

УДК 594.5

**КРАТКИЙ ОБЗОР ЭВОЛЮЦИОННЫХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ  
АСПЕКТОВ БИОЛОГИИ КАЛЬМАРОВ СЕМЕЙСТВА  
*OMMASTREPHIDAE* (CERHALOPODA: THEUTHIDA)**

Ч.М. Нигматуллин

**Аннотация**

Приводится краткий обзор данных о системе, филогении, экологической структуре, эколого-популяционных параметрах, росте и продолжительности жизни, репродуктивной биологии, поведении и трофических связях, величинах биомассы и продукции и биоценотической роли, морфофункциональных и экологических аспектах эволюции кальмаров семейства *Ommastrephidae*.

Кальмары семейства *Ommastrephidae* – наиболее массовая, широко распространенная и экологически активная группа головоногих моллюсков. Семейство включает 20 видов мелких (длина мантии (ДМ) 5–12 см) и в основном среднеразмерных (13–50 см) и крупных (51–120 см) нектонных кальмаров. Они населяют почти всю акваторию Мирового океана от Субарктики до Субантарктики, включая воды шельфа, материкового склона и открытого океана от поверхности до глубин 400–2000 м [1, 2]. Эти кальмары весьма важны для познания механизмов и путей эволюции головоногих и их адаптивной радиации. Они находятся на «острии» генерального направления прогрессивной эволюции Teuthida – выработки организации активного нектона [2]. Это наиболее важное в промысловом отношении семейство головоногих: их современный вылов составляет около 1.5–2.2 млн. т, или 50–65% общего вылова цефалопод. Дальнейшее увеличение добычи головоногих, в первую очередь, связано также с этой группой кальмаров [3]. Все это определяет важность всестороннего познания оммастрефид. В последние четыре десятилетия появилось большое количество публикаций по их биологии. Однако эта информация «распылена» и не сведена воедино. В качестве первой попытки в этом направлении ниже представлено конспективное описание основных черт биологии оммастрефид.

**Система, филогения и морфофункциональная эволюция**

В последние 47 лет семейство *Ommastrephidae* по строению вороночной ямки разделяется на три подсемейства: *Illicinae*, *Todarodinae* и *Ommastrephinae* [4, 5]. После выделения подсемейства *Ornithoteuthinae* [2] в отечественной литературе [1, 6] было принято деление семейства на четыре подсемейства. Недавно было основано пятое подсемейство *Todaropsinae* [7] с родом *Todaropsis*. Он был «изъят» из подсемейства *Illicinae*, в котором остался лишь род *Illex*. От ос-

тальных оммастрефид представители рода *Illex* резко отличаются наличием двужгутиковых спермий (уникальный признак среди всех моллюсков [7], отсутствием семеприемников на буккальной мембране и 8-ю поперечными рядами присосок на дактилусе булавы щупалец (у остальных 4).

В результате анализа распределения в пределах видов и родов семейства 18 наиболее важных морфологических морфофункциональных признаков и оценки их исходного и вторичного состояния была выполнена ревизия макротаксономии семейства [2, 3, 6, 8] и составлена схема филогенетических отношений оммастрефид (рис. 1) (по [2] с изменениями). Новая таксономическая структура семейства выглядит следующим образом.

Семейство *Ommastrephidae* Steenstrup, 1857

*Ommastrephidae* Steenstrup, 1857, *Overs. Vidensk. Selsk. Forch.*, 1857: 12.

Типовой род: *Ommastrephes* Orbigny, 1835: 45.

(ниже полужирным шрифтом выделены типовые виды данного рода)

1. Подсемейство *Illicinae* Posselt, 1891

Род *Illex* Steenstrup, 1880: 82 – 3 вида: *I. argentinus* (Castellanos, 1960: 55), ***I. illecebrosus*** (Lesueur, 1821: 95), *I. coindetii* (Verany, 1839: 94). *I. oxygonius* Roper, Lu & Mangold, 1969: 299 – не валиден (см. [9]).

2. Подсемейство *Todaropsinae* Nigmatullin, 2000

Род *Todaropsis* Girard, 1890: 204 – 1 вид: ***T. eblanae*** (Ball, 1841: 364).

3. Подсемейство *Todarodinae* Adam, 1960b

Род *Martialia* Rochebrune & Mabile, 1889: H8 – 1 вид: ***M. hyadesi*** Rochebrune & Mabile, 1889: H9).

Род *Todarodes* Steenstrup, 1880: 83 – 4 вида: *T. angolensis* Adam, 1962: 32; *T. filippovae* Adam, 1975: 3; *T. pacificus* (Steenstrup, 1880: 79) с двумя подвидами *T. pacificus pacificus* (Steenstrup, 1880: 79) и *T. pacificus pusillus* Dunning, 1988: 149; ***T. sagittatus*** (Lamarck, 1798: 130).

Род *Nototodarus* Pfeffer, 1912: 434 – 3 вида: *N. gouldi* (McCoy, 1888: 255); *N. hawaiiensis* (Berry, 1912: 434); ***N. sloanii*** (Gray, 1849: 61).

4. Подсемейство *Ornithoteuthinae* Nigmatullin, 1979

Род *Ornithoteuthis* Okada, 1927:15 – 2 вида: ***O. volatilis*** (Sasaki, 1915: 138); *O. antillarum* Adam, 1957:3.

5. Подсемейство *Ommastrephinae* Posselt, 1891

Род *Dosidicus* Steenstrup, 1857:120 – 1 вид: ***D. gigas*** (Orbigny, 1835: 50 [in 1834–1847]).

Род *Ommastrephes* Orbigny, 1834: 45 [in 1834–1847] – 1 вид: ***O. bartramii*** (Lesueur, 1821:90).

Род *Sthenoteuthis* Verrill, 1880: 222 – 2 вида: *S. oualaniensis* (Lesson, 1830: 240); ***S. pteropus*** (Steenstrup, 1855: 200).

Род *Eucleoteuthis* Berry, 1916: 60 – 1 вид: ***E. luminosa*** (Sasaki, 1915: 144).

Род *Hyaloteuthis* Gray, 1849: 63 – 1 вид: ***H. pelagica*** (Bosc, 1802: 46).

Таксономическая структура семейства на подсемейственном и родовом уровнях достаточно обоснована и видимо не требует ревизии. Однако ситуация на видовом уровне сложна и нуждается в серьезном пересмотре сборных видов (*T. sagittatus*, состоящий из 3 видов, и южный комплекс *Todarodes*, видимо, включающий еще 1–2 вида), а также видов, находящихся в стадии активной

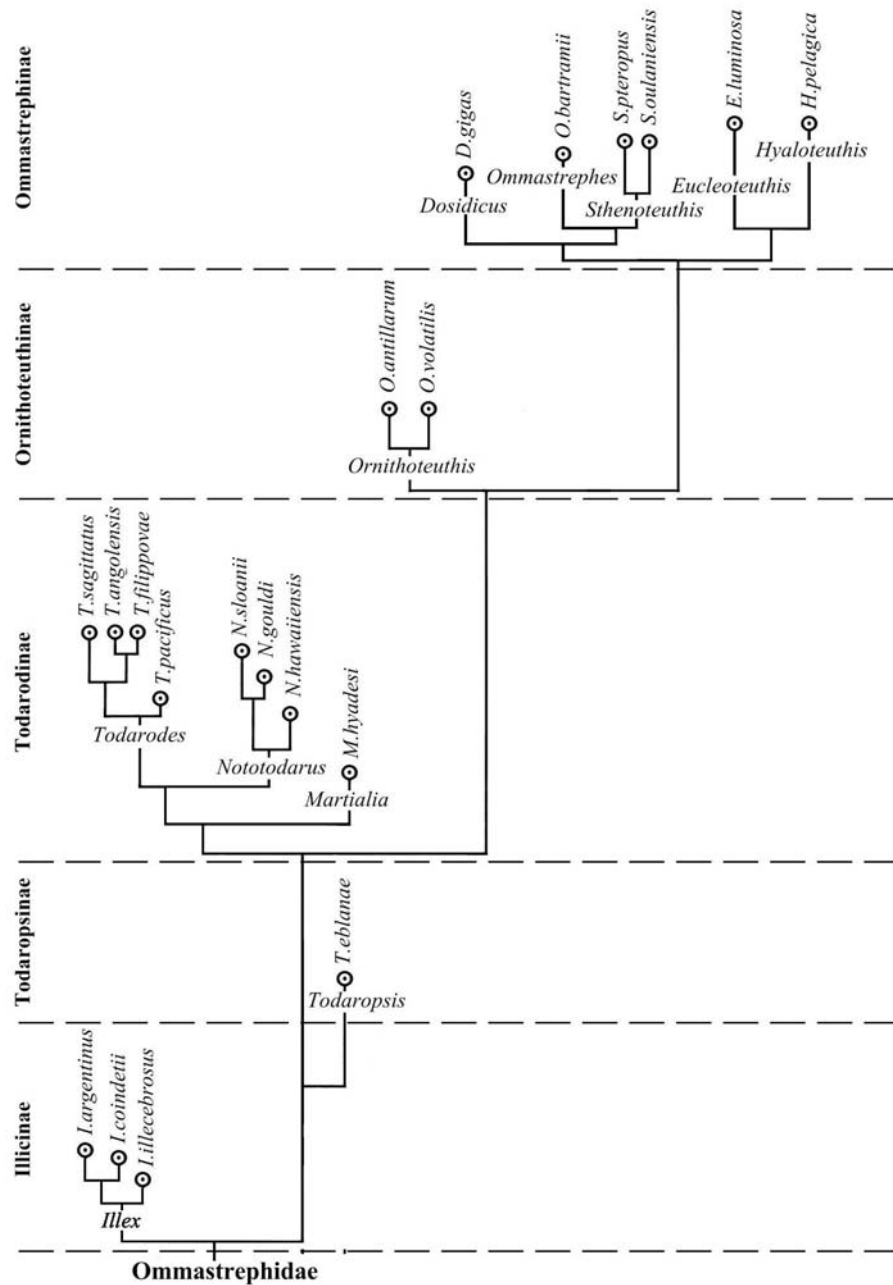


Рис. 1. Схема филогенетических отношений подсемейств, родов и видов кальмаров семейства *Ommastrephidae*

внутривидовой радиации с формированием аллопатрических (*T. eblanae*, *I. coindetii*, *O. bartramii*) и парапатрических и симпатрических (*I. argentinus*, *Ornithoteuthis*, *D. gigas*, *S. oualaniensis* и, возможно, также *N. sloanii*, *M. hyadesi* и *S. pteropus*) внутривидовых группировок. По крайней мере часть из них, видимо, может быть отдельными подвидами или видами [10–13].

Исходное состояние морфологических признаков в наибольшей мере сохранили *Todaropsis* и особенно *Illex*. С филогенетической точки зрения это наиболее примитивные группы оммастрефид. Вторичное состояние признаков сосредоточено у *Ommastrephinae*, эта группа наиболее филогенетически продвинута. Промежуточное положение занимают *Todarodinae* и *Ornithoteuthinae*, (рис. 1) Наши представления о филогении оммастрефид принципиально не отличаются от схем их родственных отношений, полученных при использовании генетических методов [14].

В результате анализа всей совокупности рассмотренных признаков в морфологической эволюции оммастрефид выделяются три основных и два промежуточных (*Todaropsinae* и *Ornithoteuthinae*) этапа. На каждом основном этапе имеется группа, в той или иной мере приближающаяся к выработке оптимальной организации активного нектона. Основная линия поступательного усовершенствования этих качеств включает *Illex – Todarodinae* – крупные виды *Ommastrephinae* [2]. Но у крупных форм *Dosidicus*, *Ommastrephes* и *Sthenoteuthis* при ДМ более 40–50 см тело «грузнеет», нарушаются оптимальные для нектонов пропорции и снижается подвижность. Видимо в силу особенностей «затратной» энергетики оммастрефид [15] превышение ДМ более 45 см не «перспективно» для совершенствования качеств активного нектона, и эта арогенная тенденция исчерпала себя на уровне среднеразмерных кальмаров. В то же время выделяются формы, отошедшие от этого генерального направления эволюции оммастрефид в сторону узкой специализации. Проявляется это двояко: или в нарушении оптимальных для активных нектонов пропорций тела у *Todaropsis*, или в уменьшении ДМ при сохранении «стремительных» пропорций тела у *Ornithoteuthis*, *Eucleoteuthis*, *Hyaloteuthis* и карликовых *S. oualaniensis* [2].

### Экологическая структура семейства

Основной критерий при экологической классификации – характер биотопа репродуктивной части ареала – степень его связи с шельфом, материковым склоном и океанической пелагиалью, а также с дном или придонными слоями воды. Выделены три основные экологические группы [2].

**1. Склоново-шельфовые кальмары.** Основной биотоп – воды шельфа и склона. Связь с дном и придонными слоями воды в некоторые периоды жизни относительно тесная. Нерест у дна. Размеры мелкие и средние. Ареалы, как правило, меридиональные. *Illex*, *Todaropsis*, *T. pacificus*, *T. angolensis*, *T. sagittatus* побережья Северо-Западной Африки, *N. sloani*, *N. gouldi*.

**2. Нерито-океанические кальмары.** Основной биотоп – воды склонов материков, островов и подводных возвышенностей, а также прилегающие открытые воды и реже заходят на шельф. Ареалы самой различной конфигурации. – от меридиональных до широтных. **2.1.** Частично придонные. Нерест у дна. Размеры средние и реже крупные. *T. sagittatus* Северной Атлантики, *T. filippovae*, *N. hawaiiensis* и *Martialia*. **2.2.** Чисто пелагические. Нерест в пелагиали. На нагуле возможны заходы на шельф и обитание в придонных слоях. *Dosidicus*. Ситуация с *Ornithoteuthis* не совсем ясна – видимо, имеются склоновые и океанические внутривидовые формы с неясным статусом.

**3. Океанические кальмары.** Весь жизненный цикл протекает в водах открытого океана. Связь с дном отсутствует. Размеры мелкие, средние и крупные. Ареалы широтные, трансокеанические. *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*, *Eucleoteuthis* и *Hyaloteuthis*.

Выделенные три группировки образуют хорошо выраженный ряд от прибрежных форм (1) через нерито-океанических (2) к чисто океаническим (3).

### Основные эколого-популяционные параметры

Оммастрефиды – типичные r-стратеги [2, 3, 12, 13]. Для них присущи моноциклия, жизненный цикл в пределах одного года, мелкие яйца, высокая плодовитость, растянутый порционный индивидуальный и продолжительный популяционный нерест, наличие планктонных личинок и молоди, высокие скорости роста, сложная внутривидовая структура с размножающимися сезонно группировками, значительные колебания численности и полное ежегодное обновление состава популяций. Один из наиболее важных факторов, определяющих характер динамики численности и пространственного распределения популяций, – наличие планктонных личинок и мальков. Они около 2–2.5 месяцев обитают в приповерхностных слоях воды и весьма «чутко» реагируют на вариабельность динамики вод в районах их подрастания. Для этих стадий характерна максимальная смертность, и во время их прохождения определяется уровень пополнения популяции. Поэтому для популяций оммастрефид характерны высокая пространственно-временная межгодовая и многолетняя динамика реализации жизненных циклов с широкой амплитудой изменчивости численности поколений до нескольких порядков. Другой важнейший эколого-популяционный параметр оммастрефид – одногодичный жизненный цикл. Эти два ключевых фактора определяют специфику популяционной биологии оммастрефид. С другой стороны, совокупность таких экологических признаков, как индивидуальная и групповая фенотипическая вариабельность скоростей роста и созревания, наряду со сложной внутривидовой структурой и растянутым во времени групповым нерестом при высокой плодовитости самок, является частью «эластичного» адаптивного комплекса оммастрефид, позволяющего выдерживать весьма значительные колебания численности.

### Рост и продолжительность жизни

ДМ взрослых оммастрефид варьирует от 8 до 120 см, а масса тела (МТ) – от 13 г до 65 кг. Большинство из них – быстрорастущие виды. Максимальные величины относительного суточного прироста (ОСП) массы тела наблюдаются у личинок – 15–20% МТ. Высоки они (до 10–12% МТ) и у молоди быстрорастущих видов (*Dosidicus*, *Sthenoteuthis*), но у молоди медленно растущих видов (шельфовая форма *Illex argentinus*) они невысоки – 3–4% МТ. ОСП незрелых и созревающих полувзрослых особей находятся, в основном, на уровне 2–3% МТ. Наибольшие абсолютные суточные приросты отмечены у крупной формы *Dosidicus* в возрасте 350 сут – 104 г/сут (около 0.8% МТ). Соматический рост зрелых склоново-шельфовых *Illex*, *Todaropsis*, *Todarodes* резко уменьшается до 0.3–0.6% МТ и прекращается в течение нерестового периода, когда кальмары

активно не питаются. Зрелые и нерестовые океанические *Dosidicus*, *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis* сохраняют соматический рост на уровне 1.5–2% МТ и продолжают активное питание.

Несмотря на значительные различия в скоростях роста, размерах взрослых особей, экологической специфике, зоогеографической принадлежности и филогенетической продвинутости представителей всех родов семейства, их жизненный цикл не превышает одного года. Тенденция к изменению продолжительности жизни проявляется лишь в укорочении жизненного цикла до полугода – у некоторых тропических популяций *I. coindetii* и *T. eblanae*, карликовой формы *S. oualaniensis* и *Hyaloteuthis pelagica* [16, 17].

Такое удивительное единообразие в продолжительности жизненного цикла не более одного года обусловлено, в основном, абсолютным доминированием у оммастрефид г-стратегии при моноциклии, высоких энергетических затратах на рост и активный обмен и большой смертности на ранних стадиях развития. Все эти эколого-физиологические параметры – основа для эволюционного запрета на увеличение продолжительности жизни и перехода к полициклии.

### Репродуктивная биология

Моноциклия – базовая характеристика оммастрефид, определяющая остальные их репродуктивные признаки и популяционно-экологические параметры. В онтогенезе кальмары проходят лишь один цикл развития и функционирования репродуктивной системы, и после единственного в жизни нерестового периода погибают [13, 18, 19]. Самцы формируют сперматофоры в сперматофорном комплексе органов (СКО). Задолго до созревания семенника происходит пробное функционирование СКО с формированием сперматофороподобных образований без спермы или с ее низкой концентрацией в конце созревания. Эти образования, в отличие от нормальных сперматофор, не хранятся, а выводятся наружу. Нормальные сперматофоры накапливаются в сперматофорном мешке: их максимальное количество колеблется от 100 (*Hyaloteuthis*) до 600–800 (*Illex*) и 1–2.5 тысяч (*Dosidicus*, *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*). Размеры сперматофор варьируют от 5 до 53 мм (4.4–27% ДМ) и зависят от размеров самцов [18]. Самец передает сперматофоры самке при помощи гектокотилия в мантийную полость (*Illex*) или на буккальную мембрану. На последней находится от 7 до 265 семеприемников. Спаривание происходит без предварительного ухаживания в течение не более 1–2 мин.

Величина потенциальной плодовитости (ПП) самок (общее количество ооцитов размерами больше 0.05 мм в яичнике и зрелых яиц в полости яичника и яйцеводах) формируется и хорошо учитывается уже у незрелых самок, далее ее пополнения не происходит. Развитие фонда ооцитов идет непрерывно асинхронно: в яичниках присутствуют ооциты всех фаз развития. Размеры зрелых яиц колеблются от 0.75 и 1.2 (*Illex*, *Todaropsis*, часть *Todarodes*, *Nototodarus*, *Ornithoteuthis*, *Ommastrephinae*) до 1.6 (*Martialia*) и 2.4 мм (североатлантические и средиземноморские *T. sagittatus*). После овуляции яиц, они переходят в объемистые яйцеводы, где хранятся до откладки. Нерест растянутый, многопорционный с более чем 10 циклами накопления яиц в яйцеводах и их откладкой. Значения ПП варьируют от 40 тыс. до 35 млн. и зависят от размеров самок

и видовой принадлежности. В процессе нереста реализуется около 60–70% ПП [19]. После нерестового периода следует массовая смерть всех кальмаров. Крупные яйцевые массы длиной до 1 м с небольшой отрицательной плавучестью находятся в пикноклине в придонных слоях воды или в пелагиали. Эмбриональное развитие у изученных видов с размерами яиц 0.75–0.9 мм в зависимости от температуры воды длится от 3 до 22 сут. Из яйцевых оболочек вылупляются личинки ДМ около 0.8–1 мм.

Среди самок оммастрепид выделяются две репродуктивные стратегии (РС), различающиеся по особенностям нерестового биотопа, ПП, нереста и питания в нерестовый период.

**1. Прибрежный тип РС.** Illicinae, Todaropsinae, Todarodinae и отчасти Ornithoteuthinae (ПП – 0.04–2.5 млн., относительная ПП – 500–2000 ооцитов/г). После полового созревания и начала нереста активное питание прекращается, и последующая жизнедеятельность, включая и нерест, осуществляется, в основном, за счет запаса энергии в печени и мантии. Характерен «ниспадающий тип нереста» – несколько первых яйцекладок большие, а в последующих кладках количество яиц постепенно уменьшается. Соматический рост в этот период жизни прекращается, а во второй половине нереста наблюдается отрицательный рост МТ за счет истощения печени и мантии.

**2. Океанический тип РС.** Ommastrephinae (ПП – 0.1–35 млн., относительная ПП – 2000–7000 ооцитов/г). При необходимости реализации высокой плодовитости в нерестовый период кальмары активно питаются, и продолжается положительный соматический рост и значительное пополнение вителлогенного расходного фонда ооцитов. Яйцевые кладки на протяжении почти всего индивидуального нерестового сезона примерно сходного размера. Активное питание зрелых нерестовых кальмаров происходит в периоды между откладками яиц во время их накопления в яйцеводах.

Характер сперматофорогенеза у прибрежных и океанических самцов также отличается [18], и эти экологические группы оммастрепид имеют специфические целостные репродуктивные стратегии, проявляющиеся у представителей обоих полов [18, 19].

### Поведение

Преимущественно стайный образ жизни характерен для оммастрепид на протяжении всего жизненного цикла. Стаи без доминирования сформированы в основном по размерному признаку. Численность стай лабильна и варьирует от 2–10 до 800–1000 особей. У крупных океанических видов в зонах перекрытия их ареалов встречаются стаи, состоящие из представителей 2 и крайне редко 3 видов. Обычные крейсерские скорости передвижения кальмаров ДМ 15–35 см колеблются в пределах 2–10 км/ч, но при опасности они могут развивать бросковые скорости до 20–35 км/ч. Все виды совершают суточные вертикальные миграции. Основной откорм происходит ночью в приповерхностных слоях. В течение ночи двигательная и охотничья активность и, соответственно, величина активного метаболизма максимальны. Опускаясь утром на большие глубины, основная часть кальмаров пассивна и не питается, переваривая «приповерхностную ночную» пищу [6, 11–13].

### Биомасса и биоценотическая роль

В первом приближении определены величины биомассы, продукции и потребления пищи прибрежными и океаническими оммастрефидами (табл. 1). В среднем общая мгновенная биомасса оммастрефид составляет приблизительно 55 млн. т, годовая продукция – около 400 млн. т и годовое потребление пищи – около 1 млрд. т [3].

Табл. 1

Мгновенная биомасса (МБ), годовая продукция (ГП) и годовое потребление пищи (ГПП) (при суточном рационе 5% массы тела) оммастрефидных кальмаров, млн. т (по [3])

Экологическая группа	МБ	Р/В-коэффициент	ГП	ГПП
Склоново-шельфовая и нерито-океаническая*	14–28	5	70–140	255–511
Океаническая**	31–42	8	248–336	565–766
Всего	45–70	–	318–476	820–1277

\*без *Dosidicus*, \*\*вместе с *Dosidicus*

Во многом эти оценки весьма приблизительны, но они дают представление о масштабах феномена оммастрефид и их роли в жизни океана. В общей биомассе головоногих (200–375 млн. т [20]) оммастрефиды составляют 15–27%, но всего 4.5% биомассы крупных костистых рыб. Однако уровень годовой продукции этих рыб [21] и оммастрефид одинаков. В общей биомассе nekтона (6 млрд. т [21]) доля оммастрефид около 1%, но 10% общей продукции. При годовом потреблении пищи головоногими в 2–4 млрд. т [20] доля оммастрефид – 25–50%. Это вполне реально с учетом их высоких уровней общего и активного метаболизма и суточных рационов (у взрослых кальмаров на уровне 6–12% МТ [11–13, 15]). Значения Р/В-коэффициентов (табл. 1) наибольшие среди nekтеров [21].

Оммастрефиды – активные мигранты и хищники преследующего типа. В онтогенезе большинство видов по мере увеличения размеров тела «пронизывают» большую часть трофической пирамиды, последовательно занимая субниши от консументов II–III до консументов IV–VI порядков, стадийно меняя спектр пищевых организмов и врагов. Личинки и мальки ДМ до 3 см питаются микро- и мезопланктоном. Молодь ДМ 3–12 см поедает мезо- и макропланктонных ракообразных, хетогнат, мальков рыб и кальмаров. Кальмары ДМ 15–35 см питаются микронектонными планктоядными рыбами (в основном миктофидами), кальмарами и креветками. Кальмары ДМ более 40–45 см поедают среднеразмерных хищных и планктоядных рыб, кальмаров и крупных креветок. Каннибализм обычен. Оптимальные размерные отношения кальмаров и их жертв – 8–15% абсолютной длины хищника.

В свою очередь оммастрефиды – главная и второстепенная пища для огромного количества хищных животных. Личинок и мальков активно потребляют хищные беспозвоночные, крупные рыбы-планктофаги и молодь хищных рыб, а также тунцы. Молодь ДМ 3–12 см питаются самые разнообразные хищни-



ки, включая хрящевых и костистых рыб, nektonных кальмаров и морских птиц. У кальмаров ДМ 15–30 см и более врагов немного, в основном, это высокоподвижные акулы, ксифоидные рыбы, дельфины и другие зубатые китообразные. Видимо важны и постмортальные пищевые связи, когда отмерших кальмаров поедают хищники, включая и тех, которым они при жизни недоступны [6, 11–13, 20]. Оммастрефиды выполняют важную «организующую функцию» в поддержании структуры сообществ на уровне консументов от II–III до V–VI порядков, «направляя» потоки вещества и энергии. Особенно важна роль оммастрефид в утилизации огромных биомасс макропланктона и мелких рыб-планктофагов, и передаче их высшим хищникам.

Для оммастрефид характерны весьма протяженные суточные вертикальные (от 100–500 до 1500–2000 м) и особенно онтогенетические горизонтальные миграции параллельно (до 1000–1500 миль) и перпендикулярно (батические миграции) побережьям. Онтогенетические миграции связаны с особенностями функциональной структуры ареалов: у большинства популяций оммастрефид репродуктивные и нагульные части ареалов пространственно разобщены. В процессе миграций кальмары пересекают границы различных климатических зон и экосистем, осуществляя масштабный перенос энергии и вещества. В силу этого оммастрефиды, наряду с другими nektonными мигрантами, играют роль одного из важнейших элементов «жесткого каркаса» высокоподвижных хищников, объединяющих локальные экосистемы в экосистемы более высокого ранга и, вплоть до океаносферы [3]. Благодаря уникальному сочетанию таких свойств, как высокие величины численности, биомассы, продукции, потребления пищи и общего метаболизма и большое разнообразие трофических связей, оммастрефиды играют в экосистемах Мирового океана роль «ускорителей» биогеоэкологических процессов, своеобразных «экосистемных катализаторов» [3].

#### Экологические аспекты эволюции семейства

Среди кальмаров оммастрефиды наиболее продвинуты как в отношении групповой, так и экологической форм прогресса [1, 2]. При сопоставлении филогенетических и экологических рядов оммастрефид обнаруживается их совпадение по составу. Наиболее примитивные формы (*Illicinae*, *Todaropsinae* и часть *Todarodinae*) приурочены к прибрежным водам, промежуточные (*Todarodinae*, часть *Ornithoteuthinae*), главным образом – к районам материкового склона и прилежащих открытых вод, и эволюционно молодые (часть *Ornithoteuthinae*, *Ommastrephinae*) – к океаническим водам. В эволюции оммастрефид экологическая экспансия шла в направлении от побережья в открытый океан. Исходные черты экологии оммастрефид сохранили *Todaropsis* и морфологические – *Illex*, а состояния, характерные для периода освоения открытого океана, – *Martialia*, *Ornithoteuthis*, *Dosidicus*. Из *Ommastrephinae* океанскую пелагиаль в полной мере не освоил лишь *Dosidicus*. Это связано не с особенностями экологии нереста, а со специализацией к обитанию в высокопродуктивных сообществах Восточной Пацифики [2, 6, 8].

При освоении океанской пелагиали в филогенезе оммастрефид происходили существенные изменения морфологии, экологии и поведения: появление светящихся органов; усовершенствование функциональных характеристик гла-

диуса, статолитов и двигательного аппарата; увеличение размеров и массы оптических ганглиев; возрастание величины ПП; активное питание в нерестовый период; пелагизация яйцевой кладки; повышение активности, подвижности и быстроты реакции на внешние раздражители. Это привело к выработке океаническими оммастрефинами оптимальных морфофункциональных и физиологических характеристик организации активного нектона. Они находятся на «вершине» группового прогресса кальмаров, успешно конкурируя с костистыми рыбами.

Обращает на себя внимание низкий уровень таксономической радиации семейства (среднее число видов на 1 род – 1,8, максимальное – 4) при древности группы и ее огромном ареале с разнообразием климатических и биотических условий. Это связано с тем, что оммастрефиды представлены видами – генералистами при доминировании центростремительных тенденций.

В эволюции оммастрефид в первом приближении возможно оценить время прохождения основных ее этапов. По мнению В.А. Бизикова [18], стадия *Plesiotheuthis* в эволюции древнейшей группы кальмаров *Plesiotheuthidae* – прямой предок современных оммастрефид: по строению гладиуса *Plesiotheuthis* схож с *Todaropsis*. Находки остатков *Plesiotheuthis* датируются юрой – ранним мелом (154–121 млн. лет назад). Гладиус наиболее позднего представителя этого ряда, *Maioteuthis* (мел, 127–71 млн. лет назад) неотличим от гладиусов современных *Todarodinae* ([18] и личное сообщение). Учитывая, что *Plesiotheuthis* носят черты строения *Todaropsis*, филогенетически примитивной группы семейства, можно полагать, что история оммастрефид охватывает не менее 150 млн. лет. По-видимому первые 100–120 млн. лет они обитали в прибрежных водах. Их выход в открытый океан предположительно происходил одновременно с основной массой колючеперых рыб [22] – в раннем олигоцене-миocene (40–20 млн. лет назад), когда происходили глобальные перестройки циркуляции вод и структуры сообществ океана [1]. И наконец, формирование современных ареалов океанических *Ommastrephinae* произошло 1,5–2 млн. лет назад в верхнем плиоцене – начале плейстоцена [6, 8].

Сравнение процессов экологической радиации в филогенезе двух наиболее прогрессивных и массовых представителей кальмаров и костистых рыб Мирового океана – скомброидных рыб [22] и оммастрефид показало соответствие путей и этапов завоевания представителями этих семейств океанской пелагиали из прибрежной зоны [2, 6, 8]. Это сходство касается также типов ареалов и их функциональных структур, сезонных миграций, репродуктивных стратегий и других сторон биологии. Это обусловлено, с одной стороны, структурно-функциональной и экологической конвергенцией головоногих и рыб [23], а с другой – наличием в океане ограниченного числа адаптивных зон и, соответственно, типов биотопов и сообществ (шельфовые, склоновые и надсклоновые, океанические).

Настоящее исследование состоялось во многом благодаря В.Л. Вагину, открывшему для меня морскую зоологию. Приношу сердечную признательность К.Н. Несису, Г.В. Зуеву, Н.В. Парину, Я.И. Старобогатову, Р.Н. Буруковскому, А.Н. Вовку, Ю.М. Фроерману, А.И. Архипкину, В.А. Бизикову, Р.М. Сабирову

и В.В. Лаптиховскому за консультации и обсуждение результатов, а также М.Р. Якушеву за помощь при подготовке рисунка.

Исследование поддержано РФФИ (проект № 06-04-49806).

### Summary

*Ch.M. Nigmatullin.* Brief review on evolutionary and ecological aspects of biology of squids family *Ommastrephidae* (Cephalopoda: Theuthida).

There are briefly described the information on the system, phylogeny, ecological structure, ecological-population parameters, growth and life cycles, reproductive biology, behavior, biomass values, role in ecosystems and morphofunctional and ecological aspects of evolution in squids family *Ommastrephidae*.

### Литература

1. *Несис К.Н.* Океанические головоногие моллюски. – М.: Наука, 1985. – 287 с.
2. *Нигматуллин Ч.М.* Основные этапы эволюции кальмаров семейства *Ommastrephidae* (Cephalopoda, Oegopsidae) // Вопросы эволюционной морфологии животных / Ред. В.Л. Вагин. – Казань: Изд-во Казан. ун-та. – 1979. – С. 210–219.
3. *Нигматуллин Ч.М.* Биомасса, продукция, биоценотическая роль, промысловый потенциал и перспективы использования отечественным промыслом кальмаров семейства *Ommastrephidae* Мирового океана // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2002–2003 гг. – Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2004. – Т. 1. – С. 144–163.
4. *Roeleveld M.A.* Generic interrelationships within the *Ommastrephidae* (Cephalopoda) // Clarke M.R., Trueman E.R. (eds). The Mollusca, 12: Paleontology and Neontology of Cephalopods. – N. Y.: Academic Press, 1988. – P. 277–291.
5. *Wormuth J.H.* Workshop deliberations on the *Ommastrephidae*: a brief history of their systematics and a review of the systematics, distribution and biology of the genera *Martialia* Rochebrune and *Mabille*, 1889, *Todaropsis* Girard, 1890, *Dosidicus* Steenstrup, 1857 Systematics and Biogeography of Cephalopods // Systematics and biogeography of cephalopods. V. II. Smithsonian Contributions to Zoology. – 1998. – No 586. – P. 373–383.
6. *Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н.* Нектонные океанические кальмары. – М.: Агропромиздат, 1985. – 224 с.
7. *Нигматуллин Ч.М.* Новое подсемейство *Todaropsinae* (Cephalopoda: *Ommastrephidae*) и его место в эволюции семейства // 15-е (14-е) совещание по изучению моллюсков. Автореф. докл. – СПб.: ЗИН РАН, 2000. – С. 63–64.
8. *Зуев Г.В., Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М.* Система и эволюция родов *Ommastrephes* и *Symlectoteuthis* (Cephalopoda, *Ommastrephidae*) // Зоол. журн. – 1975. – Т. 54. Вып. 10. – С. 1468–1480.
9. *Нигматуллин Ч.М.* О роде *Illex* (Cephalopoda: *Ommastrephidae*) и валидность *Illex oxugonius* // 17-е (16-е) совещание по изучению моллюсков. Тез. докл. – СПб.: ЗИН РАН, 2007. – В печати.
10. *Carvalho G.R., Nigmatullin Ch.M.* Stock structure analysis and species identification // FAO Fish. Techn. Paper. – Rome: FAO, 1998. – No 376. – P. 199–232.

11. *Nigmatullin Ch.M., Nesis K.N., Arkhipkin A.I.* A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) // *Fish. Res.* – 2001. – V. 54, No 1. – P. 9–19.
12. *Zuyev G., Nigmatullin Ch., Chesalin M., Nesis K.* Main results of long-term worldwide studies on tropical nektonic oceanic squid genus *Sthenoteuthis*: An overview of the Soviet investigations // *Bull. Mar. Sci.* – 2002. – V. 71, No 2. – P. 1019–1060.
13. *Boyle P., Rodhouse P.* Cephalopods: ecology and fisheries. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 2005. – 452 p.
14. *Wakabayashi T., Suzuki N., Sakai M., Ichii T., Chow S.* Identification of ommastrephid squid paralarvae collected in northern Hawaiian waters and phylogenetic implications for the family Ommastrephidae using mtDNA analysis // *Fish. Sci.* – 2006. – V. 72. – P. 494–502.
15. *Wells M.J., Clarke A.* Energetics: the costs of living and reproducing for an individual cephalopod // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* – 1996. – V. 351, No 1343. – P. 1083–1104.
16. *Arkhipkin A.I.* Diversity in growth and longevity in short-lived animals: squid of suborder Oegopsina // *Mar. Fresh. Res.* – 2004. – V. 55. – P. 341–355.
17. *Бузиков В.А.* Атлас морфологии и анатомии гладиуса кальмаров. – М.: Изд-во ВНИРО, 1996. – 248 с.
18. *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 Palabiol. Abhandl.* – 2003. – Bd. 3. – S. 225–240.
19. *Nigmatullin Ch.M., Laptikhovskiy V.V.* Reproductive strategies in the squids of the family Ommastrephidae // *Ruthenica.* – 1994. – V. 4, No 1. – P. 79–82.
20. *Rodhouse P.G., Nigmatullin Ch.M.* Role as consumer // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* – 1996. – V. 351, No 1343. – P. 1003–1022.
21. *Моисеев П.А.* Биологические ресурсы Мирового океана. – М.: Агропромиздат, 1989. – 368 с.
22. *Парин Н.В.* Рыбы открытого океана. – М.: Наука, 1988. – 272 с.
23. *Packard A.* Cephalopods and fishes: the limit of convergence // *Biol. Rev.* – 1972. – V. 47, No 2. – P. 241–307.

Поступила в редакцию  
04.07.07

---

**Нигматуллин Чингиз Мухаметович** – старший научный сотрудник Атлантического НИИ рыбного хозяйства и океанографии, г. Калининград.  
E-mail: [squid@baltnet.ru](mailto:squid@baltnet.ru)