

## ЭВОЛЮЦИОННАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

УДК 594.58:591.463+465(1-922.1/.2)

### 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

#### Аннотация

В статье приведены данные по расширению и функциональной структуре ареала в Полярном бассейне массового вида арктических пелагических головоногих *Gonatus fabricii*. Обсуждается проблема влияния потепления арктических вод на распространение данного вида. Приводится описание развития репродуктивной системы самцов и самок на протяжении неполовозрелого периода онтогенеза. Индивидуальная потенциальная плодовитость самок составляет 13.2–16.2 тыс. ооцитов. Вследствие регуляционной резорбции около 30% ооцитов реализованная плодовитость составляет порядка 10 тыс. ооцитов. Стратегия размножения гонатуса в критических для цефалопод температурных условиях Арктики характеризуется сочетанием признаков *K*-стратегии и моноциклической, проявляющейся в концентрированном одновременном нересте, которому предшествует ускоренное развитие половой системы с использованием всех энергетических ресурсов организма, накопленных в течение длительного нагульного этапа онтогенеза.

**Ключевые слова:** *Gonatus fabricii*, Баренцево море, потепление водных масс, структура ареала, репродуктивная биология.

#### Введение

Обыкновенный гонатус *Gonatus fabricii* (Lichtenstein, 1818) – единственный вид кальмаров, постоянно обитающий в Арктике. Массовая форма высоких широт Атлантики, его биомасса только в Норвежском море летом достигает 1.5 млн. т [1]. Вид имеет огромное значение в цепях питания как потребитель зоопланктона и рыбы и, в свою очередь, является пищей крупных рыб и морских млекопитающих [2–4]. Ареал гонатуса огромен (рис. 1), включает всю центральную часть Полярного бассейна, значительную часть Баренцева моря, Баффиново, Норвежское, Гренландское моря, Девисов и Датский проливы, в западной Атлантике на юг спускается до мыса Код, в восточной – до Северного моря [5, 6]. Личинки и молодь обитают в эпипелагиали, зрелые особи с длиной мантии (ДМ) свыше 20 см населяют батипелагиаль с глубинами более 600 м [2, 7, 8]. Как и у остальных членов рода, самки *G. fabricii*, созревая, испытывают так называемое

«желеобразное перерождение» – ткани дегенерируют, лишаясь значительной части белка. Фактически они превращаются в живые поплавки, удерживающие в батипелагиали кладки яиц и способные лишь к ограниченным движениям [9–11]. Выловить зрелые особи удастся крайне редко. В некоторых участках ареала обнаружены глубоководные скопления зрелых особей и ассоциированные с ними скопления их основного потребителя – северного бутылконоса *Hyperoodon ampullatus* (Mammalia, Cetacea) [1, 3, 12, 13]. Полагают, что здесь находятся зоны размножения. Это участки у островов Мор и Вестеролен в Норвежском море, между островами Исландия и Ян-Майен в Гренландском море, в Баффиновом море севернее Девисова пролива. Помимо этого были обнаружены выбойная самка, крупные незрелые особи и личинки гонатуса подо льдом в районе котловины Амундсена [5, 14, 15]. Очевидно, обыкновенный гонатус размножается даже в центре арктического бассейна.

В последние десятилетия происходит потепление вод Арктики [16–18]. Это оказывает заметное воздействие на чувствительные и уязвимые арктические ценозы. Обыкновенный гонатус, как массовый вид субарктической и арктической пелагиали, является ценным индикатором для изучения структурных изменений в экосистемах Арктики в связи с фоновым повышением температуры арктических вод.

Литературные сведения о биологии размножения *G. fabricii* в целом весьма скудны. Имеются лишь отрывочные данные по некоторым весовым и размерным индексам половой системы самок, включая единственное указание на их плодовитость [7, 9, 19, 20]. Описание репродуктивной системы самцов в литературе отсутствует.

Настоящее сообщение частично восполняет пробел в знаниях о репродуктивной биологии этого массового арктического вида кальмаров. Приводятся также новые данные о распространении обыкновенного гонатуса в Арктике в условиях происходящих климатических изменений.

## 1. Материалы и методы

Кальмары были собраны в научных рейсах Полярного НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО, г. Мурманск) и Института морских исследований (IMR, г. Тромсё, Норвегия) в августе – сентябре: НИС «Ф. Нансен» (2004–2007), «Смоленск» (2007), «Вильнюс» (2007–2011), «Jan-Mayen» (2009–2010), «J. Hjort» (2009–2011), «G.O. Sars» (2010), «Christina E» (2011), «Helmer Hansen» (2011). Облов производился донным тралом «Campelen-1800» [21] на глубинах 35–1155 м (время каждого траления 15 мин, скорость 3 узла, площадь облова  $3 \cdot 10^4$  м<sup>2</sup>, или 0.03 км<sup>2</sup>) и пелагическим тралом «Harstad» [22] на глубинах до 100 м (время каждого траления 15 мин, раскрытие 20 × 20 м, скорость 3 узла, площадь облова  $2.78 \cdot 10^4$  м<sup>2</sup>, или 0.028 км<sup>2</sup>). Исследованы вся акватория Баренцева моря, западная часть Карского и северо-восточная часть Гренландского морей, прилегающие участки Центрального Полярного бассейна от 68.5° до 82°N, от 5.5° до 78°E (рис. 1). Пробы фиксировались в 4%-ном формальдегиде.

Для 734 экз. *G. fabricii* указаны данные о месте вылова, количестве и массовой доле в улове. Полным биологическим анализом обработано 129 экз. Для них

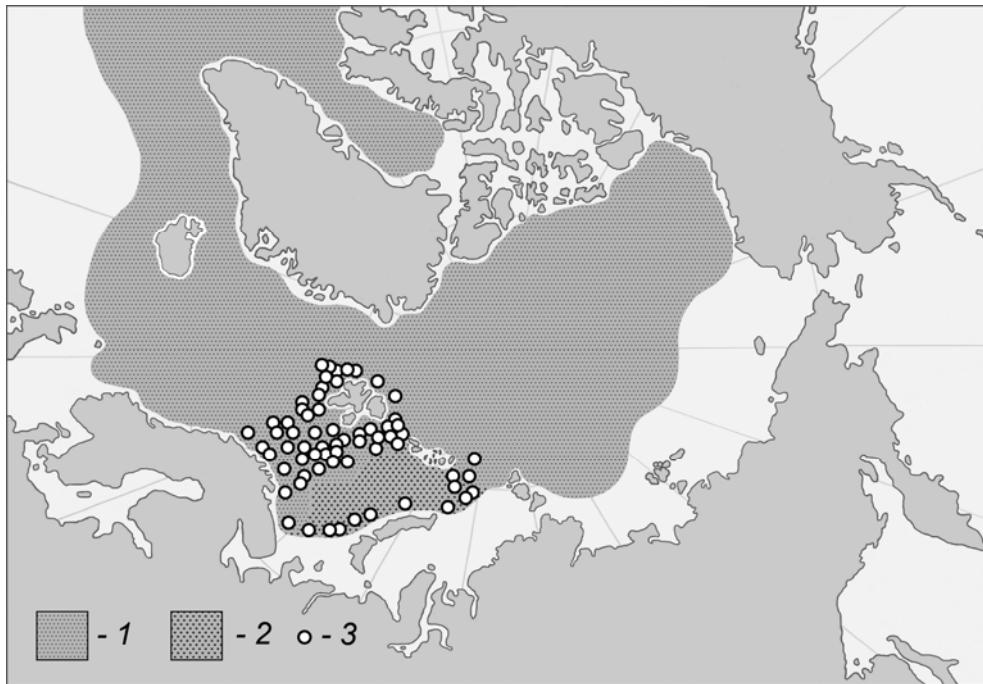


Рис. 1. Ареал *G. fabricii* и точки вылова в 2004–2011 гг. судами ПИНРО и IMR. 1 – ареал по литературным данным; 2 – новая часть ареала; 3 – точки сбора материала

определялись ДМ, общая масса тела, наличие/отсутствие крючков на руках и щупальцах, пол, стадия зрелости, длина и масса гонад, у самцов – длина и масса отделов сперматофорного комплекса органов (СКО), у самок – длина и масса нидаментальных и яйцеводных желез, яйцеводов, диаметр ооцитов. Размер выборки ооцитов для промеров – 25 шт. Плодовитость при диаметре ооцита свыше 0.05 мм подсчитывалась методом навесок: в 5 навесках по 0.05 г считалось число ооцитов, среднее значение экстраполировалось на весь яичник. При диаметре ооцита менее 0.05 мм плодовитость считалась по методу В.В. Лаптиховского [23]: навеска растворялась в 2 мл воды в течение 3 ч, затем с помощью микроскопа подсчитывалось количество ооцитов в 15 больших квадратах камеры Горяева. Общее количество определялось по формуле:  $N = M \cdot 225 \cdot v / 0.9$ , где  $N$  – количество ооцитов в навеске;  $M$  – среднее количество ооцитов в одном большом квадрате камеры; 225 – число больших квадратов в камере; 0.9 – объем камеры,  $\text{мм}^3$ ;  $v$  – объем взвеси,  $\text{мм}^3$ .

Использована шкала стадий зрелости, применяемая для самцов [24] и самок кальмаров [25], которая включает стадии физиологического созревания (I–IV), функционального созревания ( $V_1$ ), зрелости ( $V_2$ – $V_3$ ), предвыбойного состояния при сохраняющейся функциональной зрелости (VI) и полного выбоя (VII). Рассчитаны коэффициенты: гонады ( $K_g$ ) – отношение массы гонады (семенник/яичник) к массе тела; СКО ( $K_{\text{СКО}}$ ) – отношение массы СКО к массе тела; зрелости ( $K_{\text{зр}}$ ) – отношение массы всей репродуктивной системы к массе тела, яичника ( $K_{\text{я}}$ ) – отношение массы яичника к массе всей репродуктивной системы самки. Данные о размерном составе исследованных кальмаров представлены в табл. 1.

Табл. 1

Размеры самцов и самок *G. fabricii* на исследованной акватории

Стадия зрелости	ДМ, см	
	Самцы	Самки
0	2.6–3.3 (3.0) ± 0.07	2.2–3.1 (2.9) ± 0.08
I	3.6–7.5 (5.1) ± 0.05	3.1–7.3 (5.0) ± 0.05
II	7.8–9.8 (8.9) ± 0.08	7.2–13.7 (9.7) ± 0.1
III	11.3–12.7 (12.0) ± 0.1	нет данных

Статистический анализ данных проводился с помощью пакетов программ Statistica (v. 5.0, StatPoint Technologies inc., Warrenton, VA, USA) и MS Excel. Вычислялись средние размеры, стандартная ошибка и отклонение, коэффициенты корреляции и вариации (VC), критерий Стьюдента ( $t$ ).

## 2. Результаты

**Распространение, плотность численности, размерный состав.** Установлены новые участки ареала вида в восточной части Баренцева моря до кромки Новоземельского мелководья и в западной части Карского моря в желобе Святой Анны (рис. 1). Эпипелагическая молодь в этих участках отсутствовала, кальмары облавливались в мезопелагиали (глубины более 250 м). Средние размеры кальмаров здесь были достоверно больше, чем из западной части Баренцева моря, где средняя ДМ составляет 4.7 см. Средняя ДМ особей в восточной части Баренцева моря составила 8.3 см ( $t = 2.43$ ;  $p < 0.05$ ), в желобе Святой Анны – 9.1 см ( $t = 2.51$ ;  $p < 0.05$ ). Клинальное возрастание размеров кальмаров указывает на их вероятную возрастную миграцию в направлении центра Полярного бассейна.

Самые плотные скопления гонатуса зарегистрированы с западной стороны Шпицбергена на северо-восточной окраине Гренландского моря в зоне свала глубин – 23.6 т/км<sup>2</sup> (коэффициент уловистости принят 0.5). В Западном желобе Баренцева моря и на Восточном шельфе Шпицбергена плотность гонатуса была на порядок ниже и не превышала 2–3 т/км<sup>2</sup>. В других участках исследованной акватории она составила менее 1 т/км<sup>2</sup>.

Неполовозрелый период онтогенеза у *G. fabricii* очень продолжителен, в течение которого происходит накопление энергетических ресурсов для нереста. При этом II стадия зрелости, когда завершается морфогенез вспомогательных желез половой системы (у самцов – СКО), у самок наступает позднее, при ДМ в среднем  $9.7 \pm 0.1$  см, и более продолжительна во времени. У самцов морфогенез СКО завершается при средней ДМ  $8.9 \pm 0.08$  см.

Крючья на руках гонатусов в западной части Баренцева моря и северо-восточной части Гренландского моря образуются при тех же размерах, что и в других частях ареала, – при ДМ 2.5–3.0 см. Однако на булавах щупалец крючья появляются при ДМ 2.9–4.8 см ( $\pm 0.08$ ), в то время как в других частях ареала при ДМ 2.5–4.0 см [2, 8, 20, 26]. Очевидно, в холодноводных западно-баренцево-морской и восточно-гренландской частях ареала переход гонатуса на питание активными нектонными формами происходит несколько позднее и при больших размерах.

**Морфология репродуктивной системы самцов.** Гектокотиль у *G. fabricii*, как и у всех *Gonatidae*, отсутствует. Для передачи сперматофоров служит пенис (терминальный орган сперматофорного мешка), длина которого у зрелых самцов достигает 43% ДМ [9, 20]. Семенник и СКО расположены в задней части мантийной полости: семенник чуть левее желудка, СКО – у левого жаберного сердца. У неполовозрелых кальмаров (0 – III стадии зрелости) семенник и СКО лежат на покровах висцеральной массы на большом удалении друг от друга и по мере их роста сближаются. В этот период рост половой системы идет с очень слабой положительной аллометрией к ДМ,  $K_{зр}$ ,  $K_{СКО}$ ,  $K_r$  возрастают незначительно (рис. 2, *к*). Идет активный морфогенез отделов СКО, которые практически не выражены на 0 стадии зрелости (рис. 2, *а*), но становятся полностью обособленными в течение I стадии зрелости. По признакам формирования СКО I стадия подразделяется на 3 подстадии. Подстадия  $I_1$  – начало морфологического обособления отделов СКО, ДМ 3.6–4.8 (в среднем  $4.1 \pm 0.04$ ) см. Проксимальные отделы уложены С-образно, дистальные – в виде слабо изогнутой трубки, все ткани прозрачные, в некоторых частях просвечивает центральный железистый проток (рис. 2, *б–в*). Подстадия  $I_2$  – формирование проксимальных отделов, начало обособления дистальных отделов СКО, ДМ 4.2–5.7 ( $4.7 \pm 0.04$ ) см (рис. 2, *г–д*). Подстадия  $I_3$  – завершение обособления дистальных отделов СКО, ДМ 5.3–7.5 ( $6.1 \pm 0.05$ ) см. Формируется длинный пенис сперматофорного мешка длиной 4.5–6.2% ДМ (рис. 2, *е–ж*).

На II стадии зрелости СКО приобретает дефинитивный вид, но остается полупрозрачным,  $K_r$  превышает  $K_{СКО}$ . На III стадии зрелости СКО приобретает типичную беловатую окраску в связи с завершением формирования железистых тканей. Происходит быстрый рост пениса, его размеры достигают 7.8% ДМ (рис. 2, *и*). По завершении III стадии зрелости скорость роста всей половой системы резко возрастает (рис. 2, *к*), и генеративная составляющая обмена становится основной [7, 9, 20]. В связи с накоплением формирующихся сперматофоров особенно увеличивается СКО.

**Морфология репродуктивной системы самок.** Половая система самок состоит из непарного яичника и парных яйцеводов, яйцеводных и нидаментальных желез. Яйцеводы расположены дорсо-латерально на висцеральной массе на уровне жаберных сердец. Они зигзагообразно уложены в 3–4 изгиба в проксимальной части и соединяются с яйцеводными железами на дистальном конце (рис. 3, *а*). По мере созревания на проксимальном конце яйцеводов формируются половые воронки, а изгибы распрямляются. Нидаментальные железы расположены медианно-вентрально на висцеральной массе, имеют вытянутую уплощенную форму со слабым латеральным изгибом в передней трети (рис. 3, *б*). Их длина от 0 до II стадии зрелости увеличивается от 3% до 7% ДМ, а у зрелых достигает 35% ДМ [7, 9, 19]. Яичник расположен медианно, но немного левее по отношению к желудку, в заднем конце мантийной полости. Сквозь яичник проходит крупная половая артерия. Асимметричное расположение яичника влияет на характер роста яйцеводов, яйцеводных и нидаментальных желез, правые из которых растут чуть быстрее левых.

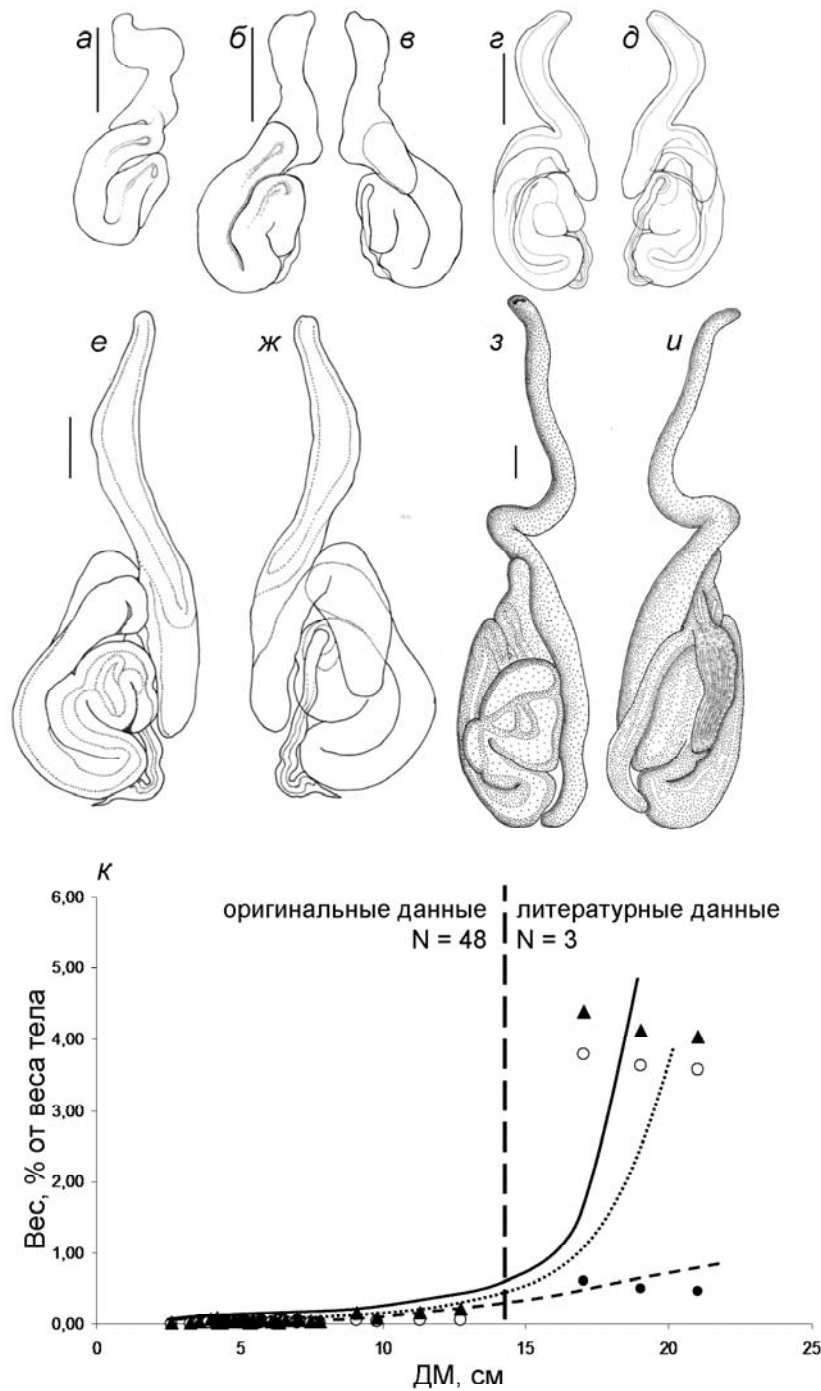


Рис. 2. Репродуктивная система самцов *G. fabricii*: а, б, з, е, з – СКО с вентральной стороны; в, д, ж, u – СКО с дорсальной стороны (а – ДМ 2.6 см, 0 стадия зрелости; б, в – ДМ 3.9 см, I<sub>1</sub> стадия зрелости; з, д – ДМ 4.6 см, I<sub>2</sub> стадия зрелости; е, ж – ДМ 7.1 см, I<sub>3</sub> стадия зрелости; з, u – ДМ 12.7 см, III стадия зрелости); к – онтогенетическая изменчивость коэффициентов половой системы. Шкала 0.5 мм (а), 1 мм (б–u)

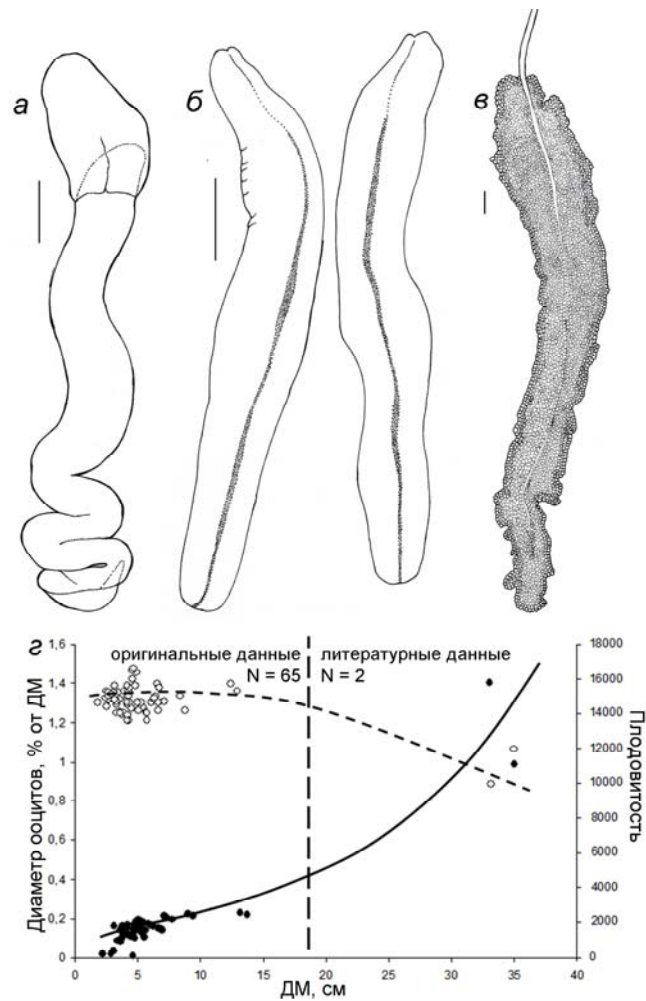


Рис. 3. Репродуктивная система самок *G. fabricii*: *a* – правый яйцевод с яйцеводной железой, вентрально, ДМ 13.2 см, II стадия зрелости; *б* – нидаментальные железы, вентрально, ДМ 9.4 см, II стадия зрелости; *в* – яичник, вентрально, ДМ 9.4 см, II стадия зрелости; *г* – онтогенетическая изменчивость абсолютной плодовитости и относительного диаметра ооцитов. Шкала 1 мм (*a–в*)

На 0 и I стадиях зрелости в период протоплазматического роста ооциты почти не различимы визуально, а яичник уплощен в форме лепешки. На II стадии с началом трофоплазматического роста ооциты становятся различимыми, а яичник напоминает большую гроздь очень мелкого винограда (рис. 3, *в*). Масса яичника у незрелых кальмаров составляет около 0.2% общей массы тела.  $K_d$  у незрелых особей составляет более 95%, затем в период активного морфогенеза яйцеводных и нидаментальных желез (II стадия зрелости) снижается до 68–74%, а у зрелых самок вновь возрастает до 85% [7, 9, 19]. Индивидуальная потенциальная плодовитость незрелых самок составляет в среднем 14.4–14.7 тыс. ооцитов. По литературным данным плодовитость половозрелых самок *G. fabricii* не превышает 10 тыс. ооцитов [9, 19]. Как видно, почти 30% фонда ооцитов до достижения половозрелости резорбируется. Очевидно, резорбция ооцитов

протекает в период активного созревания на III–IV стадиях зрелости (рис. 3, з). Диаметр ооцитов у незрелых самок возрастает от 0.02% ДМ на 0 стадии зрелости до 0.22% ДМ на II стадии зрелости. Диаметр зрелых ооцитов достигает 1.0–1.4% ДМ [9, 10, 19].

### 3. Обсуждение

Ареал аборигенного арктического вида *G. fabricii* по данным экспедиционных исследований 2004–2011 гг. расширился на восточную часть Баренцева и западную часть Карского моря. Очевидно, это связано с идущим потеплением водных масс Арктики: в среднем температура практически всех арктических акваторий повысилась на 0.8 °С [16–20, 27, 28]. Теплые атлантические водные массы проникают в Арктику в горизонте мезо- и батипелагиали, где на глубинах 200–800 м держатся зрелые и созревающие *G. fabricii*. В этих трансформированных водных массах вид проник в восточную часть Баренцева моря, за исключением крайнего юго-восточного участка с пониженной соленостью, и в желоб Святой Анны Карского моря. Клинальное возрастание размеров неполовозрелых и созревающих гонатусов от западной части Баренцева моря в направлении его восточной части и желоба Святой Анны указывает на существование возрастного перемещения в направлении центра Полярного бассейна, где существует зона размножения *G. fabricii* [5, 14, 15]. Если допустить, что высокая плотность личинок этого кальмара в западной акватории архипелага Шпицберген [1, 3, 29] является следствием их выноса из Полярного бассейна Трансарктическим поверхностным течением, то в Полярном бассейне существует самостоятельная зона размножения *G. fabricii* с антициклонической онтогенетической миграцией. Нагульными зонами полярной репродуктивной группировки гонатуса являются Баренцево море и другие участки Арктики, например вдоль канадского шельфа [30–31].

Морфогенез половой системы происходит на фоне крайне сдержанного соматического роста вспомогательных желез в неполовозрелый период онтогенеза как у самок, так и самцов. Быстрое развитие половой системы происходит после накопления достаточных энергетических ресурсов в печени и идет с марта по июнь [7, 9, 19, 20]. В этот период значения индексов репродуктивной системы стремительно возрастают от десятых долей до 3–4% и более. У самок наблюдается резорбция части ооцитов, которая может достигать 30% и носит, как и у других холодноводных крупноячевого видов головоногих моллюсков, регуляторный характер [32, 33]. Ее величина зависит от обеспеченности пищевыми ресурсами самок в период созревания и направлена на максимально эффективную реализацию репродуктивной функции. Индивидуальная реализованная плодовитость самок относительно невелика и составляет порядка 10 тыс. ооцитов.

В целом стратегия размножения *G. fabricii* в критических температурных условиях Арктики характеризуется сочетанием признаков *K*-стратегии (крупные размеры яиц, забота о потомстве путем «желеобразного перерождения» самок в поплавок кладки, наличие регуляторной резорбции ооцитов, срок жизни более 1 года) и моноциклией, проявляющейся в концентрированном единовременном нересте, которому предшествует ускоренное развитие половой системы за счет



потребления всех энергетических ресурсов организма, накопленных в течение длительного нагульного периода.

За сбор материала и предоставление рейсовых данных выражаем глубокую благодарность сотрудникам ПИНРО Н.А. Анисимовой, И.Е. Манушину, Д.В. Захарову, Т.А. Прохоровой, а также Л.Л. Йоргенсен (IMR), О.А. Зиминной (ММБИ КНЦ РАН), Н.Е. Журавлевой (ЗИН РАН).

Работа поддержана грантами IMR/PINRO “Joint Norwegian-Russian environmental status 2008–2011, Barents Sea Ecosystem” и BINARC “Biological invasions in Sub-Arctic marine ecosystems under the climate change: causes, impacts and projections”, 2009–2010, application number ES442443, project number 194277.

### Summary

*A.V. Golikov, R.M. Sabirov, P.A. Lyubin.* New Data on *Gonatus fabricii* (Cephalopoda, Teuthida) Distribution and Reproductive Biology in the Western Sector of Russian Arctic.

New data on expansion and functional structure of the habitat of the most numerous Arctic pelagic cephalopod species (*Gonatus fabricii*) in the Polar Basin are provided. The problem of the effect of warming Arctic waters on the distribution of this species is discussed. The development of the reproductive system in males and females during the immature period is described. The individual potential fecundity of females is between 13.2–16.2 thousand eggs. Due to the regulatory resorption of nearly 30% of eggs, the realized fecundity is about 10 thousand eggs. The reproductive strategy of *G. fabricii* in critical for cephalopods Arctic environments is characterized by the combination of the main features of *K*-strategy and a pronounced monocyclic reproduction pattern (single terminal spawning). Spawning is preceded by the accelerated development of the reproductive system with the use of all energy resources of the organism, accumulated during the long-term feeding period.

**Key words:** *Gonatus fabricii*, Barents Sea, water warming, structure of a habitat, reproductive biology.

### Литература

1. *Bjorke H.* Predators of the squid *Gonatus fabricii* (Lichtenstein) in the Norwegian Sea // *Fish. Res.* – 2001. – V. 52, No 1–2. – P. 113–120.
2. *Несус К.Н.* Распределение и питание молоди кальмара *Gonatus fabricii* (Licht.) в Лабрадорском и Норвежском морях // *Океанология.* – 1965. – Т. V, Вып. 1. – С. 134–141.
3. *Laidre K.L., Heide-Jorgensen M.P., Jorgensen O.A., Treble M.A.* Deep-ocean predation by a high Arctic Cetacean // *ICES J. Mar. Sci.* – 2004. – V. 61, No 3. – P. 430–440.
4. *Simon M.J., Kristensen T.K., Tendal O.S., Kinze C.C., Tougaard S.* *Gonatus fabricii* (Mollusca, Theuthida) as an important food source for sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Northeast Atlantic // *Sarsia.* – 2003. – V. 88, No 3. – P. 244–246.
5. *Несус К.Н.* Головоногие моллюски Северного Ледовитого океана и его морей // *Фауна и распределение моллюсков: Сев. Пацифика и Полярный бассейн.* – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. – С. 115–136.
6. *Roper C.F.E., Jorgensen E.M., Katugin O.N., Jereb P.* Squids. Family Gonatidae // *Jereb P., Roper C.F.E.* (eds.) *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. V. 2. Myopsid and Oegopsid Squids (FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No 4, V. 2).* – Rome: FAO, 2010. – P. 200–222.

7. Arkhipkin A.I., Bjørke H. Ontogenetic changes in morphometric and reproductive indices of the squid *Gonatus fabricii* (Oegopsida, Gonatidae) in the Norwegian Sea // Polar Biol. – 1999. – V. 22, No 6. – P. 357–365.
8. Kristensen T. Hatching, growth and distribution of juvenile *Gonatus fabricii* (Mollusca: Cephalopoda) in Greenland waters // Astarte. – 1977. – V. 10. – P. 21–28.
9. Bjørke H., Hansen K. Recordings of mature *Gonatus fabricii* (Lichtenstein) off the Norwegian coast // ICES Meeting, 1996/K:17. – Copenhagen: The Committee, 1996. – 11 p.
10. Bjørke H., Hansen K., Sundt R.C. Egg masses of the squid *Gonatus fabricii* (Cephalopoda, Gonatidae) caught with pelagic trawl off northern Norway // Sarsia. – 1997. – V. 82, No 2. – P.149–152.
11. Siebel B.A., Hochberg F.G., Carlini D.B. Life history of *Gonatus onyx* (Cephalopoda: Teuthoidea): deep-sea spawning and post-spawning egg-care // Mar. Biol. – 2000. – V. 137, No 3. – P. 519–526.
12. Bjørke H. Norwegian investigations of *Gonatus fabricii* // ICES Meeting, 1995/K:12. – Copenhagen: The Committee, 1995. – 13 p.
13. Wiborg K.F., Gjosaeter J., Beck M.I. The squid *Gonatus fabricii* (Lichtenstein) investigations in the Norwegian Sea and western Barents Sea 1978–1981 // ICES Meeting, 1982/K:31. – [Copenhagen]: The Committee, 1982. – 18 p.
14. Нечус К.Н. Кальмар *Gonatus fabricii* (Licht.) в центре Арктического бассейна // Гидробиол. журн. – 1971. – Т. VII, № 1. – С. 93–96.
15. Young R.E. Evidence for spawning by *Gonatus* sp. (Cephalopoda: Teuthoidea) in the high Arctic Ocean // The Nautilus. – 1973. – V. 87, No 2. – P. 53–58.
16. Walczowski W., Piechura J. New evidence of warming propagating toward the Arctic Ocean // Geophys. Res. Lett. – 2006. – V. 33, No 18. – P. L12601-1–L12601-5.
17. Walsh J.E. Climate of the arctic marine environment // Ecol. Appl. – 2008. – V. 18, Suppl. 2. – P. S2–S22.
18. Обзор гидрометеорологических процессов в Северном Ледовитом Океане II квартал 2011 года. – СПб.: АНИИ, 2011. – 61 с.
19. Kristensen T. First record of a mature female of the squid *Gonatus fabricii* (Lichtenstein, 1818) (Cephalopoda: Teuthoidea) // Steenstrupia. – 1981. – V. 7, No 5. – P. 101–108.
20. Kristensen T. Biology of the squid *Gonatus fabricii* (Lichtenstein, 1818) from West Greenland waters // Meddr. Gronland. Biosci. – 1984. – V. 13. – P. 1–20.
21. Walsh S.J., McCallum B.R. Performance of the Campelen 1800 Shrimp Trawl During the 1995 Northwest Atlantic Fisheries Centre Autumn Groundfish Survey // NAFO Sci. Coun. Studies. – 1997. – V. 29. – P. 105–116.
22. Eriksen E., Bogstad B., Nakken O. Ecological significance of 0-group fish in the Barents Sea ecosystem // Polar Biol. – 2010. – V. 34, No 5. – P. 647–657.
23. Лантиховский В.В. Морфология сперматозоидов океанических головоногих моллюсков, их концентрация в сперматофорах и активность // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, Вып. 2. – С. 21–28.
24. Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M., Zalygalin V.P. Ontogenetic aspects of morphology, size, structure and production of spermatophores in ommastrephid squids: an overview // Berliner Paläobiol. Abh. – 2003. – H. 3. – S. 225–240.
25. Буруковский Р.Н., Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Цымбал М.А. Методические основы разработки шкал зрелости репродуктивной системы самок кальмаров на примере *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) // Зоол. журн. – 1977. – Т. 52, Вып. 12. – С. 1781–1791.

26. *Hesic K.H.* Краткий определитель головоногих моллюсков мирового океана. – М.: Легкая и пищ. пром-ть, 1982. – 360 с.
27. *Polyakov I.V., Beszczynska A., Carmack E.C., Dmitrenko I.A., Fahrbach E., Frolov I.E., Gerdes E., Hansen E., Holfort J., Ivanov V.V., Johnson M.A., Karcher M., Kauker F., Morison J., Orvik K.A., Schauer U., Simmons H.L., Skagseth O., Sokolov V.T., Steele M., Timokhov L.A., Walsh D., Walsh J.E.* One more step toward a warmer Arctic // *Geophys. Res. Lett.* – 2005. – V. 32, No 17. – P. L17605-1–L17605-4.
28. *Тимохов Л.А., Ашик И.М., Гарманов А.Л., Карпий В.Ю., Кириллов С.А., Лебедев Н.В., Новихин А.Е., Поляков И.В., Соколов В.Т.* Океанографические условия в Арктическом бассейне и арктических морях по результатам натурных исследований в 2008 г. // *Проблемы Арктики и Антарктики.* – 2009. – Т. 83, Вып. 3. – С. 5–18.
29. *Gardiner K., Dick T.A.* Arctic cephalopod distributions and their associated predators // *Polar Res.* – 2010. – V. 29, No 2. – P. 209–227.
30. *MacGinitie G.E.* Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska // *Smith. Misc. Coll.* – 1955. – V. 128, No 9. – P. 1–201.
31. *MacGinitie N.* Marine mollusca of Point Barrow, Alaska // *Proc. U.S. Natl. Mus.* – 1959. – V. 109, No 3412. – P. 59–208.
32. *Лантиховский В.В.* Экология размножения колеоидных головоногих моллюсков: Дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2005. – 320 с.
33. *Нигматуллин Ч.М.* Основные черты репродуктивной биологии самок колеоидных головоногих моллюсков на индивидуальном уровне // *Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов.* – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2004. – С. 82–85.

Поступила в редакцию  
24.04.12

---

**Голиков Алексей Валентинович** – аспирант кафедры зоологии беспозвоночных Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: [golikov\\_ksu@mail.ru](mailto:golikov_ksu@mail.ru)

**Сабиров Рушан Мирзович** – кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: [rsab@ksu.ru](mailto:rsab@ksu.ru)

**Любин Павел Анатольевич** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории прибрежных исследований Полярного НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича, г. Мурманск.

E-mail: [plubin@pinro.ru](mailto:plubin@pinro.ru)