На правах рукописи

Голиков Алексей Валентинович

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ДЕСЯТИРУКИХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ (SEPIOLIDA, TEUTHIDA) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ И ПРИЛЕГАЮЩИХ АКВАТОРИЯХ

Специальность 03.02.04 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань – 2014

Работа выполнена в ФГАОУ ВПО «Казанский (Приволжский) федеральный университет» (КФУ) и ФГУП «Полярный НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича» (ПИНРО, г. Мурманск).

Научный руководитель: **Сабиров Рушан Мирзович**
кандидат биологических наук, доцент

Официальные оппоненты: **Бизиков Вячеслав Александрович**
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник
ФГУП «Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии»

Сиренко Борис Иванович
доктор биологических наук, главный научный сотрудник
ФГБУН «Зоологический институт» РАН

Ведущая организация: ФГБУН «Мурманский морской биологический институт» Кольского научного центра РАН

Защита состоится «16»февраля 2015 г. в 17-00 часов на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова» по адресу: 119991, г. Москва, Ленинские горы, биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова, аудитория М1.

Факс 8(495)939-43-09, e-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке МГУ имени М. В. Ломоносова.

Автореферат разослан «_____» _____ 2014 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

И. Б. Солдатова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. В последние годы интерес к Арктике резко возрос. Это в первую очередь связано с запасами углеводородов на арктическом шельфе (Шипилов, Мурзин, 2001; Thurston, 2008). Богатые биологические ресурсы арктических морей также привлекают внимание исследователей многих стран. Наиболее продуктивным из морей российского шельфа Арктики является Баренцево (Johannesen et al., 2012; The Barents Sea…, 2012). Актуальность всестороннего изучения Арктики подчеркивается в специальном Указе президента России от 18.09.2008 и принятой на его основе «Стратегии развития Арктической зоны РФ и обеспечения национальной безопасности на период до 2020 года» (2012 г.). В этих документах отмечено, что среди основных национальных интересов РФ значатся сбережение уникальных экологических систем Арктики, сохранение биологического разнообразия арктической флоры и фауны, а также расширение биологической ресурсной базы Арктической зоны РФ.

Одной из важнейших групп в морских экосистемах являются головоногие моллюски (Cephalopoda), достигающие значительных величин по биомассе и численности и являющиеся ценнейшими промысловыми объектами во многих частях Мирового Океана (Несис, 1985; Pierce, Guerra, 1994; Jereb et al., 2010). Условия Арктики с низкими значениями температуры и солености неблагоприятны для цефалопод, поэтому число видов тут невелико (Nesis, 2001; Golikov et al., 2013). Однако в настоящий момент, в связи с идущим потеплением (Walther et al., 2002; Hassol, 2005), наблюдается проникновение в арктические воды бореальных и бореально-субтропических видов беспозвоночных, в т. ч. и цефалопод.

Репродуктивная биология арктических головоногих изучена крайне слабо. Между тем, биология и экология размножения относятся к важнейшим эколого-популяционным параметрам (Кошелев, 1984; Лаптиховский, 2002), характеризующим воспроизводительную способность видов в определенных условиях среды. Головоногие выработали ряд функционально-морфологических приспособлений к реализации их репродуктивных стратегий в критических условиях арктических вод. Такие приспособления отсутствуют у цефалопод, проникающих в Арктику в последние десятилетия, и это является актуальным аспектом изучения их репродуктивной биологии. К числу важных проблем относится изучение морфологии половой системы для таксономических целей (Несис, 1996; Бизиков, 2008; Allcock et al., 2014). Помимо этого назрела необходимость систематизации данных по репродуктивной биологии арктических головоногих в целом.

Степень разработанности проблемы. Постоянно обитающими в Арктике признают 7-9 видов головоногих, еще несколько периодически проникают в Арктику (Несис, 1987; Gardiner, Dick, 2010a). Сведения об их количественном распределении отрывочны (Bjørke, 1995; Dalpadado et al., 1998), репродуктивная биология изучена крайне слабо (Grimpe, 1933; Акимушкин, 1963; Kristensen, 1981b, 1984). В последние годы температура водных масс в запад-

ном секторе российской Арктике возрастает (Бойцов, 2006; Walczowski, Piechura, 2006; Walsh, 2008; Boitsov et al., 2012), однако влияние потепления на теутофауну не изучено. В связи с этим, важность темы исследований определяется слабой изученностью всех аспектов репродуктивной биологии и экологии арктических цефалопод, проникновением в Арктику новых видов головоногих моллюсков в связи с идущим потеплением, а также возросшим интересом к Арктике и важностью сохранения уязвимых арктических экосистем.

Цели и задачи. Целью данной работы явилось изучение функциональной макро- и микроморфологии, онтогенетической изменчивости признаков репродуктивной системы, особенностей репродуктивной стратегии, черт экологии и распространения десятируких головоногих моллюсков отрядов Sepiolida и Teuthida в западной части российского сектора Арктики и прилегающих акваториях.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Изучить современное состояние знаний по биологии размножения сепиолид и кальмаров, сделать сравнительный анализ их репродуктивных показателей с арктическими видами.

2. Установить влияние климатических изменений на распространение и биологию постоянно обитающих в Арктике и инвазионных десятируких головоногих на исследованной акватории.

3. Изучить проблему таксономии арктических представителей рода *Rossia* на исследуемой акватории на основе комплексного подхода с применением морфо-биологических и экологических признаков, а также молекулярно-генетических данных.

4. Изучить функциональную морфологию репродуктивной системы *Rossia palpebrosa*, *R. moelleri* (отряд Sepiolida) и *Gonatus fabricii* (отряд Teuthida).

5. Исследовать закономерности морфогенеза и функционирования репродуктивной системы в онтогенетическом аспекте методами гистологии со световым и флуоресцентным микроскопированием, а также растровой и трансмиссионной электронной микроскопии.

6. На основе анализа всего комплекса полученных данных описать особенности репродуктивной стратегии арктических видов десятируких головоногих моллюсков.

Научная новизна. Впервые выявлено влияние глобального потепления на теутофауну Арктики: указаны 3 новых для Арктики бореально-субтропических вида головоногих моллюсков – одна сепиолида (*Sepietta oweniana*) и два вида кальмаров (*Todaropsis eblanae* и *Teuthowenia megalops*). Для сепиетты и тодаропсиса выполнено макроморфологическое описание репродуктивной системы в новых частях ареала. Для единственного постоянно обитающего в Арктике вида кальмаров *G. fabricii* констатировано расширение ареала.

Для *R. palpebrosa* установлены симпатрические температурозависимые экоморфы *«palpebrosa»* (высокобореально-арктическая) и *«glaucopis»* (широкобореально-арктическая).

Получены новые данные о структуре, строении, функционировании и созревании репродуктивной системы самцов и самок всех видов арктических десятируких головоногих на уровнях исследований от ультраструктурного до макроморфологического. У *R. palpebrosa* впервые для полярных цефалопод выполнено детальное описание оогенеза и сперматогенеза. На основе совокупности всех полученных данных детально описаны репродуктивные стратегии арктических цефалопод в пелагиали и бентали, представляющие разные варианты *K*-стратегии.

Установлено, что ряд морфологических признаков репродуктивной системы, особенно - строение сперматофорного комплекса органов (СКО) и сперматофоров, имеют таксономическое значение.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные по изменению распространения головоногих в арктических водах позволяют полнее оценить влияние потепления на арктические экосистемы. Они могут быть использованы в системе экологического мониторинга в Арктике.

Для самых массовых арктических цефалопод, *R. palpebrosa* и *G. fabricii*, впервые произведен расчет запасов биомассы и численности для Баренцева и Карского морей. Построены изолинейные карты распределения запаса по годам и в среднемноголетнем аспекте, которые могут быть использованы для разработки прогнозов промысла арктических головоногих.

Описанные адаптации в репродуктивной биологии арктических головоногих расширяют представления об эволюции этой группы беспозвоночных в критических условиях окружающей среды. На примере арктических сепиолид рода *Rossia* разработана оригинальная шкала стадий зрелости самцов и самок, которая может применяться для отряда Sepiolida в целом.

Полученные данные по биологии, экологии и распространению головоногих моллюсков в Арктике могут быть задействованы в лекционных и практических курсах по дисциплинам «Гидробиология», «Биогеография», «Малакология», «Частная зоология беспозвоночных», «Репродуктивная биология беспозвоночных» и др., а так же при создании определителей по фауне Баренцева моря и прилегающих акваторий.

Методология и методы исследования. Биологический анализ материалов основан на традиционных и современных методах, применяемых в теутологии и зоологии, а также на оригинальных методических разработках. В исследованиях применялась трансмиссионная и растровая электронная, флуоресцентная и цифровая микроскопия, гистологические методы, данные молекулярно-генетического анализа. Использовано современное программное обеспечение для статистической обработки данных и картографических построений.

Личный вклад автора. Основным материалом для диссертации явились фондовые первичные сборы ПИНРО (2004-2013 гг.) и оригинальные сборы го-

ловоногих в ежегодных норвежско-российских экосистемных съемках Баренцева моря и прилегающих акваторий в (2009, 2012-2013 гг.). Автором выполнена основная часть обработки первичного материала, весь анализ данных, все картографические работы, все работы по световой гистологии и растровой электронной микроскопии, подготовка материала и анализ результатов трансмиссионной электронной микроскопии. В целом, доля личного участия автора составляет не менее 90% от всех работ по подготовке диссертации.

Положения, выносимые на защиту:

- инвазии головоногих в Арктику по причинно-следственным связям подразделяются на две группы: 1) *квазирегулярные*, происходят с неопределенной цикличностью, без выраженной связи с климатическими изменениями в последние годы, 2) *индуцированные*, происходят в текущее десятилетие и связаны с потеплением, приводят к нарушению репродуктивной функции;
- арктическая россия *R. palpebrosa* представлена двумя термозависимыми экоморфами «*palpebrosa*» и «*glaucopis*» с идентичными репродуктивными признаками; единственное достоверное различие – наличие/отсутствие папилл на дорсальной стороне головы и мантии;
- характерный план строения репродуктивной системы сепиолид обоих полов сформировался на фоне укорочения тела (ассиметричное положение семенника, появление петли фундуса сперматофорного мешка, компактизация репродуктивной системы самок), а особенности функционирования половой системы являются следствием адаптации к реализации репродуктивной функции в критических условиях Арктики (закономерности гаметогенеза, функционального созревания репродуктивной системы, плодовитость);
- для арктических десятируких головоногих характерна *K*-стратегия, которая различается у пелагических и бентосных видов: у первых – длительный неполовозрелый период с последующим быстрым лавинообразным созреванием, у вторых – постепенное созревание, длительный половозрелый период с порционно-асинхронным развитием гонады и малопорционным типом нереста.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены и обсуждались на более чем 30 конференциях различного уровня: VI Всероссийская школа по морской биологии, ММБИ КНЦ РАН, г. Мурманск (2007); VIII и X Международные конференции «Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики», ММБИ КНЦ РАН, г. Мурманск (2008, 2010); X съезд Гидробиологического общества РАН, г. Владивосток (2009); IX и XI Международные конференции «Комплексные исследования природы Шпицбергена», ММБИ КНЦ РАН, г. Мурманск (2009, 2012); Итоговые конференции Казанского университета (2009-2014); VIII Международная конференция по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных, г. Светлогорск (2010); Международный семинар «Biological invasions in Sub-Arctic marine ecosystems under the climate change: causes, impacts and projections», г. Тромсё, Норвегия (2010); Международная конференция «EuroCeph-2011», г. Неаполь, Италия (2011); II Всероссийская конференция с международным участием к 105-летию со дня рождения

академика А. В. Иванова, ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург (2011); 2-ой Международный симпозиум «Effects of Climate Change on the World's Oceans», ICES, г. Еотсу, Корея (2012); Международная конференция «Cephalopod International Advisory Council (CIAC-2012) Symposium», г. Флорианополис, Бразилия (2012); 4-ая Международная конференция молодых ученых NACEE, Государственная Полярная Академия, г. Санкт-Петербург (2014) и другие.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 33 работы: 7 – статей в журналах, рекомендованных ВАК и включенных в системы цитирования SCOPUS и Web of Science, 15 – статей в прочих журналах и сборниках материалов конференций, 11 – тезисов конференций.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 213 страницах и состоит из введения, 3 глав, заключения, выводов, списка литературы (309 источников, в т. ч. 217 на иностранных языках), содержит 78 рисунков и 16 таблиц. Приложений к работе – 18.

Благодарности. Выражаю огромную благодарность своему научному руководителю к.б.н., доценту Рушану Мирзовичу Сабирову за неоценимую помощь и внимание к работе и предоставленный материал. Я искренне признателен за предоставленный материал и возможность выполнения части работы в ПИНРО заведующему лабораторией прибрежных исследований к.б.н. К. М. Соколову, с.н.с. к.б.н. П. А. Любину, м.н.с. к.б.н. Д. В. Захарову. Обсуждение некоторых разделов работы и советы с.н.с. Ч. М. Нигматуллина (АтлантНИРО, г. Калининград) позволили улучшить содержательную часть диссертации, за что я очень благодарен.

За предоставление части задействованных в работе материалов, неоценимую помощь при проведении микроскопических и гистологических исследований, разнообразную помощь технического характера выражаю глубокую благодарность друзьям и коллегам: Д. О. Алексееву, Н. А. Анисимовой, А. Н. Беляеву, А. Н. Бензику, В. С. Вязниковой, Г. Р. Газизовой, В. Г. Евтюгину, Н. Е. Журавлевой, О. Н. Зиминой, П. Н. Золотареву, О. С. Любиной, И. Е. Манушину, А. Р. Морову, И. О. Нехаеву, А. Г. Порфирьеву, Т. А. Прохоровой, С. М. Русяеву, И. В. Ямщикову. Трудно переоценить помощь моих зарубежных коллег – I. M. Beck, L. L. Jørgensen, A. K. Sveistrup, T. de L. Wenneck (Институт морских исследований, Норвегия), M. Saigusa и M. Sugimoto (Окаямский университет, Япония). Я глубоко признателен коллективам кафедры зоологии и общей биологии КФУ и лаборатории прибрежных исследований ПИНРО за доброжелательное отношение и содействие в выполнении данного исследования.

Исследования поддержаны грантами PINRO/IMR «Joint Norwegian Russian environmental status 2008-2014, Barents Sea Ecosystem»; JSPS «Globalization of Education System of Bioscience based on Biodiversity» (2008, 2011, 2012); BINARC 2009-2010 «Biological invasions in Sub-Arctic marine ecosystems under the climate change: causes, impacts and projections», а также велись за счет средств субсидии, выделенной КФУ для выполнения проектной части государственного задания в сфере научной деятельности (2013-2014).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Состояние изученности фауны и репродуктивной биологии головоногих моллюсков Арктики (аналитический обзор литературных данных)

Обзор литературных данных состоит из 3 разделов. В первом приводится физико-географическая характеристика Арктики как акватории обитания гидробионтов с более подробным описанием акватории исследования. Во втором обобщены и проанализированы сведения о составе арктической теутофауны, приведен список видов, проникающих в Арктику. В третьем – проведен анализ репродуктивной биологии сепиолид и гонатидных кальмаров, которыми представлена фауна десятируких головоногих Арктики.

Глава 2. Материалы и методы

Материалом для работы послужили сборы десятируких головоногих моллюсков, полученные в 1983 г. и 2004-2013 гг. в 33 рейсах десяти научно-исследовательских судов (НИС): «Вильнюс», «Смоленск», «Ф. Нансен», «Профессор Бойко» (ПИНРО); «Мензелинск» (ВНИРО); «Дальние Зеленцы» (ММБИ); «G.O. Sars», «Johan Hjort», «Jan Mayen» (с 2011 г. «Helmer Hanssen»), «Christina E» (IMR). Большая часть материала получена во время совместных норвежско-российских (IMR-ПИНРО) экосистемных съемок Баренцева моря и прилегающих акваторий в августе – начале октября 2004-2013 гг. В четырех экосистемных рейсах на норвежских НИС «Jan Mayen» («Helmer Hanssen») и «G.O. Sars» (2009, 2012-2013) автор участвовал лично. Сбор головоногих производился по всей акватории Баренцева, в западной части Карского, в северо-восточной части Гренландского и Норвежского морей и в прилегающих частях Центрального Полярного бассейна. Границы акватории исследований: от 68°42´N до 82°31´N и от 4°45´E до 76°29´E (рис. 1). Для удобства сравнительного анализа вся исследованная акватория была поделена на 6 районов: юго-западная часть Баренцева моря (ЮЗБМ), южная часть Баренцева моря (ЮБМ), Шпицбергенский район (ШПР), центральная часть Баренцева моря (ЦБМ), район Земли Франца-Иосифа (ЗФИ), западная часть Карского моря (ЗКМ). Данный подход основан на гидрологических характеристиках, геоморфологических особенностях рельефа дна и в целом соответствует районированию Баренцева моря Г. В. Горбацкого (1970).

Всего выловлено и обработано 2230 экз. цефалопод из 824 точек сбора:

- *Rossia palpebrosa* - 980 экз., в т.ч. кратким биологическим анализом исследовано 422 самки на 0-V2 стадиях зрелости (ст. зр.) с длиной мантии (ДМ) 6–58 (в среднем 29) мм и 375 самцов на 0-VI ст. зр. с ДМ 6–49 (27) мм, из них для 135 самок и 191 самца сделан полный биологический анализ; исследовано 18 кладок вида. При построении карт количественного распределения дополнительно были учтены данные траловых приловов зообентоса;
- *R. moelleri* - 44 экз., в т.ч. полным биологическим анализом исследовано 10 самок на II, IV–V_2 ст. зр. с ДМ 25–76 (в среднем 53) мм и 20 самцов

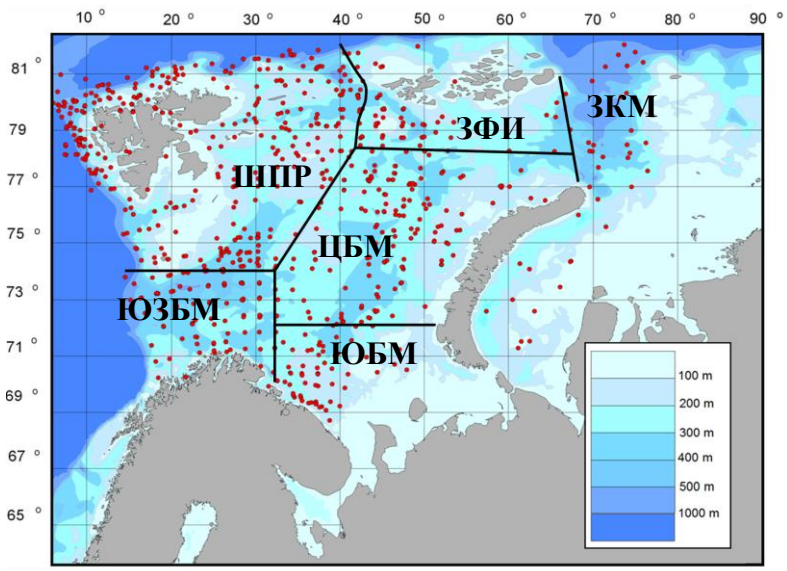

Рис. 1. Точки сбора материала по десятируким головоногим в Баренцевом море и прилегающих акваториях; линиями разграничены выделенные районы акватории исследования.

ЮЗБМ – юго-западная часть Баренцева моря; ЮБМ – южная часть Баренцева моря; ШПР – Шпицбергенский район; ЦБМ – центральная часть Баренцева моря; ЗФИ – район Земли Франца-Иосифа; ЗКМ – западная часть Карского моря.

на II–V_2 ст. зр. с ДМ 21–46 (39) мм, а также 6 кладок вида;

- *Sepietta oweniana* – 1 экз., самая северная известная точка обнаружения (70°54´N, 19°46,8´E), самка IV ст. зр. с ДМ 28 мм;
- *Gonatus fabricii* – 1179 экз., в т.ч. полным биологическим анализом обработано 178 кальмаров: 107 самок (ДМ 21–215 (в среднем 61) мм; 0–II, IV ст. зр.) и 71 самец (ДМ 25–142 (62) мм; 0–III ст. зр.); 1001 экз. гонатуса обработаны на борту НИС кратким биологическим анализом;
- *Todarpsis eblanae* – 21 экз., впервые указан для Арктики, полный биологический анализ 1 самца V_1 ст. зр. с ДМ 92 мм;
- *Todarodes sagittatus* – 3 экз., сообщение о факте вылова, предположительно незрелые самки с ДМ <70 мм;
- *Teuthowenia megalops* – 2 экз., фотография на борту НИС, созревающие самки, ДМ ~240-260 мм.

Орудиями лова были тралы Campelen-1800, Harstad, Agassiz, донный ихтиологический №2387.02.155 и дночерпатель ван-Вина. Головоногие фиксировались в основном целиком в 4% формалине, либо в 70% этиловом спирте. Кусочки мантии для молекулярно-генетического анализа помещались в эппендорфы с 96% этанолом.

Оценка биомассы и численности проводилась по стандартным методам (Аксютина, 1968; Левин, 1994; Walsh, 1996; Мельников, 2011). Коэффициенты уловистости для бореопацифических гонатид (Шунтов, Бочаров, 2003) использованы в наших расчетах для *G. fabricii*: q=0,01 при ДМ <40 мм, q=0,05 при ДМ

40–80 мм, *q*=0,1 при ДМ >80 мм. Для сепиолид применен коэффициент уловистости *q*=0,28 (Любин, 2010). Изолинейные карты распределения биомассы и численности построены методом кригинга (Cressie, 1990; Левин, 1994). Полученные данные значений биомассы и численности для исследованных участков Баренцева и западной части Карского морей экстраполировались на всю площадь ареалов *G. fabricii* и *R. palpebrosa* в данных акваториях.

Краткий биологический анализ включал: определение пола и стадии зрелости, измерение ДМ (с точностью до 1 мм) и общей массы тела (с точностью до 0,1 г). У *R. palpebrosa* также определялось наличие/отсутствие папилл и рядность расположения присосок на руках. Стадии зрелости сепиолид определялись по оригинальной шкале, разработанной на основе шкал для кальмаров (Буруковский и др., 1977; Зуев и др., 1985; Сабиров, 1995; Нигматуллин и др., 1996; Lipinski, Underhill, 1995; Nigmatullin et al., 2003). Стадии зрелости кальмаров определялись по шкале Г. В. Зуева и др. (1985) и Р. М. Сабирова (1995).

Полный биологический анализ включал измерение длины (с точностью до 0,1 мм) и массы (с точностью до 0,01 г) яичника/семенника, нидаментальных и яйцеводных желез, яйцеводов, СКО и сперматофоров, диаметра ооцитов, подсчет числа ооцитов и сперматофоров, описание гектокотиля.

У самок размер выборки ооцитов для промеров составлял 10-30 шт. из всех фаз развития, зрелые и крупные вителлогенные ооциты промерялись все. Плодовитость определялась подсчетом всех ооцитов либо путем расчета среднего числа ооцитов в 5-8 весовых выборках и последующим перерасчетом на весь яичник. При диаметре ооцитов <0,1 мм подсчет велся по формуле, предложенной В. В. Лаптиховским (1990) для подсчета сперматозоидов в камере Горяева; промерялись по 60 – 100 ооцитов в 4 выборках из разных участков яичника. Всего промерено 8739 ооцитов *R. palpebrosa*, 1374 ооцита россии Мёллера, 11451 ооцит обыкновенного гонатуса и 408 ооцитов *S. oweniana*. У самок также выявлялись и подсчитывались дегенерирующие ооциты, изучались места локализации сперматангиев и подсчитывалось их количество.

У самцов для промеров сперматофоров брались 2-4 выборки по 10-20 шт. из разных частей сперматофорного мешка (пениса, средней части, фундуса). У *R. palpebrosa* сделана морфометрия 1527 сперматофоров, у *R. moelleri* – 918, у коренастого кальмара – 21, в т ч. пробных, соответственно, 29, 5 и 11. Объем семенного резервуара сперматофора (мм^3) определялся по формуле объема цилиндра. В работе рассчитывались около 30 различных индексов репродуктивной системы.

На гистологическом уровне исследованы семенники, СКО, гектокотили, участки кожи 26 самцов (ДМ 6–47 мм; 0–VI ст. зр.), яичники, имплантированные сперматангии и участки кожи 5 самок (ДМ 8–46 мм; 0–III, V_2 ст. зр.) *R. palpebrosa*. Гистологические срезы изготавливались стандартными методами (Romeis, 1989; Kiernan, 2008). Окрашивание проводилось по Маллори либо гематоксилин-эозином (Иванов и др., 1981; Коржевский, Гиляров, 2010). Получено более 2,7 тыс. срезов.

Трансмиссионная электронная микроскопия применялась для исследования спермиогенеза и строения сперматозоидов *R. palpebrosa* на V_1–V_2 стадиях зрелости с ДМ 25–37 мм, которые были зафиксированы в 1% растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере. Применялась стандартная методика для просвечивающей электронной микроскопии (Гайер, 1974; Голубев и др., 1986). Растровая электронная микроскопия проводилась на РЭМ Hitachi TM-1000. В работе также были использованы световые оптические микроскопы Carl Zeiss Axio Imager A2 с флуоресцентной приставкой, Carl Zeiss Primo Star, ЛОМО Микмед-2, Микромед МС-2-ZOOM (2CR), цифровой видеомикроскоп Hirox KH-7700.

Молекулярно-генетические данные, задействованные в комплексном анализе таксономии рода *Rossia*, приведены по результатам совместных исследований с коллегами из Окаямского университета, Япония.

Для статистической обработки данных применялись программы Statistica 10 (Statsoft), SigmaPlot 11.0 (SYSTAT Software), PAST 2.17c (O. Hammer and D.A.T. Harper, http://folk.oio.no/ohammer/past) и MS Excel 2003, 2010. Методы статистического анализа использованы преимущественно по Дж. Х. Зару (Zar, 2010). Для картографических построений были задействованы Surfer 8.0, MapViewer 7.1 (Golden Software) и AreaS 2.1 (А.Н. Пермяков, www.ssaa.ru), для работы с графикой – Adobe Photoshop CS6 (Adobe Systems).

Глава 3. Результаты и обсуждение

Новые данные о распространении головоногих в Арктике

Массовый вид арктических сепиолид ***R. palpebrosa*** представлен двумя формами неясного таксономического статуса – «*glaucopis*» и «*palpebrosa*». Первая имеет гладкую поверхность тела, вторая – с папиллами на дорсальной стороне головы и мантии. Формы достоверно различаются по предпочитаемым температурам: «*glaucopis*» встречается по всей исследованной акватории в диапазоне придонных температур в августе-сентябре от -1,4°C до +6,5°C, в более холодных северо-восточных районах ее доля близка к 50%, в более теплых участках акватории она абсолютно преобладает (p=0,046); «*palpebrosa*» предпочитает более низкие температуры от -1,6°C до +1°C до, становится немногочисленной при температурах >+1°C и не встречается при температуре >+5°C (p=0,042). Южная граница распространения формы «*palpebrosa*» на исследованной акватории проходит по восточному краю Медвежинско-Надеждинской и Нордкинской возвышенностей (рис. 2). Т. о. эти формы представляют собой термозависимые экоморфы одного вида: «*palpebrosa*» является высокобореально-арктической, «*glaucopis*» – широкобореально-арктической. Во всех районах Баренцева моря папильчатость чаще проявляется у самок. Статистически достоверная связь между наличием/отсутствием папилл и размером россий установлена только для раз размерной группы с ДМ менее 20 мм (p≤0,0022): среди них практически отсутствует форма «*palpebrosa*». Достоверных отличий между экоморфами по морфологическим признакам, за исключением папилл, не обна-

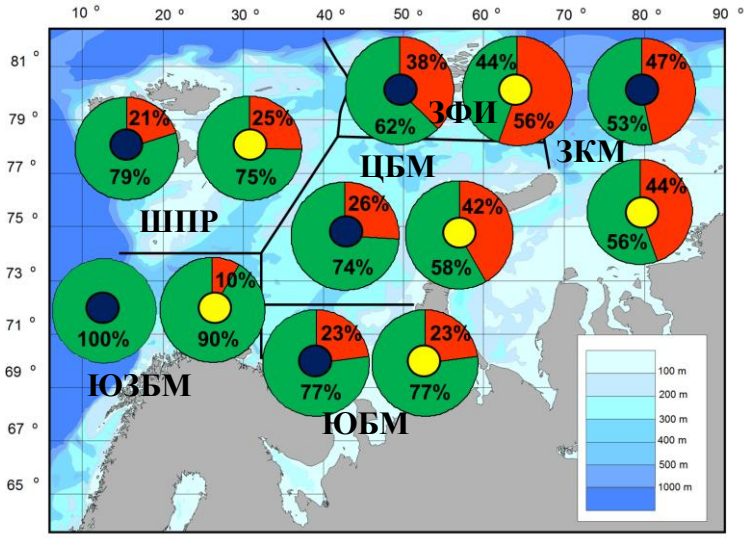

Рис. 2. Процентное соотношение экоморф *R. palpebrosa* в разных районах акватории исследований.

● - самцы; ○ - самки; ■ - «*glaucopis*»; ■ - «*palpebrosa*».

ружено. Молекулярно-генетические данные также указывают на отсутствие различий (Голиков, Моров, 2007, 2008; Сабиров и др., 2008; Голиков, Сабиров, 2010а, 2013б; Моров и др., 2010; Голиков и др., 2011, 2013; Morov et al., 2011). Папиллы *R. palpebrosa* не имеют в своем составе жестких элементов, они образованы разрастаниями вакуолизированной соединительной ткани и покровного эпителия.

Максимальная биомасса *R. palpebrosa* за период исследования в Баренцевом море отмечена в 2007 и 2012 гг. – более 6 тыс. т при численности свыше 300-500 млн. экз., минимальная – в 2009 г.: около 4 тыс. т и 250 млн. экз. Для 2010 г. указывается снижение биомассы некоторых групп макрозообентоса в Баренцевом море (Anon, 2010; Захаров, 2012). Однако для *R. palpebrosa* такого явления не установлено. Корреляционный анализ значений биомассы и численности с климатическими индексами Баренцева моря (индексы по В. Д. Бойцову и др., 2012) не выявил достоверных зависимостей. Участки с наиболее высокими значениями плотности биомассы (10,1 – 30,0 кг/км^2) располагались, в основном, в северной и восточной частях Баренцева моря (рис. 3). Помимо этого, максимальная плотность биомассы в отдельные годы отмечалась в южной и юго-восточной частях Центральной впадины, а также к западу от Айс-Фьорда (Голиков и др., 2014). В западной части Карского моря максимальная биомасса *R. palpebrosa* отмечена в желобе Святой Анны.

R. moelleri – высокоарктический вид, встречается гораздо реже, чем *R. palpebrosa*. В Карском море отмечена по всей исследованной акватории, в Баренцевом – в северо-восточной части севернее 74°N и вокруг Шпицбергена севернее 76°N. Вид предпочитает придонную температуру ниже -1°C, не встречен при ≥ +3°C. Обитает на глубинах до ~400 м, в среднем 219 м (p=0,0014). Россия Мёллера – более холодноводный и мелководный вид, чем *R. palpebrosa*, различие по предпочитаемым температурам является достоверным (p=0,036).

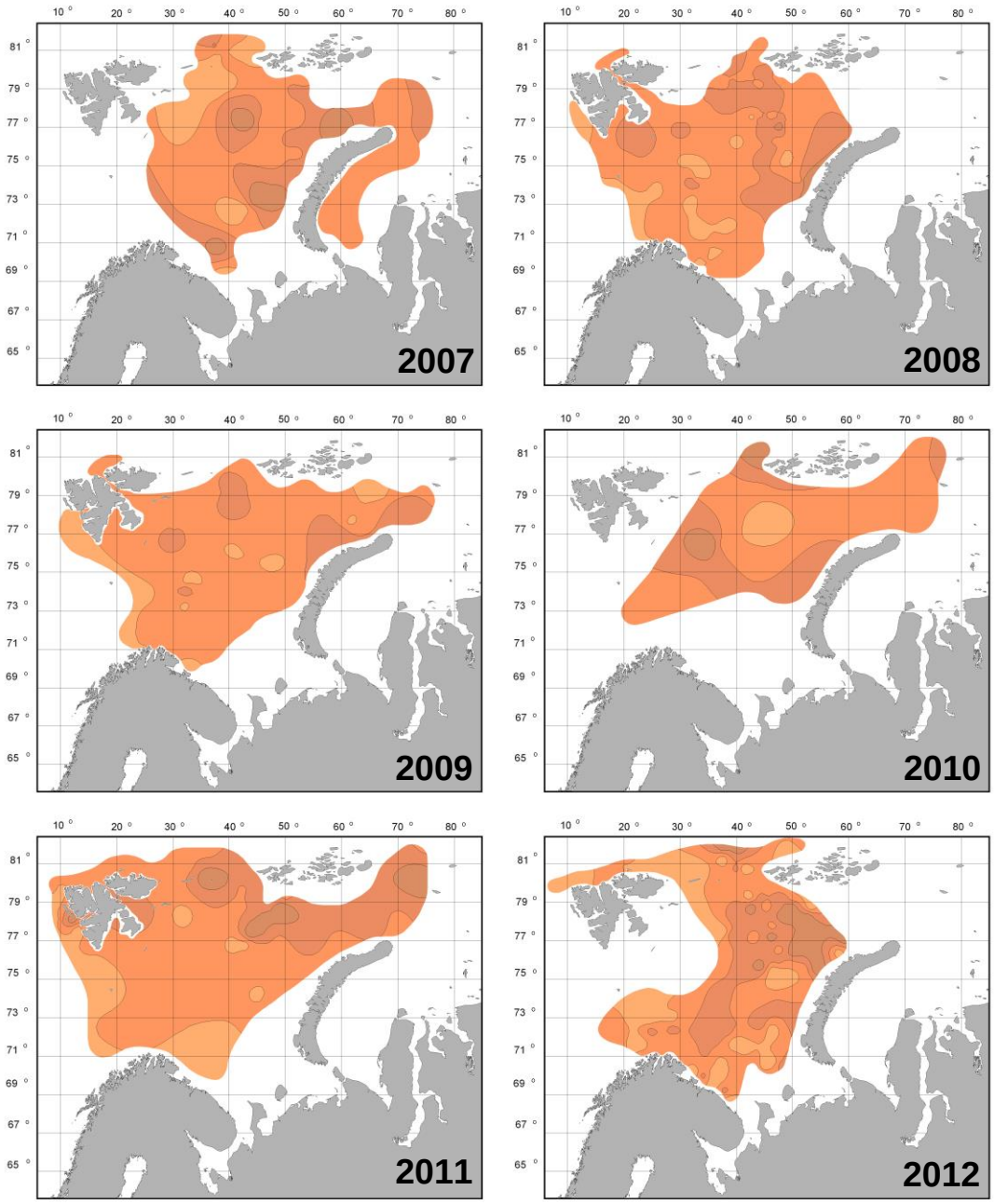

Рис. 3. Распределение биомассы *R. palpebrosa* в Баренцевом море и прилегающих акваториях в 2007-2012 гг.

- < 1,0 кг/км^2; - 1,0 – 5,0 кг/км^2;

- 5,1 – 10,0 кг/км^2; - > 10,0 кг/км^2.

Для ***G. fabricii*** установлены новые участки ареала: в восточной части Баренцева моря до кромки Приновоземельского мелководья и в западной части Карского моря в желобе Святой Анны. Очевидно, это является результатом влияния потепления. Ранее известная граница ареала гонатуса в Баренцевом море проходила по ~40°E (Kristensen, 1984; Gardiner and Dick, 2010a; Roper et al., 2010a). Максимальная биомасса *G. fabricii* за период исследований в Баренцевом море отмечена в 2011 г. и составила более 24,5 тыс. т при численности

свыше 1,7 млрд. экз. Максимальные значения плотности биомассы и численности – около 279 кг/км^2 и свыше 96 тыс. экз./км^2 – отмечены в эпипелагиали северо-восточного участка Гренландского моря. Межгодовые колебания биомассы вида – до 8 раз.

В зоне наибольшего влияния атлантических водных масс обнаружены **бореально-субтропические виды**: для *T. eblanae*, *T. megalops* и *S. oweniana* указаны самые северные точки распространения (Сабиров и др., 2009а; Golikov et al., 2013, 2014). Два первых вида обнаружены в Арктике на расстоянии >1,5-2,5 тыс. км за пределами северных границ своих ареалов (рис. 4). Находки приходятся на период максимальной интенсивности теплых течений из Атлантики (Aagaard, 1989). Новые части ареалов тодаропсиса и теутовении являются зонами стерильного выселения (Несис, 1965, 1987; Sabirov et al., 2012a). Реализация репродуктивных функций сепиетты в условиях банки Тромсё так же представляется маловероятным. Впервые с 1983 г. на исследованной акватории отмечен *T. sagittatus*.

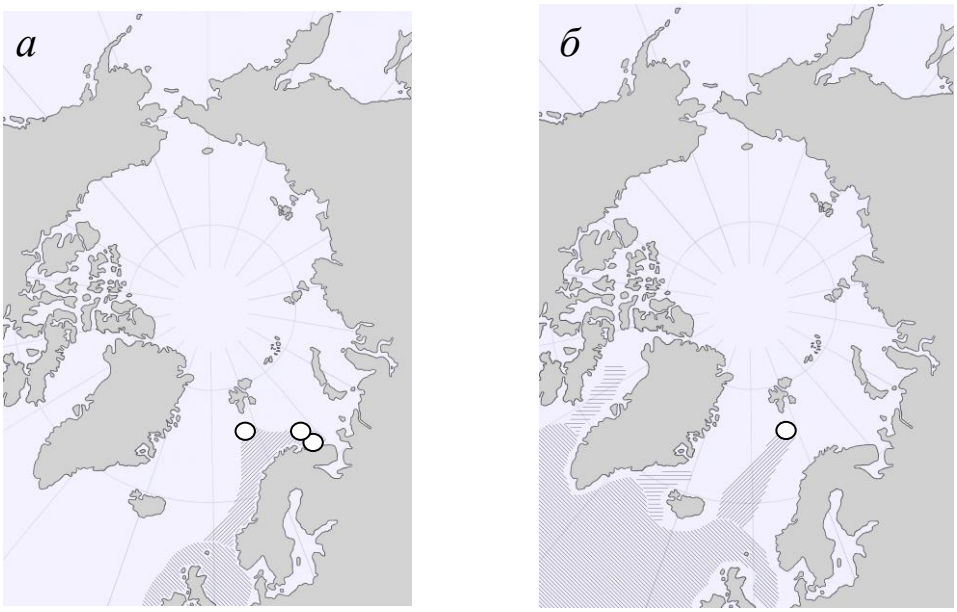

Рис. 4. Изменения ареалов *T. eblanae* (*а*) и *T. megalops* (*б*) в последнее десятилетие.

- известная часть ареала; - новая часть ареала;

- известная стерильная зона выселения, лежащая за пределами основного ареала.

Репродуктивная биология

R. palpebrosa. У обоих полов вида рост в течение незрелой и созревающей частей жизненного цикла (до V_1 ст. зр.) идет примерно с одинаковой скоростью, по достижении зрелости рост замедляется. Но в отличие от холодноводных кальмаров, питание и рост не прекращаются до гибели животного. Самки *R. palpebrosa* достигают большего размера, чем самцы: минимальная ДМ

зрелых самок 24 мм, самцов – 22 мм, 50% порог зрелости – 40 мм и 32 мм при разбросе значений ДМ в 2,3-2,4 раза. На основании стадий развития собранных кладок, встречаемости кладок и зрелых особей в течение года можно сделать вывод о растянутом круглогодичном нересте *R. palpebrosa*.

На исследованной акватории для вида характерен летне-осенний пик нереста (август-сентябрь). В это время доля самок, способных к откладке яиц (V_2 ст. зр.), достигает 27%, а способных к приему сперматангиев (V_1-V_2 ст. зр.) – 34%, доля зрелых и предвыбойных самцов (V_2-V_3 ст. зр.) – 44%. Нерест *R. palpebrosa* на исследованной акватории в августе-сентябре происходит неравномерно, что видно по доле зрелых особей (рис. 5). В Карском море и районе ЗФИ в это время в разгаре преднерестовое спаривание, пик нереста только начинается: соотношение полов среди способных к размножению особей ♀:♂ = 1:2. В других участках Баренцева моря нерест в это время уже активно идет (♀:♂ = 1:1,3) и имеет максимум в его южной части (♀:♂ = 1:0,5). Такая картина связана с распространением придонных температур в августе-сентябре: прогрев исследуемых акваторий в летний период распространяется с юго-запада на северо-восток, соответственно пик нереста начинается раньше в более прогретых акваториях.

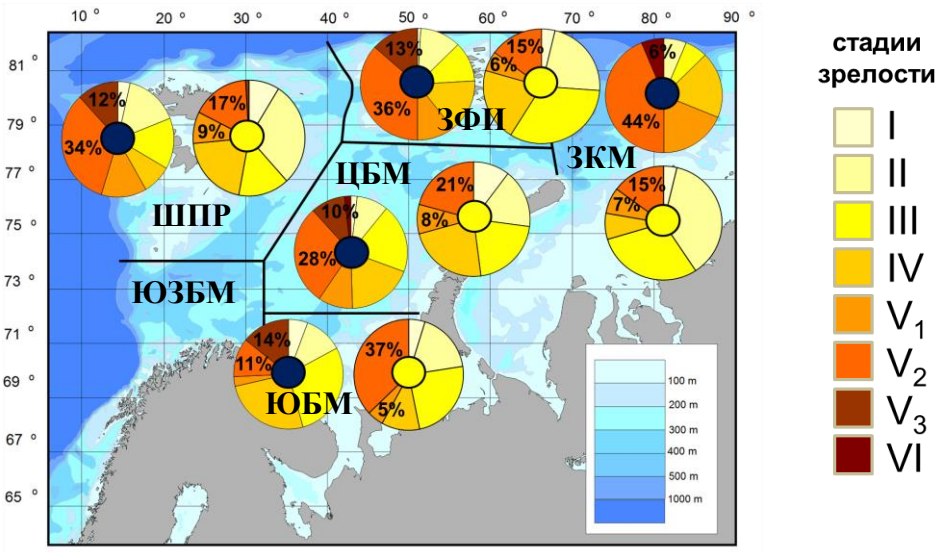

Рис. 5. Распределение стадий зрелости *R. palpebrosa* в разных районах акватории исследований.
● - самцы; ○ - самки.

Относительная масса яичника ($К_г$) *R. palpebrosa* варьирует от 0,12% у на I ст. зр. до 33,07% на V_2 (таб. 1). Быстрый рост веса яичника происходит на IV ст. зр. за счет накопления крупных вителлогеновых ооцитов (рис. 6). Относительная масса репродуктивной системы ($К_{зр}$) в онтогенезе меняется от 0,31 до 39,05%. Резкий рост $К_{зр}$ так же приходится на IV ст. зр. (рис. 6). Нидаментальные железы у незрелых самок железы узкие и вытянутые, длиной до 29% ДМ и шириной до 12,5%, при созревании увеличиваются до 57% и 30,5% ДМ соответственно. Правая и левая нидаментальные железы у созревающих и зрелых самок асимметричны, это является результатом сдавливания левой железы ле-

жащим под ней яйцеводом. Рост нидаментальных желез идет с положительной аллометрией к ДМ, добавочных нидаментальных желез – с отрицательной.

Таблица 1.

Онтогенетическая изменчивость размеров и показателей репродуктивной системы *R. palpebrosa* (min – max (M±m))

Стадия зрелости	Самки					
	ДМ, мм	Вес, г	$К_г$, %	$К_{зр}$, %	$К_я$, %	Плодовитость, ооциты
I	11 – 23 (17±0,81)	0,8 – 6,6 (3,6±0,36)	0,12 – 0,79 (0,38±0,07)	0,31 – 1,46 (0,91±0,12)	26,21 – 55,26 (40,16±1,51)	208 – 281 (236±22,74)
II	17 – 33 (22±0,49)	1,6 – 14,3 (7,3±0,36)	0,25 – 1,10 (0,58±0,05)	0,54- 2,92 (1,49±0,12)	28,83 – 62,00 (40,28±1,60)	160 – 270 (221±9,38)
III	18 – 45 (27±0,47)	3,9 – 35,0 (13,6±0,35)	0,31 – 3,70 (1,10±0,13)	0,68 – 6,20 (2,61±0,20)	25,00 – 61,03 (40,80±2,98)	176 – 267 (220±8,96)
IV	22 – 48 (34±0,67)	8,5 – 46,2 (21,5±1,06)	0,92 – 15,47 (5,24±0,71)	2,06 – 19,49 (8,19±0,85)	38,46 – 79,36 (59,44±2,30)	117 – 242 (190±9,98)
V_1	25 – 57 (39±1,34)	9,4 – 47,2 (28,2±1,92)	8,44 – 24,93 (16,27±1,30)	11,90 – 28,39 (20,28±1,33)	53,28 – 85,06 (68,87±2,87)	127 – 279 (183±12,61)
V_2	24 – 58 (40±0,79)	11,8 – 74,0 (30,8±1,65)	13,42 – 33,07 (23,01±1,09)	17,10 – 39,05 (27,09±1,17)	68,48 – 91,41 (84,71±0,97)	120 – 274 (191±8,89)
Стадия зрелости	Самцы					
	ДМ, мм	Вес, г	$К_г$, %	$К_{зр}$, %	$К_{СКО}$, %	N сперматофоров
I	7 – 14 (12±0,7)	0,4 – 2,7 (1,6±0,25)	0,29 – 0,91 (0,59±0,16)	0,52 – 1,26 (0,87±0.19)	0,23 – 0,35 (0,29±0,03)	-
II	13 – 25 (19±0,5)	1,5 – 10,5 (4,7±0,35)	0,89 – 3,69 (2,13±0,20)	1,57 – 4,87 (3,16±0,23)	0,58 – 2,18 (1,03±0,10)	-
III	17 – 37 (24±0,6)	3,6 – 17,1 (8,2±0,44)	1,79 – 6,53 (4,10±0,22)	3,59 – 8,44 (5,80±0,25)	0,99 – 2,63 (1,71±0,07)	≤ 3*
IV	18 – 38 (26±0,6)	4,3 – 19,5 (11,2±0,46)	1,88 – 7,87 (4,60±0,24)	4,46 – 10,63 (7,27±0,28)	1,69 – 4,15 (2,67±0,09)	2 – 4 (3±0,26)*
V_1	19 – 40 (28±0,7)	5,7 – 21,6 (13,0±0,65)	2,32 – 7,45 (4,46±0,22)	4,99 – 10,72 (7,60±0,26)	2,27 – 4,57 (3,10±0,11)	3 – 10 (6±0,58)**
V_2	22 – 49 (32±0,5)	6,3 – 40,8 (17,1±0,52)	0,44 – 4,74 (2,38±0,13)	4,59 – 11,59 (6,99±0,16)	2,61 – 10,41 (4,59±0,13)	13 – 61 (31±1,87)
V_3	22 – 44 (33±0,8)	8,5 – 32,5 (17,1±1,01)	0,18 – 2,33 (0,68±0,12)	4,33 – 9,84 (6,37±0,40)	3,94 – 9,07 (5,69±0,33)	11 – 62 (34±8,46)
VI	30 – 38 (35±2,4)	13,4 – 24,4 (18,3±3,21)	0,24 – 0,64 (0,39±0,12)	2,11 – 4,21 (3,12±0,61)	1,87 – 3,57 (2,73±0,49)	4 – 5 (4,5±0,5)

* пробные сперматофоры различных типов;
** из них от 1 до 5 – пробные, различных типов.

В оогенезе *R. palpebrosa* на поздней безжелтковой и ранней вителлогеновой фазах фолликулярные складки достигают крайне сильной степени развития (рис. 7*а*). У бореальных и нотальных головоногих на этих фазах фолликулярные складки достигают меньшего развития (Baeg et al., 1993; Melo, Sauer, 1999; Laptikhovsky, Arkhipkin, 2001), у тропических видов фолликулярные складки развиты еще слабее (Буруковский и др., 1977; Rodriguez-Rua, 2005; Но-

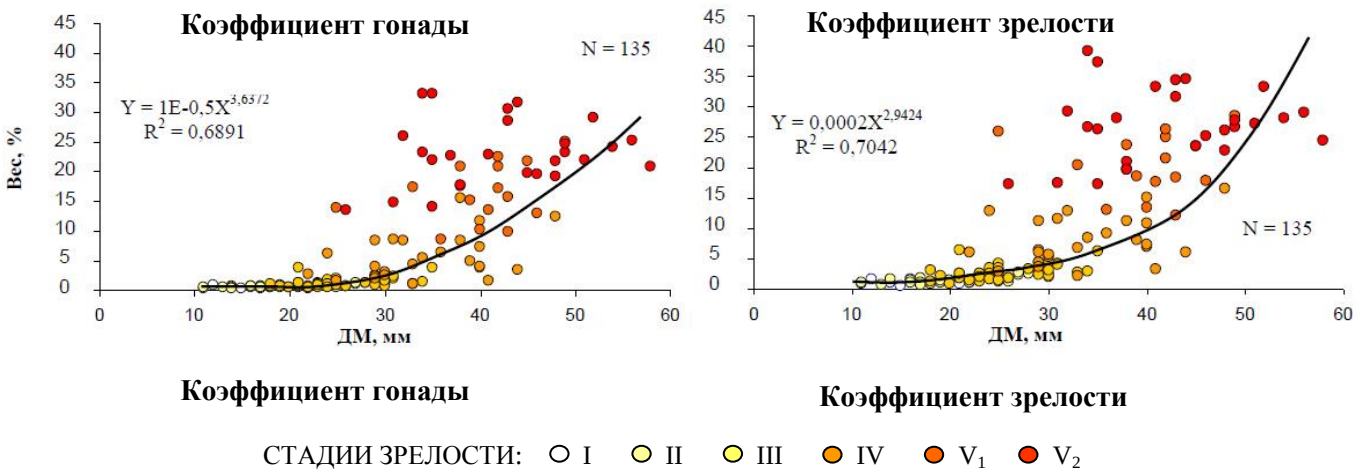

Рис. 6. Онтогенетическая изменчивость репродуктивных индексов *R. palpebrosa*.

ving et al., 2014). Также для холодноводных форм характерно более раннее начало вителлогенеза (Нигматуллин и др., 1996; Laptikhovsky, Arkhipkin, 2001). У *R. palpebrosa* наиболее холодноводной формы из изученных в отношении оогенеза, упомянутые выше признаки выражены наиболее ярко. В частности, исчезновение оогониев и премейотических ооцитов происходит до выклева, от конца I ст. зр. (ДМ 17-23 мм) до предзрелого состояния в гонаде доминируют ооциты поздней безжелтковой фазы (рис. 7*б*), на II ст. зр. начинается вителлогенез. Плодовитость *R. palpebrosa* минимальная в подсемействе *Rossiinae*, даже у незрелых форм она не достигает 300. При этом зрелые ооциты *R. palpebrosa* очень крупные - 6,1–11,4 мм (в среднем 8,7±0,9 мм), их относительный диаметр наибольший в семействе - 15,0–37,73% (21,97±3,18%) ДМ. Яичник созревает асинхронно, с синхронизацией отдельных порций (рис. 8). В одной нерестовой порции, в среднем, 10-20 ооцитов. Свыше 40% всего фонда ооцитов, в основном 5 и 6 фаз, может подвергаться регуляционной резорбции.

Репродуктивная система самцов *R. palpebrosa* расположена в задней части мантийной полости: СКО смещен от главной оси тела влево, семенник - вправо. Относительная масса последнего ($К_г$) достигает максимума ~7,9% на IV-V_1 ст. зр., затем по мере расходования сперматозоидов начинает снижаться (таб. 1). Относительная масса СКО достигает максимума (10,41%) у зрелых самцов (V_2 ст. зр.). Отделы СКО растут с положительной аллометрией фактически до гибели самца, степень алолометрии выше у дистальных отделов. $К_{зр}$ возрастает у незрелых и созревающих самцов, остается практически постоянным у зрелых, и резко снижается у выбойных.

Семенные канальцы в семеннике расположены иррегулярно. Выделено 7 фаз развития половых клеток самцов, начиная с гоноцитов. Последние обнаружены только у самцов 0 ст. зр., после выклева не отмечались (рис. 7*в*). Зрелые сперматозоиды – длиной до 15 мкм в длину (без жгутика). Относятся к промежуточному типу, минимального размера среди *Rossiinae*. На переднем конце располагается акросома длиной до 1,6-1,8 мкм. Жгутик на заднем конце один, типичного для цефалопод строения (Healy, 1990). Сбоку от него расположена

митохондриальная шпора (длина 1,6-2,2 мкм). Пик спермиогенеза отмечается на V_1-V_2 ст. зр. (рис. 7*г*).

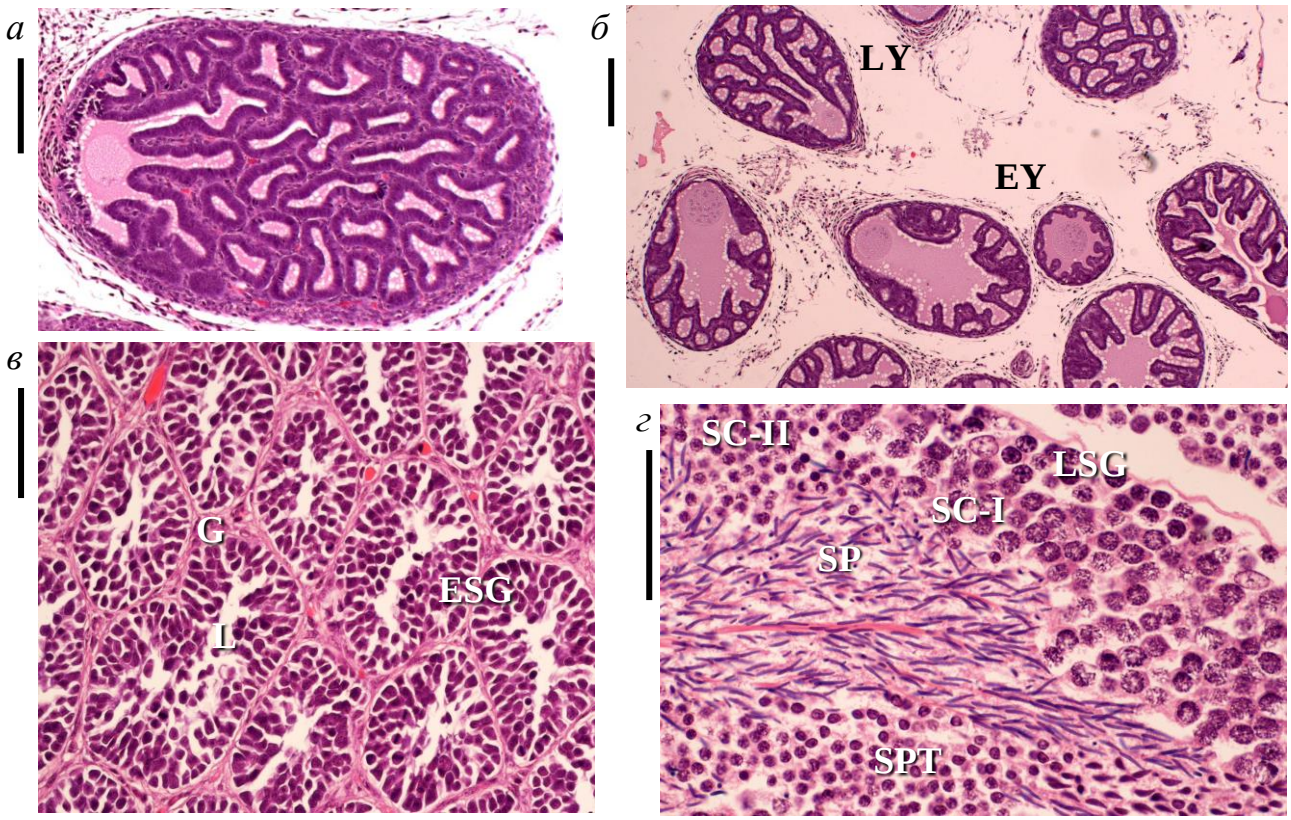

Рис. 7. Гистология гонад *R. palpebrosa*.

а – ооцит поздней безжелтковой фазы; *б* – участок яичника на I ст. зр.; *в* – участок семенника на I ст. зр.; *г* – участок семенника на V_2 ст. зр. ESG – ранние сперматогонии; EY – ооциты ранней безжелтковой фазы; G – стенка семенного канальца; L – просвет семенного канальца; LSG – поздние сперматогонии; LY – ооциты поздней безжелтковой фазы; SC-I – сперматоциты I; SC-II – сперматоциты II; SP – сперматозоиды; SPT – сперматиды. Шкала 100 мкм (*а*-*в*), 50 мкм (*г*).

Сперматофорный проток и фундус сперматофорного мешка *R. palpebrosa* образуют петлю – это образование свойственно только сепиолидам (Голиков, Сабиров, 2009а; Голиков и др., 2013). Количество сперматофоров у зрелых и предвыбойных самцов варьирует от 13 до 62 (в среднем 31±2). Они очень крупные, длина сперматофора (ДС) составляет 8,9 – 19,0 (13,5±0,08) мм, 30,00 – 54,21% (41,50±0,26%) ДМ. Основными таксономически значимыми частями сперматофора являются соединение эйякуляторной трубки с цементным телом и двух частей цементного тела друг с другом.

У ***R. moelleri*** сильнее выражен размерный половой диморфизм: зрелые самки в 1,6-1,7 раза крупнее самцов (у *R. palpebrosa* – максимум в 1,25 раза). Строение репродуктивной системы самок схоже с предыдущим видом, в основном отличия в размерах и пропорциях частей. У *R. moelleri* самые большие нидаментальные железы среди сепиолид: суммарный вес достигает 15,6% массы тела, длина – до 70,2% ДМ. Достоверной разницы в размерах правой и левой

нидаментальных желез не выявлено. Плодовитость зрелых самок составляет 310-531 (в среднем 396±48,32) ооцита, процент регуляционной резорбции меньше, чем у предыдущего вида (не более 31,5%). Диаметр зрелых ооцитов 8,0 – 13,0 мм (в среднем 11,1±1,1 мм), 11,94 – 19,40% (16,24±1,23%) ДМ. В абсолютном значении ооциты *R. moelleri* самые крупные среди сепиолид. Эти особенности являются приспособлением вида к обитанию в высоких широтах. Мощное развитие нидаментальных желез необходимо для формирования прочной четвертичной оболочки яиц на фоне меньшей заботы о потомстве (не прячет яйца в губки).

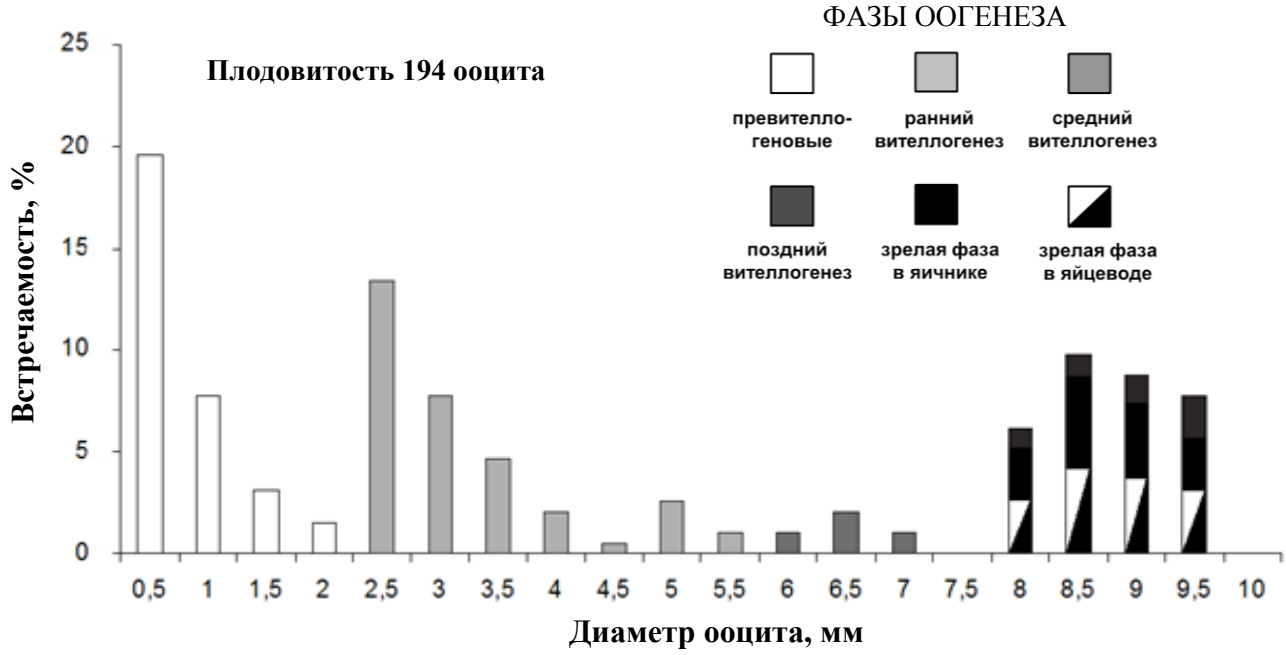

Рис. 8. Размерный состав и фазы развития ооцитов зрелой самки *R. palpebrosa* (ДМ 34 мм; V_2 ст. зр.)

Репродуктивная система самцов, помимо размеров, отличается от *R. palpebrosa* некоторыми особенностями структуры гектокотиля и, главное, строением цементного тела и пропорциями частей сперматофоров. ДС *R. moelleri* составляет 17,5 – 21,7 (19,7±0,07) мм, 40,00 – 53,33% (44,56±0,18%) ДМ. Количество сперматофоров – до 141 (в среднем 109±6).

На основе макроморфологических и гистологических признаков развития репродуктивной системы в онтогенезе обоих изученных видов *Rossia* разработана оригинальная шкала стадий зрелости для данного рода.

Минимальный размер ***G. fabricii*** на 0 ст. зр. в наших сборах – ДМ 11 мм. При ДМ свыше 31–33 мм кальмары переходят на I ст. зр., пол можно различить визуально. Полученные размерно-весовые зависимости совпадают с опубликованными данными для Норвежского и Баффинова морей, Девисова пролива (Kristensen, 1977, 1984; Arkhipkin, Bjørke, 1999; Zumholz, Frandsen, 2006). Репродуктивная система самок *G. fabricii* состоит из непарного яичника и парных яйцеводов, яйцеводных и нидаментальных желез. У незрелых самок все они соединены между собой покровами висцеральной массы (Голиков и др., 2012в),

по мере созревания начинают плотно прилегать друг к другу. По весу в неполовозрелой части онтогенеза яичник составляет большую часть репродуктивной системы ($К_я$ до 92,3%). По мере созревания из-за активного морфогенеза яйцеводов, яйцеводных и нидаментальных желез $К_я$ снижается. На 0-II ст. зр. плодовитость варьировала от 13,2 до 16,3 тыс. ооцитов, в среднем 14,4-14,7 тысяч. У созревающей самки (IV ст. зр.) плодовитость составила 11,4 тысячи, при резорбции ~23,5% фонда ооцитов. С учетом литературных данных по зрелым самкам (Kristensen, 1981a), регуляторная резорбция может составлять до 40%. У незрелых самок не отмечена.

Созревание ооцитов в яичнике синхронное. На 0-I ст. зр. ооциты находятся в периоде протоплазматического роста, их средний диаметр менее 0,1 мм. На II ст. зр. средний диаметр ооцитов составляет 0,15 мм, ранняя безжелтковая фаза. На IV ст. зр. в яичнике находятся ранние вителлогеновые ооциты (диаметр 1,8-1,9 мм), так же обнаружено 3 поздних вителлогеновых (диаметр 4 мм). Т. о. процесс массового вовлечения ооцитов в вителлогенез и быстрый рост их объема происходит на созревающем этапе онтогенеза.

Репродуктивная система самцов *G. fabricii* расположена в задней части мантийной полости: семенник расположен медианно, СКО – с левой стороны. Гектокотиль отсутствует. У незрелых особей семенник и СКО сильно удалены друг от друга, соединяются покровами висцеральной массы. По мере их роста на созревающей части онтогенеза семенник плотно прилегает к дистальной части семяпровода. СКО имеет характерный теутидный план строения, отличается крайне длинным пенисом, который гонатиды используют для передачи сперматофоров самкам в отсутствие гектокотиля. Активный морфогенез в основном происходит на I ст. зр., на II ст. зр. СКО полностью сформирован, начинается активный рост его отделов. Длина сперматофорного мешка с пенисом на этой стадии составляет 6,92–13,41% ДМ (у зрелых самцов она может превышать 100% ДМ: Kristensen, 1984; Arkhipkin, Bjørke, 1999).

Очевидно, у гонатуса неполовозрелая часть онтгенеза является наиболее длительной. На созревающих стадиях генеративная составляющая обмена становится основной – репродуктивная система быстро развивается и происходит созревание. У самок в это время происходит резорбция части фонда ооцитов и желеобразное перерождение тела.

Репродуктивная система самки ***S. oweniana*** не имела каких-либо отклонений от типичного плана строения (Golikov et al., 2014), несмотря на необычно северное местонахождение (на ~100 км северо-восточнее от известной границы ареала) (Reid, Jereb, 2005). У самца ***T. eblanae*** в репродуктивной системе отмечены необратимые изменения: обводнение СКО (рис. 9), вследствие этого разбавление его секреции. Производимые сперматофоры хрупкие, у них нарушены пропорции частей по сравнению с типичными у вида, концентрация сператозоидов в семенном резервуаре снижена в 2,5-3 раза (Sabirov et al., 2012a).

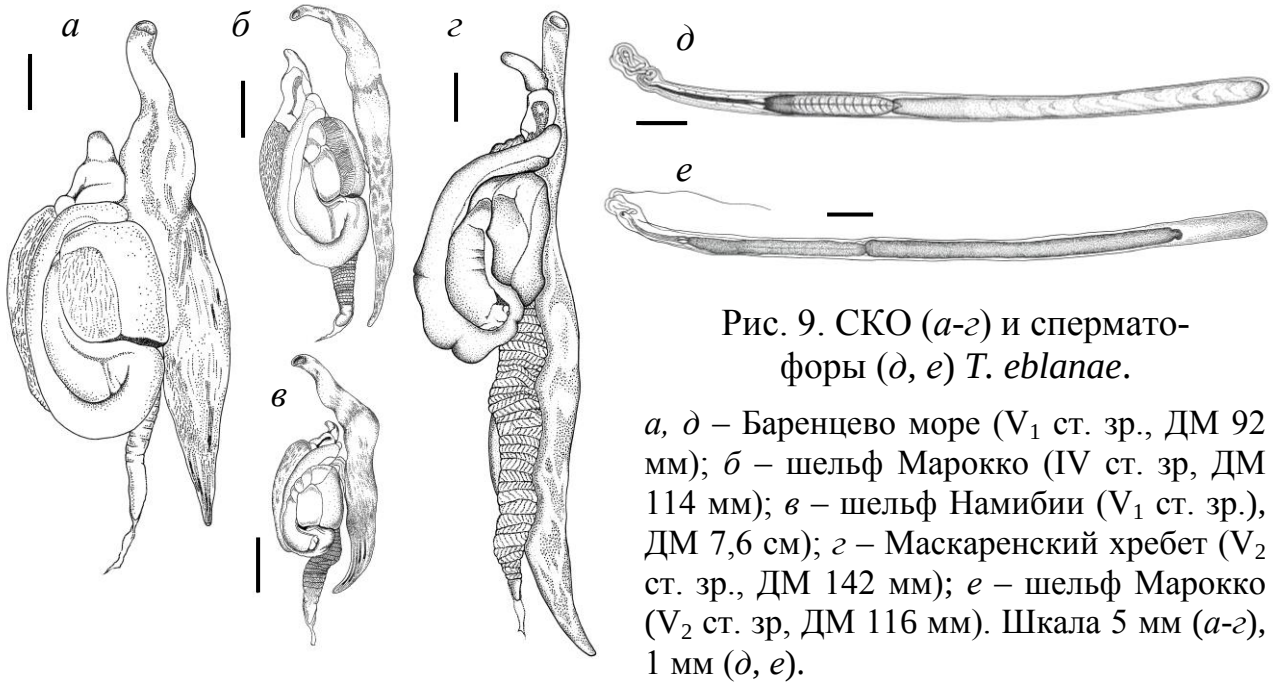

Рис. 9. СКО (*а-г*) и сперматофоры (*д, е*) *T. eblanae*.

а, д – Баренцево море (V_1 ст. зр., ДМ 92 мм); *б* – шельф Марокко (IV ст. зр, ДМ 114 мм); *в* – шельф Намибии (V_1 ст. зр.), ДМ 7,6 см); *г* – Маскаренский хребет (V_2 ст. зр., ДМ 142 мм); *е* – шельф Марокко (V_2 ст. зр, ДМ 116 мм). Шкала 5 мм (*а-г*), 1 мм (*д, е*).

Заключение

На фоне идущего в последние десятилетия потепления Арктики (Walther et al., 2002; Hassol, 2005; Walczowski, Piechura, 2006; Бойцов, 2006; Walsh, 2008; Boitsov et al., 2012), здесь констатированы изменения в теутофауне. Постоянно в Арктике обитают 3 вида десятируких головоногих моллюсков – *R. palpebrosa*, *R. moelleri* (отр. Sepiolida) и *G. fabricii* (отр. Teuthida). Впервые для Арктики указан коренастый кальмар *T. eblanae* (Сабиров и др., 2009а), для теутовении *T. megalops* и обыкновенной сепиетты *S. oweniana* установлены новые самые северные точки распространения (Golikov et al., 2013, 2014). Установлено, что у данных 3 видов в новых местах обнаружения невозможна реализация репродуктивной функции, новые участки ареала являются зонами стерильного выселения. В целом, выявленные инвазии головоногих в Арктику можно подразделить на 2 группы: происходящие квазирегулярно, без очевидной связи с климатическими изменениями, и индуцированные идущим потеплением.

Начиная с 2004 г. отмечено расширение зоны обитания *G. fabricii* на шельфе Баренцева моря в северо-восточном направлении, вплоть до желоба Святой Анны в Карском (Голиков и др., 2012б, в; Golikov et al., 2013). Очевидно, Баренцево море является зоной нагула для гонатусов как минимум из трех аллопатрических зон размножения вида, а именно: из центра Полярного бассейна, участка Гренландского моря у Шпицбергена и участка Норвежского моря у о. Вестеролен. В пользу этого предположения свидетельствует отмеченная клинальная изменчивость в северо-восточном направлении, которая указывает на направление миграции вида к желобу Святой Анны, где обнаружены крупные созревающие самцы. Возможно, дальнейшая миграция направлена к центру Полярного бассейна. Два других очевидных направления миграций гонату-

са из Баренцева моря выделены по встречаемости крупных созревающих особей.

Для *G. fabricii* установлена значительные межгодовые колебания биомассы, скоррелированные с климатическим индексом Баренцева моря. У *R. palpebrosa* межгодовые колебания биомассы и численности незначительны, отмеченная для гонатуса корреляция отсутствует. Наибольшие количественные показатели *R. palpebrosa* ежегодно отмечались в основном в северо-восточной части Баренцева моря на глубинах 200-400 м при температуре от 0°С до -1°С. Т. о., на пелагических головоногих (кальмаров), как арктических, так и бореально-субтропических, потепление влияет в большей степени, чем на нектобентосных сепиолид.

В пределах вида *R. palpebrosa* можно выделить две термозависимых экоморфы, достоверно различимых по предпочитаемым температурам. Единственным морфологическим признаком, позволяющим достоверно отличить две морфы в пределах вида является наличие/отсутствие папилл («*palpebrosa*»/«*glaucopis*») с дорсальной стороны головы и мантии. Широкобореально-арктическая экоморфа «*glaucopis*» преобладает во всех районах акватории исследования, высокобореально-арктическая «*palpebrosa*» практически отсутствует в ЮЗБМ и в среднем составляет 32% от сборов по всем районам исследования. Существование экоморф может свидетельствовать об идущих микроэволюционных процессах в пределах вида *R. palpebrosa.*

Функциональная морфология репродуктивной системы сепиолид сформировалась на фоне укорочения тела вследствие редукции гладиуса, что явилось главным вектором эволюции сепиолид (Бизиков, 2008). Укорочение тела и приобретение им овальной формы привело к возникновению следующих особенностей:

- у самок - округлый яичник занимает заднюю половину мантийной полости, непарный (левый) яйцевод выполняет функцию накопления и кратковременного хранения небольшой порции зрелых яиц для единовременной откладки, нидаментальные железы ассиметричны;
- у самцов - смещение семенника вправо относительно главной оси тела, иррегулярное расположение семенных канальцев в гонаде с частичной утратой их центростремительной направленности, длинный промежуточный проток (между IV и V отделами СКО), петля фундуса сперматофорного мешка.

Главной чертой в организации репродуктивной системы является компактизация её укладки в пределах висцеральной массы в условиях уменьшения объема мантийной полости. Характерная для сепиолид петля фундуса очевидно возникла вследствие загиба фундуса мешка в медианно-дорсальном направлении и обширного срастания со сперматофорным протоком.

У арктических сепиолид признаки *K*-стратегии наиболее выражены в пределах своего отряда. Число зрелых яиц и сперматофоров у них очень невелико, и они достигают самых крупных размеров среди Sepiolida. Однако в репродуктивных стратегиях *R. palpebrosa* и *R. moelleri* имеются и важные отличия. У высокоарктической *R. moelleri* черты *K*-стратегии выражены несколько

слабее по сравнению с широкобореально-арктической *R. palpebrosa*. Показатель регуляционной резорбции у россии Мёллера ниже, что также ведет к увеличению количества зрелых ооцитов. Более крупные размеры тела с вторичным увеличением количества половых продуктов (крупноразмерных ооцитов и сперматофоров) является приспособлением *R. moelleri* к освоению самых суровых условий существования для сепиолид, а также среди десятируких головоногих в целом – шельфов высокоарктических широт.

Основными чертами репродуктивной стратегии и жизненного цикла *G. fabricii* являются: длительная неполовозрелая часть онтогенеза с последующим быстрым созреванием; желеобразное перерождение тела самок; синхронное созревание яичника с выраженной регуляционной резорбцией ооцитов; самые крупные абсолютные размеры зрелых яиц при минимальной известной плодовитости среди эгопсид; единовременный нерест в виде одной кладки, которая затем удерживается в толще воды; вероятный растянутый период функциональной зрелости (способности к спариванию) у самцов (Голиков и др., 2012в). Т. о., у *G. fabricii K*-стратегия выражена ярче, чем у остальных холодноводных семейств эгопсидных кальмаров.

Вышеизложенное свидетельствует, что у арктических видов кальмаров и сепиолид признаки *K*-стратегии наиболее выражены в пределах своих отрядов. Но у пелагического кальмара *G. fabricii* и нектобентосных сепиолид рода *Rossia* реализуются разные варианты *K*-стратегии на фоне своеобразных жизненных циклов. Для гонатуса характерна длительная неполовозрелая часть онтогенеза с соматическим ростом и накоплением энергетических ресурсов для предстоящего созревания и нереста. Созревание носит быстрый, лавинообразный характер, ооциты созревают синхронно, нерест единовременный. У арктических сепиолид питание, соматический рост, рост репродуктивной системы происходят в течение всей жизни. Созревание постепенное, половозрелая стадия продолжительна, характерно асинхронно-порционное созревание ооцитов с растянутым нерестом.

Основные выводы

1. Проведенные исследования позволили получить новые данные о распространении десятируких Cephalopoda в Арктике в связи с идущим потеплением, их количественном распределении, функциональной морфологии репродуктивной системы, закономерностях полового созревания, плодовитости, стратегиях размножения.

2. На фоне увеличения среднегодовых значений температуры вод Арктики в последние десятилетия происходят изменения границ ареалов некоторых атлантических бореально-субтропических видов сепиолид и кальмаров: они сдвигаются из бореальной зоны в более высокие широты. Выявленные инвазии головоногих могут быть квазирегулярными, без очевидной связи с климатическими изменениями (*T. sagittatus*), либо индуцированными потеплением в последние годы (*S. oweniana, T. megalops, T. eblanae*).

3. Под влиянием потепления у арктического кальмара *G. fabricii* происходит расширение ареала на новые акватории – восточный шельф Баренцева моря и желоб Святой Анны в Карском море.

4. Значения биомассы и численности *R. palpebrosa* имеют незначительные межгодовые колебания, выраженной связи с температурным режимом года не обнаружено. Экспертная оценка средней многолетней биомассы вида в Баренцевом море составила ~5,9 тыс. т. Напротив, у *G. fabricii* в Баренцевом море отмечена сильная приуроченность количественных показателей к температурному режиму года на фоне их сильной межгодовой изменчивости. Средняя многолетняя биомасса гонатуса в Баренцевом море составила ~16,1 тыс. т.

5. Различия в морфологии и метрических показателях репродуктивной системы у форм неясного таксономического статуса «*glaucopis*» и «*palpebrosa*» вида *R. palpebrosa* не выявлены. Молекулярно-генетические данные также указывают на отсутствие различий между ними. Данные формы являются термозависимыми экоморфами, достоверно различающимися по предпочитаемым температурам, с единственным морфологическим различием в виде наличия/отсутствия папилл на дорсальной стороне головы и мантии.

6. В отряде Sepiolida в связи с редукцией раковины и последующим укорочением тела возник характерный морфологический облик репродуктивной системы, главной особенностью которого является компактизация её укладки в пределах висцеральной массы при уменьшении объема мантийной полости.

7. У сепиолид рода *Rossia* при продвижении в высокие широты в целом усиливаются признаки *K*-стратегов. Однако у *R. moelleri*, самого холодноводного высокоарктического вида россий, наблюдается вторичное увеличение количества формируемых крупноразмерных ооцитов и сперматофоров, которое является приспособлением к освоению суровых условий шельфов высокоарктических широт.

8. Разработана оригинальная шкала стадий зрелости для рода *Rossia*, которая может применяться для всех представителей отряда Sepiolida.

9. У арктических десятируких Cephalopoda в пределах своих отрядов установлена крайняя степень проявления *K*-стратегии. Однако признаки *K*-стратегии различаются у пелагических (*G. fabricii*) и нектобентосных форм (*Rossia*). Для гонатуса характерен длительный неполовозрелый период, быстрое лавинообразное созревание и единовременный нерест. У россий на фоне постепенного созревания происходит асинхронное развитие гонады с синхронизацией отдельных порций, малопорционный нерест с реализацией репродуктивной функции в течение длительного периода.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК, или входящих в системы цитирования SCOPUS и Web of Science:

1. Сабиров, Р. М. Обнаружение коренастого кальмара *Todaropsis eblanae* (Oegopsida, Ommastrephidae) в Баренцевом море / Р. М. Сабиров, П. А. Любин, **А. В. Голиков** // Зоологический журнал. – Т. 88 (8), 2009. – С. 1010-1012.

2. Morov, A. R. Taxonomic status of *Rossia palpebrosa* Owen, 1834 and *R. glaucopis* Loven, 1846 (Cephalopoda: Sepiolida) on molecular-genetic data / A. R. Morov, **A. V. Golikov**, R. M. Sabirov, P. A. Lubin, A. A. Rizvanov, M. Sugimoto // Journal of shellfish research. – Vol. 30 (3), 2011. – P. 1014.

3. **Голиков, А. В.** Новые данные по распространению и репродуктивной биологии *Gonatus fabricii* (Cephalopoda, Teuthida) в западном секторе российской Арктики / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров, П. А. Любин // Ученые записки Казанского университета, серия «Естественные науки». – Т. 154 (2), 2012. – С. 118-128.

4. Sabirov, R. M. Structure of the reproductive system and hectocotylus in males of lesser flying squid *Todaropsis eblanae* (Cephalopoda: Ommastrephidae) / R. M. Sabirov, **A. V. Golikov**, Ch. M. Nigmatullin, P. A. Lubin // Journal of Natural History. – Vol. 46 (29-30), 2012. – P. 1761-1778.

5. **Голиков А. В.** Функциональная морфология репродуктивной системы *Rossia palpebrosa* (Cephalopoda, Sepiolida) в Баренцевом море / А. В. Голиков, А. Р. Моров, Р. М. Сабиров, П. А. Любин, Л. Л. Йоргенсен // Ученые записки Казанского университета, серия «Естественные науки». – Т. 155 (3), 2013. – С. 116-129.

6. **Golikov, A. V.** Changes in distribution and range structure of Arctic cephalopods due to climatic changes of the last decades / A. V. Golikov, R. M. Sabirov, P. A. Lubin, L. L. Jørgensen // Biodiversity. – Vol. 14 (1), 2013. – P. 28-35.

7. **Golikov, A. V.** The northernmost record of *Sepietta oweniana* (Cephalopoda: Sepiolidae) and comments on boreo-subtropical cephalopod species occurrence in the Arctic / A. V. Golikov, R. M. Sabirov, P. A. Lubin, L. L. Jørgensen, I.-M. Beck // Marine Biodiversity Records. – Vol. 7, e58, 2014. – doi:10.1017/S1755267214000645. – 4 p.

В прочих журналах и сборниках материалов конференций:

8. **Голиков, А. В.** К вопросу о таксономическом статусе *Rossia palpebrosa* и *R. glaucopis* (Sepiida, Sepiolidae) / А. В. Голиков, А. Р. Моров // Материалы 6 Всероссийской школы по морской биологии. – Мурманск: КНЦ РАН, 2007. – С. 46-50.

9. Сабиров, Р. М. *Rossia palpebrosa* (Cephalopoda, Sepiida) в Баренцевом море: экология, черты биологии, таксономический статус / Р. М. Сабиров, П. А. Любин, **А. В. Голиков**, А. Р. Моров // Материалы VIII международной научной конференции «Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики». – М.: ГЕОС, 2008. – С. 331-335.

10. **Голиков, А. В.** Морфо-функциональные особенности половой системы самцов *Rossia palpebrosa* (Cephalopoda: Sepiolida) на восточном шельфе архипелага Шпицберген / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров // Материалы IX международной научной конференции «Комплексные исследования природы Шпицбергена». – М.: ГЕОС, 2009. – С. 214-223.

11. **Голиков, А. В.** Функциональная морфология репродуктивной системы самцов каракатиц и сепиолид (Cephalopoda: Sepiida, Sepiolida) / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров // Материалы научно-практической конференции. – Казань: КГУ, 2009. – С. 164-167.

12. **Голиков, А. В.** Новые данные о распространении головоногих моллюсков (Cephalopoda) в Баренцевом море / А. В. Голиков, А. Р. Моров, Р. М. Сабиров // Материалы II всероссийского с международным участием конгресса студентов и аспирантов «Симбиоз Россия». – Пермь: ПГУ, 2009. – С. 105-107.

13. **Голиков, А. В.** Макроморфология и гистологическое строение репродуктивной системы самцов *Rossia palpebrosa* Owen, 1834 (Cephalopoda, Sepiolida) / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров // Современные проблемы анатомии, гистологии, эмбриологии животных. – Казань: КФУ, 2010. – С. 21-26.

14. **Голиков, А. В.** Черты репродуктивной биологии *Rossia moelleri* (Cephalopoda, Sepiolida) в Баренцевом и Карском морях / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров, П. А. Любин // Материалы X международной научной конференции «Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики». – М.: ГЕОС, 2010. – С. 63-68.

15. **Голиков, А. В.** Биоинвазии бореальных головоногих моллюсков в Арктику и новые данные о распространении аборигенных видов арктических Cephalopoda / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров, П. А. Любин // Сборник трудов 1 всероссийской интернет-конференции. – Казань: КФУ, 2010. – С. 44-48.

16. Моров, А. Р. Таксономический статус арктических сепиолид *Rossia palpebrosa* Owen, 1834 и *R. glaucopis* Loven, 1846 по молекулярно-генетическим данным / А. Р. Моров, **А. В. Голиков**, Р. М. Сабиров, А. А. Ризванов // Сборник трудов 1 всероссийской интернет-конференции. – Казань: КФУ, 2010. – С. 107-109.

17. **Голиков, А. В.** Таксономия арктических сепиолид (Cephalopoda, Sepiolida) по морфо-функциональным и молекулярно-генетическим данным / А. В. Голиков, А. Р. Моров, Р. М. Сабиров, П. А. Любин, Л. Л. Ергенсен, А. А. Ризванов, М. Сугимото // Материалы II всероссийской конференции с международным участием к 105-летию со дня рождения академика А. В. Иванова. – СПб: ЗИН РАН, 2011. – С. 102-105.

18. **Голиков, А. В.** Структурные изменения тейтоценоза Арктики: вероятные причины и следствия / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров, П. А. Любин // Материалы всероссийской конференции молодых ученых и специалистов, посвященной 90-летию со дня постройки первого НИС ПИНРО «Персей». – Мурманск: ПИНРО, 2012. – С. 66-71.

19. **Голиков, А. В.** Функциональная структура ареала *Gonatus fabricii* (Cephalopoda, Gonatidae) в Баренцевом море и прилегающих частях Арктики / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров, П. А. Любин // Материалы XI международной научной конференции «Комплексные исследования природы Шпицбергена». – М.: ГЕОС, 2012. – С. 42-45.

20. **Голиков, А. В.** О репродуктивной стратегии десятируких головоногих моллюсков (Cephalopoda, Decapoda) в Арктике / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров // Труды XIII международной молодежной научной конференции «Интеллект и наука». – Железногорск: СВФУ, 2013. – С. 194-196.

21. **Голиков, А. В.** Типы статолитов арктической россии *Rossia palpebrosa* (Cephalopoda, Sepiolida) / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров // Труды XIII международной молодежной научной конференции «Интеллект и наука». – Железногорск: СВФУ, 2013. – С. 196-197.

22. **Голиков, А. В.** Черты экологии и распространения массовых головоногих моллюсков (отряды Sepiolida и Teuthida) в Баренцевом море / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров, П. А. Любин // Вестник Государственной полярной академии. – № 1 (18), 2014. – С.30-32.

В сборниках тезисов конференций:

23. **Голиков, А. В.** Таксономический состав рода *Rossia* (Cephalopoda: Sepiida) в Баренцевом море / А. В. Голиков, А. Р. Моров // Ломоносов-2008: международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых; секция «Биология»: тезисы докладов. – М.: МАКС пресс, 2008. – С. 99-100.

24. **Golikov, A. V.** Distribution and ecology of cephalopods in Barents Sea / A. V. Golikov, R. M. Sabirov, P. A. Lubin // Abstracts of International Confernce “Biodiversity and Functioning of Aquatic Ecosystems in the Baltic Sea Region”. – Klaipeda: Klaipeda University, 2008. – P. 36-37.

25. Сабиров Р. М., Любин П. А., **Голиков А. В.** Коренастый кальмар *Todaropsis eblanae* (Oegopsida: Ommasrephidae) – новая биоинвазия в Баренцевом море // Тезисы докладов 10 Съезда Гидробиологического общества РАН. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – С. 344.

26. **Golikov, A. V.** Structure and evolution of Cephalopods male reproductive system / A. V. Golikov, R. M. Sabirov // Abstracts of International Confernce “SymBioSE 2009: Biology: Expansion of Borders”. – Kazan, 2009. – P. 114-115.

27. **Golikov, A. V.** The phenomenon of tentative spermatophores in *Rossia palpebrosa* Owen, 1834 (Cephalopoda, Sepiolida) / A. V. Golikov, R. M. Sabirov // Abstracts of International Confernce “Biodiversity and Functioning of Aquatic Ecosystems in the Baltic Sea Region”. – Vilnus: Klaipeda University, 2009. – P. 27.

28. **Голиков, А. В.** Морфология репродуктивной системы самцов золотой каракатицы *Sepia esculenta* Hoyle, 1885 / А. В. Голиков, Р. М. Сабиров // Тезисы III всероссийского с международным участием конгресса студентов и аспирантов «Симбиоз Россия». – Нижний Новгород: ННГУ, 2010. – С. 9-10.

29. **Голиков, А. В.** Яйцекладки *Rossia palpebrosa* (Sepiolida) в Баренцевом море / А. В. Голиков, А. Р. Моров, Р. М. Сабиров, П. А. Любин // Тезисы докладов VIII международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных. – Калининград: АтлантНИРО, 2010. – С. 27-29.

30. **Golikov, A. V.** Changes in structure of teuthocenosis (Cephalopoda) of the Arctic due to climatic changes of the last decades / A. V. Golikov, R. M. Sabirov, P. A. Lubin, L. L. Jørgensen // Abstracts of 2-nd International Symposium «Effects of Climate Change on the World's Oceans». – Yeosu: PICES, 2012. – P. 267.

31. **Golikov, A. V.** Boreoatlantic gonate squid *Gonatus fabricii* in the Barents Sea: features of biology and response to the Arctic warming / A. V. Golikov, R. M. Sabirov, P. A. Lubin, L. L. Jørgensen // Abstracts of International Symposium "Cephalopod International Advisory Council – 2012". – Florianópolis, Brazil, 2012. – P. 191.

32. **Golikov, A. V.** Distribution and signs of biology of the warty bobtail squid *Rossia palpebrosa* in the Barents Sea and adjacent waters / A. V. Golikov, R. M. Sabirov, A. R. Morov, P. A. Lubin, L. L. Jørgensen // Abstracts of International Symposium "Cephalopod International Advisory Council – 2012". – Florianópolis, Brazil, 2012. – P. 73-74.

33. Sabirov, R. M. Spermatogenesis and scale of maturity in males of the warty bobtail squid *Rossia palpebrosa* / R. M. Sabirov, **A. V. Golikov**, M. Saigusa // Abstracts of International Symposium "Cephalopod International Advisory Council – 2012". – Florianópolis, Brazil: 2012. – P. 202.