. Biol. Stud. Final Rept., 1, 282-345.
- Roper C.F., Lu C.C., Mangold K., 1969. A new species of *Illex* from the Western Atlantic and distributional aspects of other *Illex* species (Cephalopoda, Oegopsida). Proc. Biol. Soc. of Washington, 82, 295-322.
- Roper C.F., Young R.E., 1972. First records of juvenile giant squid, *Architeuthis* (Cephalopoda, Oegopsida). Proc. Biol. Soc. of Washington, 85, 205-222.

- Roper C.F., Young R.E., Voss G.L., 1969. An illustrated key to the families of the order Teuthoidea (Cephalopoda). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 13, 32p.
- Scott W.B., Tibbo S.N., 1968. Food and feeding habits of swordfish, *Xiphias gladius* in the Western North Atlantic. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 25(5); 903-919.
- Shindo S., Aoyama T., Yamashita H., Shojima Y., Kitajima T., 1971. Deep-sea Research for the trawl fishery at the continental slope in the East China Sea *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.*, 40.
- Shojima Y., 1970. Cephalopod larvae and eggs taken at surface in the Northern South China Sea. *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.*, 38.
- Squires H.J., 1957. Squid *Illex illecebrosus* (Lesueur) in the Newfoundland fishing area. *J. Fish. Res. Board Canada*, 14.
- Squires H.J., 1967. Growth and hypothetical age of the Newfoundland bait squid *Illex illecebrosus illecebrosus* *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 24, 1209-1217.
- Summers W.C., 1967. Winter distribution of *L. pealei* determined by exploratory trawling. *Biol. Bull.*, 133, № 2.
- Summers W.C., 1968. The growth and size distribution of current year class *Loligo pealei*. *Biol. Bull.*, 135, № 2, 366-377.
- Summers W.C., 1969. Winter population of *Loligo pealei* in the Mid-Atlantic Bight. *Biol. Bull.*, 137, № 1, 202-216.
- Summers W.C., 1971. Age and growth of *L. pealei*, a population study of the common Atlantic Coast squid. *Biol. Bull.*, 141, № 1, 189-201.
- Threlfall W., Lu C.C., Aldrich F.A., 1971. *Tentacularea coryphaenae* Bosc, 1802, from two species of ommastrephic squids. *The Journ. of Parasitol.*, 57, № 4, 926-927.
- Voss G.L., 1966. The pelagic mid-water fauna of the Eastern Tropical Atlantic with special reference to the Gulf of Guinea. *Proc. Symp. on oceanogr. and fishes resources to Trop. Atl.*, Abijan, 91-99.
- Voss G.L., 1967a. Some bathypelagic cephalopods from South African waters. *Ann. of the South Afr. Museum*, 50, (5), 61-88.
- Voss G.L., 1967b. The biology and bathymetric distribution of deep-sea cephalopods. *Stud. Trop. Oceanogr. Miami*, № 5, 511-535.

- Voss G.L., 1971a. The cephalopod resources of the Caribbean Sea and adjacent region. FAO Fish.Rep., 71, 2, 307-323.
- Voss G.L., 1971b. Cephalopods collected by the r/v John Elliott Pillsbury in the Gulf of Panama in 1967. Bull. Mar. Sci., 21, № 1, 1-34 ("РЖ Биол.", 1971, 12/203).
- Waller R., Wicklund R., 1968. Observations from a research submersible mating and spawning of the squid Doryteuthis plei. Bio Science, 18, № 2, 110-111.
- Young R.E., 1972. The systematics and areal distribution of pelagic cephalopods from seas off Southern California. Smithsonian Contr. to Zoology, 97.
- Anon. 1970. Bull. Stat. Pech. Mar., 55.
-

УДК 594

РАЗВЕДЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ ДВУХСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

И.А. Садыхова

Всесоюзный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии

ВВЕДЕНИЕ

Морские моллюски издавна использовались в пищу населением морских побережий. Их высокая пищевая ценность и относительная легкость добывания привели в настоящее время к тому, что естественные запасы наиболее ценных видов — устриц, мидий, гребешков местами полностью уничтожены или находятся под угрозой истощения.

В связи с этим в последние десятилетия значительно возрос интерес к разведению ряда морских животных — рыб и беспозвоночных. Среди беспозвоночных моллюски занимают по праву ведущее место. Благодаря малоподвижному образу жизни, легкой приспособляемости к условиям среды и высокой плодовитости моллюски являются чрезвычайно благоприятными объектами для искусственного выращивания. По способу питания практически все промысловые двустворчатые моллюски являются фильтраторами, и таким образом, проблемы кормления при культивировании не возникает.

Важным этапом, непременно предшествующим организа-

ции культурного хозяйства, является детальное изучение экологии и биологии объекта культивирования, и на этой основе разрабатывается техника разведения.

Степень изученности различных видов моллюсков в настоящее время далеко не одинакова. Накоплен огромный материал, касающийся различных аспектов жизнедеятельности и экологии устриц, мидий и гребешков.

В несколько меньшей степени изучены виды, промысел и разведение которых еще только стоит на очереди — такие, как мия, спизула, мерценария и т.д.

В последние годы в нашей стране проводится большая работа по организации хозяйств для разведения моллюсков. С этой точки зрения нам представляется целесообразным и интересным осветить последние достижения как в области изучения биологии промысловых видов, так и в области развития культурных хозяйств по выращиванию моллюсков.

УСТРИЦЫ

Биология промысловых видов

1. *Ostrea edulis* (L) (плоская устрица) распространена вдоль Атлантического побережья Европы, в Средиземном и Черном морях. Естественные банки разрушены; служит объектом культивирования во многих странах. В отличие от устриц рода *Crassostrea* устрицы рода *Ostrea* обитают в воде с полной соленостью — 35%.

Плоская устрица гермафродит, — особь функционирует попеременно как самец и самка. При нересте яйца попадают в паллиальную полость, сперма выметывается наружу. Согласно Martel (1970), проводившему свои наблюдения на атлантическом побережье Франции, начало нереста в Морбиане приходится на конец мая — при температуре воды 15–16°. Личинки в планктоне встречаются до сентября включительно. Нерест можно вызвать искусственно колебанием температуры в 2–4°. У молодых устриц (до двух лет) нерест начинается несколько раньше, чем у старых. Зародыши, полученные от молодых устриц, менее жизнеспособны. Количество зародышей увеличивается с возрастом: у молодых — 100 —

200 тысяч, у 3-4 летних — до 900 тыс. личинок. При этом, если особь функционирует сначала как самка, личинок будет значительно больше, чем если особь функционирует сначала как самец. Скорость гаметогенеза тесно связана с условиями питания — с количеством и видовым составом зоопланктона. Наблюдается также некоторая ритмичность нереста, связанная с приливно-отливными и лунными циклами.

Развитие личинки из яйца в среднем, занимает 8 дней. Личинка в начале пелагической жизни имеет 0,16 — 0,19 мм в диаметре. Через 8-12 дней, к моменту оседания размер личинки 0,24 — 0,29 мм. К этому времени на раковине намечена вершинка, сформировывается нога. У плавающей личинки нога направлена кверху. Осевшая личинка способна ползать в течение некоторого времени в поисках подходящего субстрата. При этом ползание может чередоваться с плаванием до тех пор, пока благоприятный субстрат не будет найден. После этого выделяется цементирующее вещество, и в течение 1-2 мин. происходит закрепление моллюска. Через 48 часов появляется первое кольцо роста. Размер укрепившейся особи через два дня после закрепления 0,35 мм, через 90 часов — 0,60 мм. Осаждение и закрепление личинок плоской устрицы на субстрат происходит в период "стоячей воды", в бухтах и экстуариях защищенных от ветра и волнения. Субстратом могут служить любые твердые (незаинтенсированные) предметы — камни, галька, бетон, железо, дерево, ракушка, веревки, пластмасса. В качестве искусственного субстрата на Бретонских устричных банках используют чаще всего створки устриц, гребешка, кардиума, черепицу, гальку.

Скорость роста *O. edulis* сильно варьирует в зависимости от условий жизни и способа ее выращивания в искусственных условиях.

Во Франции плоская устрица к 1 году достигает размеров 3,4 см; в 3 года — 6 см. В Испании, на грунте в возрасте 1 года размер устрицы — 6 см, к концу двух лет — 8 см (Iversen, 1968).

У берегов Англии к концу двух лет устрица вырастает до 3,5 см, к трем-четырем годам — до размеров 5-6 см.

Средняя продолжительность жизни плоской устрицы — 10-15 лет, но встречаются особи и 30-35 летние.

Morton (1971), изучая интенсивность питания *O. edulis*, отметил значительно большую дневную активность по сравнению с ночной. На суточный ритм питания накладывается ритмичность, связанная с приливо-отливным циклом. В прилив происходит потребление пищи, а процесс пищеварения несколько позже – во время отлива. Интересно, что ритм питания в опытных резервуарах соответствует таковому в естественной среде. В соответствии с колебанием уровня прилива происходит растворение и выделение кристаллического стебелька, благодаря чему в желудке сохраняется постоянное значение рН. Суточный и приливо-отливный ритмы жизнедеятельности суммируются в полулунный цикл с частотой в 14,8 дней.

Marhers (1972) наблюдал путь и прохождение меченых одноклеточных водорослей через равные промежутки времени (каждые 10 мин.). Через 10 минут после начала кормления водоросли входят во все основные и вторичные протоки пищеварительной системы. Тонко измельченные при внеклеточном пищеварении водоросли были абсорбированы щеткоподобными эпителиальными клетками протоков в вакуоли, которые опустились в нижние перегородки клетск. Большинство вакуолей содержит по крайней мере по одному амебодиту, основная функция которых – транслокация пищевого материала.

2. *Crassostrea angulata*, Gmelin – португальская устрица; обитает вдоль Южного побережья Европы, акклиматизирована во Франции.

Португальская устрица гермафродит с чередованием полов в течение жизни, оплодотворение наружное.

Dantec (1968) изучал гаметогенез и размножение португальской устрицы в бассейне реки Жиронда и в Аркашоне.

Уже у ювенильных особей сперматогонии развиваются раньше овогониев. Количество самцов значительно преобладает над числом самок двухлетних устриц и несколько выше у особей 3–4 лет. Регулярная биопсия, проведенная на партии живых устриц, дала возможность установить, что смена пола происходит обычно в конце лета – начале осени после полного освобождения гонад от половых продуктов. Оптимальные условия для успешного прохождения гаметогенеза в районе Аркашона – температура воды 10–18° и соленость 25% – 30‰, для нереста температура воды 18–22° и соленость 30% – 33‰.

При икрометании зрелые яйца попадают сначала в эпибранхиальную полость; края мантии в этот момент сближаются, образуя полость с небольшими отверстиями. Вымет на расстоянии нескольких сантиметров осуществляется сокращением аддуктора.

Продолжительность икрометания от нескольких минут до 1 часа, если оно прерывается небольшими интервалами.

У самцов сперма выбрасывается без участия мантии и аддуктора с током воды при дыхании. В естественных условиях половые продукты относятся движением воды на довольно большое расстояние, прежде чем опустятся на дно.

В бассейне Аркашона устрицы в мае-июне готовы к нересту. В Жиронде развитие более медленное. Лабораторные и полевые наблюдения показали, что устрицы, перенесенные из Жиронды в Аркашон, в несколько отличные условия среды, в течение определенного времени сохраняют половой цикл, характерный для своего прежнего местообитания.

Плодовитость *C. angulata* за один вымет 1-2 млн. яиц. Палагическая жизнь личинки продолжается около 3-х недель. Начальные размеры велигера 70-100 μ , перед осаджением размер личинок около 400 μ .

Наибольшая выживаемость личинок наблюдалась при температуре выше 22,5°.

Благоприятная соленость для развития личинок несколько ниже океанической. Так, при солености 28-32‰ выживаемость в полтора раза выше выживаемости при солености 32-34‰.

Осаждение наиболее интенсивно проходит на глубине нескольких метров. Для личинок характерен отрицательный фототаксис. Взрослые особи португальской устрицы заселяют несколько большие глубины по сравнению с плоской устрицей - первая из названных занимает зону фукусов, вторая - зону ламинарий. Личинки и молодь португальской устрицы, как показали эксперименты (His, 1968), отличаются высокой степенью эвригалинности и выносят соленость от 10‰ до 40‰. Молодь *O. edulis* погибает при солености 5‰ через 5-10 суток, а молодь *C. angulata* через 20-40 суток.

3. *Crassostrea virginica* Gmelin виргинская или восточная устрица распространена вдоль атлантичес-

кого побережья Северной Америки и в Мексиканском заливе от Флориды до Мексики. Завезена и акклиматизирована в Калифорнии.

Loosanoff (1966) указывает, что эта устрица может выносить очень сильное опреснение: если оптимальная соленость 10‰ – 28‰, то устрица способна расти, хотя и медленно, при солености ниже 7‰, и питаться при понижении солености до 5‰. Выносимый диапазон температуры также высок. Сезонные перепады температуры в Чезапикском заливе, где зимой мелководные банки промерзают, составляют более 30°; в Мексиканском заливе годовая температура изменяется от 10° (зимой) до 34° (летом).

В зимнее время устрицы, живущие на литорали, могут полностью замораживаться. Если они не потревожены, то весной они оттаивают и жизнедеятельность их возобновляется. Если, однако, такую особь встряхнуть или уронить, то она погибает.

Опыты с группами устриц из районов Лонг-Айленда, Виргиния, Южной Каролины, Нью Джерси и Флориды (Loosanoff, 1969) показали, что если устриц из наиболее холодного местобитания (Лонг Айленд) содержать при температуре 12°, то и после 68 суток у 65% особей сохраняется способность к активному размножению. В то же время устрицы из района Нью Джерси и более теплых имели гонады на зимней стадии даже после выдерживания их в течение 78 суток при этой температуре. Аналогичные результаты получены при содержании моллюсков при температуре 15° и 18°. Предполагается, что внутри группы *C. virginica* имеется физиологический полиморфизм.

У *C. virginica* чередование полов начинается после первого года. В течение первого сезона размножения молодые особи в основном функционируют как самцы. В течение второго года соотношение полов выравнивается (Loosanoff, 1966). Небольшое число особей (около 1% популяции) в течение жизни меняют свой пол несколько раз. Как показали эксперименты, за одно икротечение американская устрица около 8 см длиной может дать 100 млн. яиц, причем самка с большим количеством яиц нерестует чаще самки с меньшим количеством. Наблюдения за развитием зародышей из яиц, полученных от молодых устриц и от очень старых не выявили никаких качественных различий между ними.

Davis, Hillman (1970) изучали влияние повреждения раковины на пол устриц. При еженедельном надпиле створки в течение года, опытная партия содержала в два раза меньше самок, чем контрольная. По всей видимости, затраты энергии на восстановление разрушенного участка снижают энергетические возможности организма, в результате чего формируются мужские половые продукты, а не женские.

Период размножения на побережье Новой Англии продолжается в среднем, 2,5–3 месяца; во Флориде почти круглый год.

Размер оплодотворенного яйца колеблется от 45 μ до 62 μ в диаметре. В лабораторных условиях была достигнута 95% выживаемость зародышей и развитие велигера размером около 68 μ на 55 μ . При температуре воды 22°C личинка достигает размеров 75 μ на 67 μ за 48 часов. На этой стадии личинка начинает питаться. По достижении велигером размеров 85 μ на 80 μ пропорции раковинки личинки изменяются, она удлиняется, появляется вершинка. Осаждение личинок начинается в среднем на 16-й день после оплодотворения при размерах 275 μ – 315 μ , иногда даже при 355 μ . По достижении размеров около 200 μ личинки концентрируются в приповерхностной пленке воды, образуя скопления в виде маленьких "плотов". Наиболее благоприятная температура для развития личинок – 22 – 25°C.

Автор отмечает неблагоприятное воздействие на оплодотворенные яйца и личинок взвешенных частиц ила в морской воде. При концентрации 0,25 г/л илистых частиц, выживают только 73% яиц, при концентрации 0,5 г/л выживает только 31% яиц.

В лабораторных условиях было замечено выборочное массовое оседание личинок *C. virginica* на коллекторы, на которых находился осевший ранее спат в возрасте 24 часов или 2 месяцев (Hidu, 1969). Аналогичный эффект наблюдался в случаях, когда использовали вытяжку из личинок или белок взрослых устриц. Предполагается, что оседание происходит в ответ на выделение специфического "запаха", привлекающего личинок. Этим можно объяснить и тот факт, что на естественных банках в заливе Лонг Айленд массовое оседение из года в год отмечается в определенных участках непосредственно на створки взрослых устриц.

Осаждение личинок на субстрат, как показали наблюдения, происходит в ночное время, при полной темноте (Shaw et al., 1970). В эксперименте каждый дополнительный час света снижает интенсивность осаждения личинок примерно на 1/30 по сравнению с уровнем оседания в полной темноте. Смертность личинок находится в прямой зависимости от продолжительности светового периода.

Наблюдения за скоростью фильтрации *C. virginica* Лонт Айленд показали, что при снижении температуры с 7° до 1°С скорость фильтрации снижается, хотя и не прекращается полностью. С повышением температуры с 7° до 11° интенсивность фильтрации увеличивается быстро и при дальнейшем повышении температуры до 28° происходит медленное нарастание скорости. При достижении 33°С скорость фильтрации возрастает и достигает величины 15 литров в час. Выше 33° фильтрация замедляется и движение створок становится беспорядочным.

При благоприятных условиях питание устрицы происходит в течение 22 часов в сутки. Суточная ритмичность питания отмечена не была.

При определении методом Вальбура влияния различных факторов на интенсивность дыхания живых тканей устриц

C. virginica из района Ньюфундленд (Perca et al., 1971). Выяснилось, что если интенсивность дыхания жабер принять за 100%, то в этом случае интенсивность дыхания мантии составит 58,5%, а дыхание тканей мускула-аддуктора — 11,2%. Отмечено также, что дыхание мантийного края значительно более интенсивно по сравнению с утолщенной центральной частью, что связано с важной ролью мантийного края в процессе роста моллюска.

При повышении температуры интенсивность дыхания жаберной ткани постепенно повышается, однако уже после 28° интенсивность дыхания постепенно снижается. У мантийной и мускульной ткани максимальная интенсивность дыхания наблюдается при температуре 32°, после чего происходит резкое падение уровня газового обмена. В устрицах, собранных как летом, так и осенью, существует обратная корреляция между степенью "наполненности" устриц и интенсивностью дыхания мантий. При одинаковой температуре (20°) интенсивность дыхания мантий и жабер в летнее время были на 16% — 18% выше, чем в осеннее. Значительное снижение интенсивности дыхания приходится на период — с конца августа по начало сентября.

Скорость роста *C. virginica* варьирует в зависимости от района обитания. Так, в провинции Моритим (Канада) *C. virginica*, за 3–4 года достигает размеров 7,6 см (максимальные размеры – 38 см в возрасте 20–25 лет). У Лонг Айленда за 3 года устрица достигает размеров 7,6 см, а размеров 8 см – за 4 года. В Мексиканском заливе за 2 года *C. virginica* достигает размеров 8–9 см. На банках Лонг Айленда отмечены необычайно крупные особи длиной до 40 см, возраст которых по кольцам определен в 40 лет (Iversen, 1968).

4. *Crassostrea rizophorae*, Guilding, (мангровая устрица) распространена вдоль южного побережья Мексиканского залива, в Карибском море, вдоль берегов Венесуэлы, Панамы, Бразилии.

Этот вид обитает на корнях мангров в прибрежных лагунах с соленостью 2,9‰ – 36,5‰ (Squires, Riveros, 1971). Однако при солености ниже 5‰ условия для роста становятся неблагоприятными. В районе Санта Марта (Колумбия) раковины устриц на грунте за 5–7 месяцев достигают длины 6 см. При наличии достаточного жизненного пространства на корнях мангров раковина устриц может дорастать до 9 см. На другой субстрат мангровая устрица почти не прикрепляется; на камнях достигает всего лишь 4 см.

Икрометание происходит в течение всего года с максимумом в сезон дождей.

При биометрическом анализе мангровой устрицы размером 32–37 мм у берегов Кубы (Nicolic et al., 1968) выявляются три разновидности по форме раковины – треугольно-округлая (2,9%), треугольно-овальная (44,5%), удлинённая (40,7%). У устриц, прикрепленных к воздушным корням мангров и к веткам имеются также экологические изменения. Соотношение полов определено как 1:1. Икрометание у берегов Кубы наблюдается в течение всего года с максимумов в марте–мае и в октябре–ноябре. Дневной прирост у недавно осевшей молоди – 0,25 мм; у устриц размером более 30 мм – 0,12 мм.

Как показано в эксперименте, мангровая устрица отличается значительно меньшей выносливостью к голоданию и осушению по сравнению с *C. virginica* (Pora et al., 1969)

Если американские устрицы не погибают в естественных условиях при длительном осушении в течение нескольких месяцев, то у мангровой устрицы уже при двухнедельном осушении при температуре естественного обитания 20–22° смертность резко возрастает. Содержание гликогена в тканях при этом уменьшается на 40%, что свидетельствует о снижении уровня метаболизма в воздушной среде. Уровень метаболизма повышается с понижением температуры до 15° или при ежедневном погружении устриц в ванну с морской водой с повышенным содержанием кальция.

5. *Crassostrea gigas*, Thunberg, Тихоокеанская или японская устрица. Распространена у берегов Кореи, Японских о-вов, Приморья и на Южно-Курильском мелководье.

По данным Осума и Ханака (1966) у юго-восточного побережья Японии гаметогенез начинается в феврале-марте, а в мае-июне начинается нерест. Тихоокеанская устрица раздельполая. Пол чередуется в течение жизни. Пик икрометания приходится на июль-август. Плодовитость устрицы – 200 млн. яиц. Изредка бывает также осенний пик размножения.

Вымет искры происходит через короткие интервалы времени при температуре 20–25°. Массовый нерест неоднократно наблюдался во время ночного прилива. Через 48 часов после оплодотворения формируется велигер размером 70–80 мк. Через 10–12 дней при размерах около 300 мк личинка готова к прикреплению. Личинки в планктоне концентрируются в группы, которые рассеиваются и вновь собираются под воздействием ветра и течений. В районах с полной соленостью воды личинки держатся в приповерхностном слое, при некотором опреснении личинки концентрируются несколько глубже. Оптимальными условиями для прикрепления личинки является спокойная вода, минимальная мутность и темная неровная поверхность субстрата. Половой зрелости достигает на первом году жизни.

II. РАЗВЕДЕНИЕ УСТРИЦ

Франция. Культивируемые виды – *O. edulis*, *C. angulata*, *C. virginica*; в ограниченном количестве – *O. gigas*,

Основные районы культивирования расположены на Атлантическом побережье Франции – Аркашон и Маренна (May-Doussy, 1972).

Осаждение личинок устриц производится на коллекторы, представляющие собой гирлянды черепицы или раковин, покрытых слоем извести. Черепица, нанизанная на гальванизированный железный прут, опускается в известковую ванну, после чего сушится на солнце. Цель покрытия – обеспечить легкое отделение устрицы через несколько месяцев. В заливе Морбиан в июне-июле на воткнутые в грунт колья вешают до 40 млн. черепиц. На этих коллекторах молодь живет в течение 8–9 месяцев. Только 10% осевших личинок доживают до сроков сбора. Второй этап – выращивание в течение одного – двух лет в парках, осушаемых во время отлива участках с твердым грунтом, огороженных железной сеткой для защиты от хищников. Через год после пребывания в парке моллюска называются “18-месячными”. На второй год устриц переводят в другие парки. Третий этап – нагул животных в специальных (квадратных мелководных бассейнах – “клэрах” с высокой концентрацией диатомовых (в частности, зеленая навикула). Здесь устрицы находятся в течение 6 месяцев, и за это время удваивают свой вес. Для этой же цели в некоторых районах используют за решеченные ящики, пластиковые мешки с большими отверстиями, установленные на столы или рамы. И, наконец, заключительный этап – очистка устриц перед отправкой на продажу в бассейнах с чистой водой в течение нескольких дней.

В Средиземном море оба вида выращивают на четырехсторонних полках – коллекторах, к которым они прикрепляются быстрозатвердевающим цементом на каждой стороне на расстоянии 8–10 см.

Промысловых размеров (7–8 см) в Аркашоне *O. edulis* достигает за 3 года.

Португальская устрица меньше, чем плоская и дешевле ее, но растет быстрее и потому выгодна для разведения.

Продукция *O. edulis* составляет 320 фунтов мяса на 1 акр. в год *C. angulata* – 740 фунтов мяса на 1 акр. в год.

В 1968 г. с целью акклиматизации во Францию была ввезена японская устрица *C. gigas* (Comps, 1970).

Этот вид был успешно расселен в бассейне Маренн-Олерон, личинки устрицы наблюдались в устье р. Сефер в начале июля. В Маренне действует также установка для инкубирования личинок *O. gigas* S. Подросших устриц выращивают или доращивают так же как плоскую устрицу — над грунтом. Японская устрица оказала более высокую сопротивляемость к грибковым заболеваниям, которые явились причиной массовой гибели *C. angulata* в 1970 г. Она отличается более крупными размерами, быстрым ростом и устойчивостью к повышенной солености по сравнению с португальской устрицей.

Голландия и Бельгия. Культивируемый вид — *O. edulis*. Устрицы выращиваются на глубоких участках близ эстуариев рек на глубине 4–6 м, (Pinchot, 1970). Молодь собирают с естественных мест осадений или ввозят из Франции. В последние годы осуществляется искусственное выращивание личинок.

Приготовленные участки субстрата очищают от хищников и огораживают металлическими буями. Сбор устриц из сублиторали осуществляется драгой с судов типа тунцеловов, которые поднимают 5–6 тонн устриц в час. Промысловых размеров (70–80 см) устрица достигает за 3 года.

Испания. Культивируемые виды — *O. edulis*, *C. angulata*,

Основные естественные банки *C. angulata* сохранились в эстуариях рек Тажу, Годьяна и Гвадалквивир. *O. edulis* имеет в Испании прерывистый ареал — от р. Авейру (Северная Португалия) до французской границы, где в ряде районов в ограниченном количестве еще сохранились естественные промысловые банки (Andrew, 1968).

Для искусственного разведения, однако, молодь *O. edulis*, в основном завозят из Французской Бретани. Особенно большое значение приобретает выращивание устриц на плотках в эстуариях рек Ароса, Вито, Пон-тевердо. Годовая продукция в этих районах с 35 плотов — 8 млн. устриц. К каждому плоту прикреплены 1000 — 2000 нейлоновых веревок длиной до 8 м и диаметром 1 см.

Устрицы с средним размером 5–7 см прикрепляются к веревкам смесью цемента и песка в пропорции 1/2. Для затвердевания веревки с моллюсками выдерживают

на воздухе в течение 16–20 часов. На каждой веревке по 150 устриц, и, в среднем, продукция с плота составляет 200–240 тыс. устриц. Промысловых размеров – 80–85 мм при весе 85–100 г устрицы на плотках достигают уже через 10 месяцев.

Великобритания – культивируемые виды *O. edulis*, *C. gigas*.

В эстуариях реки Темзы, в Конвее, Эссекек для сбора спата *O. edulis* устанавливают коллекторы – раковины мидий, уложенные на дно на глубине до 2 м. Собранный спат переносят на глубину 3–5 м, отход молоди на банках составляет в среднем 30–40%. Средних рыночных размеров 5–6 см плоская устрица достигает за 4 года.

Для того, чтобы определить, как влияет плотность населения устриц на их рост и смертность, Sheldon (1968) провел наблюдения за одновозрастными популяциями (56 с мм, 62 мм, 76 мм) устриц при плотности 36 экз/м², 269 экз/м² и 478 экз/м² (во втором случае раковины устриц касаются друг друга). Было выяснено, что если линейный рост раковин между группами за 8 месяцев существенно не изменяется, то вес мяса отдельных индивидуумов значительно выше при обитании в более разреженных поселениях. При плотности поселения 269 экз/м² (эта плотность экономически наиболее выгодна) продукция мяса (в г на 1 м²) у устриц средних размеров выше, а смертность несколько ниже по сравнению с самыми крупными устрицами. Это дает автору основание считать, что если устриц не дорастивать до максимальных размеров 70 мм, а собирать несколько меньших, то при условии, что смертность в год составляет менее 15%, можно получить ежегодную продукцию до 900 кг сухого веса с 1 га.

В шотландских водах устрицы *O. edulis* растут хорошо, но в целом устричная промышленность страдает от недостатка спата (Mason, 1972). В настоящее время благодаря технике инкубирования личинок стало возможным производить искусственно до 100 тыс. двухлеток *O. edulis* для переноса их на близлежащие банки Лох Руана. Одновременно начато выращивание личинок японской устрицы *C. gigas* до размеров 1,5 – 2 см, которую затем перевозят пока еще на экспериментальные участки, где выращивают до промысловых размеров. Эта устрица, очевидно, очень перспективна, так как отличает-

ся быстрым ростом — если *O. edulis* достигает промысловых размеров (100 мм) за 4–6 лет, то *C. gigas* этих же размеров достигает за 1,5–2 года.

Норвегия. Культивируемый вид — *O. edulis*. Устриц выращивают в корзинах-садках, сплетенных из железной толстой проволоки или из прутьев (Shaw, 1965). В ячейку корзины вплетают более тонкие ветви. Корзины подвешиваются в фьордах на глубине 2–3 м. После икрометания устриц в корзинах личинки осаждаются на вплетенные ветви. Собранный таким образом спат частью выращивается в бассейнах, но в основном экспортируется. До рыночных размеров устрицы в подвешенном состоянии достигают за 2–3 года.

США. Культивируемые виды: *C. virginica*, *O. edulis* (Атлантический океан), *O. lurida*, *C. gigas*, (Тихий океан).

Основные районы выращивания *C. virginica* и *O. edulis* Чезапикский залив и на юг вдоль северного побережья Мексиканского залива. Район Чезапикского залива дает 50% всей продукции устриц США; Мексиканский залив (только *C. virginica*) — 30% всей продукции, (Iversen, 1968).

В общих чертах разведение заключается в сборе личинок на коллекторы, установленные на грунте или в подвешенном состоянии, затем спат переносится на подготовленные участки грунта. В качестве коллекторов используют раковины устриц и мидий; дно на участках уплотняется гравием, песком, ракушей. На илистом грунте укладывают жерди и все застилают полиэтиленовой пленкой толщиной 0,15 мм. Годовая продукция составляет на таких участках максимально 5 тонн на 1 га.

Ограниченно применяется выращивание устриц в искусственных заливчиках и бассейнах. В настоящее время постепенно осуществляется переход на выращивание в "подвешенном" состоянии как более выгодное — в лотках, укрепленных на плаву, на веревках. Подсчитано, например, что в Массачусетсе промысловых размеров 7,5 см устрицы достигают на грунте к 3–4 годам, а на веревках уже к концу двух лет. В водах Мексиканского залива (Миссисипи) устрица растет быстрее — промысловых размеров в 10 см она достигает на грунте за 2 года.

Для предотвращения полного истощения естественных устричных банок к ним добавляют створки раковин и на них переносят молодь из загрязненных районов с неблагоприятными условиями для роста (Gunter, 1971).

В заливе Тампа (Флорида) для сбора молоди выстав-
ляются небольшие цементные плиты-панели, поддерживае-
мые деревянными рамами (Finicane, Campbell, 1968).
В мае-августе, при температуре 26-28° плотность осе-
дания личинок колеблется от 84 до 450 экз./кв.м. Вы-
живаемость спата через 3 месяца составляет в среднем
96%. За первый месяц личинка дорастает до размеров
2-2,6 мм; еще через 2-3 месяца - до 10-17 мм. Об-
следование банок в районе Порт-Аркансас (Техас),
близ южной границы ареала *C. virginica* показало, что
из-за очень высоких летних температур район неприго-
ден для выращивания взрослых устриц, но круглосуточное
осаждение личинок и их быстрый рост позволяет сделать
эту территорию важным поставщиком молоди (Copeland,
Hoese, 1967).

В устричной промышленности Соединенных Штатов
помимо естественного сбора личинок уже ощущается
необходимость в получении дополнительного источника
пополнения молодь. В настоящее время в США экспери-
ментальное выращивание личинок уже перерастает в про-
мышленные масштабы (Menzel, 1971). Большое преиму-
щество инкубации личинок состоит в том, что миллион-
ное потомство может быть выращено от небольшого чис-
ла родительских пар. Для успешного выращивания необ-
ходимо использовать морскую воду, очищенную от веществ,
токсичных для личинок. Значительный эффект достига-
ется при добавлении к естественному зоопланктону (служа-
щему пищей устрицам) культур зоо- и фитопланктона.
Личинки *C. virginica* в промышленном масштабе вы-
ращиваются в аэрируемых конусообразных резервуарах
емкостью несколько тысяч литров с проточной водой.
Вместе с пищей в воду добавлялись антибиотики. Личин-
ка начинает питаться на второй день. Оптимальная тем-
пература для быстреего прохождения стадии метамор-
фоза 28°С. По мере роста личинок в культуру водорос-
лей вводят все более и более крупные компоненты. В по-
следнее время при промышленном выращивании разработан
способ получения неприкрепленных метаморфизированных
личинок, так называемых сид (seed). Такие личинки лег-
че перевозятся и из них в дальнейшем формируется устри-
ца с более правильной раковиной.

Зрелые половые продукты с помощью стимулирования
(перепад температуры) можно получать в течение круг-

лого года вытяжкой непосредственно из живого моллюска. Инкубирование позволяет осуществлять селекцию для закрепления тех или иных важных признаков – таких как быстрый личиночный рост и метаморфоз, устойчивость против заболеваний и т.д.

Основной район культивирования *O. lurida* и *C. gigas* по западному побережью США – штат Вашингтон. Спат *C. gigas* ввозится из Японии. Спат *O. lurida* (олимпийской устрицы) собирают с естественных банок, раскладывая на грунте пустые раковины (Iversen, 1968). Японскую устрицу выращивают на грунте в сублиторали на глубине до 10 м. Олимпийскую устрицу – на литорали в искусственных водоемах – рвах, канавах и т.д. Для нагула по достижении промысловых размеров моллюсков переносят на несколько месяцев на участки с сильным течением и с некоторым опреснением. Промысловых размеров (5 см) олимпийская устрица достигает к 5 годам. Японская устрица до рыночных размеров (10 см) дорастает за 2 года. Максимальные размеры *O. gigas* в районе культивирования – 30 см.

Канада. Объекты культивирования – *C. virginica* на восточном побережье, *O. lurida* и *C. gigas* на западном (Pinchot, 1970).

Разведение ведется в небольшом масштабе тем же способом, что и в США. Промысловых размеров (7–8 см) *C. virginica* достигает здесь за 5–7 лет.

Мексика. Культивируемый вид – *C. virginica*. Сбор личинок устриц осуществляется в начале лета на коллекторы, представляющие собой нанизанные по 50 штук створки моллюсков. Осью служит двухметровая гальванизированная проволока (Garsia, 1971). Эти гирлянды или висят над грунтом, поддерживаемые деревянными распорками, или лежат на каменистом грунте на огороженных участках. С наступлением осени молодь переносят на эстуарные участки, где промысловых размеров в 70 мм они достигают за 2 года. По данным Gunter (1971) в 1966 г. продукция пяти штатов Мексики составила 19,2 тыс. тонн устриц в раковине или около 1,3 тыс. тонн мяса.

Япония. Наиболее важный из культивируемых видов *C. gigas*. Помимо этого выращивают еще 6 видов, среди них – плоскую, португальскую, американскую устрицы.

Основные районы культивирования – прибрежный район Внутреннего моря, в основном префектура Хиросима, затем Мияги–Сидай, Тихоокеанское побережье и совсем к югу – Нагасаки. Второстепенные центры выращивания – близ Токио и Охотоморское побережье о-ва Хоккайдо. Японокая устрица имеет ряд физиологических рас, и особи из Мияги–Сидай по своим размерам, относительной скорости роста и величине смертности отличаются от особей из района Хиросимы (Tujiga, 1970).

В районе Мияги, где идет в основном сбор спата на экспорт и в районе Хиросимы, где выращивается готовая продукция, общая площадь, занятая под культивированием устрицы равняется 5 тыс. га. Оба района имеют изрезанную береговую линию, хорошо защищенную от ветра бухту. Зимой соленость достигает 33‰, летом, благодаря сезону дождей, она значительно понижается. Температура воды летом 26–28°. Глубина бухт в районе Мияги – 2–5 м, у Хиросимы – 10 м. Как указывает Marteil (1972), в качестве коллекторов в районах культивирования используют и раковины устриц (для получения личинок, идущих на экспорт), а также в большом количестве раковины гребешков. Раковины нанизывают на двухметровую гальванизированную проволоку по 100 гребешков или 80 устриц. Одна от другой раковины отделены бамбуковыми прокладками в 2 см. Массовое осажение начинается в конце августа – к этому времени выставляют коллекторы. Гирлянды ракушек или подвешивают к плотам, или складывают пополам и перекидывают через поперечные веревки, растянутые на кольях. При благоприятном осажении на одну сторону раковины гребешка осажается до 20 личинок. Личинки, осевшие по периферии раковины, ценятся больше, так как растут лучше. Коллекторы обычно расположены в придонных слоях, но не касаются грунта.

Для того, чтобы “закалить” молодь, в сентябре – октябре коллекторы с осевшими личинками переносят на сублитораль, где они осушаются в течение нескольких часов. Предварительно раковины очищают от обрастаний и перенизывают с промежутками в 5 см. На литорали гирлянды коллекторов обычно раскладывают на поперечных брусках или столах. Здесь моллюски остаются в течение всей зимы. За это время отход составляет около 80%, зато оставшаяся молодь хорошо переносит все операции

по упаковке и отправке на дальние расстояния. Выращивание устриц до товарного размера осуществляется исключительно в подвешенном состоянии. В районе Хиросимы коллекторы прикреплены к плотам. Бамбуковые или из кедрового дерева плоты размером 10×20 м закрепляют над грунтом и располагают параллельно друг другу на расстоянии 20 м. В районе Хиросимы устанавливают 10 тысяч плотов, в Мияги – 5 тысяч. К каждому плоту подвешивают 600 гирлянд из гальванизированной проволоки длиной 10–12 м. На гирлянды нанизаны заново раковины с молодью, расстояние между раковинами 20 см. Таким образом на гирлянде помещается до 40 раковин, несущих по 20 личинок устриц каждая.

В районе Мияги помимо плотов используют систему натянутых горизонтально друг против друга канатов или тросов, которые через каждые 3–5 м прикрепляются к буйкам. К горизонтальным нитям крепятся гирлянды коллекторов. Иногда створки гребешка с устрицами вплетают внутрь железных волокон проволоки. В случае, если "закаливание" устриц не производят, коллекторы для роста устанавливают через несколько недель после фиксации молоди – в сентябре – октябре. В этом случае рыночных размеров устрицы достигают через 7–8 месяцев в феврале–марте. Если же молодь выдерживают зиму на литорали, то коллекторы для роста устанавливают весной, и тогда устрицы поступают в продажу осенью или зимой. Замечено, что быстрее всего растут устрицы в пределах 8 м от поверхности. Поэтому периодически положение гирлянд меняют.

С одного плота получают в год 2–4 тонны мяса. На 1 га в год продукция составляет 40 тонн мяса или 240 тонн устриц с раковиной.

Австралия. Культивируемый вид – *C. commercialis* сиднейская скальная устрица.

Скальная устрица заселяет эстуарии и распространена от побережья восточной Виктории, в Ново-южном Уэльсе и в районе Квинсленда в сублиторали и на литорали (Malcolm, 1971).

Устриц выращивают на грунте и в толще воды. При выращивании на грунте готовят пригодный для осадения и роста субстрат. Если это ракушечные банки, то выкладывается твердое основание из ракушки, камней, песка и

веток. На нем располагается слой мертвой ракушки. Сюда приносят молодых устриц. Урожай собирают при отливе вручную. При подготовке каменистых банок цементные плиты или ставят вертикально в ил, или кладут горизонтально на деревянные опоры. Используется также песчанник и сланец. Этот метод более дешевый, но здесь труднее осуществлять перенос и очистку устриц.

В настоящее время оба эти метода постепенно вытесняются культивированием над дном. Мангровые прутья или выпиленные из других деревьев рейки устанавливаются на опорах вертикально. Путья и палки связаны обычно в пучки и обмазаны смолой. Через 6 месяцев после осаднения личинок пучки разнимают и рейки с устрицами устанавливают на расстоянии 20–25 см друг от друга. На рейках обычно очень большая плотность осаднения, но снимаются моллюски легко.

Для выращивания устриц высшего качества часть устриц, снятых с реек, выкладывают на лотки, имеющие решетчатое дно и разделенные на три секции. Лотки стоят на подставках типа полок. В лотках устрицы содержатся в течение 9 месяцев. Общее время, необходимое для достижения рыночных размеров – около 3 лет.

ГРЕБЕШКИ

1. Биология промысловых видов

1. *Pecten maximus* L. – распространен от Норвежского моря до берегов Франции. Вид заселяет в основном песчаные и илисто-песчаные грунты, образуя наибольшие скопления на глубине 20–40 м (Hardy, Smith, 1970).

Гребешок гермафродит. Половые продукты оранжевые (женские) и белые (мужские). У молодых особей яйца созревают быстрее сперматозоидов, у более старших возрастных групп разница в скорости ово- и сперматогенеза сначала исчезает, а затем мужские половые продукты созревают раньше. Размножение происходит весной и в конце лета при температуре $7,2^{\circ}$ – $13,5^{\circ}$. Сформировавшаяся личинка после непродолжительного плавания прикрепляется тонкими биусусными нитями к водо-

рослям. С водорослей молодой гребешок, имеющий еще хрупкую раковину, переходит на грунт в небольшие углубления и ямки.

Hartholl (1967), изучавший популяцию гребешка на песчаной банке Ирландского моря, отмечал, что обычно гребешки лежат таким образом, что в углублении помещается вся нижняя выпуклая створка. Верхняя ярко окрашенная находится вровень с грунтом или чуть ниже. Зарывшийся гребешок может лежать неподвижно в течение более 17 суток, а не зарывшийся – до 6 суток. Обычно перемена местообитания связана с нападением хищников – звезд, крабов. На глубине 5–8 м особи ориентированы таким образом, что приливно-отливные токи способствуют повышению фильтрации. Рост в Ирландских водах прекращается в декабре и возобновление его весной приводит к образованию на раковине четкого кольца. Наиболее быстрый рост отмечен в первые годы жизни. Если в среднем к 4-м годам моллюск достигает размеров в 11 см, то, в соответствии с кривой роста, построенной по кольцам, в возрасте 11–12 лет гребешок достигает предельных размеров 130–140 мм. Зрелыми гребешки становятся при размерах примерно 80 мм.

Основные районы промысла – Гебридские и Оркнейские о-ва, о-в Мэн у берегов Великобритании, и Бискайский залив – у берегов Франции. Промысловые размеры гребешка – 100 мм. Вес съедобных гребешков таких размеров – 32 грамма (мускул – 24, гонада 8). Добывают гребешки драгами в середине лета перед началом второго икрометания.

Специально проведенные наблюдения показали (Gruffyd, 1972), что при непрямом вылове смертность гребешков очень высока. Гребешковые и рыболовные драги сильно повреждают раковину гребешков непромысловых размеров, которые попадают в качестве прилова и выбрасываются за борт. Кроме того, часто ломаются раковины и особей, просто оказавшихся в поле действия драг. В аквариумах в одинаково благоприятных условиях гребешки с поврежденной раковиной гибли в 5–15 раз быстрее, чем с неповрежденной. Мечение в полевых условиях позволило установить, что если за год в среднем изымается 30% популяции банки у о-ва Мэн, то из остав-

шегося количества 40% особей рано или поздно гибнут от различных повреждений раковины.

2. Гребешок *Chlamys opercularis* (L) несколько мельче – максимальные размеры – 80 мм в высоту и почти столько же в диаметре. Добывают его в небольших количествах у берегов Ирландии и в Средиземном море вдоль побережья Франции. По данным Dudere Faurel (1968) в Средиземном море банки гребешка в районе Arg и Валр расположены на песчанистых грунтах на глубине 12–15 м.

Хламис лежит на менее выпуклой правой стороне. Левая, обращенная к свету, обычно окрашена ярче.

Мужские половые продукты, по наблюдениям указанных исследователей, у *C. opercularis*, созревают раньше женских и являются стимулятором для созревания женских. Размножение начинается в мае при повышении температуры воды до 17°. Наибольшая скорость роста с февраля до сентября. Зимой рост сильно замедляется. Хламис плохо выносит опреснение и при наступлении крайне неблагоприятных условий изредка даже наблюдается миграция на глубину всей популяции гребешковой банки.

Ловят гребешков с небольших моторных судов драгой в легкой металлической арматуре, длина кутовой части 2–4 м.

Изучая характер движения створок гребешка, (Thomas, Gryffyd, 1971) отметили три типа движения створок у непотревоженного гребешка: а) чередование медленной релаксации аддуктора и его мгновенное сокращение. Это нормальное движение, необходимое для поддержания тока воды, дыхания и питания; б) серия небольших "ступенчатых" сокращений, заканчивающаяся сильным захлопыванием створок); в) аритмия движения и учащенное движение створок – может быть вызвана сменой воды в аквариуме и т.д. Когда же к моллюску приближался предмет (рука, морская звезда), у гребешка наблюдается реакция "бегства" – это или плавание со скоростью 2–3 "выхлопа" в секунду или прыжки по грунту.

Плавание, очевидно, наиболее употребляемый способ бегства, так как в тех случаях, когда мантийный край раковины приходил в контакт с хищной морской звездой или с вытяжкой из нее, это реакция наблюдалась в 90% случаев.

Опыты по определению скорости передвижения гребешка проделали Moore Tгуeman (1971). Датчик, вмонтированный в мантийную полость, записывал давление, скорость выброса струи и угол выхлопа, определяемый с помощью киносъемки. Было отмечено, что при спокойном плавании гребешок движется вперед брюшной стороной и две струи воды направлены почти дорсально; при бегстве вперед направлена спинная сторона, направление струй вентриальное. Скорость "спокойного плавания" значительно больше — 30 см/сек, в то время как при "бегстве" всего 11 см/сек. Это кажущееся несоответствие, по мнению авторов, компенсируется тем, что при плавании дорсальной стороной вперед наиболее уязвимая для нападения брюшная сторона оказывается хорошо защищенной благодаря омывающему ее сильному потоку воды.

3. *Placoreeten magellanicus* (Gmelin) — распространен в Северо-Западной Атлантике и является объектом промысла в районе банки Джорджес, в заливе Кэй Код, у берегов Новой Шотландии. Значительные скопления этот крупный моллюск образует на глубине 50–70 м. В настоящее время в результате интенсивного промысла и слабого пополнения в 1969 г. запасы моллюска находятся под угрозой. С помощью подводного фотографирования основного участка скопления Caddy (1971) удалось показать, что в настоящее время основную массу популяции (65%) составляют особи размером 65–70 мм (трехгодовики).

Моллюски менее 50 мм составляют 25% популяции. При драгировании в уловах преобладают особи менее установленного ранее промыслового размера (100 мм), и чем больше улов, тем больший процент составляют молодые гребешки.

Половой зрелости на Джорджес банке *P. magellanicus* достигает при размерах 50 см в возрасте около 3 лет (Haynes, 1966). Созревание гонад вслед за стадией покоя начинается в ноябре и продолжается до марта. Икрометание происходит в течение лета с апреля по сентябрь. Биометрический анализ показывает значительные вариации в весе аддуктора в зависимости от степени зрелости моллюска и условий его обитания.

В большинстве своем особи *P. magellanicus* разнополые; при исследовании гонад гребешков в районе Нью-

фаундленда было отмечено только 1,3% гермафродитов. В гонадах гермафродитов доминируют женские половые клетки (Naidu, 1970).

Скорость роста гребешка подвержена сильной индивидуальной изменчивости, и кроме того, зависит от температуры среды обитания. (Merril et al. 1966) установили годичную цикличность образования колец на раковине и на лигаменте. В заливе Фанди рост гребешка может быть описан сигмоидной кривой – до 4-х лет происходит увеличение скорости роста, затем рост постепенно уменьшается, и кривая асимптотически приближается к размерам 150–160 мм – в возрасте 14–15 лет.

В районе Ньюфаундленда был исследован рост *P. magellanicus* в трех бухтах с разным температурным режимом. В районе, где даже в июле температура воды на глубине 10 м оставалась ниже 0°C половые продукты гребешков были незрелые, что свидетельствует о том, что этот район является стерильной зоной выселения гребешков. Размеров в 11 см гребешки, если судить по кольцам, достигают к 14–17 годам. В бухте, где летние температуры были выше 0°C половые продукты были на разной стадии зрелости. Размеров 11 см моллюски здесь достигают за 8–10 лет. В районе, где сентябрьские температуры достигали 6–10°C, гребешки до размеров 11 см дорастали в среднем за 7 лет.

В природных условиях и в аквариумах с проточной водой были сделаны интересные наблюдения за характером прикрепления молодых гребешков к грунту (Caddy, 1972). Взрослые гребешки размером 50–70 мм очень часто прикрепляются биссусом к гладкому фибергласовому днищу аквариума (через 40 дней опыта из 200 гребешков 17% прикрепились к гравиям, и 50% – к гладкому дну). Вообще же количество закрепляющихся гребешков равно 75% у ювенильных особей размером 2–5 мм, 30% у гребешков 50–70 мм и нулю у особей крупнее 100–120 мм. В течение шестидневного периода гребешки могут несколько раз отрываться и закрепляться. Соотношение между размером гребешка и количеством закрепленных особей в данной размерной группе в природе можно выразить уравнением: % закрепленных = $164,4 - 1,4x$, где x – среднее значение каждого размерного класса с классовым промежут-

ком в 10 мм. В аквариуме у гребешков 50–70 мм самый большой процент укрепившихся наблюдался в 3-й день. При этом уже на 2-й день наблюдалось открепление особей, закрепившихся в первый день. На 4-й день установилось равновесие между откреплением и закреплением при том, что 80% гребешков всегда находилось в прикрепленном состоянии.

Наблюдения показали, что у гребешков размером 50–70 мм при закреплении на гравии паллиальные щупальца, вытягиваясь вокруг биссусной выемки, прикасаются к гравии. Нога также в течение нескольких минут ощупывает субстрат, затем в течение 20 минут остается неподвижно вытянутой, и наконец втягивается обратно. В это время образуются гибкие нити биссуса, которые позже твердеют. При потере биссуса эти нити ломаются или у основания биссусной бороздки, или на самом конце.

Подводные наблюдения за передвижением гребешков в естественных условиях позволили определить, что скорость гребешков мельче 100 мм равняется 67 см/сек. Плавают гребешки на высоте 0,4 м от дна. Самое большое зафиксированное расстояние, проплываемое гребешком, без опускания на грунт – 4 м. Гребешков крупнее 100 мм стимулировать к плаванию значительно труднее, чем мелких (Caddy, 1968).

4. *Aquiprædon irradians* Lamarck, обитает на различных глубинах до 150 м вдоль восточного побережья Северной Америки от мыса Код до Мексиканского залива. Значительные скопления его имеются в Северной Каролине, Вирджинии, Флориде на глубине 10–15 м. Максимальные размеры 90–95 мм. Раковину гребешка отличает сильная радиальная складчатость; нижняя (правая) створка несколько более выпуклая по сравнению с верхней (левой). *A. irradians* малоподвижен; заселяет в основном защищенные поросшие травой участки в бухтах, заливах и эстуариях, где соленость почти постоянно несколько ниже океанической.

Развитие половых продуктов у *A. irradians* у побережья Сев. Каролины начинается в мае–июне; икрометание начинается в конце августа, но своего максимума достигает в сентябре–ноябре, когда температура воды опускается до 20–25° и постепенно затухает к январю, когда вода охлаждается до 10–22° (Sastri, 1966). В

50 мм. В зимнее время смертность в популяции резко возрастает. Процветающая популяция мидий на дамбе имеет сложную структуру и состоит из двойного слоя мидий (Nosomi, 1968).

При изучении гаметогенеза *M. edulis*, в заливе Аламитос (Калифорния) зрелые самцы обнаружены в течение всего года, а зрелые самки только с ноября по май. Как видно, на характер гаметогенез большое влияние оказывает температура воды (Moor, Reish, 1969).

Наблюдения в лаборатории и в естественных условиях за деятельностью сердца у обсыхающих мидий показали, что после 3-х часового пребывания на воздухе деятельность сердца замедляется на 50% (Helm, Trueman, 1967). Более продолжительное осушение приводит к почти полному подавлению сердечной деятельности. Однако, погружение в воду и возобновление дыхания приводит к быстрому возобновлению работы сердца.

Maheo (1970) наблюдал образование биссуса у *M. edulis* в лабораторных условиях. В момент закрепления мидии выделение биссусного вещества в дистальном углублении ноги происходит в то время, когда мидия ногой ощупывает субстрат, затем нога становится неподвижной, и в это время происходит формирование нитей. Закрепление моллюска на субстрате происходит в течение суток, но больше всего биссусных нитей образуется в течение первого часа. Механизм секреции биссусных волокон действует постоянно, и это обеспечивает прочность биссусных нитей. Количество нитей в пучке зависит от условий среды — в опыте с искусственно создаваемым волнением биссусный пучок был сформирован из 207 нитей, в спокойной воде — из 46 нитей.

Для изучения скорости кальцификации раковины *M. edulis* при различной температуре воды и солености Malone, Dodd (1967) добавляли в морскую воду радиоактивный кальций. Потребление ионов кальция и, следовательно, линейный рост моллюсков при постоянной солености $32 \pm 1\%$ происходит в пределах температуры $5 - 23,5^{\circ}$. Чем выше температура, тем больше скорость кальцификации. Ниже 5°C мидия остается с открытыми створками и продолжает фильтровать, но кальцификация практически не идет. Хотя при благоприятной температуре кальцификация идет непрерывно однако, она может периодически задерживаться при аккумуляции продуктов метаболизма в экстрапаллиальной жидкости. Особи, у кото-

рых в течение длительного промежутка времени створки были закрыты, отличались очень слабым процессом кальцификации раковины. В пределах увеличения диапазона солености с 12% до 34–36% скорость кальцификации у мидий возрастала.

3. *Mytilus californianus* Conrad – форма, эндемичная для западного побережья Северной Америки от Алеутских о-вов до Мексики.

Этот вид значительно крупнее *M. edulis*, и, достигает почти 20 см в длину в северных районах и около 13 см в южных.

Калифорнийская мидия растет практически весь год с некоторым замедлением скорости зимой из-за сильных штормов. За первый год *M. californianus* достигает более 50 мм в длину, к концу второго – 120 мм. Половой зрелости эта мидия достигает при размерах 70 мм. Размножается круглый год; максимальный вымет – ноябре – декабре.

M. californianus встречается обычно на открытых побережьях, в то время как *M. edulis* на побережье Калифорнии занимает закрытые участки бухт и заливов. В обрастаниях оба вида часто образуют общие поселения. Harger (1970a, 1970b) наблюдал рост чистых смешанных популяций этих видов в цилиндрических садках, прикрепленных к пирсу в литоральной зоне. Было показано, что на нижних горизонтах литорали молодые особи *M. edulis* в течение первого года растут несколько быстрее *M. californianus*. В верхнем горизонте соотношение обратное.

В районах со слабым течением популяция *M. edulis* растет быстрее популяции *M. californianus*. Рост мидий в чистых популяциях обоих видов замедляется в верхних горизонтах литорали, но у молодых особей *M. edulis* это замедление выражено значительно сильнее, чем у *M. californianus*. В смешанных популяциях у побережья Южной Калифорнии численность *M. edulis* значительно ниже и моллюски имеют размеры всего 2–4 мм. Чистые друзы калифорнийской мидии более устойчивы против действия штормов и заиления, чем друзы с примесью *M. edulis*.

Для определения влияния суточного изменения освещенности на дневной прирост *M. californianus* *M. edulis* проделана серия опытов с радиоизотопами кальция и строн-

люска - 90 мм. Определенная по кольцам роста продолжительность жизни аляскинских гребешков равняется 15 и даже 25 годам (Haynes Hitz, 1971).

6. *Patinopicten yessoensis* (fay) распространен у берегов Приморья (от п-ва Корея до бухты Тетюхе), у Южного Сахалина и Курильских островов, у Японских островов.

По данным Голикова и Скарлато (1967, 1971) в заливе Петра Великого гребешок обитает на глубине от 5 до 80 м, в заливе Посыет - на глубине 1,5-15 м на разных грунтах, кроме подвижных песков и жидких илов. Половой зрелости достигает на третьем году жизни при размерах 90 мм в длину. Плодовитость самки в среднем равна 20-25 млн. яиц. Нерест гребешка проходит в июне-июле. Размерное распределение гребешка связано с разнесением течением его личинок. Гребешки крупнее 140 мм встречаются только на глубине 10-26 м, в то время как молодые гребешки обитают на глубине от 0,5 до 48 м. В некоторых случаях могут наблюдаться массовые миграции гребешка, вызванные изменением условий обитания (внезапное опреснение или заиливание). На Дальнем Востоке промысловые скопления гребешка имеются в районе Курило-Сахалинского бассейна на глубине 7-8-25 м. Нерест гребешка проходит при температуре 8-10°, в заливе Анива нерестовый период приходится на конец июля - начало августа, в Южно-Курильском проливе - с первой половины июня до середины июля. Половой зрелости в этом районе они достигают на 4 году при размерах 9-11 см (Скалкин, 1966).

Приморский гребешок раздельнополый. У зрелых самок гонады ярко оранжевые, у самцов - кремовые. На озере Сарома (Хоккайдо) икрометание гребешка достигает максимума в мае. Отношение веса гонады к весу тела после икрометания резко уменьшается в июле и затем постепенно нарастает. Минимальные встреченные размеры зрелых особей - 32 мм. Рассчитав плодовитость гребешка из объема икринки и объема гонады, автор приходит к заключению, что плодовитость гребешка в возрасте 2 лет составляет 100 млн., а в возрасте 5-6 лет - 170 млн. икринок (Takuya, Akio, 1967).

Kuniyoshi (1972) выделяет 4 стадии развития личинки *P. yessoensis* по степени развития верхушки.

На стадии продиссоконха размеры личинок $107,1 \pm 6,4 \mu$ в длину и $82,3 \pm 5,6 \mu$ и высоту. Форма продиссоконха почти симметричная. Согласно данным Ямамото (1966) *P. yessoensis*, обитающий в заливе Мучу (северное побережье о-ва Хонсю) нерестится с конца марта по середину мая. Через четверо суток после оплодотворения формируется трохофора, через 5–6 суток – велигер. Через 15–20 дней после оплодотворения сформировывается диссоконх размером 120 м. Через 40 суток личинка достигает в среднем размеров 350μ и готова к осадению.

В некоторых случаях (при отсутствии благоприятных условий) личинка остается в планктоне, пока не достигнет размеров 400–500 μ . Личиночная стадия проходит в заливе Мучу при температуре 10° , оптимальная соленость – 32% – 37%. Автор считает, что осадению личинок способствуют циркуляционные течения, небольшие водовороты. Осаждение личинок начинается в июне–июле. Личинка прикрепляется к субстрату правой створкой с помощью биссуса. Прикрепленный образ жизни длится от 40 до 60 дней. В это же время молодой гребешок довольно часто отрывает биссус и перемещается по субстрату. Достигнув размеров 6–10 мм, гребешки переходят к придонному свободному образу жизни.

К концу первого года гребешок достигает размеров 50–60 мм, к концу второго – 100 мм. После третьего года скорость линейного роста заметно снижается, и размеров 160 мм гребешок достигает лишь к 8–10 годам.

Период, когда гребешок переходит к донному образу жизни, характеризуется самой высокой смертностью: отход молоди составляет 85–90%. Причины такой массовой гибели не совсем ясны. Ямамото (1966) предполагает, что причиной этому служат частые попадания молоди в неблагоприятные условия на грунте – повышенная температура (выше 20°) на мелководье, мутность морской воды у дна. При определении суточного количества фильтруемой воды было получено, что наибольшая скорость фильтрации у гребешков разных размеров наблюдается ночью, между 20 часами и 3 часами ночи, наименьшая – с 7 часов до 14 часов.

II. Культивирование гребешков

В настоящее время разведение гребешков в промышленном масштабе ведется только в Японии. Сбор личинок гребешков на коллекторы производят аналогично тому, как собирают личинок устриц. Обилие личинок приурочено обычно, к мелководным районам с хорошей циркуляцией воды, но защищенных от приливно-отливных течений и сильного ветра. В Японии оптимальные условия для сбора личинок имеются, в частности в заливе Сарома, отделенном от моря дамбой. Собранная здесь молодь рассылается в хозяйства всей страны (Ямамото, 1966).

В заливе Сарома наибольшее осажение молоди происходит на глубине 0,6 см – 1,0 м от поверхности. Коллекторы – нанизанные на проволоку створки гребешков (выпуклыми поверхностями друг к другу) подвешиваются к плотам. Один плот обычно несет 350 нитей, на каждую из которых нанизаны по 80 створок. На одну такую нить осаждается до 30000 личинок. Продукция одного плота в хорошие годы – более 4 млн. личинок, в неурожайные – не более 1 млн. личинок. На коллекторах, выставленных в июне, уже в июле наблюдались личинки с окрашенной раковиной 2,0 мм длиной; в августе размер молоди около 10 мм. Если гребешки выращиваются поблизости от мест сбора, то в эти районы молодь переносят на коллекторах, и при размерах 15–20 мм перемещают на дно. Взрослых гребешков собирают драгами или вручную (Охаро, 1971).

Для длительной транспортировке молодь раскладывают в деревянные ящики с двойными стенками. Внутри вставляются решетчатые лотки с гребешками. Между стенками ящичков насыпают лед. Температура внутри ящичков для перевозки молоди должна быть около 10°. Молодь, собранная в Сарома, рассылается, в частности, в ряд хозяйств, расположенных по западному и южному побережью о-ва Хоккайдо. Перенесенная молодь (размером около 100 мм) выращивается в корзинах или решетчатых ящиках, подвешенных ярусами на расстоянии 33 – 35 м от берега. Заложенные в ноябре при размерах 25 мм, гребешки к июню достигают 55 – 60 мм, и к следующему лету – достигают рыночных размеров 105 мм. За первое лето сортировку молоди производят дважды. В период второй зимы у гребешков наблюда-

ется довольно высокая смертность — до 70%. Полагают, что причиной этому служит недостаток питания в зимнее время, а также шторма.

Большое внимание в Японии уделяется вопросам инкубации личинок гребешков. Значительный интерес в этом направлении представляют экспериментальные работы Ямамото (1966). Для того, чтобы стимулировать нерест в лаборатории, самцы и самки с хорошо развитыми гонадами содержались в течение 6 часов при температуре $4-9^{\circ}$ и затем пересаживались в аквариум с температурой $9,5-13,0^{\circ}\text{C}$. Через несколько часов происходит икрометание. При этом створки интенсивно закрываются и открываются, икра извергается из отверстия возле ушка или с брюшной стороны. Икрометание порционное; в редких случаях наблюдалось до 10 раз. Процент оплодотворения при искусственном стимулировании выше, чем при естественном и составляет 50–70%.

Развивающихся зародышей помещали в бетонный резервуар с фильтрованной морской водой площадью 2×3 м и глубиной 1,3 м. с плотностью поселения личинок 2–5 экземпляров на 10 мл. морской воды. В бассейны добавлялся корм-культуры мелких одноклеточных водорослей в количестве 10000 клеток на 1 мл воды. Через 3 месяца личинки достигли размера 20–25 мм.

МИДИИ

1. Биология промысловых видов

1. *Mytilus edulis* L. широко распространенный в северном полушарии амфибореальный вид.

2. *Mytilus galloprovincialis* Lamarck обитает в Средиземном море, вдоль атлантического побережья Франции; найдена также в Англии и Германии.

Морфологически оба вида близки между собой. Детальный морфологический и физиологический анализ сходства и различия этих видов дали Seed (1971), Seed, Fewis (1969). В относительно закрытых мелких бухтах и эстуариях на юго-западном побережье Англии раковины *M. galloprovincialis* хорошо отличаются от *M. edulis* по следующим морфологическим признакам. У первой: передний край раковины образует более ярко выраженные верхушки, которые слегка отогнуты книзу; раковина выше.

и спинная сторона более округлая; мантийный край темного пурпурно-фиолетового цвета, (в отличие от желто-коричневого цвета у *M. edulis*). Эти признаки, однако, хорошо различимые на мелководье, теряют свое значение в районах с большими приливами, при высокой плотности популяции мидий и индивидуальными различиями в росте. Несколько более точными показателями видового различия служат данные по размножению. Наблюдения показали, что взятые из одного района (бассейн Аркашон, Франция) оба вида имеют несколько различную продолжительность нерестового периода. У *M. galloprovincialis* икрометание начинается в сентябре, затем тормозится из-за низких температур и возобновляется только в конце марта, продолжаясь до июля. У *M. edulis* эмиссия половых продуктов в этом районе идет в течение года с максимумом в апреле-мае. На юго-западном побережье Англии период размножения *M. galloprovincialis* сдвинут на два-три месяца (июль-август) по сравнению с *M. edulis* (май-июнь). Межвидовое скрещивание, наблюдавшееся в лаборатории, в естественных условиях данного района, таким образом, происходит крайне редко. В лабораторных условиях молодые особи *M. edulis* (средний размер 1,75 см) росли в 4 раза быстрее по сравнению с *M. galloprovincialis*. Средиземноморская мидия меньше страдает от краба *Pinnotheres pisum* по сравнению с *M. edulis*. Биометрический анализ больших выборок мидий из различных районов Адриатического моря также показал, что по соотношению длины и высоты, соотношению мягких и твердых частей моллюска *M. galloprovincialis* с высокой степенью достоверности отличаются от *M. edulis* (Hirs, Brenko, 1968).

Оба эти вида имеют, однако одинаковое число хромосом (Lubet, 1968) и способны к образованию межвидовых гибридов, что говорит об их большой систематической близости.

Мидии предпочитают твердый субстрат и хорошо перемешиваемые зоны, но заселяют также спокойные защищенные бухты. Поселение мидий на стыке течений ведет со временем к некоторому замедлению тока воды и выпадению осадков; частицы попадая в биссусные нити, обволакиваются слизью и составляют ил. Мидиевые илы, погрывая постепенно живых мидий, составляют иногда значительную толщину.

Профильтровывая в час около 3 л воды, мидии обладают избирательной способностью. *M. edulis* размером 45–55 мм задерживают все частицы размером 7,23 – 8,20 μ ; 80% от этого количества составляют частицы крупнее 2 μ , в то время как частицы меньшей 2 μ практически не усваиваются (Ola, 1972). Сортировка частиц производится ресничным эпителием желудка. Неусвоенные частицы выбрасываются в виде псевдофекалий. Путь удаления частиц детрита из мантийной полости и удаление псевдофекалий проходит по внутренней стенке входного сифона и направлен против тока воды (Kaissling, 1967). Под микроскопом путь частицы к краю сифона виден как светлая дорожка постоянной длины (1 мм) и по ширине равной ширине частицы. Частица при этом находится посередине светлого отрезка. Перемещение частицы и светлого отрезка по внутренней стенке сифона происходит с одинаковой скоростью.

Фильтрация является непрерывным, но регулируемым процессом. Кишечные ганглии усиливают фильтрацию, мозговые – задерживают ее. Помимо этого, нервная система контролирует многочисленные факторы, воздействующие на процесс фильтрации, избирательную способность, координацию ресничного тракта, раскрытие створок и т.д. Интенсивность фильтрации зависит также от возраста – мелкие мидии фильтруют более интенсивно по сравнению с крупными (Lubet, 1969). Биология *M. edulis* у берегов Англии и изменчивость формы ее раковины в зависимости от условий обитания изучались Seed (1968, 1969а, 1969б). Характер поселения мидий определяется топографией берега, распространение вверх в супралитораль ограничена физическими факторами, нижняя граница распространения в сублиторали лимитируется хищниками. Для популяций на скалистом грунте (особенно для литоральных скал) характерно большое количество молодежи; на мягких грунтах присутствуют в основном взрослые формы. На нижней границе ареала возраст особей в популяции рядко превышает 3 года. У верхней границы обитания смертность самая низкая, здесь встречаются особи 17–20 лет. Летом и весной смертность в сублиторали значительно повышается по сравнению с зимним периодом из-за обилия хищников. Скорость роста мидий очень сильно варьирует в зависимости от условий обитания. На литорали она значительно ниже, чем в сублиторали.

Чем медленнее рост, тем больше индивидуальная изменчивость в скорости роста. Наиболее интенсивный рост наблюдается с апреля по сентябрь, причем основная масса вещества раковины нового слоя образуется уже в апреле-мае. Икрометание у мидий со скалистых фаций открытого берега наблюдается в течение всей весны и лета, но встречались и круглогодично нерестующие особи. Половая зрелость наступает на первом году жизни. Личинки держатся в планктоне в течение 3-4 недель. Молодь размером 1-2 мм обитает обычно на водорослях. Более взрослые, благодаря пигментам, перебираются на неровные поверхности скал. Максимальная миграция на скалы начинается через 8-10 дней после икрометания. Как показали наблюдения по мере роста моллюска происходит изменение пропорций тела - мидия становится шире и относительно ниже; меняется также и форма раковины. У старых особей нарастание раковины за счет увеличения количества линий роста в области лигамента часто приводит к расщеплению передней части лигамента, в результате чего верхушки раздвигаются. Максимальное линейное увеличение нового слоя раковины у старых моллюсков происходит не по заднему краю раковины, а по задне-вентральному, в результате чего задне-брюшной край загибается, и мидия приобретает характерную полукруглую форму. Возрастное замедление линейного роста не ведет за собой уменьшение интенсивности отложения перламутрового слоя. Таким образом, с возрастом раковина становится толще, ее внутренний объем уменьшается. У очень старых особей мантийный край загибается, и нарастание новых слоев раковины идет почти перпендикулярно к поверхности всей раковины.

Theisen (1968) рассчитал кривую роста *M. edulis* пользуясь уравнением роста Берталанффи. На осушенных банках вдоль юго-западного побережья Дании мидия достигает размеров 50 мм к двум годам, 70 мм к 4-5 годам. Отмечено также, что в опресненных районах раковины мидий мельче, легче и несколько уже по сравнению с мидиями их районов с полной соленостью.

Lubet (1969) изучал биологию и рост мидий в Бретани и в Средиземном море. Оптимальная соленость для жизнедеятельности *M. edulis* - 25‰ - 29‰, для *M. galloprovincialis* 30‰ - 35‰. Мидии раздельнополы, редко гермафродиты. В Адриатическом море у

M. galloprovincialis наблюдается 5–6 выметов, наиболее интенсивные – весной и осенью. В проливе Ла-Манш массовый вымет *M. edulis* происходит в марте–апреле, но начинается уже с февраля и продолжается до осени. У берегов Голландии и Дании нерест наблюдается только весной.

Размер осаждающихся личиной колеблется от 0,25 – 0,30 до 1,0 мм. Через несколько месяцев происходит миграция молоди на субстрат, предпочтителен нитчатый субстрат; при расселении молодь передвигается иногда на значительные расстояния. Рост мидий в различных географических областях сильно варьирует. В бухте Вито (Испания) мидия достигает размеров 7–8 см за 12–15 месяцев; в Тулоне: размеров 6–7 см за 12–15 месяцев; в Голландии этих же размеров мидия достигает за 24 месяцев (Lubet, 1969). Помимо годовых колец, образованных в результате зимней задержки в росте, у мидий имеются тонкие концентрические кольца – бо-роздки, соответствующие полумесячному периоду и характерные для животных, обитающих в районах с высокими приливами. Далее, у литоральных и сублиторальных мидий отмечены тонкие кольца, соответствующие полусуточным интервалам. *Mytilus galloprovincialis* в заливе Вито размножается в течение 9 месяцев в году, с максимальным нерестом в феврале–мае (Andrew, 1968). Замечено два пика осаждения – в мае и в октябре. Молодь весеннего осаждения в основном осаждается на веревки коллекторов, осенью – на прибрежные скалы и волнорезы. Молодь осеннего нереста растет быстрее молоди, осевшей весной. У мидий, выращенной на коллекторах, вес мяса составляет 50% от общего веса, вес раковины 25%, и 25% приходится на межстворчатую жидкость.

Для *M. edulis* и ее форм в Магеллановом проливе указаны следующие весовые соотношения: вес мяса 31,4%, вес створок – 39,7%, вес межстворчатой жидкости – 28,8% (Loner, Spinelli, 1969). Химический анализ вареного мяса показал, что 82% приходится на воду и 17,35% – на сухое вещество, в котором белки составляют 13,75%, жировое вещество – 2,42%, зола – 1,14%. Наблюдения над поселениями сеголеток *M. edulis* на дамбах на побережье Сума (Япония) показали, что время наиболее интенсивного осаждения личинок – апрель – июль. За год с момента осаждения мидия вырастает до

50 мм. В зимнее время смертность в популяции резко возрастает. Процветающая популяция мидий на дамбе имеет сложную структуру и состоит из двойного слоя мидий (Nosomi, 1968).

При изучении гаметогенеза *M. edulis*, в заливе Аламитос (Калифорния) зрелые самцы обнаружены в течение всего года, а зрелые самки только с ноября по май. Как видно, на характер гаметогенез большое влияние оказывает температура воды (Moog, Reish, 1969).

Наблюдения в лаборатории и в естественных условиях за деятельностью сердца у обсыхающих мидий показали, что после 3-х часового пребывания на воздухе деятельность сердца замедляется на 50% (Helm, Trueman, 1967). Более продолжительное осушение приводит к почти полному подавлению сердечной деятельности. Однако, погружение в воду и возобновление дыхания приводит к быстрому возобновлению работы сердца.

Maheo (1970) наблюдал образование биссуса у *M. edulis* в лабораторных условиях. В момент закрепления мидии выделение биссусного вещества в дистальном углублении ноги происходит в то время, когда мидия ногой ощупывает субстрат, затем нога становится неподвижной, и в это время происходит формирование нитей. Закрепление моллюска на субстрате происходит в течение суток, но больше всего биссусных нитей образуется в течение первого часа. Механизм секреции биссусных волокон действует постоянно, и это обеспечивает прочность биссусных нитей. Количество нитей в пучке зависит от условий среды — в опыте с искусственно создаваемым волнением биссусный пучок был сформирован из 207 нитей, в спокойной воде — из 46 нитей.

Для изучения скорости кальцификации раковины *M. edulis* при различной температуре воды и солености Malone, Dodd (1967) добавляли в морскую воду радиоактивный кальций. Потребление ионов кальция и, следовательно, линейный рост моллюсков при постоянной солености $32 \pm 1\%$ происходит в пределах температуры $5 - 23,5^{\circ}$. Чем выше температура, тем больше скорость кальцификации. Ниже 5°C мидия остается с открытыми створками и продолжает фильтровать, но кальцификация практически не идет. Хотя при благоприятной температуре кальцификация идет непрерывно однако, она может периодически задерживаться при аккумуляции продуктов метаболизма в экстрапаллиальной жидкости. Особи, у кото-

рых в течение длительного промежутка времени створки были закрыты, отличались очень слабым процессом кальцификации раковины. В пределах увеличения диапазона солености с 12% до 34–36% скорость кальцификации у мидий возрастала.

3. *Mytilus californianus* Conrad – форма, эндемичная для западного побережья Северной Америки от Алеутских о-вов до Мексики.

Этот вид значительно крупнее *M. edulis*, и, достигает почти 20 см в длину в северных районах и около 13 см в южных.

Калифорнийская мидия растет практически весь год с некоторым замедлением скорости зимой из-за сильных штормов. За первый год *M. californianus* достигает более 50 мм в длину, к концу второго – 120 мм. Половой зрелости эта мидия достигает при размерах 70 мм. Размножается круглый год; максимальный вымет – ноябре – декабре.

M. californianus встречается обычно на открытых побережьях, в то время как *M. edulis* на побережье Калифорнии занимает закрытые участки бухт и заливов. В обрастаниях оба вида часто образуют общие поселения. Harger (1970a, 1970b) наблюдал рост чистых смешанных популяций этих видов в цилиндрических садках, прикрепленных к пирсу в литоральной зоне. Было показано, что на нижних горизонтах литорали молодые особи *M. edulis* в течение первого года растут несколько быстрее *M. californianus*. В верхнем горизонте соотношение обратное.

В районах со слабым течением популяция *M. edulis* растет быстрее популяции *M. californianus*. Рост мидий в чистых популяциях обоих видов замедляется в верхних горизонтах литорали, но у молодых особей *M. edulis* это замедление выражено значительно сильнее, чем у *M. californianus*. В смешанных популяциях у побережья Южной Калифорнии численность *M. edulis* значительно ниже и моллюски имеют размеры всего 2–4 мм. Чистые друзы калифорнийской мидии более устойчивы против действия штормов и заиления, чем друзы с примесью *M. edulis*.

Для определения влияния суточного изменения освещенности на дневной прирост *M. californianus* *M. edulis* проделана серия опытов с радиоизотопами кальция и строн-

ция (Dodd, 1969). Выяснилось, что при общей сильной вариабельности в скорости роста количество Ca^{45} , потребленное в дневное и ночное время, достоверно не отличалось. При свете, однако, степень индивидуального варьирования скорости роста значительно большая, чем в темноте.

Таким образом, по мнению автора, освещенность не является действенным фактором, определяющим суточную периодичность роста у двусторчатых моллюсков.

4. *Crenomytilus grayanus* (Dunker)' обитает у берегов Южного Приморья, Сахалина и в Японском море. Крупный моллюск, достигающий 180 мм и более, заселяет глубины от 1 до 60 м на различных грунтах. Мидии с каменистых грунтов морфологически отличаются от особей с илистых грунтов — раковина их толще и шире, периостракум коричневатый, перламутровый слой выражен хорошо.

C. grayanus (мидия Грайана) живет только в сублиторали, ее поселения имеют вид компактных группировок — друз, которые на крупно каменистом грунте расположены на некотором расстоянии друг от друга.

Мидии Грайана обладают крепкими биссусными нитями; помимо того, особи в друзе связаны между собой выростами периостракума раковины. В отличие от молодежи *M. edulis*, которая обычно располагается в верхнем слое мидиевой банки и для которой попадание в глубь мидиевых поселений грозит гибелью, молодежь *C. grayanus* после оседания перемещается в середину друзы и закрепляется у основания биссусных нитей более взрослых особей. Такое положение молодежи, очевидно, защищает ее от хищников и воздействия неблагоприятных факторов среды. Мидии раздельнополые, у молодых самцов мантия желтовато-белого цвета, у молодых самок — оранжево-красная. У старых крупных мидий цвет мантии и самцов и самок становится ярко оранжевым или красным. Среди просмотренных 120 экземпляров 6 особей оказались гермафродитами. Нерест *C. grayanus* в заливе Петра Великого начинается в конце апреля-мае. Осаждение молодежи отмечается в течение всего лета с небольшими пиками в конце июля и в сентябре. Как показали наблюдения, личинки мидии Грайана, в отличие от личинок *M. edulis*, не осаждаются в толще воды на коллекторы, так-

же как и на буи в приповерхностном слое, а только на грунт (Садыхова, 1970б). Половой зрелости мидии Грэйана достигают при размерах 50–60 мм и возрасте примерно 5–6 лет. *C. grayanus* отличается медленным ростом. Данные, полученные по годовому приросту мидий в подводных садках и рассчитанная на основании этих данных кривая роста (Садыхова, 1971) позволили считать, что промысловых размеров 100 мм мидии достигают к 9–10 годам, размеров 140 мм в среднем – к 25 годам.

В заливе Петра Великого в районе о-ва Путятин преобладают особи размером 120–140 мм, средний возраст которых равен 15–25 годам. По мере роста моллюска меняется пропорция его тела, соотношение твердых и мягких частей (Садыхова, 1970а). Молодые особи имеют более высокий спинной край по сравнению со старыми крупными особями. С линейным ростом происходит быстрое увеличение общего веса животного за счет утолщения раковины. Сопоставление температурных показателей, полученных изотопным анализом кальцита из узких и широких колец роста и сезонных колебаний температуры в заливе Петра Великого позволили определить, что здесь наиболее благоприятными для роста *C. grayanus* является температура 8–20°; ниже 3°С линейный рост раковины прекращается. Продолжительность периода линейного роста мидии в заливе Петра Великого равна, таким образом, 5–5,5 месяцам – с конца апреля по октябрь.

II. Разведение мидий

Культивируемые виды – *M. edulis* и *M. galloprovincialis*

Испания. В Испании широко применяется наиболее эффективный в практике искусственного разведения метод выращивания мидий в толще воды, на коллекторах, прикрепленных к плотам (Andrew, 1968). Центр разведения – юго-западное побережье – Галисия и в, частности, устье реки Виго. Плоты, состоящие из деревянной решетки и системы поплавков из дерева, покрытого слоем цемента, железа или синтетики укрепляют на глубине 3–4 м. К плоту площадью около 20 м² прикрепляют око-

ло 600 и более веревок длиной 3–12 м. Пеньковые веревки имеют диаметр 3 см, нейлоновые – 1,5 см. Через каждые 30 см в веревки вставлены поперечные прокладки для удержания мидий. С одного плота, в среднем, получают 50–60 тонн мидий в год. Наиболее интенсивное осажение личинок наблюдается в мае, меньший пик начинается в сентябре. Спат осеннего происхождения более выгоден, так как достигает промысловых размеров 80–90 мм за 10–11 месяцев, а весеннего – несколько позже – через 15–18 месяцев. Помимо этого, при весеннем осажении личинок они в большом количестве закрепляются на веревках с уже растущими мидиями, и личинок приходится удалять.

Осенью личинки осаждаются только на грунт. Осенний спат собирают и закрепляют вокруг веревки очень хрупкой специальной сеткой из синтетического волокна, которая удерживает молодь пока она не закрепляется биссусом. За 5–6 месяцев мидии достигают размеров 30–40 мм. В течение периода роста делают один раз пересадку мидий на более толстую веревку. Операцию проводят в пасмурную погоду и весьма осторожно, так как мидии очень чувствительны к яркому свету и легко отрываются. С одного плота площадью 20 м² в среднем получают ежегодно 50–60 тонн мидий. Общая среднегодовая продукция составляет 140–150 тыс. тонн.

Франция. Во Франции издавна культивируют мидий так называемым методом бушо (Mason, 1971).

Ряды деревянных кольев длиной 4–5 м забивают в илистое дно на расстоянии 35 см друг от друга сосновые колья, которые расположены дальше от берега называются "коллекторными" бушо, поскольку на них собирается спат, оседающий весной (начиная с апреля). Эти коллекторы обнажаются только во время сильного отлива. К концу первого лета осевшая молодь достигает в длину уже 20 мм, и самые крупные особи периодически выбираются и переносятся к кольям-бушо, на которых происходит нагул ближе к берегу. Эти колья расположены на расстоянии 75 см друг от друга и оплетены ветками ивы или каштана на высоте 30 см от грунта.

Мидии подвешиваются к этим кольям в хлопчатобумажных мешочках из мелкоячеистой сетки, которые после прикрепления мидий биссусом постепенно сгнивают.

Мидиевые поселения периодически разреживают и расселяют по другим выростным бушо. К концу второго лета мидии достигают размеров 40–50 мм; через 2,5–3 года размеров 6–7 см, когда они поступают на рынок. На западном побережье Франции такие выростные бушо тянутся на расстоянии 500 км (около 9 тыс. бушо), из них 320 км приходится на залив Агийон. Основные работы по культивации на илистых площадях происходят в период отлива. Для работы применяются маленькие плоскодонные лодки.

На северном побережье Бретани, где условия роста для мидий очень благоприятны, но естественные банки небольшие, личинок на стадии оседания (сид) привозят из других районов, главным образом из района Ля Рошель на западном побережье.

В Ля Рошели спат собирают весной и летом на связки веревок, подвешенных вблизи банок. Эти веревки перевозятся в Бретань, где спирально обматываются вокруг шестов, вбитых в илистый грунт. Мидии постепенно закрепляются на шестах. При выращивании на кольях мидии хорошо защищены от хищников – крабов и звезд. Однако, осушение при отливе несколько ухудшает условия питания и роста. Ежегодная продукция мидий во Франции в последние годы составляет 30 тыс. – 40 тыс. тонн. Столько же мидий импортируется также из Голландии и Испании. В течение последних двух десятилетий постепенно развивается метод выращивания мидий на веревках, подвешенных к деревянным плавучим рамкам. В районе Марселя годовая продукция с 1500 плотов составляет до 20 тыс. тонн мидий.

Голландия. В Голландии в конце 40-х годов нашего века самые лучшие мидиевые банки на южном побережье были заражены митиликолой, после чего центр разведения переместился в северо-западные районы страны. Здесь, в Вадензее, илисто-песчаные и песчаные грунты, сильные приливно-отливные течения и хороший прогрев воды летом на небольших глубинах создают благоприятные условия для разведения мидий (Lubet, 1969).

Участки площадью 5–10 га расположены или в верхних горизонтах литорали или, что является наиболее благоприятным, на глубине 5–7 м в каналах и эстуариях рек. На эти участки переносится молодь, собранная из

районов, характеризующихся интенсивным оседанием, но медленным ростом.

Лучшими для пересадки считаются особи, имеющие острые края створок. Для пересадки спат собирают драгой осенью в возрасте 4–5 месяцев при размерах 13–20 мм и распределяют по площади выростного участка из расчета 5–10 кг/м² (или 30 тонн на га). Переноску стараются произвести быстро, при спокойной воде, чтобы молодь смогла закрепиться. Эти выростные участки обычно мелководные или осушные. По мере роста мидий переносят в более низко расположенные парки. Товарных размеров они достигают к концу третьего лета (через два года после посадки). Периодически производят разреживание мидиевых банок и проводится работа по уничтожению морских звезд. Мидий, достигших рыночных размеров, собирают драгой и помещают толстым слоем на несколько дней для очистки от песка в специальные бассейны или заливы. Все процессы обработки мидий и добычи механизированы. Пригодные для разведения участки занимают 15 тысяч га, но используется только 1/3 от этого количества. Более 90% выращенных мидий экспортируются во Францию и Бельгию. Общая продукция мидий в год около 90 тыс. тонн; с 1 га получают 180 тонн мидий.

Великобритания. В большом масштабе развито только донное культивирование. Основные центры расположены по западному побережью (Mason, 1971). Метод разведения аналогичен голландскому методу, так как здесь тоже разведение основано на привозной мидии, которую высаживают на сублиторальные участки у берега Бангора. Здесь система течения способствует хорошему росту и нагулу мидий. Товарных размеров в 50 мм мидии достигают за 4 года.

В Шотландии опытное выращивание мидий на подвешенных в толще воды веревках. (Mason, 1969) дало очень обнадеживающие результаты – размеров 50 мм мидии достигали за 14 месяцев.

ФРГ. По данным (Meixner, 1971) в Шлезвиг-Гольштейне, где до последнего времени в культивировании мидии практиковался донный способ, связанный с пересадкой молоди на искусственные сублиторальные банки, в настоящее время предпринята попытка выращивания мидий в толще воды. Используются плоты из полиэтилено-

вых труб диаметром 25 см, к которым привязываются веревки. Мидии, осевшие летом, через 6 месяцев достигали 1,5 – 3,5 см. В возрасте 1–1,5 лет мидии достигают размера 4,5–6,5 см. Относительный вес мяса мидий, выращенных на плотках, в 1,5 раза превышает вес мяса мидий, выращенных на грунте.

Дания. Культивируемые мидиевые банки расположены по юго-западному побережью в литорали (Theisen, 1968). Осаждение личинок, однако, здесь недостаточное для быстрого пополнения популяции, и молодь завозят из северных районов, в частности, из Лимфиорда. Размеров 50 мм мидии достигают к 3–4 годам.

Норвегия. Для сбора личинок в фиордах Бергена и Осло в толще воды подвешивают коллекторы – веревки, прикрепленные к плотам. В конце лета, когда осевшая на веревки молодь имеет размеры 15–25 мм, веревки помещают в трубкообразные мешки из полипропиленового сетного полотна, также прикрепленные к плотам. Мидии частично перемещаются на внешнюю сторону мешка, благодаря чему увеличивается жизненное пространство, улучшается рост особей. Товарных размеров в 50–60 мм при этом способе выращивания мидии достигают за 1–1,5 года (Bohle, 1970; Hempel, 1970).

Советский Союз. Первые опыты по культивированию *M. galloprovincialis*, начатые в Керченском заливе Черного моря (Иванов, 1971) показали, что на коллекторы в толще воды на глубине 2–3 м от поверхности оседает более 30 тыс. экз/м² спата мидии. Промысловых размеров (50 мм) в Черном море мидия достигает на втором году. Предварительные расчеты показали, что в хозяйстве площадью 1 га можно получить более 4 тыс. тонн годовиков (500 тонн мяса) стоимостью в 2 раза ниже, чем при промысле мидий на естественных банках.

ДРУГИЕ ВИДЫ ПРОМЫСЛОВЫХ МОЛЛЮСКОВ

1. *Mya arenaria* L. Обитает вдоль Атлантического побережья Европы от Норвегии до Франции и вдоль побережья Америки от Лабрадора до мыса Гаттерас; по Тихоокеанскому берегу от Камчатки до Японии и от Аляски до Калифорнии. Промысловое значение этот моллюск имеет в США и некоторых районах Европы. В водах

Новой Англии трохофора у *Mya arenaria* формируется через 12 часов после оплодотворения. Через 24–36 часов раковинной железой выделяется раковина (стадия раннего велигера) (Hanks, 1966). . Осаждаясь на дно личинка немедленно прикрепляется биссусом к крупным песчинкам или водорослям. Биссус может несколько раз отбрасываться и формироваться заново, до тех пор пока не будут найдены благоприятные условия. В зимнее время моллюски зарываются и теряют активность. Летом молодые моллюски довольно активны; с возрастом участок передвижения ограничивается. Наиболее благоприятные грунты для обитания – смесь песка и ила. Моллюски сидят, погружившись в грунт на глубину 30 – 40 см и сифон, вытягиваясь, превышает длину всего тела в несколько раз. В районе Новой Англии поселения мий литоральные, в Чезапикском заливе – сублиторальные.

Половой зрелости моллюски достигают в возрасте 1 года, при размерах в северных областях 1,3 – 2,0 см. Мии раздельнополые, но пол различим только микроскопически. В изученном районе икрометание продолжается с середины июня до середины августа, в южных областях имеется два периода размножения – весенний и летний. В заливе Чезапи мии достигают промысловых размеров в 5,8 см за 1,5 – 2 года; в водах штата Мэн этих же размеров моллюски достигают за 4–5 лет.

Добывают мий во время отлива выкапывая их специальными граблями, а в Чезапикском заливе в сублиторали гидравлической драгой. Этот способ является значительно более экономичным и причиняет меньше ущерба популяции по сравнению с ручным способом.

С целью проверки возможности повторного закапывания в грунт (после драгировки) особей *Mya arenaria* были проделаны в аквариумах опыты на особях трех размерных групп: 45,60 и 74 мм (Pfitrenmeyer Drobek, 1967). Было показано, что к концу вторых суток зарылось до 65% всех особей, далее активность зарывания падает. Среди наиболее мелких зарылись 62%, среди наиболее крупных – 21%. Процент зарывшихся моллюсков наибольший на мелкозернистом песке.

В Черном море *Mya arenaria* впервые была зарегистрирована 6 лет назад (Сабрык, 1971), и в настоящее время этот моллюск расселился по всему северо-за-

падному району, где местами дает биомассу $4-9 \text{ кг/м}^2$. Длина наиболее крупных моллюсков в Черном море достигает 92 мм, высота 60 мм вес мягких частей 23-25 г.

Lowe и Trueman (1972) изучали на чезапикских мелях связь общего уровня метаболизма и сердечной деятельности. Было получено в эксперименте, что критерием степени активности метаболизма может служить скорость потока воды, пропускаемого жабрами. При высоком уровне метаболизма работа сердца зависит от температуры воды; при минимальном токе воды и, следовательно, низком уровне метаболизма, изменение температуры не влечет за собой изменения сердечной деятельности. Интенсивность сердечной деятельности стоит в прямой зависимости от уровня метаболической активности. Таким образом, в полевых и лабораторных условиях по скорости пульсации сердца можно определять метаболический уровень.

2. *Mercenaria mercenaria* (L). Обитает вдоль атлантического побережья США; в сороковых годах завезен на тихоокеанское побережье США, а в начале шестидесятых годов в Англию. Особенно большие поселения этого моллюска имеются на побережье штатов Массачусетс и Вирджиния близ эстуариев рек на глубине 15 м (Iversen, 1968). Наиболее благоприятны для обитания песчаные и илистые грунты. У молодых моллюсков размером 5 мм биссус служит для временного прикрепления при начале закапывания. По мере роста моллюска биссус исчезает. Большую часть времени моллюск проводит зарывшись в грунт. За пять лет моллюск достигает 9 см длины. Продолжительность жизни 20-25 лет; самые крупные особи достигают 14 см.

У мерценарий, акклиматизированных в Англии у Саутгемптона полный цикл икрометания занимает 2-2,5 месяца (Ansell, 1968a, 1968b). В летних экспериментах количество яиц, продуцированное самкой максимально составляет $18,83 \times 10^6$ штук. Автор отмечает наличие корреляции между содержанием планктона в аквариуме и плодовитостью особей. В естественных условиях моллюски, обитающие в прогретых водах, сбрасываемых ТЭЦ в верховьях бухты, размножаются весной и осенью; обитающие вне зоны действия теплых вод - только осенью. В период размножения доля веса мяса в общем весе падает, содер-

жание воды в мягких частях увеличивается, содержание азота уменьшается. На размножение расходуется 40–60% общей годовой продукции моллюска, причем 20–25% от этой продукции освобождается в виде яиц и спермы. Около 16% продукции используется зимой, когда интенсивность обмена составляет 5% от интенсивности летнего обмена.

Скорость роста *M. mercenaria* увеличивается с повышением температуры в пределах 10–30°C (Ansell, 1968). Ниже 9°C и выше 31°C рост прекращается. Оптимальная температура роста 20°C.

Для изучения характера роста раковины *M. mercenaria* и факторов среды, на него воздействующих, моллюски с поврежденным напильником ростовым краем наблюдались на литорали в течение двух лет (Panella, McClintock, 1968). Было показано, что в течение суток скорость отложения карбоната кальция неравномерна и зависит от суточной активности моллюска. Имеет место также двухнедельная периодичность (чередование серии узких полос прироста с широкими), соответствующие чередованию квадратурного и сизигийного уровней прилива. Замедление роста во время размножения на поперечном сечении раковины мерценарии выражено приостановкой прироста и последующими узкими суточными наслоениями.

Опыты по искусственному выращиванию молодых моллюсков размером 10–25 мм на огороженных площадках площадью 125–250 м² проводились в Мексиканском заливе (Menzel, 1971). Наблюдения показали, что моллюски при плотности поселения 250 экз. на 1 м² достигают размеров 50–75 мм через 14 месяцев. Смертность на огороженных участках составляет только 10%, в то время как на неогороженных – почти 100%.

3. *Spisula sachalinensis* (Schrenck) обитает у берегов Приморья, у западного побережья Сахалина, на Южно-Курильском мелководье, у Японских островов, в Желтом море. Согласно данным Голикова и Скарлато (1971) в заливе Посьет спизула встречается в песчаном грунте открытых пляжей на глубине 1,5–4 м. В северных районах Японии моллюски обитают на открытых побережьях в местах с полной соленостью (Cahn, 1966). Неблагоприятным для обитания является грунт, содержащий более 70% ила или 40–50% крупного песка.

Оптимальная температура, при которой происходит размножение — 16–23 °С. От оплодотворения яйца до формирования личинкой раковины требуется 8 дней при температуре воды 8,5 °С и 4 дня при температуре воды 13,4 °С. В возрасте 2 лет длина особи 3,5 см; в возрасте 5 лет — 7,2 см; в возрасте 10 и 15 лет, соответственно 8,3 см и 8,8 см. Максимальный определенный возраст — 20 лет.

Литература

- Голиков А.Н., Скарлато О.А., 1971. К фауне моллюсков залива Посёта Японского моря. В сб. "Исслед. фауны морей" Л. "Наука", стр. 5–155 ("РЖ Биол.", 1971, 10Д168)
- Иванов А.И., 1971. Предварительные результаты работ по культурному выращиванию мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в Керченском заливе и некоторых районах Черного моря. "Океанология", т. 11, вып. 5, 25–41.
- Осима С., Ханака Т., 1966. 60 объектов, культивируемых на морском мелководье. Токио. Изд-во "Онори" стр. 35–81 (на японск. яз.)
- Ожара А., 1971. Разведение морского дальневосточного гребешка на Хоккайдо, Eiseki, Fish. Cult. т. 8, № 11, 88–91 (на японск. яз.).
- Савчук М.Я., 1971. Моллюск мия — новый промысловый объект Черного моря. Рыбное хоз-во, № 8, 18–20.
- Садыхова И.А., 1970. К аллометрии роста *Crenomytilus grayaneri* Dunker залива Петра Великого. Труды молодых ученых ВНИРО, вып. III: 31–41 ("РЖ Биол.", 1971, 5Д185).
- Садыхова И.А., 1970б. Формирование и состав друз *Crenomytilus grayanus* (Dysodonta Mytilidae). Зоол. журн. т. 49, вып. 9; 1408–1409
- Садыхова И.А., 1971. К определению возраста дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* (Dunker). Сб. "Основы биологической продуктивности океана и ее использование". Изд. "Наука" стр. 45–65 ("РЖ Биол.", 1972, 1Д232)
- Скалкин В.А., 1966. Биология и промысел морского гребешка. "Дальрыба". Владивосток. pp. 5–27.

- Ямамото Г., 1966. Разведение приморского гребешка в заливе Муцу. Изд. "Нихон суиконкай" pp. 1-40.
- Andrew B., 1968. *Pesqueria* y cultivo de mejillones y ostras en Espana. Publ. Technicos de la Junta de Estudios de Pesca, 7, 303-320.
- Ansell A.D. 1968. The rate of growth of the hard clam, *Mer-
cenaria mercenaria* (L.) throughout the Geographical Range. "J. du Conseil.", vol.31, № 3, 346-410.
- Ansell A.D., Lander K.F. 1968. Studies on the hard shell clam, *Venus mercenaria*, in British Waters. III. Furthers observations on the seasonal biochemical cycle and. on spawning. "J. Appl. Ecol.", 4, № 2, 425-435.
- Bohle B., 1970. Torsok med duscing av Blaxsell (*Mytilus edulis* L.) ved overforing uv yongel tel nettengstropes "Fiskets Gang", № 13-14, 267-271.
- Bonilia R.J., 1969. Notas sobre aspectos biologicas de los ostras. "Lagena" № 23-24, 48-68 ("РЖ Биол.", 1970, 12V245).
- Caddy I.F., 1968. Unterwater Observations on Schallop (*Placopecten magellanicus*). Behavior and drag efficiency. "J. Fish. Board Canada", v. 25, № 10, 2123.
- Caddy J.F., 1971. Recent scallop recruitment and apparent reduction in cull size by the Canadian fleet on Georges Bank. "Redbook. Int. Commis. Northwest Atlant. Fish.", № 3, 147-155.
- Caddy J.F., 1972. Progressive loss of byssus attachment with size in the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). "J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.", 9, № 2, 179-190.
- Cahn A.R., 1966. Clam culture in Japan General Headquarters Supreme Commander for the Illied Powers. Nat. Resources Section 15, 3-108.
- Comps M., 1970. Observations relatives a une experience de reproduction artificielle des Huifres du Pacifique (*Crassostrea gigas* Thunberg). "Science et Pêche", № 189, 1-115.
- Castdgn M. Duggan W., 1971. Pearing the bay Scallop, *Aequipecten irradians*. Proc. National Shellf. Ass. 61: 80-86.
- Copeland B.J., Hoese H.D. Growth and mortallty of the American oyster, *Crassostrea virginica* in high salinity shallow lays in central Texas, "Publs. Inst. Marine Sci., 11 149-152.

- Dantec J., 1968. Ecologie et reproduction de l'huitre portugaise (*Crassostrea angulata* Lamark) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. Rev. trav. Inst. peches marit., 32, № 3 241-362.
- Davis N., Hillman R.E., 1970. Effect of artifical shell damage on sex determination in oysters. Proceedings of the Water Shellfish Association, 1, № 2, 53-54.
- Dodd I.R., 1969. Effect of light on rate of growth of bivalves. Nature, 224 (5219) 616-618.
- Duderc S., Fauvel Y., 1968. Le gisement naturel de page- lenes (Vanneaux) *Chlamys opercularis* (4) dans la region d agde-valras en Languedoc on exploitation. "Science et Peche", № 174, 43-53.
- Finicane J.H., Campbell R., 1968. Ecology of American oysters in Old Tampa Bay, Florida. Quart J. Fla. Acad.Sci., 31, № 1, 37-46.
- Galtsoff P.S., 1964. The American Oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin) Fish. Bull. Fish. Wildl. Serv. U.S., pp.5-228.
- Garsia S., 1971. Manual para el Ostionero. Tecnica pesquera, № 39, 10-12.
- Gruffydd Ll., D., 1972. Mortality of scallops on a Manx scallop bed due to fishing. "J. Mar. Biol. Assoc. U.K.", 52, № 2, 449-455.
- Gunter G., 1971. The molluscan resources of the gulf of Mexico. "FAO Fish. Repts", № 71, 2, 111-115 ("РЖ Биол.", 1972, 2/203).
- Gunter G., Demorcen W.I., 1971. Mississippi oyster culture. "The american fish farmer", v.2, № 5, 3-12.
- Hanks W.R., 1966. The Soft-Shell Clam. United States Department of the interior fish and wild life service bureau of commercial fisheries. 1-35.
- Hardy R., Smith J.G., 1970. Catching and processing scallops and queens. Torry Research Station. Torry and vi- sart Note № 46, 1-15.
- Harger I.R.E., 1970a. Comparison among growth characteristics of two species of Sea Mussel, *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. "Veliger", vol. 13, № 1, 44-57 ("РЖ Биол.", 1971, 4/222).
- Harger R.E., 1970b. The effect the species composition on the survival of mixed population of the sea mussel *Mytilus californianus* and *Mytilus edulis*. "Veliger", № 2, 147-152. ("РЖ Биол.", 5/207).

- Hartholl R.C., 1967. An investigation of the movement of the scallop, *Peeten maximus*. "Helgoländer Wiss Meeres-sunter such", 15, № 1-4, 523-533.
- Haynes E.B., 1966. Length-Weight Relation of the Sea Scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). Intern. Commission Northwest Atlantic Fisheries (SCWAF). "Researcn Bull.", № 3, 32-40.
- Haynes E.B., Hitz C.R., 1971. Age and growth of the giant Pacific sea scallop, *Patinopecten caurinus*, from the Strait of Georgia and outer Washington coast. "J. Fish. Res. Board Can.", 28, № 9, 1335-1341.
- Helm M.M., Trueman E.P., 1967. The effect of exposure of the heart rate of the mussel, *Mytilus edulis* L. "Compar. Biochem. and Physiol.", 21, № 2, 171-177.
- Hempel G., 1970. Fish-farming including farming of other organisms of economic importance. "Helog. wiss. Meersunters", 21, 445-465.
- Hennick D., 1970. The weathervane scallop fishery of Alaska with notes on occurrence in Washington and Oregon. "22nd Annu. Rept. Pacif. Mar. Fish. Commiss., 1969". Portland, Ore., 33-34.
- Hennick D.P., 1970b. Reproductive cycle, size at maturity, and sexual composition of commercially harvested weathervane scallops (*Patinopecten caurinus*) in Alaska. "J. Fish. Res. Board. Can.", 27, № 11, 2112-1919. ("РЖ Биол.", 1971, 7Д274).
- Hidu H., Haskin H.H., 1971. Setting of the American oyster related to environmental factors and larval behavior. Proceeding of the Nat. Sehlfish. Ass., Vol. 61, 35-49.
- Hidu H., 1969. Gregarious Setting in the American Oyster. *Crassostrea virginica* Gmelin. Chesapeake Sci., vol. 10, № 2, 85-92. ("РЖ Биол.", 1969, 11Д221).
- Hirs-Brenko M., 1968. Biometrical analysis of the mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) along the eastern coast of the Adriatic "Thalassia Jugosl", v.4, 19-30.
- His E., 1968. Survie du naissain de *Crassostrea angulata* lmk. et *Ostrea edulis* le differentes salinites Rev. trdv. Inst. Peches. marit.", 32, № 4, 15-35.
- Hosomi A., 1968. The ecological study on the adhering, growth and death in the population of *Mytilus edulis* L. at the seashore of Suma in Kobe. "Japan. J. Ecol.", 18, № 2, 74-79.

- Iversen E.S., 1968. Farming the edge of the sea. London, pp. 50-80.
- Joyner T., and Spinelli J., 1969. Mussels: a potential source of high-quality protein Commercial Fisheries Review", 3, № 8-9; 36-39.
- Kaissling K.E., 1967. Ein mechanisch aus lösborer Transportmechanismus im Flimmerepithel von *Mytilus*. "Naturwissenschaften", 54, № 10, 254-267.
- Kuniyoshi M., 1972. Morphological Observations on the Veliger Larvae of a Scallop, *Fatinopecten yessoensis* (Jay). Scientific rep. of Hokkaido Fish. Exper. Station, № 14, 55.
- Loosanoff V., 1966. The american an Eastern oyster. U.S. Dep. Int. Fish. and Wildlife. Serv. Cix. 205, 1-30.
- Loosanoff V.V. 1969. Maturation of gonads of oysters, *Crassostrea virginica*, of different geographical areas subjected to relatively low temperatures. "Veliger", 11, № 3, 153-158. ("РЖ Биол.", 1970, 1Д233).
- Lowe G.A., Trueman E.R., 1972. The heart and water flow rates of *Mya arenaria* (Bivalvia: Mollusca) at different metabolic levels. "Comp. Biochem. and Physiol.", A41, №3, 487-494. ("РЖ Биол.", 1972, 8Д236).
- Lubet P., Jall P., 1968. Observations sur le cycle secul de *Mytilus edulis* L. a Lue-sur-Mer "Bull. Soc. in Normand" v. 8, № 2, 303-307 ("РЖ Биол.", 1969, 2Д282).
- Lubet, 1969. Biologe et exploitation des moules. "La Pêche Maritime", v. 110, № 9, 947-995.
- Mahéo K., 1970. Etude de la pasc et de l'activite de secretion du byssus de *Mytilus edulis* L. "Cah. biol. mar.", 11, № 4; 475-484 ("РЖ Биол.", 1970, 9Д341).
- Malcolm W.B., 1971. The Sydney Rock Oyster. "Austral. Natur. Hist.", 17, № 2, 46-50. ("РЖ Биол.", 1972, 1Д217).
- Malone P., Dodd S.R., 1967. Temperature and salinity effects on calcification rate in *Mytilus edulis* and its paleoecological complications. "Limnol and Oceanography", v.12, № 3, 432-436.
- Marteil L., Barrau W., 1972. L'ostereiculture Japonaise. "Science et Pêche". № 215; 5-30.
- Marteil L., 1970. Ecologie des huitres du Morbinan *Ostrea edulis* Lianne et *Gryphaea angulata* Lamarck. Theses la facute des sciences de l'universite de Rennes. Paris. pp. 5-125.

- Mason J., 1969. Mussel raft trackles succeed in Scotland. "World Fishing", 18, 22-24.
- Mason J., 1971. Mussel cultivation. "Underwater Journal", v. 3, № 2, 52-59. ("РЖ Биол.", 1971, 10Д154).
- Mason J., 1972. Mollusc culture in Scotland. "World fishing", 21, № 9, 42-44.
- Martinez E.R., 1971. Estudio actual de la biologia cultivos de moluscos comestibles en Venezuela "FAO Fish. Rep.", № 71, 2-63.
- May-Doussy M., 1972. Huitres en peril la japonaise au secours de la portugaise. "Sci. et vie", 121, № 652, 56-63.
- Meixner R., 1971. Wachstum und Ertray von *Mytilus edulis* bei Flo kulture in der Flensburger Förde. Archiv für Fischereiwissenschaft. Berlin, Juni, 22, № 1, 1-84.
- Menzel R.W., 1971. Possibilities of molluscan cultivation in the Caribbean. "FAO Fish. Repts", № 71, 183-200.
- Merrill A.S., Posgay J.A., Nichy F.E., 1966. Annual marks on shell and ligament of the sea scallop (*Placopecten magellanicus*). U.S. Fish World Serv. Fish. Bull. v.65, 299-311.
- Moore D.R., Reish D.I., 1969. Studies on the *Mytilus edulis* community in Alamitos Bay, California. IV. Seasonal Variation in gametes from different regions in the Bay. *Veliger*, v. 11, № 3, 250-255.
- Moore J.D., Trueman E.R., 1971. Swimming of the scallop, *Chlamys opercularis* (L.). "J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.", 6, № 3, 179-185. ("РЖ Биол.", 1971, 11Д351).
- Morton B., 1971. The diurnal rhythm and tidal rhythm of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. "Biol. J. Linn. Soc.", 3, № 4, 329-342. ("РЖ Биол.", 1972, 4Д226).
- Marhers N.F., 1972. The tracing of a natural algal food labelled with a carbon 14 isotope through the digestive tract of *Ostrea edulis* L. "Proc. Malac. Soc. London", v.40, № 2, 115-124. ("РЖ Биол.", 1972, 12Д258).
- Naidu K.S., 1970. Reproduction and breeding cycle of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) in Port au Port Bay, Newfoundland. *Canad. J. Zool.*, 42, № 5, 430-452.
- Nicolic M., Bofill J. 1968. El ostrial del mangle *Crasostrea rhizophorae* Guilding 1828 (algunes observaciones sobre sus dimensiones pesos y Sexos). *Fao Fish Rept.*, 71, № 2, 201-208.

- Ola V., 1972. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. "Ophelia", 10, № 1, 17-25.
- Pannella G., McClintock C., 1968. Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth. "J. Paleontol.", 42, № 5, Part 2, 64-80.
- Percy J.A., Aldrich F., Marcus T.R. 1971. Influence of environmental factors on respiration of excised tissues of American oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin). "Can. Journ. Zool.", 49, № 3, 105-131.
- Pfitzenmeyer H.T., Drobeck K.G., 1967. Some factors influencing refurrowing activity of soft-shell clam, *Mya arenaria*. "Chesapeake Sci.", v. 8, № 3, 193-199.
- Pinchot G.B., 1970, Marine farming. "Sci. American", 233, № 6.
- Pora E.A., Wittenberger C. Cuarez G., Portilla N., 1969. The resistance of *Crassostrea rhizophorae* to starvation and asphyxia. "Marine Biol.", 3, № 1, 18-23. ("ПЖ Биол.", 1969, 10Д235).
- Sastry A.N., 1966. Temperature effects in reproduction of the bay scallop *Aequipecten irradians* Lamarck. "Biol. Bull.", 130, 118-134.
- Sastry A.N., 1968. The relationship among food temperature and gonadal development of the bay scallops, *Aequipecten irradians* Lamarck. "Physiol. Zool.", 41, № 1, 44-53.
- Seed R., 1968. Factors influencing shell shape in the Mussel *Mytilus edulis*. "J. Mar. Biol. Ass. U.K.", v. 48, № 3, 561-584.
- Seed R., 1969a. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. I. Breeding and settlement. "Oecologia", 3, 3-4, 277-316.
- Seed R., 1969. The ecology of *Mytilus edulis* (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. II. Growth and mortality. "Oecologia", 3, № 3-4, 317-350.
- Seed R., 1971. A physiological and biochemical approach to the taxonomy of *Mytilus edulis* L. and *M. galloprovincialis* Lmk. from S.W. England. "Cah. biol. mar.", 12, № 3, 291-322. ("ПЖ Биол.", 1972, 2Д224).
- Seed R., Lewis I.R., 1969. Morphological variations in *Mytilus* from south-west England in relation to the occurrence of *M. galloprovincialis* Lamarck. "Cah. Biol. Mar.", 10, 231-253.

- Shaw W.N., 1965. Pond culture of oysters—past, present, and future. Trans. of the thirtieth North American Wildlife and Natural Res. Conference; 114–121.
- Shaw R., Arnold O., Stallworthy W.B., 1970. Effects of light on spat settlement of the American oysters (*Crassostrea virginica*). "J. Fish Res. Board Canada". 27, № 4, 743–740.
- Sheldon R.W., 1968. The effect of high population density on the growth and mortality of oysters (*O. edulis*). "J. du Conseil.", v. 31, № 8, 352–363.
- Squires H.Y., Riveros G., 1971. Algunos Aspectos de la biologia del Ostian. (*Crassostrea rhizophorae*) y su production potential en la Eienaga grande de Santa Marta. "Estudios e Imustia Cionos", № 6, 5–31.
- Theisen B.F., 1968. Growth and Mortality of culture Mussels in the Danish Waden Sea. "Med. fra Danmarks Fiskeriog Havund.", 6, № 3, 47–76.
- Thomas G.E., Gryffydd L.D., 1971. The types of escape reactions elicited in the scallop *Pecten maximus* by selected sea-star species. "Marina Biol.", 10, 87–93.
- Tujiya M., 1970. Oyster farming in Japan. Helgol. wiss.Meeresunt.", 20, № 1–4, 464–479.
- Takuya W., Akio O., 1967. On the seasonal Change of the Gonads of Scallop, *Patinopecten eyssoensis* (Say) in Lake Saroma (Hokkaido). Bull. Hokk. Regional Fish Reseasen Laborat., № 32, 240–250.
-

СОДЕРЖАНИЕ

О вторичной информации в области малакологии (от редакторов сборника).	5
К.Н. Несис "Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков".....	8
Ю.А. Филиппова "Распространение и биология кальмаров".....	60
И.А. Садыхова "Разведение и некоторые черты биологии двусторчатых моллюсков".	102

Технический редактор А.А.Степанюк

Т-06876 6/V-1973 г.	Тираж 600 экз.
Формат бумаги 60x90 1/16	
Печ.л. 9,75 Уч.-изд.л. 6,53	Цена 65 коп. Заказ 3907

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ
Люберцы, Октябрьский проспект, 403

УДК 594 К.Н. Несис "Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков". "Зоология беспозвоночных". Том 2 (Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР). М., 1973, Промысловые моллюски. Стр.
Обзор мировой литературы за последние годы. Рассмотрены 23 экологические группы головоногих моллюсков. Библиография 227 названий.

УДК 594. Ю.А. Филиппова "Распространение и биология кальмаров". "Зоология беспозвоночных" Том 2 (Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М., 1973, Промысловые моллюски. Стр.
Обзор литературы за последние годы по вопросам размножения и роста, питания, распространения и промысла кальмаров. Библиография 106 названий.

УДК 594 И.А. Садыхова "Разведение и некоторые черты биологии двустворчатых моллюсков". "Зоология беспозвоночных" (Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М., 1973, Промысловые моллюски. Стр.
Рассматриваются основные особенности биологии промысловых видов (устрицы, гребешки, мидии) и способы их культивирования в разных странах. Библиография 95 названий.

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
11	2 снизу	Octopus	octopus
20	8 снизу	ligulata	—
20	7 снизу	Sepiella	Sepietta
21	5 сверху	1 см	2—3 см
32	1 снизу	1971a	1972a
33	16 снизу	Ponatus	?Gonatus
38	2 сверху	Названия родов, входящих в группу, поместить ниже названия группы	
38	16 сверху,	1947	1949
39	1 снизу,		
43	1 снизу		
41	19 сверху		
42	25—26 сверху	Dorsopsis форм нет или она невелика. Разница в размерах между полыми.	?Dorsopsis форм. Разниц в размерах между полыми нет или она невелика.
45	25, 26 сверху	Зоол. ж.	Зоол. ж., 52, № 11
52	21 сверху	gamiltoni	hamiltoni
58	14 снизу	Weills	Wells
59	2 сверху	Houle caught	Hoyle caught
67	11 сверху	16° с. ш.)	16° ю. ш.)
69	1, 11 снизу	%	‰
70	7 сверху	(Hoyle,	(Hoyle, 1885).
71	1 сверху	Распространен на шельфе	Sepioteuthis bilineata (Quoy et Gaimard, 1832).
72	14, 15 снизу	а также в аквариумах.	а также в искусственных условиях — в аквариумах.
74	17 снизу	самок	самок L. pealei
81	8 сверху	(Gray, 1849)	(Gray, 1849)
84	16 сверху	400 км	4000 км
85	15 сверху	С возвратом	С возвратом
98	5 снизу	Lag.,	Lab.,
99	15 сверху	Ceparoda).	Decapoda).
104	19 снизу	экстуариях	эстуариях
107	8 сверху	5‰	5‰
129	16 сверху	32‰—37‰	32‰—37‰
142	17 снизу	по берегу	по берегу