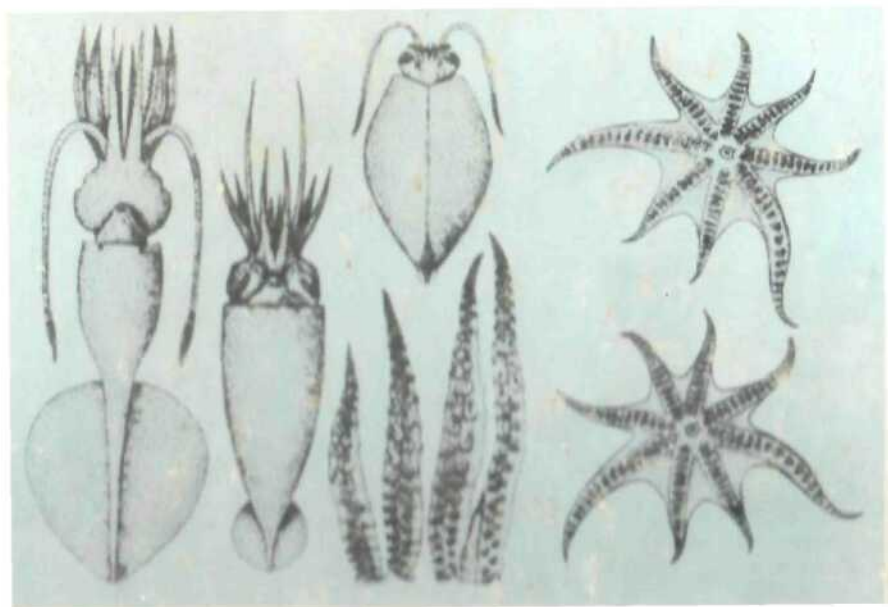


К. Н. Несис

ОКЕАНИЧЕСКИЕ ГОЛОВОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ им. П.П. ШИРШОВА

К. Н. Несис

ОКЕАНИЧЕСКИЕ ГОЛОВОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ
ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ
ЭВОЛЮЦИЯ

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Н.В. ПАРИН



МОСКВА "НАУКА" 1985

Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски: Распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985.

Излагаются сведения о видовом составе, горизонтальном и вертикальном распределении, относительном обилии, вертикальных миграциях, жизненных формах и экологической эволюции океанических головоногих моллюсков.

Для гидробиологов, экологов, биогеографов, палеонтологов, работников рыбохозяйственных учреждений.

Табл. 1, ил. 37, библи. 1400 назв.

Рецензенты: Г.М. Беляев, Г.Б. Зевина

1. ВВЕДЕНИЕ

Океанические головоногие моллюски обитают в океанических водах, т.е. в пелагиали открытых вод (пелагические виды), над склонами и приконтинентальными районами абиссали (нерито-океанические виды), над дном и на дне в батии, абиссали и ультраабиссали (бентопелагические и глубоководные бентосные виды). Океанические головоногие моллюски противопоставляются неритическим, обитающим на шельфе, как на дне, так и в толще воды неритической зоны. Четко разделить неритических и океанических головоногих, однако, трудно, так как, с одной стороны, многие типично океанические пелагические виды могут в тот или иной период жизни массами подходить к самому берегу (например, кальмары оммастрефиды *Illex illecebrosus* на Ньюфаундленде, *Todarodes sagittatus* на Мурмане или у Норвегии, *T. pacificus* в Японском море, *Dosidicus gigas* у Чили и Калифорнии и т.д.), а некоторые глубоководные бентосные формы местами выходят на шельф (например, в высоких широтах), с другой стороны, типичные неритические виды или их личинки и молодь могут встречаться в океанических водах вдали от берегов (кальмары *Loligo (Doryteuthis) plei* и *Sepioteuthis sepioidea* в Гольфстриме, молодь *Sepiolidae* и *Idiosepiidae*, молодь и даже полувзрослые особи разных видов *Octopus* и т.д.). Некоторые преимущественно сублиторальные осьминоги (например, антарктические *Pareledone* и *Megaleledone*) широко эврибатны и встречаются вплоть до нижней батии. Поэтому приходится проводить границу между неритическими и океаническими головоногими моллюсками не хронологически, а таксономически. Океанические головоногие моллюски — это виды тех групп (родов, семейств, подотрядов), абсолютное большинство представителей которых обитает за пределами шельфа. Конечно, и здесь границы могут быть условными: в число океанических головоногих моллюсков приходится включать, например, осьминога *Benthoctopus sibiricus*, обитающего почти исключительно на шельфе, но не включать кальмаров *L. plei*, *L. singhalensis* или *Uroteuthis bartschi*, которые хотя и приурочены в основном к шельфу, но, будучи превосходными пловцами (*U. bartschi* на Филиппинах называют русским словом "спутник"), частенько встречаются и над океаническими глубинами.

В настоящей работе к океаническим головоногим отнесены: из отряда каракатиц (*Sepiida*) — подотряд *Spirulina* с единственным видом *Spirula spirula* и часть родов подотряда *Sepiina* (род *Neorossia* и подсемейство *Heteroteuthinae* семейства *Sepiolidae*); из отряда кальмаров (*Teuthida*) — весь подотряд океанических кальмаров (*Oegopsida*); отряд *Vampyromorpha*

с единственным видом *Vampyroteuthis infernalis*; из отряда осьминогов (Octopoda) — весь подотряд плавниковых осьминогов (Cirrata), а из отряда обыкновенных осьминогов (Incirrata) — надсем. *Bolitaenoidea*, надсем. *Argonautoidea*, сем. *Vitreledonellidae* и подсем. *Bathypolypodinae* семейства *Octopodidae*. По сути дела, к океаническим головоногим моллюскам надо бы причислить и наутилусов (отряд *Nautilida*, сем. *Nautilidae*, род *Nautilus*), обитающих преимущественно в самой верхней батии, но наутилусы очень сильно отличаются от всех головоногих (относящихся к иному подклассу — *Coleoidea*) и к тому же мне не приходилось работать с живыми наутилусами, поэтому в дальнейшем я их специально не рассматриваю.

К неритическим головоногим моллюскам отнесены все *Sepiina*, кроме рода *Neorossia* и подсем. *Heteroteuthinae* из сем. *Sepiolidae*; неритические кальмары (подотряд *Myopsida*) и донные осьминоги подсемейств *Octopodinae* и *Eledoninae* семейства *Octopodidae*.

Ввиду условности разделения головоногих моллюсков на неритических и океанических по таксономическому, а не хронологическому принципу в разделах, посвященных системе, горизонтальному распространению и жизненным формам, будут рассматриваться и те и другие, но, разумеется, океанические более детально, чем неритические. Такой подход позволит лучше выявить черты сходства и различия между обоими крупными подразделениями головоногих моллюсков.

Экологическая классификация головоногих моллюсков будет дана ниже. Здесь же следует лишь указать, что по типам жизненных форм они разделяются на нектонных, нектобентосных, бентосных, бентопелагических (придонно-планктонных) и планктонных животных, по основной зоне обитания — на пелагических и донных, включая придонных (батияльно-пелагических) и наддонных (бентопелагических); пелагические виды делятся на океанических и нерито-океанических.

История исследования неритических и океанических головоногих резко различна. Неритические головоногие были известны людям и промышленялись с глубокой древности. Этруски, греки-ахейцы, критяне и другие народы Средиземноморья, китайцы, японцы, полинезийцы, меланезийцы и другие хорошо знали и высоко ценили кальмаров, каракатиц и осьминогов. О знании античными обитателями Средиземноморья неритических головоногих наглядно свидетельствуют их изображения на греческих вазах, этрусских блюдах для рыбы, древнеримских мозаиках — эти изображения столь точны, что видовая идентификация не встречает затруднений. Подробное описание этих животных дал Аристотель (см.: Mangold, Petit, 1965). Ему, кстати, были известны и некоторые океанические виды (крупные оммастрефиды, аргонавт), но знал он о них гораздо меньше, чем о неритических. В дальнейшем изучение неритических головоногих шло параллельно с развитием общей зоологии и биологии моря. К середине XX в. знания о них, особенно о видах *Loligo*, *Sepia*, *Octopus* и *Eledone*, были несравненно богаче знаний о глубоководных и пелагических океанических головоногих (Акимускин, 1963; Кондаков, 1940; Jaekel, 1958; Lane, 1957; Robson, 1929; Tompsett, 1939). В последующие годы накопление знаний об этой группе головоногих продолжается, что связано с обнаружением новых промысловых районов (северо-западная Африка, северо-восток США, воды Калифорнии и пр.), с первыми успехами искусст-

венного разведения неритических головоногих и их длительного содержания в аквариумах (Япония, Южная Корея, США, Франция), усиленным интересом к ним со стороны физиологов, особенно специалистов по нервной системе и мембранным процессам (для них кальмары и осьминоги стали в последние десятилетия столь же обычными лабораторными животными, как лягушки, кролики и белые мыши); в самое последнее время за их изучение взялись этологи (Moynihan, 1983a,b; Moynihan, Rodaniche, 1982; и др.).

Изучение пелагических головоногих началось гораздо позже. Достаточно сказать, что Линней (Linneé, 1766) относил аргонавта и его раковину к разным отрядам: в раковине аргонавта (род *Argonauta* отряда *Testacea* класса *Vermes*), как он считал, живет "животное *Sepia*" (род *Sepia* отряда *Mollusca* того же класса *Vermes*). Класс головоногих моллюсков (*Cephalopoda*) выделил и назвал Кювье (Cuvier, 1798). Первые серьезные сведения об океанических головоногих появились во второй четверти XIX в. в результате работ А. д'Орбиньи и А. де Ферюссака, Ж.-Б. Верани, Э. Рюппелля и А.А. Гулда (см.: Несис, 1982 г.). Они были результатом обработки, с одной стороны, сборов исследовательских экспедиций века "водителей фрегатов" (конец XVIII — начало XIX в.), от первой экспедиции Джемса Кука на "Индевер" (1768—1771 гг.), в ходе которой был подобран на поверхности океана и с аппетитом съеден участниками экспедиции во главе с начальником первый ставший известным науке экземпляр крупного полуглубоководного кальмара *Cuciteuthis unguiculata*, до Американской исследовательской экспедиции Ч. Уилкса (1838—1842 гг.), а с другой — коллекций мезопелагических кальмаров, которых выносило течениями на поверхность Средиземного моря в Мессинском проливе и у Ривьеры.

Новый этап изучения головоногих моллюсков открытого океана связан с эпохой великих океанографических экспедиций конца XIX — начала XX вв. — от "Челленджера" и "Вальдивии" до "Альбатроса" и "Даны". Это классические исследования А.Э. Верилля, У.Э. Хойля, К. Куна, Л. Жубена, Г. Пфеффера, С.С. Берри, Г. Гримпе и др. Океанические головоногие стали широко известны в кругах зоологов и заняли прочное место в популярной литературе. Но их все еще считали редкими, малочисленными, экзотическими животными. Только в результате знаменитого кругосветного плавания "Даны" (1921—1922 гг.) стало ясно, что они могут быть очень многочисленными, хотя этот вывод (Joubin, 1935) и базировался в основном на изобилии в пробах их личинок, а не на сведениях, тогда отсутствовавших, о численности взрослых животных.

По-настоящему изучение океанических головоногих началось лишь с 50-х годов и стимулировали его, во-первых, бурный рост добычи кальмаров оммастрефид: сначала тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus* в водах Японии (с 1947 г.), а затем и других видов в других районах Мирового океана, во-вторых, изобретение крупных пелагических тралов, в особенности трала Айзекса—Кидда (Isaacs, Kidd, 1953). Если учесть, что бурный рост добычи тихоокеанского кальмара, а за ним и других оммастрефид и экологически близких видов стал возможным лишь после изобретения японского вертикального пелагического яруса "зорори", вошедшего в практику в 1950—1951 гг. и ныне ставшего основным орудием лова оммастрефид в водах СССР, Японии, КНДР, Южной Кореи, Канады, США,

Австралии, Новой Зеландии и др. (Зуев, Несис, 1971), то можно сказать, что наблюдающийся в последние годы бурный рост объема научной информации об океанических головоногих моллюсках вызван прежде всего развитием техники их добычи и стимулируется запросами практики — рыбной промышленности.

Иначе обстоит дело с глубоководными донными головоногими. "Золотым веком" их изучения был упомянутый выше период великих океанографических экспедиций: от "Челленджера" до "Михаэля Сарса" и "Принцессы Алисы". После итоговых обзорных работ Г.К. Робсона (Robson, 1929, 1932) по этим животным появилось очень мало нового. В сборах "Витязя", "Оби" и других крупных отечественных экспедиционных судов глубоководных донных головоногих крайне мало. Уникальные сборы "Галатеи" и "Пилебри" до сих пор не обработаны. Как ни странно, наиболее существенные сведения об удивительных "ушастых осьминогах" больших глубин, их широком распространении, крупных размерах и относительно немалой численности получены в последние десятилетия с помощью автоматических подводных фотокамер и обитаемых подводных аппаратов "Алвин" и "Пайсис" (Несис, Сагалевич, 1983; Heezen, Hollister, 1971; Pearcy, Veal, 1973; Roper, Brundage, 1972). Хотя в самые последние годы число глубоководных донных головоногих, попавших в руки зоологов, стало увеличиваться, но их исследователи все еще находятся в положении, немногим лучше, чем исследователи лохнесского чудовища: увидеть и сфотографировать объект исследования можно, а пощупать, как правило, не удается!

Хотя исследования океанических головоногих и в первую очередь эпипелагических и нерито-океанических кальмаров ведутся в последние годы очень интенсивно, они не успевают за потребностями практики. Мировой улов головоногих моллюсков, по данным рыбопромышленной статистики ФАО, составлял в 1938 г. около 180 тыс.т. Через 10 лет он превысил 380 тыс.т., еще через 10 лет достиг 575 тыс.т., а в 1968 г. впервые перевалил за 1 млн.т, достигнув 1210 тыс.т. В начале 70-х годов он держался на уровне 0,9 млн.т, но затем снова начал расти. В 1976 г. мировой улов достиг рекорда 1968 г. (1209 тыс.т), а в 1979 г. перевалил за 1,5 млн.т (1522 тыс.т). Улов 1980 г. составлял 1530 тыс.т, 1983 г. — 1630 тыс.т. Из океанических головоногих добываются пока лишь кальмары семейства *Ommastrephidae*, в небольшом количестве — *Gonatidae* (*Beryteuthis magister*), *Onychoteuthidae* (*Onychoteuthis banksi borealijaponicus*) и в ничтожном — *Thysanoteuthidae* (*Thysanoteuthis rhombus*) и *Enoploteuthidae* (*Watasenia scintillans*), но оммастрефиды в послевоенные годы составляют основу мирового промысла головоногих. Их улов в 60-х годах превышал 50% мирового улова, а в 1968 г. достигал 64%. В последующие годы, в связи с резким падением вылова тихоокеанского кальмара, доля океанических головоногих в мировом улове головоногих упала до 46% в 1971 г. и 35–40% в последние годы. Тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus* — важнейший промысловый вид кальмаров Мирового океана. В 50–60-х годах его улов составлял 45–62% всего мирового вылова головоногих моллюсков; максимальный улов (1963) составлял примерно 750 тыс.т. В 70-х годах уловы этого вида упали (в 1976–1981 гг. около 275 тыс.т), но это падение отчасти компенсировалось интенсивным выловом других

оммастрефид — иллексов в северо-западной (*Plex illecebrosus illecebrosus*) и юго-западной (*P. argentinus*) Атлантике, нототодарусов у Австралии (*Nototodarus sloani gouldi*) и Новой Зеландии (*N.s. sloani*, *N. sp.*), кальмара Бартрама (*Ommastrephes bartrami*) преимущественно в северо-западной Пацифике и в самые последние годы дозидикуса (*Dosidicus gigas*) в восточной части Тихого океана. Несмотря на это, тихоокеанский кальмар до сих пор остается единственным более или менее хорошо изученным видом океанических головоногих (обзоры: Несис, 1967а; Зуев, Несис, 1971; Шевцов, 1971, 1978; *Studies...*, 1972; Филиппова, 1973; Okutani, 1977, 1983). О других видах, за исключением иллекса северо-западной Атлантики (см.: Несис, 1967б; Зуев, Несис, 1971; O'Dor, 1983), в литературе имеются лишь отрывочные сведения, а некоторые из них, как иллекс юго-западной Атлантики, нототодарус Австрало-Новозеландского региона, дозидикус западной Мексики — становятся объектом промысла прежде, чем ученые успевают познать их биологию хотя бы в самых общих чертах (см. Voss, 1983).

Исследования океанических головоногих моллюсков в СССР после пионерских работ Н.Н. Кондакова (1941) и И.И. Акимушкина (1954, 1955, 1957, 1963) приостановились, но с середины 60-х годов стали усиленно развергиваться. В настоящее время уже имеется обширная литература — работы А.Н. Вовка, Т.С. Дубининой, Г.В. Зуева, Ч.М. Нигматуллина, В.Н. Никольского, В.А. Скалкина, Ю.А. Филипповой, Г.А. Шевцова, В.П. Шунтова и многих других (см. например: Систематика и экология..., 1983). Особенно важно отметить многочисленные работы по океаническим оммастрефидам, обитающим за пределами экономических зон зарубежных государств — видам родов *Dosidicus*, *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis* (Г.В. Зуев, К.Н. Несис, Ч.М. Нигматуллин, В.Н. Никольский и др.). Эти кальмары представляют особый интерес для отечественной рыбной промышленности. Вероятный вылов кальмаров в Мировом океане оценивается в 4–5 млн.т (Моисеев, 1977, 1979) и можно полагать, что предстоящее 3–4-кратное увеличение их вылова будет прежде всего обусловлено включением в промысел запасов оммастрефид открытого океана. Приятно отметить, что если в изучении нерито-океанических кальмаров Советский Союз отстает от некоторых зарубежных государств (Японии, Канады и Норвегии), то в изучении кальмаров открытого океана наша страна является бесспорным лидером.

Изложенные выше обстоятельства диктуют необходимость подвести итог сведениям о систематике, горизонтальном и вертикальном распространении, биологии и эволюции океанических головоногих моллюсков, накопленным в результате двадцатилетних исследований автора и имеющимся в отечественной и зарубежной литературе с особым вниманием к океаническим и нерито-океаническим кальмарам. Работа в отделе нектона Института океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР дала мне благоприятную возможность участвовать в экспедициях в разные районы Атлантического, Индийского, Тихого и Южного океанов и обрабатывать обширные сборы головоногих моллюсков, полученные судами ИОАН, ИнБЮМ, АтланНИРО, ТИНРО, ПИНРО, АКИН, Гидрофизин, МГУ и других учреждений, а также пользоваться коллекциями ЗИН и Зоо музея МГУ. Данная работа продолжает предыдущие работы автора, не перекрывая их содержания: хотя зна-

чительная часть вошедшего в работу материала ранее публиковалась отдельными статьями, весь этот материал заново пересмотрен и переработан.

Я чрезвычайно признателен М.Е. Виноградову, Н.В. Парину и Т.С. Рассу за помощь и внимание к моей работе, моим коллегам по изучению современных головоногих Р.Н. Буруковскому, А.Н. Вовку, Т.С. Дубининой, Г.В. Зуеву, Н.Н. Кондакову, Ю.В. Корзуну, Ч.М. Нигматуллину, В.Н. Никольскому, О.А. Петрову, М.А. Пинчукову, Ю.А. Филипповой, Ю.М. Фроерману, М.А. Цымбалу, Г.А. Шевцову — за поддержку, постоянные советы и помощь, всегдашнюю готовность поделиться материалами, результатами и достижениями, И.С. Барскову, Г.М. Беляеву, покойному В.В. Друщцу, Ф.А. Журавлевой, Г.К. Кабанову, Я.И. Старобогатову, В.Н. Шиманскому за бесценную помощь в обсуждении спорных вопросов системы и эволюции головоногих, моим спутникам по экспедициям и участникам сбора материалов В.Г. Аверинцеву, А.П. Андрияшеву, В.Э. Беккеру, Т.Н. Беляниной, О.Д. Бородулиной, Г.Б. Зевиной, О.Н. Зезиной, Э.С. Кармовской, Н.И. Кашкину, Н.В. Кучеруку, Е.А. Лубны-Герцык, В.М. Макушку, Б.М. Медникову, И.В. Никитиной, Н.В. Парину, Т.А. Перцевой-Остроумовой, М.А. Пинчукову, Г.Н. Похильской, Ю.А. Рудякову, покойному А.И. Савилову, А.Ю. Сагайдачному, Ю.И. Сазонову, Г.П. Сальковой, А.М. Сенникову, С.Д. Степаньянц, В.В. Федорову, Б.И. Федоряко, Г.К. Фисунову, А.Г. Цокуру, Ю.Г. Чиндоновой, В.М. Чувасову, Ю.Н. Шербачеву и многим другим. Ценные советы и консультации я получал от Г.Л. Восса (G.L. Voss, Майами, США), Й. Кнудсена и Т.К. Кристенсена (J. Knudsen, T.K. Kristensen, Копенгаген, Дания) и Р.Э. Янга (R.E. Young, Гонолулу, США). Полезными были также беседы с К.Ф. Виборгом (K.F. Wiborg, Берген, Норвегия) и К. Мангольд (K. Mangold, Баньюльс-сюр-Мер, Франция). Особую благодарность хочу выразить сотрудницам Библиотеки по естественным наукам АН СССР, библиотек ИОАН и ВНИРО — без их помощи моя работа была бы невозможной. За помощь при работе в лаборатории я чрезвычайно признателен И.В. Никитиной, В.Д. Циновскому и В.М. Чувасову.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

МАТЕРИАЛ

Материалом исследований послужили обширные сборы судов Института океанологии АН СССР с 1954 по 1985 г. на судах "Витязь" (старый и новый), "Академик Курчатов", "Дмитрий Менделеев" и "Рифт", а также обширные сборы разных судов Института биологии южных морей АН УССР, Акустического института, МГУ, АтлантНИРО, ТИНРО, ПИНРО, АзЧерНИРО, ВНИРО, Запрыбпромразведки, Югрыбпромразведки, Севрыбпромразведки и ТУРНИФ, в разное время переданных мне для определения, коллекции Зоологического института АН СССР и Зоологического музея МГУ, обширная коллекция личинок головоногих моллюсков Мексиканского центра сортировки океанических данных (Centro de Preclasificación Oceánica de México) и небольшие сборы э/с "Метеор" (ФРГ).

Сборы "Витязя" — 35 рейсов главным образом с 19-го (1954) по последний, 65-й (1979) рейс получены преимущественно в северной, центральной и юго-западной частях Тихого, северной и центральной частях Индийского, северо-восточной части Атлантического океана, в Австрало-Азиатских морях и Средиземном море.

Сборы нового "Витязя" получены в 1982—1983 гг. в северной Атлантике и южной части Индийского океана (рейсы 2-й, 4-й).

Сборы "Академика Курчатова" получены в 1967—1983 гг. в основном в восточно-экваториальной и юго-восточной частях Тихого океана, западной части Индийского, центральной, западной и юго-западной частях Атлантического океана, Мексиканском заливе, Карибском море (рейсы 1, 4, 11, 12, 14, 16, 17, 31, 34, 36, 37).

Сборы "Дмитрия Менделеева" получены преимущественно в 1975—1978 гг. в восточной, юго-восточной и юго-западной частях Тихого океана и Австрало-Новозеландском регионе (рейсы 16-й, 18-й, 20-й, 21-й).

Сборы нис "Рифт" проведены в совместной с нис "Академик Курчатов" экспедиции в западную часть Индийского океана (1983 г.). Небольшие коллекции собраны также с нис "Академик Мстислав Келдыш" (4-й рейс, 1982 г.).

Из сборов совместных экспедиций Института океанологии с другими учреждениями следует отметить обширные сборы нис "Экватор" (1966 г.) в Беринговом море и заливе Аляска (сборщик В.М. Макушок), сборы Г.А. Шевцова и автора настоящей монографии в Курило-Хоккайдском районе Тихого океана и в южной части Охотского моря, сборы автора в

Охотском море на судне "Новоульяновск", сборы нис "Академик Ширшов" из Берингова моря и нис "Байкал" из Курошио и восточной части Тихого океана от Калифорнийского течения до островов Галапагос. Особо следует отметить небольшие, но уникальные сборы из Северного Ледовитого океана — с дрейфующих станций СП-22 и СП-23.

Обширные коллекции ИнБЮМ АН УССР собраны на судах "Академик Вернадский", "Михаил Ломоносов", "Профессор Водяницкий" и "Академик А. Ковалевский" в северной, центральной и южной частях Атлантического, западной и центральной части Индийского океана, Средиземном, Красном и Аравийском морях (свыше 10 рейсов).

Большие коллекции головоногих моллюсков собраны Ю.Г. Чиндоновой и Н.И. Кашкиным в Атлантике, от Норвежского моря до южной субтропической конвергенции, на судне "Петр Лебедев" (1961—1964 гг.).

Относительно небольшие сборы получены из Московского университета (нис "Академик Петровский", северо-восточная Атлантика, Средиземное море, Аденский залив).

Материал Зоологического института АН СССР — коллекции, собранные начиная с середины XIX в. Они охватывают весь Мировой океан от Арктики (сборы дрейфующих станций "Северный Полюс"-10 и 17) до Антарктики (сборы Советской Антарктической экспедиции на д/э "Обь" — 1-й, 2-й, 3-й рейсы).

Сборы рыбохозяйственных институтов столь обширны, что их трудно перечислить. Они получены экспедиционными судами ВНИРО, ТИНРО, ПИНРО, АтлантНИРО, АзЧерНИРО и промысловых разведок: "Академик Берг", оба судна "Академик Книпович" (ВНИРО и ПИНРО), "Аргус", "Атлант", "Бахчисарай", "Белогорск", "Владимир Воробьев", "Возрождение", "Волгодонск", "Гижига", "Жемчуг", "Звезда Крыма", "Ихтиандр", "Каменское", "Кара-Дар", "Лири", "Мыс Бабушкин", "Мыс Тихий", "Мыс Островского", "Научный", "Николай Решетняк", "Одиссей", "Орлик", "Пантикапей", "Персей", "Победа", "Полтава", "Посейдон", "Профессор Дерюгин", "Профессор Месяцев", "Ракитное", "Салехард", "Севастополь", "Скиф", "Тихоокеанский", "1500-летие Киева", "Тунец", "Фиолент", "Хронометр", "Чатыр-Дар", "Черномор", "Шантар", "Эврика" и многих других, собраны в самых разных районах Мирового океана, от Норвежского, Гренландского и Берингова морей до Атлантического, Индоокеанского и Тихоокеанского секторов Антарктики.

Было определено немало океанических головоногих моллюсков из желудков кашалотов (сборы флотилии "Советская Россия"), гунцов (большеголового, желтоперого, полосатого), алеписавров, морских окуней, ставриды, берикса, макрурид, глубоководных солнечников, хаулиодов, барбуризий и других рыб, добытых в разных районах океана, преимущественно в восточной Атлантике, Индийском и юго-восточной части Тихого океана и субантарктических водах.

Всего было обработано свыше 3700 проб и просмотрено более 16 000 экземпляров головоногих моллюсков.

Автор собирал океанических головоногих моллюсков в Норвежском и северной части Северного моря ("Волгодонск", 1965), северо-западной Атлантике — от Лабрадора до Новой Шотландии ("Севастополь", 14- и 17-й рейсы, 1959 и 1960 гг.), северо-восточной Атлантике и Средиземном

море ("Витязь", 65-й рейс, 1979 г.), тропической западной Атлантике, Карибском море и Мексиканском заливе ("Академик Курчатов", 14-й рейс, 1973 г.), юго-западной Атлантике от экватора до моря Скоттия ("Академик Курчатов", 11-й рейс, 1971/72 г.), юго-восточной Атлантике ("Профессор Штокман", 14-й рейс, 1985 г.), Красном, Аравийском морях и западной части Индийского океана ("Академик Курчатов", 34-й рейс и "Рифт", 2-й рейс, 1983 г.), северо-западной части Тихого океана, Охотском и западной части Японского моря ("Чукотка", 1969, СРТМ 8453, 1970, "Новоульяновск", 1984), тропической западной части Тихого океана и Австрало-Азиатских морях от Южно-Китайского до Новогвинейского ("Витязь", 57-й рейс, 1975), Коралловом, Тасмановом морях и Австрало-Новозеландском районе на юг до Антарктики (море Сомова) ("Дмитрий Менделеев", 16-й рейс, 1975/76 г.), восточно-экваториальной и юго-восточной части Тихого океана ("Академик Курчатов", 4-й рейс, 1968). В этих рейсах было собрано более трети проб и просмотрено свыше двух третей экземпляров головоногих, использованных для написания книги.

В целом пробы охватывают практически всю акваторию Мирового океана, однако с весьма разной полнотой. Лучше всего изучена тропическая зона океана, а хуже всего — удаленные районы центральной части южной Пацифики. Самый полный и подробный материал собран в эпи- и мезопелагиали. Менее подробно исследованы батипелагиаль и придонные воды батииали как в тропиках, так и в южных широтах (в умеренных широтах северного полушария они изучены лучше), очень плохо изучена абиссаль и почти совсем нет сборов из абиссопелагиали; в ультраабиссали головоногие моллюски нашими экспедициями не встречены (исключая возможного прилова в тотальных ловах и находок оболочек донных яиц плавниковых осьминогов).

МЕТОДИКА

Современные методы исследования головоногих моллюсков изложены в ряде инструкций [Буруковский и др., 1977; Филиппова, 1972, 1984; Шевцов, 1972а; Roper, Sweeney, 1983; Roper, Voss, 1983]. Усовершенствование методики сбора, количественного учета и биологического исследования головоногих шло одновременно и параллельно с исследованиями, и в первых наших работах методика была еще очень несовершенна. Процесс усовершенствования методики продолжается. Меняется шкала зрелости самцов и самок, совершенствуются методы количественного учета эпипелагических кальмаров на ночных световых станциях, уточняется недавно разработанный метод определения возраста кальмаров по статолитам и в даже, казалось бы, хорошо разработанной методике изучения питания кальмаров появляются новые идеи, плодотворность которых еще предстоит установить. Поэтому в книге, выходящей в свет в середине 80-х годов, нет смысла приводить методики, которые применялись в середине-конце 60-х годов, когда крупномасштабное исследование океанических головоногих только начиналось. Конкретные детали методов исследования приведены в наших цитируемых в тексте работах и отчасти будут приведены в соответствующих главах книги. Здесь я остановлюсь лишь на орудиях лова, которыми были собраны наши коллекции.

Эпипелагических кальмаров — оммастрепид и онихотейтид — учитывали визуально в воде ночью с борта судна (качественный учет) и ловили японским вертикальным кальмародовным ярусом, блеснами от этого яруса и закидными сачками при свете надводных или подводной лампы. Сачками же ловили *Thysanoteuthis* и самок *Argonauta*, *Tremoctopus* и *Ocythoe*. Молодь эпипелагических видов, в основном *Onykia*, *Sthenoteuthis* и *Tremoctopus*, попадалась в плейстонный трал Савилова (лов в дрейфе 20 мин.) и ходовой нейстонный трал (лов в течение 10–20 мин. на скорости 4–6 узлов)¹.

Для лова мезо- и батипелагических головоногих очень широко использовался разноглубинный трал Айзекса–Кидда — стандартная модель с бимом длиной 3 м и площадью устья 5,5 м² без замыкателя¹. Лов проводился на скорости обычно 4–5 узлов ночью и в сумерки в течение часа по горизонтам 100, 200, 500, 1000 и 1500 м; иногда добавляли горизонт 750 м или иные. В некоторых рейсах применяли косые лова 200–0 или 600–0 м, ступенчатые лова или иные модификации ловов, проводили также дневные серии. Наиболее полные и подробные данные дают ночные серии горизонтальных часовых ловов по 5 или 6 стандартным горизонтам, причем самые глубинные лова (1000 и 1500 м) проводят в сумерки, а лова на горизонтах 100–500 (750) м — ночью. Глубина хода трала контролируется глазомером, но при постоянном числе оборотов главного двигателя судна и использовании одной и той же модели трала и лебедки о глубине хода трала можно с приемлемой ошибкой (5–10%) судить по длине вытравленного троса.

Значительно большие уловы взрослых головоногих, чем трал Айзекса–Кидда, дают промысловые модели разноглубинных и донных тралов, однако они совершенно не улавливают личинок и раннюю молодь кальмаров. Хорошие результаты дают малые (12–15 м) полупромысловые одно- и двухъярусные тралы (они применяются на судах ИнБЮМ АН УССР) и тралы с увеличенным вертикальным раскрытием типа трала Энгеля, хорошо улавливающие молодь головоногих, в том числе нектонных кальмаров.

Для лова личинок головоногих лучшим орудием оказалась сеть "бонго" (20-минутные косые лова 150–0, 200–0 м на скорости 4–5 узлов). Для этой цели применялись также сети БГС, ИКС-80 (тотальные лова 25–0, 50–0 и 100–0 м), сети БР 113/140, ДжОМ 80/113 и рингтралы¹.

Донных и придонных головоногих батиаля и абиссали ловили преимущественно донными зоологическими тралами Сигсби и Галатея и др. Тралы Сигсби и Галатея нередко захватывали и пелагических головоногих — при подъеме к поверхности воды.

Нектонных кальмаров и бентопелагических осьминогов не раз видели из подводных обитаемых аппаратов ("Пайсис", "Север-2" и др.). Однажды молодой кальмар застрял в конструкции аппарата и был доставлен на поверхность ("Дмитрий Менделеев", ст. 1756). Несколько раз кальмары цеплялись за батометры при их подъеме на поверхность.

Каждому применявшемуся орудью лова свойственны недостатки и нет ни одного орудия, которое было бы пригодно для сбора всех головоногих и на всех стадиях развития. Однако совместное применение кальмаро-

ловных блесен или вертикального кальмароловного яруса, сети "бонго", малых разноглубинных тралов типа трала Айзекса–Кидда или Энгеля и крупных пелагических оттер-тралов промыслового типа дает полное представление о составе и вертикальном (но не количественном!) распределении фауны головоногих моллюсков. К сожалению, ни в одной экспедиции не удалось добиться применения всех этих четырех типов орудий. Обычно применялись какие-то два или три. Поэтому данные о составе фауны и вертикальном распределении видов, особенно о нижних границах вертикального распространения, остаются весьма неполными.

Для суждения о глубине обитания пелагических видов применялся метод расчета "условной средней глубины обитания": когда вид пойман в горизонтальном лове незамыкающимся разноглубинным тралом — горизонт, на котором шел трал; когда он пойман в лове замыкающимся тралом или сетью — среднее между глубиной опускания и глубиной замыкания сети (по датчику или длине вытравленного троса с поправкой на угол троса); когда он пойман в тотальном вертикальном, косом или ступенчатом лове — половину максимальной глубины, на которую опускали трал или сеть.

3. СИСТЕМА СОВРЕМЕННЫХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ И МЕСТО В НЕЙ ОКЕАНИЧЕСКИХ ВИДОВ

Изложенная ниже система современных головоногих моллюсков — расширенный и дополненный вариант перечня всех валидных таксонов рецентных головоногих вплоть до рода, подрода, опубликованного ранее (Несис, 1974а). Обоснование макросистемы современных колеоидей дано в другой работе (Несис, 1982г). Принятая нами система легла в основу определителя головоногих моллюсков Мирового океана (Несис, 1982а). В процессе его подготовки пришлось полностью или частично ревизовать ряд семейств: *Euploteuthidae* (Несис, 1978б, 1982а), *Gonatidae* (Несис, 1971б, 1972б, 1973д), *Histioteuthidae* (Несис, 1971в), *Ommastrephidae* (Зуев и др., 1975), *Neoteuthidae*, *Chiroteuthidae* (Несис, 1980; Несис, Никитина, 1984), *Mastigoteuthidae* (Несис, 1977в), *Cranchiidae* (Несис, 1972а, 1974в). Описаны одно новое семейство, шесть новых родов и подродов, 10 новых видов и подвидов. Пять новых родов и 17 новых видов выделены, но не описаны из-за недостатка материала.

Ниже дается перечень всех таксонов современных головоногих моллюсков. Для океанических форм перечислены все виды и подвиды, указано их распространение и вертикальная зона обитания, для неритических — указаны все роды и подроды, число видов в них, общий характер горизонтального и вертикального распространения. Океанические виды, имевшиеся в нашем распоряжении, отмечены знаком +.

При описании распространения видов использована чрезвычайно обширная литература, процитировать которую невозможно; часть ее приведена в списке литературы к книге: Несис, 1982а. Цитируются только обзоры, по возможности новейшие (указаны при соответствующем таксоне) и некоторые из последних работ и сводок, а также собственные работы, осо-

¹ Описание орудий лова см.: Виноградов, 1968; Современные методы..., 1983.

бенно те, в которых приводятся обобщенные данные о распространении соответствующего вида. Для характеристики вертикального распространения видов используется следующая терминология (Кафанов и др., 1980): верхняя сублитораль (до 50–100 м), нижняя сублитораль (до 150–200 м), верхняя батияль (до 1000 м), нижняя батияль (до 2000–2500 м), абиссаль (до 6000 м); эпипелагиаль (до 150–200 м), мезопелагиаль (до 750–800 м), батипелагиаль (до 2000–2500 м), абиссопелагиаль (более 2500 м).

В обработанных мною материалах идентифицированы представители всех отрядов и подотрядов океанических головоногих, 35 семейств и 99 родов, всего 229 видов. Иными словами, я имел в руках 95% семейств, 88% родов и около 80% всех видов океанических головоногих моллюсков. Фауна эпи- и мезопелагических головоногих представлена в коллекции с почти исчерпывающей полнотой, немного хуже представлены нерито-океанические и батипелагические виды, значительно хуже — глубоководные донные и наддонные виды.

К Л А С С CEPHALOPODA

ПОДКЛАСС NAUTILOIDEA

ОТ Р Я Д NAUTILIDA

С Е М Е Й С Т В О NAUTILIDAE

Обзоры: Stanzel, 1964; Hamada et al., 1980; Saunders, 1981.

Род *Nautilus* Linné, 1758. — 3–6 видов. Индомалайская подобласть Индо-Вестпафифики, от Андаманских и Никобарских островов до Палау, Самоа и Фиджи; местами у западной и южной Австралии. Склон до глубин 600–700 м.

ПОДКЛАСС COLEOIDEA

О Т Р Я Д SEPIIDA

ПОДОТ Р Я Д SPIRULINA

С Е М Е Й С Т В О SPIRULIDAE

Обзоры: Bruun, 1943, 1955; Clarke, 1966, 1969.

Род *Spirula* Lamarck, 1801. Один вид.

+ *Spirula spirula* (Linné, 1758). Тропическо-субтропический атлантико-индо-восточно-африканский нерито-океанический мезопелагический (взрослые особи и в батипелагиали) вид с разорванным ареалом; нерест на дне в батии. Независимые популяции обитают в Мексиканском заливе, Карибском и, возможно, Саргассовом морях, между Канарскими островами и северо-западной Африкой, в юго-западной и северо-восточной частях Индийского океана, в Индонезийских морях, водах Меланезии (на восток до Фиджи), Коралловом и Тасмановом морях и у Новой Зеландии (Bruun, 1943; Clarke, 1966; наши данные).

ПОДОТ Р Я Д SEPIINA

С Е М Е Й С Т В О SEPIDAE

Обзоры: Несис, 1980а; Adam, Rees, 1966; Roeleveld, 1972; Adam, 1979.

Род *Sepia* Linné, 1758. 3 подрода, 85–100 видов. Тропики и субтропики Старого Света: восточная Атлантика от Южной Норвегии до мыса Доброй Надежды, Средиземное море, Индо-Вестпафифика от Суэцкого залива и южного Хоккайдо до Тасмании, Гуама и Фиджи. Шельф и зона кромки шельфа, иногда самая верхняя батияль. Подроды: *Sepia* s. str. — 80–100 видов, ареал совпадает с родовым; *Metasepia* Hoyle, 1885 — 2 вида, Индомалайская подобласть и сопредельные воды от южного Хоккайдо до Австралии, сублитораль; *Hemisepius* Steenstrup, 1875 — 2 вида у южной Африки, сублитораль.

Род *Sepiella* Gray, 1849. 6–7 видов. Восточная Атлантика от Мавритании до Анголы, Индо-Вестпафифика от Персидского залива и центрального Хонсю до юго-восточной Африки и северной Австралии; сублитораль.

С Е М Е Й С Т В О SEPIOLIDAE

Обзоры: Joubin, 1902; Naef, 1921–1923; Sasaki, 1929; G. Voss, 1955, 1956, 1963; Boletzky, 1971.

ПОДСЕМЕЙСТВО ROSSIINAE

Род *Rossia* Owen, 1834. 9–10 видов. Арктика, boreальная Атлантика, boreальная Пафифика, тропическая западная Атлантика; нижняя сублитораль и батияль (преимущественно верхняя).

Род *Neorossia* Boletzky, 1971. 1 вид.

+ *N. caroli* (Joubin, 1902). Северо-западная, северная и восточная Атлантика от boreальной до тропической зоны, западная часть Средиземного моря и, по нашим данным, Большой Австралийский залив; батияль (преимущественно средняя).

Род *Austrogrossia* Berry, 1918. 3–5 видов в тропиках и субтропиках западной и восточной Атлантики и Индо-Вестпафифики; нижняя сублитораль и верхняя батияль.

Род *Semirossia* Steenstrup, 1881. 3 вида в западной Атлантике от Новой Шотландии до Бразилии и у южной оконечности Южной Америки; нижняя сублитораль и верхняя батияль.

ПОДСЕМЕЙСТВО SEPIOLINAE

Род *Euprymna* Steenstrup, 1857. 7 видов в Индо-Вестпафифике и прилегающих районах от Персидского залива до Гаваев, от Хоккайдо до южной Африки и Тасмании; сублитораль и верхняя батияль.

Род *Inioteuthis* Verrill, 1881. 3 вида в Индо-Вестпафифике от южной Японии до южной Африки и Индонезии; сублитораль.

Род *Sepietta* Naef, 1912. 3–4 вида в северо-восточной Атлантике (от южной Норвегии до Мадейры) и Средиземном море; сублитораль и верхняя батияль.

Род *Sepiola* Leach, 1817. 12–13 видов: 9–10 в северо-восточной Атлантике от западной Норвегии и Исландии до тропической западной Африки и в

Средиземном море, 3 в северо-западной Пацифике от южного Сахалина и южных Курильских островов до Сингапура (наши данные); с сомнением в Красном море; сублитораль и верхняя батияль, довольно часто в эпипелагиали.

Род *Rondeletiola* Naef, 1921. 1 вид в восточной Атлантике от Португалии до Намибии и Средиземном море; сублитораль (преимущественно нижняя) и верхняя батияль, иногда эпипелагиаль.

ПОДСЕМЕЙСТВО HETEROTEUTHINAE

Род *Sepiolina* Naef, 1912. 1 вид.

+ *S. nipponensis* (Berry, 1911). Южная Япония и Филиппины, по нашим данным, также Большой Австралийский залив; верхняя батияль.

Род *Stoloteuthis* Verrill, 1881. 1–2 вида.

+ *S. leucoptera* (Verrill, 1878). Северо-западная Атлантика от зал. Св. Лаврентия до Флоридского пролива, Бискайский залив; нижняя сублитораль и верхняя батияль. Близкая, возможно идентичная форма обнаружена в Южном океане: острова Кергелен, Принс-Эдуард, банка Дискавери; верхняя батияль.

Род *Iridoteuthis* Naef, 1912. 2 вида.

+ ? *I. iris* (Berry, 1909). Гавайские острова, верхняя батияль. По нашим данным, с сомнением, также море Серам, мезопелагиаль.

+ *I. maoria* Dall, 1959. Новая Зеландия: Северный остров, поднятие Чагем, желоб Баунги; верхняя батияль и мезопелагиаль.

Род *Nectoteuthis* Verrill, 1883. 1 вид.

N. pourtalesi Verrill, 1883. Тропическая западная Атлантика — Флорида, Антильские острова; батияль.

Род *Heteroteuthis* Gray, 1849. 2 подрода, 4 вида. Тропическо-субтропические эпимезопелагические нерито-океанические виды, нерест на дне.

Подрод *Heteroteuthis* s. str.

+ *H. (H.) dispar* (Rüppell, 1845). Атлантический океан от Бермуд до Ла-Платы и от юго-западной Ирландии до Гвинеи включительно, Мексиканский залив, Карибское и Средиземное моря (наши данные). Личинки — в мезо- и батипелагиали, взрослые особи преимущественно в нижней эпимезопелагиали. Популяции западной и восточной Атлантики, по-видимому, обособлены (Несис, 1974б, 1975а).

H. (H.) weberi Joubin, 1902. Центральная Индонезия, батияль.

Подрод *Stephanoteuthis* Berry, 1909.

+ *H. (S.) hawaiiensis* (Berry, 1909). Западная часть Тихого океана. По нашим данным, от Гавайских островов через о-ва Бонин, Рюкю, Палау (?) и воды восточной Индонезии до Тасманова моря и Новой Зеландии; Большой Австралийский залив. Нижняя эпимезопелагиаль (Несис, 1977а).

+ *H. (S.) dagamensis* Robson, 1924. Западная, южная и восточная Африка, мезопелагиаль и батияль.

Не описанный род и вид *Sepiolidae*, возможно, относящийся к новому подсемейству, был добыт нами в море Хальмахера в мезопелагиали (500 м).

СЕМЕЙСТВО SEPIADARIIDAE

Обзор: Berry, 1932.

Род *Sepiadarium* Steenstrup, 1881. 5 видов в Индомалайской подобласти и сопредельных водах от южного Хонсю до южной Австралии, на запад до Шри-Ланки; сублитораль.

Род *Sepioloidea* d'Orbigny, 1845. 2 вида у Австралии (кроме северной) и Новой Зеландии; сублитораль.

СЕМЕЙСТВО IDIOSEPIIDAE

Обзоры: Berry, 1932; G. Voss, 1963.

Род *Idiosepius* Steenstrup, 1881. 6 видов в Индо-Вестпацифике и сопредельных водах от южного Хоккайдо до южной Африки и южной Австралии; верхняя сублитораль, личинки и молодь иногда в эпипелагиали.

ОТ Р Я Д TEUTHIDA

ПОДОТ Р Я Д MYOPSIDA

СЕМЕЙСТВО LOLIGINIDAE

Обзоры: Naef, 1921–23; Sasaki, 1929; Adam, 1939, 1954; G. Voss, 1963; Cohen, 1976; Несис, 1980а.

Род *Loliolus* Steenstrup, 1856. 2–3 вида в тропиках Индийского океана и водах Индонезии; сублитораль.

Род *Loliolopsis* Berry, 1929. 1 вид в тропической восточной Пацифике от Калифорнийского залива до Перу; сублитораль и эпипелагиаль.

Род *Lolliguncula* Steenstrup, 1881. 5–6 видов в тропиках и субтропиках: западная Атлантика от Чесапикского залива до Ла-Платы, восточная Атлантика от Западной Сахары до Намибии, Красное море, восточная Пацифика от Калифорнийского залива до Экватора; сомнительный вид у Магелланова пролива; сублитораль, часто в эстуариях.

Род *Sepioteuthis* Blainville, 1824. 3–4 вида в тропиках и субтропиках западной Атлантики (от Бермуд и Флориды до южной Бразилии) и Индо-Вестпацифики (от Красного моря и Хоккайдо до южной Африки, южной Австралии и северной части Новой Зеландии, на восток до Гаваев); верхняя сублитораль и эпипелагиаль преимущественно над мелководьями.

Род *Loligo* Lamarck, 1798. 2 подрода, 26–32 вида¹. Тропики, субтропики и умеренные воды на север до Новой Шотландии, Фарерских островов, западной Норвегии, Южно-Курильского мелководья (Несис, Шевцов, 1977а) и пролива Диксон-Энтрэнс, на юг до Огненной Земли, банки Бердвуд, южной Африки и Тасмании; сублитораль и (местами) верхняя батияль, некоторые виды часто встречаются в эпипелагиали, в том числе и над

¹ Ю. Насукари (Natsukari, 1983, 1984) разделил род *Loligo* на 4 рода: *Loligo* (включая *Doryteuthis* как синоним), *Heterololigo*, *Nipponololigo* и *Photololigo*. Деление проведено на основе строения лишь одной (и разной для разных родов) системы органов, так что и новые роды (кроме *Nipponololigo*) остаются гетерогенными. До полной ревизии семейства *Loliginidae* принимать новую систему преждевременно.

океаническими глубинами. Подрод *Loligo* s. str. 17–21 вид. Ареал совпадает с родовым. Подрод *Doryteuthis* Naef, 1912. 9–11 видов в тропиках и субтропиках западной Атлантики и Индо-Вестпаффики, в северо-западной Пацифике — до низкобореальных районов.

Род *Alloteuthis* Naef in Wülker, 1921. 3 вида в восточной Атлантике от южной Норвегии до Анголы и в Средиземном море; сублитораль, преимущественно верхняя.

Род *Uroteuthis* Bartsch, 1945. 1 вид. Индо-Вестпаффика (кроме Аравийского моря); верхняя сублитораль и эпипелагиаль.

СЕМЕЙСТВО PICKFORDIATEUTHIDAE

Обзор: G. Voss, 1953, 1956.

Род *Pickfordiateuthis* Voss, 1953. 1 вид у южной Флориды и в Карибском море; верхняя сублитораль (Несис, 1975а).

ПОДОТРЯД OEGOPSIDA

СЕМЕЙСТВО LYCOTEUTHIDAE

Обзоры: G. Voss, 1962; R. Young, 1964; Imber, 1976.

ПОДСЕМЕЙСТВО LAMPADIOTEUTHINAE

Род *Lampadioteuthis* Berry, 1916. 1 вид.

+ *L. megaleia* Berry, 1916. Предположительно бипериферический мезопелагический вид, пока известен в Гольфстриме и на северной периферии североатлантического антициклонического круговорота от района восточнее Новой Шотландии до района мыса Зеленого (45–18° с.ш.) и в юго-западной части Тихого океана у островов Кермадек и, с сомнением, Северного острова Новой Зеландии (наши данные).

ПОДСЕМЕЙСТВО LYCOTEUTHINAE

Род *Lycoteuthis* Pfeffer, 1900. 2 вида.

+ *L. diadema* (Chun, 1900). Циркумглобально в южносубтропической и нотальной зонах (в основном от 20–25 до 40–45° ю. ш.); многочислен на Китовом хребте, у юго-западной и южной Африки, на Западно-Индийском хребте, у Северного острова Новой Зеландии (G. Voss, 1962; наши данные). Нерито-океанический вид. Обитает в батии и иногда в мезопелагиали над склоном.

L. springeri (Voss, 1956). Субтропическая северо-западная Атлантика (от северного тропика до 39° с. ш.) и Мексиканский залив; батияль. Возможно, батияльно-пелагический вид.

Род *Selenoteuthis* Voss, 1958. 1 вид.

+ *S. scintillans* Voss, 1958. Атлантический экваториально-западноцентральный (или бицентральный) преимущественно нерито-океанический вид. В западной Атлантике от Саргассова моря до района мористее Ла-Платы, включая Мексиканский залив и Карибское море (приблизительно 43° с. ш. — 35° ю. ш.), в восточной найден у Канарских островов, западной и южной Африки (G. Voss, 1962; Несис, 1975а; наши новые данные). Мезопелагиаль, по ночам поднимаются и в эпипелагиаль.

Род *Nematolampas* Berry, 1913. 1 вид.

N. regalis Berry, 1913. Юго-западная часть Тихого океана: острова Кермадек и предположительно Северный остров Новой Зеландии.

СЕМЕЙСТВО ENOPLOTEUTHIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВО ENOPLOTEUTHINAE

Род *Enoploteuthis* d'Orbigny, 1848. 8 видов, 4 подвида.

+ *E. anaspis* Roper, 1964. Тропическо-субтропический атлантико-индоевстпацифический эпи-мезопелагический океанический вид. + *E. a. anaspis* — Атлантика, приблизительно 40° с.ш. — 30° ю.ш. + *E. anaspis jonesi* Burgess 1982. Тропическая Индо-Вестпаффика от подводной горы Экватор до о-вов Кирибати (Гилберта), на север до Гаваев (Burgess, 1982; Roper, 1966 и наши данные).

E. higginsi Burgess, 1982. Тихоокеанский экваториальный эпи-мезопелагический вид.

+ *E. leptura* (Leach, 1917). Тропический атлантико-индоевстпацифический эпи-мезопелагический нерито-океанический вид. + *E. l. leptura*. — Атлантика от Бермуд до Бразилии и от Мадейры до Намибии (приблизительно 35° с. ш. — 20° ю. ш.) + *E. l. magnosceani* Nesic, 1982—Индийский океан, западная и центральная Пацифика от моря Сулу до 140° з.д., преимущественно в экваториальных водах.

+ *E. chuni* S. Ishikawa, 1914. Субтропический вид северо-западной Пацифики. Тихоокеанское и япономорское побережья Японии, острова Кюсю, Рюкю, Идзу-Осима, Бонин; Куроисио. Нерито-океанический эпи-мезопелагический вид.

E. octolineata Burgess, 1982. Тихоокеанский экваториальный вид.

+ *E. galaxias* Berry, 1918. Субтропический вид юго-западной Пацифики. Западная, южная и юго-восточная Австралия и Новая Зеландия (30–45° ю.ш.). Нерито-океанический мезопелагический и батияльный вид (наши данные).

+ *E. reticulata* Rancurel, 1970. Индоевстпацифический тропический (преимущественно экваториальный) вид. От западной части Индийского океана до района восточнее островов Лайн, Маркизских и Туамоту, на юг до 30° ю. ш. Нерито-океанический нижнеэпи-мезопелагический вид (наши данные).

+ *E. obliqua* Burgess, 1982 (= *E. sp. N 1* Okutani, 1974). Восточнопацифический экваториальный вид, на запад проникает до 145° з. д., на юг до южного тропика.

Род *Enigmoteuthis* Adam, 1973. 1 вид.

+ *E. dubia* (Adam, 1960). Красное море и Аденский залив. Мезопелагиаль и верхняя батияль.

Род *Abralia* Gray, 1849. 3–5 подродов, 15–17 видов. Эпи- и мезопелагиаль и верхняя батияль.

Подрод *Abralia* s. str.

A. (Ab.) armata (Quoy et Gaimard, 1832). Восточная Индонезия и Филиппинские острова, батияль. Нерито-океанический вид (G. Voss, 1963).

Подрод *Stenabralia* Grimpe, 1931. Нерито-океанические виды, обитают в толще воды и у дна.

+ *A. (S.) astrolineata* Berry, 1914. Восточная Австралия (Квинсленд) и острова Кермадек.

+ *A. (S.) astrosticta* Berry, 1909. Филиппинское море, Маршалловы и Гавайские острова, Куроиси (наши данные).

+ *A. (S.) genschi* Grimpe, 1931. Мальдивские и Большие Зондские острова (наши данные).

+ *A. (S.) steindachneri* Weindl, 1912. По нашим данным, Красное, Аравийское моря, Аденский залив, восточная Африка, Сейшельские острова, Маскаренский хребет; преимущественно верхняя батияль.

A. (S.) lucens Voss, 1962. Острова Филиппинские и Лайн.

A. (S.) spaercki Grimpe, 1931. Филиппинские острова и восточная Индонезия.

Подрод *Asteroteuthis* Pfeffer, 1909.

A. (As.) grimpei Voss, 1958. Гольфстрим у Флориды; по-видимому, нерито-океанический вид.

A. (As.) multiamata Sasaki, 1929. Тайвань и сопредельные воды.

+ *A. (As.) veranyi* (Rüppell, 1844). Тропическая и субтропическая Атлантика от Новой Англии до Мексиканского залива и Суринама и от Средиземного моря и Мадейры до Анголы; эпи-мезопелагиаль и батияль. Нерито-океанический вид. Популяции западной и восточной Атлантики обособлены.

+ *A. (As.) andamanica* Goodrich, 1896. Тропическая и субтропическая Индопацифика от Аравийского моря и Сейшельских островов до района западнее Центральной Америки и Гавайских островов и от южной Японии до восточной Австралии; отсутствует на крайнем западе Индийского и крайнем востоке Тихого океана, в том числе в Калифорнийском и Перуанском течениях (наши данные). На склоне и надним (*A. andamanica* f. *andamanica*) и в эпи- и мезопелагиали открытого океана (+ *A. andamanica* f. *robsoni* Grimpe, 1931).

A. (As.) siedleckyi Lipiński, 1983. Юго-восточная Атлантика, район подводной горы Шмитт-Отт; мезопелагиаль.

A. (As.) trigonuta Berry, 1913. Гавайские острова. Возможно, форма *A. andamanica*.

+? *A. marisarabica* Okutani, 1983. Северная часть Аравийского моря западнее Карачи, нижняя эпипелагиаль (Okutani, 1983b). ?Гора Фред (Сейшельские острова), эпипелагиаль (наши данные). По-видимому, надсклоновый вид.

+ *A. japonica* M. Ishikawa, 1929. Южная часть Японского моря, Куроиси. Особая форма (близкий вид?) в экваториальных водах восточной части Тихого океана между островами Лайн и Галапагос. Эпи-мезопелагический океанический вид (наши данные).

+ *A. gedfieldi* Voss, 1955. Тропическая западная Атлантика от Новой Англии (40–43° с.ш.) до Карибского моря и от Суринама до южной Аргентины (45–46° ю.ш.) (Lipiński, 1983; наши данные), найдена также в восточной Атлантике у западной Африки. Нерито-океанический ("островной" в Карибском море) (Nesis, 1975a) вид, но встречается и в открытом океане вдали от берегов. Отсутствует в экваториальных водах. Эпи- и мезопелагиаль.

Три последних вида, по всей вероятности, заслуживают выделения в два

особых подрода: в один *A. marisarabica*, в другой — *A. japonica* и *A. gedfieldi*.

Род *Watasenia* C. Ishikawa, 1913. 1 вид.

+ *W. scintillans* (Berry, 1911). Субтропическо-низкобореальный эпи-мезопелагический нерито-океанический вид северо-западной Пацифики: южная часть Охотского, восточная и южная части Японского моря, Восточно-Китайское море. Тихий океан от района восточнее южных Курил до южной Японии: 29–45° с.ш., как минимум, до 160° в.д. (Nesis, 1973a).

Род *Abraaliopsis* Joubin, 1896. 2 подрода, 8–9 видов и 2 подвида. Род океанический эпи-мезопелагический, взрослые — до батипелагиали.

Подрод *Abraaliopsis* s. str.

+ *A. (A.) hoylei* (Pfeffer, 1884). Тропическо-субтропический атлантико-индовестпацифический вид. + *A. (A.) hoylei pfefferi* (Joubin, 1896) — Атлантика приблизительно от 45° с.ш. до 30° ю.ш., Мексиканский залив, Карибское и Средиземное моря. + *A. hoylei hoylei* — Индо-Вестпацифика приблизительно от 45° с.ш. до 35° ю.ш., на восток до Гаваев и Фиджи; отсутствует в Аравийском море и Бенгальском заливе.

+ *A. (A.) felis* McGowan et Okutani 1968. Субтропическая северная часть Тихого океана от района восточнее Японии и южных Курильских островов до западного побережья Америки и от южной части о-ва Ванкувер до центральной части Калифорнийского полуострова, на север до 46° с.ш. (Nesis, 1973a; Шевцов, 1983; Шевцова, 1975).

Подрод *Micrabralia* Pfeffer, 1900.

+ *A. (M.) gilchristi* Robson, 1924. Южнопериферический вид: южные субтропические воды Атлантического, Индийского и Тихого океанов приблизительно между 20–30 и 45° ю.ш., в Перуанское течение не проникает (наши данные).

+ *A. (M.) chuni* Nesis, 1982. Индovестпацифический экваториальный вид; от восточной Африки до островов Лайн.

+ *A. (M.) lineata* (Goodrich, 1896). Тропическая Индо-Вестпацифика от восточной Африки до Микронезии и островов Общества, на север до Куроиси (33° с.ш.), на юг до 15° ю.ш.; чаще всего встречается в Аравийском море, Бенгальском заливе и экваториальных водах Индийского и западной части Тихого океана (наши данные).

+ *A. (M.) affinis* Pfeffer, 1912. Восточнотихоокеанский тропический вид: от южной части Калифорнийского полуострова до 30° ю.ш., на запад в Калифорнийском районе приблизительно до 130° з.д., на экваторе и южнее — до 100° з.д. (Nesis, 1972в, 1973б и более поздние данные).

+ *A. (M.) falco* Young, 1972. Восточнотихоокеанский вид: экваториальные воды, в период ослабления Перуанского течения также мористая часть Перу-Чилийского района; от северной части Калифорнийского полуострова до южного тропика; западная граница, по-видимому, около 180° (Nesis, 1972в, 1973б и более поздние данные).

+ *A. (M.) sp. cf. falco*. Предположительно северный периферический тихоокеанский вид: Северная Япония, Куроиси, Гавайи (Шевцов, 1983; Шевцова, 1975; R. Young, 1973a; наши данные). Диагностические отличия и ареал вида пока не вполне ясны.

+ *A. (M.) atlantica* Nesis, 1982. Тропическо-субтропический атлантический

вид, приблизительно от 35° с.ш. до 30° ю.ш., Мексиканский залив, Карибское море; отсутствует в Средиземном море, Канарском и Бенгельском течениях.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANCISTROCHEIRINAE

Обзор: Несис, 1978б.

Род *Ancistrocheirus* Gray, 1849. 1–2 вида.

+ *A. alessandrini* (Vérany, 1851). Тропическо-субтропический космополитический нижнеэпи-мезопелагический и батинальный вид; приблизительно от 40° с.ш. до 30° ю.ш., но отсутствует в Калифорнийском и Перуанском течениях, так что его ареал в Тихом океане экваториально-западноцентрального типа; встречается в Мексиканском заливе, Карибском и Средиземном морях (Несис, 1978б).

A. lesueurii (Férussac et d'Orbigny, 1839). Вид сомнительный, распространение не известно.

ПОДСЕМЕЙСТВО PYROTEUTHINAE

Род *Pyroteuthis* Hoyle, 1904. 2 вида.

+ *P. margaritifera* (Rüppell, 1844). Тропическо-субтропический атлантико-индо-восточно-тихоокеанский нижнеэпи-мезопелагический вид; в Атлантике приблизительно от 45° с.ш. до 30° ю.ш., включая Мексиканский зал., Карибское и Средиземное моря; в Индо-Восточно-Тихоокеанской области от 30° с.ш. до 35–40° ю.ш., включая Большой Австралийский залив и Тасманово море (отсутствует в Аравийском море); на восток в экваториальном районе до о-вов Лайн, в южноцентральных водах до 80° з.д., но восточнее 180–160° з.д. немногочислен. Такое распределение, возможно, связано с тем, что этот вид избегает слоев с дефицитом кислорода. Распадается на серию морфологически обособленных локальных форм, в Индо-Тихоокеанской области их не менее трех (наши данные).

+ *P. addolux* Young, 1972. Восточная часть центральных вод северной Тихоокеанской и Калифорнийское течение – от Гаваев до Калифорнии и Калифорнийского полуострова; мезопелагиаль. Возможно, одна из локальных форм предыдущего вида.

Род *Pterygioteuthis* Fischer, 1895. 2 вида, 2 подвида.

+ *Pt. gemmata* Chun, 1908. Преимущественно антиэкваториальный нижнеэпи-мезопелагический вид; в Атлантике в северной и южной центральных и восточной части экваториальной зоны, на север приблизительно до 43° с.ш., на юг до 35° ю.ш., отсутствует в Мексиканском заливе, Карибском и Средиземном морях и в Гвиано-Северобразильском районе; в Индийском океане в южной части центральной и в югопериферической зоне, включая Большой Австралийский залив; в северной Тихоокеанской области от 5–30° с.ш. на западе и приблизительно на 20–35° с.ш. на востоке, включая Гавайи; в южной Тихоокеанской области от 25–35° ю.ш. – по южной периферии центральных вод; отсутствует в Индонезийских морях и Перуанском течении (Несис, 1973 а,б и последующие данные). Распадается на серию локальных форм (R. Young, 1972а).

+ *Pt. giardi* Fischer, 1896. Тропическо-субтропический космополитический

нижнеэпи-мезопелагический вид. + *Pt. giardi giardi* – Атлантика, приблизительно от 45° с.ш. до 40° ю.ш., включая Мексиканский залив и Карибское, но не Средиземное море (в последнем предположительно зона стерильного выселения – Несис, 1982в) + *Pt. giardi hoylei* (Pfeffer, 1912) – Индийский (кроме Аравийского моря) и Тихий океаны приблизительно от 35° с.ш. до 40–45° ю.ш. в западной части Тасманова моря и до 30–35° ю.ш. у Чили (Несис, 1973б и более поздние данные).

СЕМЕЙСТВО OCTOPOTEUTHIDAE

Род *Octopoteuthis* Rüppell, 1844. 6–9 видов. Мезо- и батипелагиаль и батиналь, иногда нижняя эпипелагиаль.

O. deletron Young, 1972. Северо-восточная Тихоокеанская от Британской Колумбии до Калифорнийского полуострова, также у Перу и (особый вид?) северо-восточного Хонсю.

+ *Octopoteuthis* sp. A Young, 1972. Восточная часть северной субтропической Атлантики и батиналь северо-западной Африки.

O. danae Joubin, 1931. Северная субтропическая Атлантика.

+ *O. megaptera* (Verrill, 1885). По нашим данным, тропическо-субтропический космополитический вид, распространен приблизительно от 45° с.ш. до 30° ю.ш., но преимущественно в экваториальных водах; отсутствует в Карибском, Средиземном и Аравийском морях.

+ *O. sicula* (Rüppell, 1844). Тропическо-субтропический атлантико-индо-восточно-тихоокеанский вид, от 45–50° с.ш. до 40–45° ю.ш. (не известен в Мексиканском заливе и Карибском море, но встречается в Средиземном и даже Мраморном морях), на восток до Гаваев и Полинезии.

+ *O. nielsenii* (Robson, 1948). Восточнотихоокеанский тропический вид – от Мексики до северного Чили, на запад в экваториальных водах до островов Галапагос (Несис, 1973 б). Отличия от предыдущего вида не выяснены, таким образом, самостоятельность вида сомнительна.

+ *O. rugosa* Clarke, 1980 (= *O. n. sp.* Nesis, 1974). Тропическо-субтропический атлантико-индо-восточно-тихоокеанский мезо-батипелагический вид, известен в экваториальной Атлантике, у Мавритании, в юго-западной и юго-восточной частях Индийского океана, в морях Флорес и Сулу.

O. longiptera Akimushkin, 1963. Крайне сомнительный вид, описан из южносубтропических вод западной Атлантики.

Род *Taningia* Joubin, 1931. 1 вид.

+ *T. danae* Joubin, 1931. Тропическо-субтропический, заходящий в бореальную и нотальную зону (до 50–55° с.ш. и 40–45° ю.ш.), космополитический мезопелагический и батинальный вид (наши данные).

СЕМЕЙСТВО ONYCHOTEUTHIDAE

Род *Onykia* LeSueur, 1821. 1 или 2 вида.

+ *O. cariboea* LeSueur, 1821 (= *O. rancureli* Okutani, 1981). Тропическо-субтропический космополитический вид. В Атлантике от 40–45° с.ш. до 35–40°, единично 45° ю.ш., включая Мексиканский залив и Карибское море, но не Средиземное море; в Индо-Тихоокеанской области от 35° с.ш. – 35° ю.ш., отсутствует в Аравийском море, малочислен в Калифорнийском,

Бенгельском и Перуанском течениях. Молодь у поверхности, взрослые особи в нижней эпи- и мезопелагиали (наши данные).

+ *O. (?) verrilli* (Pfeffer, 1900). По-видимому, самостоятельный род. Нотальный (между 33° и 53° ю.ш., возможно, и южнее) циркумглобальный эпи-мезопелагический (до батипелагиали?) вид, молодь встречается и у поверхности (наши данные).

Род *Moroteuthis* Verrill, 1881. 6 видов. Мезопелагические и батимальные виды, обычно обитают у дна и над подводными возвышенностями. Иногда встречаются в нижней сублиторали и эпипелагиали. Молодь длительное время живет в пелагиали.

+ *M. robusta* (Dall in Verrill, 1876) (= *M. pacifica* Okutani, 1983). Тихоокеанский бореальный вид: от Берингского склона и залива Аляска до северо-восточного Хонсю и южной Калифорнии; нижняя сублитораль и верхняя батималь. Молодь широко распространена в пелагиали северной Пацифики, иногда в эпипелагиали встречаются и взрослые особи.

+ *M. loennbergi* Ishikawa et Wakiya, 1914. Нерито-океанический вид, известен в северо-западной части Тихого — побережье Хонсю до Сангарского пролива (29–42° с.ш.), Куроиси — и Индийского (банка Сая-де-Малья, Андамское море) океанов; эпи-мезопелагиаль и батималь.

+ *M. ingens* (Smith, 1881). Нотальный, заходящий в Антарктику (Южная Георгия и др.), циркумглобальный вид; приблизительно от 40° до 70° ю.ш.; северная часть Патагонского шельфа, банка Дискавери, острова Принс-Эдуард, Крозе, Кергелен, Новозеландское плато и южное Чили. Нижняя сублитораль и батималь (Филиппова, Юхов, 1979; наши данные).

+ *M. gobsoni* Adam, 1962. Южносубтропическо-нотальный циркумглобальный вид, распространен преимущественно между 30 и 47° ю.ш., но у Намибии на север до 17° ю.ш. В пелагиали и у дна.

+ *M. knipovitchi* Filippova, 1972. Антарктический циркумполярный вид, заходит в нотальную зону; на север до островов Южная Георгия, Принс-Эдуард и Крозе; мезопелагиаль и батималь (Филиппова, Юхов, 1979; наши данные).

+ *M. aequatorialis* Thiele, 1920 (= ?*Opykia japonica* Taki, 1964). Предположительно тропический атлантично-индоевстицифический (космополитический?) эпи-мезопелагический вид; в нашем распоряжении были только очень молодые особи, определенные с большим сомнением.

Род *Kondakovia* Filippova, 1972. 1 вид.

+ *K. longimana* Filippova, 1972. Антарктический циркумполярный эпи-мезопелагический и батимальный вид, на север до антарктической конвергенции (Филиппова, Юхов, 1979; наши данные).

Род *Ancistroteuthis* Gray, 1849. 1 вид.

+ *A. lichtensteini* (Férussac et d'Orbigny, 1839). Атлантический тропическо-субтропический вид, распространен преимущественно в северо-западной и восточной Атлантике приблизительно от 45° с.ш. до Анголы и в Средиземном море, находки в тропической западной Атлантике и Индо-Вестпафиге сомнительны. Молодь в эпи- и мезопелагиали, взрослые особи в батии (наши данные).

Род *Onychoteuthis* Lichtenstein, 1818. 2 вида, 2 подвида.

+ *O. banksi* (Leach, 1817). + *O. banksi banksi* — тропическо-субтропический космополитической подвида; в Атлантике от 40–45° в северо-западной и

60° с.ш. в северо-восточной до 35–40° ю.ш., включая Мексиканский залив, Карибское и Средиземное моря; в Индийском и западной части Тихого океана на юг до 35–40° ю.ш. (включая Аравийское море) в восточной части Тихого океана, приблизительно от 30–35° с.ш. до 30° ю.ш.; молодь в эпипелагиали, взрослые в мезопелагиали и батии. + *O. banksi borealijarolicus* Okada, 1927. Северотихоокеанский субтропический подвид, на север до южной части Берингова моря и зал. Аляска, на юг до северо-восточного Хонсю и южной части Калифорнийского полуострова; в Охотском море отсутствует или крайне редок. И молодь и взрослые обитают в эпипелагиали. Граница между подвидами проходит, по-видимому, по северной периферии центральных вод (Несис, 1973а).

+ *Onychoteuthis* sp. Rancurel, 1970. Южноцентральные воды Индийского и западной части Тихого океана, на восток, по нашим данным, до 130° з.д. Эпипелагиаль.

Род *Chaunoteuthis* Appellöf, 1890. 1 вид.

+ *Ch. mollis* Appellöf, 1890. По-видимому, тропическо-субтропический космополитический мезопелагический (?) вид. Обнаружен в восточной Атлантике, Средиземном море, восточной части Индийского и, с сомнением, западной части Тихого океана (Несис, 1970 и последующие данные). Не исключено, что это — претерпевшие дегенеративные изменения неполовозрелые самки *O. banksi banksi* (Clarke, 1980), однако в настоящее время это предположение не может считаться доказанным.

СЕМЕЙСТВО GONATIDAE

Обзоры: Несис, 1973д; R. Young, 1972а; Imber, 1978; Kubodera, Okutani, 1977, 1981.

Род *Beryteuthis* Naef, 1921. 2 вида.

+ *B. magister* (Berry, 1913). Тихоокеанский бореальный нижнесублиторально-батимальный (преимущественно верхнебатимальный) вид, молодь часто в толще воды и у поверхности; от Берингского склона и зал. Аляска до Корейского пролива, северо-восточного Хонсю и Орегона и почти по всему Охотскому морю.

+ *B. anonychus* (Pearcy et Voss, 1963). Южнобореальный вид северо-восточной части Тихого океана: от Алеутских островов и зал. Аляска до южной части Калифорнийского полуострова, на запад приблизительно до 180°. Эпипелагический нерито-океанический вид, обитает преимущественно над склоном и приконтинентальной абиссалью (Несис, 1973а, д).

Род *Gonatopsis* Sasaki, 1920. 2 подрода, 4–6 видов.

Подрод *Boreoteuthis* Nesis, 1971.

+ *G. (B.) borealis* Sasaki, 1923. Тихоокеанский бореальный вид: от Берингского склона и зал. Аляска до Охотского, северной части Японского моря, северо-восточного побережья Хонсю (40° с.ш.) и района к югу от Калифорнийского п-ова (20° с.ш.). От эпи- до батипелагиали и у дна в батии и абиссали (наши данные).

Личинки не идентифицированного вида подрода *Boreoteuthis* добыты в Беринговом море у Алеутских островов, в зал. Аляска и восточнее южных Курильских островов.

Подрод *Gonatopsis* s. str.

+ G.(G.) okutanii Nesis, 1972. Тихоокеанский высокобореальный вид: от Берингийского склона до Охотского, центральной части Японского моря и южных Курильских островов; зал. Аляска. Мезо-батипелагиаль и абиссаль (Несис, 1973д и последующие данные). Систематическое положение вида нуждается в уточнении, возможно, он относится к роду *Gonatus*.

+ G. (G.) japonicus Okiyama, 1969. Южная часть Охотского и центральная часть Японского моря, эпи- и мезопелагиаль. Возможно, молодь следующего вида.

+ G.(G.) makko Okutani et Nemoto, 1964. Тихоокеанский высокобореальный вид: от Берингийского склона до Охотского, Японского морей и восточного побережья Хонсю; зал. Аляска. Мезопелагиаль и батияль.

+ G.(G.) ostopedatus Sasaki, 1920. От Берингийского склона и зал. Аляска до Охотского, Японского морей и северо-восточного побережья Хонсю. Мезо- и батипелагиаль и батияль.

Род *Gonatus* Gray, 1849. 2 подрода, 10–11 видов.

Подрод *Eogonatus* Nesis, 1972.

+ G.(E.) tinro Nesis, 1972. Тихоокеанский высокобореальный вид: от Берингийского склона до Охотского моря, южных Курильских островов и Британской Колумбии; от нижней эпи- до батипелагиали, в основном мезопелагиаль.

Подрод *Gonatus* s. str.

+ G.(G.) onux Young, 1972. Тихоокеанский бореальный вид: от Берингийского склона и зал. Аляска до Охотского, центральной части Японского моря, северо-восточного Хонсю и северной части Калифорнийского п-ова (личинки на юг до зал. Суруга и южной части Калифорнийского п-ова); нижняя эпи- и мезопелагиаль.

+ G.(G.) kamtschaticus (Middendorff, 1849). Тихоокеанский высокобореальный, по-видимому, нерито-океанический вид: от Командорских и Алеутских островов и южной части Берингова моря до восточной части Охотского моря, Курильских островов и зал. Аляска. Эпипелагиаль и более глубокие зоны (Несис, 1973д; Kubodera, Okutani, 1981).

G.(G.) californiensis Young, 1972. Южная Калифорния, Калифорнийский полуостров, с сомнением — Панамский залив. Мезо- и (реже) батипелагиаль (R. Young, 1972a). Возможно, нерито-океанический или дальненеритический вид.

+ G.(G.) fabricii (Lichtenstein, 1818). Арктическо-бореальный вид. Вся глубоководная часть Центрального Полярного бассейна, Гренландское, Норвежское, Ирмингерово (западная часть), Баффиново и Лабрадорское моря, Большая Ньюфаундлендская банка, Новая Шотландия и Новая Англия на юг до района южнее мыса Код; нижняя эпи- и мезопелагиаль и батияль (Несис, 1965б, 1971а, б, 1973д; Kristensen, 1981а).

+ G.(G.) steenstrupi Kristensen, 1981. Атлантический низкобореальный вид: от хребта Рейкьянес и восточной части Ирмингерово моря до Фареро-Шетландского порога и Бискайского залива; мезопелагиаль и батияль (Kristensen, 1981а; наши данные). Возможно, географический подвид предыдущего вида.

+ G.(G.) antarcticus Lönnberg, 1898. Нотальный циркумглобальный вид; на север до 35–40° ю.ш., но в Перуанском течении даже до 6° 30' ю.ш.,

на юг до 50–60° ю.ш.; местами заходит в Антарктику; от нижней эпи- до батипелагиали (Несис, 1973д; 1974б и более поздние данные).

+ G.(G.) berryi Naef, 1923. Тихоокеанский бореальный вид: от Берингийского склона и зал. Аляска до южных Курильских островов, северо-восточного Хонсю (?) и северной части Калифорнийского полуострова; мезо- и батипелагиаль (Несис, 1973д; R. Young, 1972a).

+ G.(G.) rugos Young, 1972. Тихоокеанский бореальный вид: от Берингийского склона до восточного Хонсю и северной части Калифорнийского полуострова; нижняя эпи- и мезопелагиаль и батияль (Несис, 1973д; R. Young, 1972a).

+ G.(G.) madokai Kubodera et Okutani, 1977. Тихоокеанский высокобореальный вид: от северной части Берингова моря до Охотского моря, южных Курильских островов и зал. Аляска. Эпи- и мезопелагиаль (Несис, 1973д; Kubodera, Okutani, 1977).

G.(G?) phoebetriae Imber, 1978. О-в Принс-Эдуард. Сомнительный вид.

СЕМЕЙСТВО STENOPTERYGIDAE

Род *Stenopteryx* Appellöf, 1890. 2 вида.

+ *S. sicala* (Vérany, 1851). Тропическо-субтропический (переходит за 45° с.ш. в северной Атлантике и за 40° ю.ш. в районе Австралии) космополитический (исключая Мексиканский залив и Карибское море, но включая Средиземное и Аравийское моря) эпи-мезопелагический (взрослые и в батипелагиали) вид (Несис, 1973б и более поздние данные).

S. serioloides Rancurel, 1970. Известен из центральной части Тихого океана — острова Гавайские и Туамогу (Rancurel, 1970).

СЕМЕЙСТВО BATHYTEUTHIDAE

Обзор: Roper, 1969

Род *Bathyteuthis* Hoyle, 1885. 3 вида.

+ *B. abyssicola* Hoyle, 1885. Космополитический мезо-батипелагический (до абиссопелагиали) вид, распространен в эвтрофных водах: в Атлантике от Ирландии до Антарктики, но отсутствует в тропической западной Атлантике, центральных круговоротах, Мексиканском заливе, Карибском и Средиземном морях; в Индийском океане — в основном, в его юго-западной и южной части; в Тихом океане — в экваториальной (от Гаваев до Соломонова моря), нотальной и антарктической зонах, на востоке океана — на юг от экватора почти повсеместно; наиболее многочислен в нотальной и антарктической зонах, где распространен циркумглобально (Несис, 1973а, б, 1974б, и новые данные).

B. berryi Roper, 1968. Калифорнийское течение; батипелагиаль.

+ *B. bacidifera* Roper, 1968. Индопацифический тропический мезо-батипелагический вид; в Тихом океане — почти исключительно в экваториальной зоне, в Индийском — также в Аравийском море и Бенгальском заливе (Несис, 1973а; 1977а, и новые данные).

Род *Histioteuthis* d'Orbigny, 1841. 13 видов и 8—9 подвидов. Мезо- и батипелагиаль и батияль, иногда нижняя эпипелагиаль и нижняя сублитораль.

H. elongata (N. Voss et G. Voss, 1962). Северная субтропическая Атлантика (от Ньюфаундленда до мыса Хаттерас и Мадейры) и Средиземное море.

+ *H. hoylei* (Goodrich, 1896) [включая *H. dofleini* (Pfeffer, 1912)]. Тропическо-субтропический вид, заходящий в бореальную и нотальную зону: в Атлантике от 40° с.ш. до 35° ю.ш., но отсутствует в Средиземном и редок в Карибском море; в Индийском океане на юг до Мозамбикского пролива и (?) Большого Австралийского залива (нет в Аравийском море); в Тихом океане от Алеутских островов до 40—45° ю.ш., но отсутствует в Перуанском течении; от нижней эпи- до батипелагиали и в батияли (N. Voss, 1969; наши данные).

+ *H. reversa* (Verrill, 1880). Атлантический тропическо-субтропический вид, заходящий в бореальную и нотальную зону (от 60° с.ш. до 45° ю.ш.), обитает в Средиземном море, но редок в Карибском и отсутствует в Мексиканском заливе. Нижняя эпи- и мезопелагиаль и батияль.

+ *H. eltaninae* N. Voss, 1969. Нотальный циркумглобальный мезо-батипелагический вид, почти не заходит южнее антарктической конвергенции.

+ *H. celetaria* (G. Voss, 1960). Атлантико-индо-восточно-тихоокеанский тропический мезо-батипелагический и батияльный вид. + *H. celetaria celetaria* — Атлантика приблизительно от 35° с.ш. до 30° ю.ш. + *H. c. pacifica* (G. Voss, 1962) — Индо-Восточная Пасифика приблизительно от 35° с.ш. до 25° ю.ш., на восток до Гаваев; нет в Аравийском море (N. Voss, 1969; наши данные).

+ *H. corona* (N. Voss et G. Voss, 1962). Тропическо-субтропический, заходящий в нотальную зону, мезо-батипелагический (иногда в нижней эпипелагиали) и батияльный вид. 4—5 подвидов. + *H. corona corona* — Атлантика, от 35° с.ш. до 25° ю.ш., и западная часть Индийского океана. *H. c. inermis* (Taki, 1964) — тихоокеанское побережье южной Японии. + *H. c. berryi* N. Voss, 1969 — северо-восточная Пасифика у Гаваев и в Калифорнийском течении. + *H. c. cerasina* Nesis, 1971 — тропическая восточная Пасифика от экватора до южного тропика, на запад до островов Лайн. Кальмары с признаками, промежуточными между *H. c. corona* и *H. c. cerasina* (особый подвид?), пойманы на склоне в Тасмановом море и на Новозеландском плато, между островами Баунти и Антиподов (N. Voss, 1969; Несис, 1971в, 1973б и более поздние данные).

+ *H. heteropsis* (Berry, 1913). Восточно-тихоокеанский, тропическо-субтропический преимущественно нерито-океанический вид, приблизительно от 35° с.ш. до 35° ю.ш. (Несис, 1973б).

+ *H. miranda* (Berry, 1918). Индо-тихоокеанский тропическо-субтропический, по-видимому, нерито-океанический вид. В Индийском океане от Аденоского залива, южной Африки и Маскаренского хребта до западной Тасмании, в Тихом от Филиппин до Тасмании и Новой Зеландии, на восток до островов Гавайских, Галапагос и района западнее северного Чили (N. Voss, 1969 и наши данные).

+ *H. meleagroteuthis* (Chun, 1910). Тропическо-субтропический космополитический вид. В Атлантике приблизительно от 45° с.ш. до 35° ю.ш.,

но отсутствует в Мексиканском заливе, Карибском и Средиземном морях; в Индийском и Тихом океанах преимущественно в тропиках, но в Тихом достигает на севере района Курильских островов и Орегона; отсутствует в Аравийском море и Перуанском течении. От нижней эпи- до батипелагиали и батияли (наши данные).

+ *H. bruuni* N. Voss, 1969. Известен в юго-восточной Атлантике на Китовом хребте и у Намибии в батипелагиали (N. Voss, 1969; наши данные).

+ *H. atlantica* (Hoyle, 1885). Южносубтропическо-нотальный циркумглобальный мезо-батипелагический (до абиссопелагиали) вид, распространен преимущественно между 25—30 и 45° ю.ш. (N. Voss, 1969; Несис, 1974б и более поздние данные).

+ *H. macrohista* N. Voss, 1969. Южносубтропическо-нотальный циркумглобальный мезо-батипелагический вид, распространен в основном там же, где предыдущий (N. Voss, 1969; Несис, 1974 и более поздние данные).

+ *H. bonnellii* (Férussac, 1835). Атлантический тропическо-субтропический вид, заходящий в бореальную Атлантику и юго-западную часть Индийского океана; в Атлантике от юго-западной Гренландии и Исландии (изредка доходит до северной Норвегии) до южной субтропической конвергенции, включая Средиземное море, но исключая Мексиканский залив и Карибское море. Преимущественно нерито-океанический вид; от нижней эпи- до батипелагиали, батияль, иногда нижняя сублитораль. + *H. b. bonnellii* — северная Атлантика и Средиземное море. + *H. b. conruscula* Clarke, 1980 — южная Атлантика и юго-запад Индийского океана (N. Voss, 1969; Clarke, 1980; наши данные).

СЕМЕЙСТВО PSYCHROTEUTHIDAE

Род *Psychroteuthis* Thiele, 1920. 1—2 вида.

+ *P. glacialis* Thiele, 1920. Антарктический циркумполярный мезопелагический и батияльный вид (Филиппова, 1969; Филиппова, Юхов, 1979). *Psychroteuthis* sp. Обнаружен у островов Бонин (Iwai, 1956).

СЕМЕЙСТВО ARCHITEUTHIDAE

Род *Architeuthis* Steenstrup, 1856. 3 близких вида (или 1 вид с 3 подвидами) и еще один вид неясного таксономического положения. Род бисубтропический, молодь обитает в нижней эпи- и мезопелагиали, взрослые в батияли и в толще воды преимущественно над подводными возвышенностями (Несис, 1974д; Несис и др., 1985; Юхов, 1974; Шевцов, 1982).

+ *A. dux* Steenstrup, 1875. Северная Атлантика от южного Лабрадора, юго-западной Гренландии, Исландии и северной Норвегии (нагульные заходы) до Мексиканского залива, южной Флориды и Канарских островов, нет в Средиземном море.

+ *A. martensi* (Hilgendorf, 1880) Северная Пасифика от Алеутских островов и зал. Аляска до Корейского пролива, южной Японии, Гаваев и Калифорнийского полуострова.

+ *A. sanctipauli* (Vélain, 1877). Южные части Атлантического, Индийского и Тихого океанов преимущественно между 30 и 45° ю.ш., в Атлантике

на север до 6° 30' ю.ш. (Нигматуллин, 1976), в юго-восточной Пацифике до 20° ю.ш. Возможно, в Атлантике заходит на юг до Антарктики, но эти данные сомнительны.

Achiteuthis (?) sp. Toll et Hess, 1981. Флоридский пролив.

СЕМЕЙСТВО НЕОТЕУТИДИЕ

Род *Alluroteuthis* Odhner, 1923. 1 вид.

+ *A. antarctica* Odhner, 1923. Антарктический циркумполярный мезобатипелагический (иногда в эпипелагиали) вид, почти не переходящий за антарктическую конвергенцию (Несис, 1974б; Филиппова, Юхов, 1982).

Род *Neoteuthis* Naef, 1921. 2 вида.

+ *N. thielei* Naef, 1921. Атлантический тропическо-субтропический мезобатипелагический вид, распространен приблизительно от 30° с.ш. до 25° ю.ш., в Мексиканском заливе и Карибском море (Несис, 1974б и более поздние данные).

+ *Neoteuthis* sp. Формально не описанный тропическо-субтропический индопацифический мезобатипелагический вид: Сейшельские, Гавайские острова и восток Тихого океана от 30° с.ш. до 20° ю.ш. (R. Young, 1972а; Okutani, 1974; наши данные).

Neoteuthis sp. отмечен (R. Young, 1972а) у Южного острова Новой Зеландии, его систематическое положение не выяснено.

+ Новый род и вид сем. *Neoteuthidae* обнаружен в юго-восточной части Тихого океана западнее южного Чили. Предположительно нотальный мезобатипелагический или мезобатипелагический вид (наши данные).

СЕМЕЙСТВО ВРАЧИОТЕУТИДИЕ

Род *Brachioteuthis* Verrill, 1881. Система рода не разработана. Предположительно 4 вида. Эпи-, мезо- и батипелагиаль.

+ *B. riisei* (Steenstrup, 1882). Предположительно антитропический (бореально-бисубтропическо-нотальный) вид: северная Атлантика на север до Исландии, единично в Норвежском море; Средиземное море; циркумглобально в южной умеренной зоне; в водах Перуанского течения на север до тропиков (наши данные).

+ *B. sp. cf. riisei*. Нотально-антарктический циркумглобальный вид. Северная граница не установлена ввиду смешения с предыдущим.

+ *B. behni* (Steenstrup, 1882). Предположительно тропическо-субтропический космополитический вид: экваториальная Атлантика, Карибское море, экваториальная и центральные зоны Индо-Вестпацифики, экваториальная восточная Пацифика (наши данные).

+ *B. picta* Chun, 1910. Экваториальная, южная субтропическая и южная периферическая зона Атлантики и Индо-Вестпацифики, экваториальная восточная Пацифика; в Атлантике, по-видимому, обитает и в северной субтропической зоне (Несис, 1974б и последующие данные).

B. beani Verrill, 1881 и *B. bowmani* Russell, 1909. Сомнительные североатлантические виды, систематическое положение не выяснено.

СЕМЕЙСТВО ОММАСТРЕПИДИЕ

Обзоры: Зуев и др., 1975, 1976; Wormuth, 1976; Корзун и др., 1979; Нигматуллин, 1979.

ПОДСЕМЕЙСТВО ИЛЛИЦИНАЕ

Род *Illex* Steenstrup, 1980. 2 вида, 3 подвида. Средняя и нижняя сублитораль и верхняя батияль, в умеренных широтах в период нагула поднимаются к поверхности и подходят к берегам; молодь в эпипелагиали. Обзор: Roper, Lu, Mangold, 1969.

+ *I. illecebrosus* (LeSueur, 1821). Атлантический океан. 3 подвида. + *I. illecebrosus* – северная и северо-западная Атлантика от Лабрадора (нагул) до восточной Флориды, на восток до Срединно-Атлантического хребта на 48–56° с.ш., единично у Исландии, на банке Поркьюпайн и в Северном море. + *I. argentinus* (Castellanos, 1960) – юго-западная Атлантика от 22° (обычно от 30°) до 55° ю.ш. на внешнем шельфе, склоне и в пелагиали над склоном. + *I. coindetii* (Vérany, 1837) – тропическая западная Атлантика от мыса Хаттерас до Гвианы, включая Мексиканский залив и Карибское море, восточная Атлантика от Ла-Манша до Намибии, Средиземное море.

+ *I. oxygonius* Roper, Lu, Mangold, 1969. Западная Атлантика от залива Делавэр до Кубы, отмечен в Гвинейском заливе.

Род *Todaropsis* Girard, 1890. 1 вид.

+ *T. eblanae* (Ball, 1841). Восточная Атлантика от Шетландских островов до мыса Доброй Надежды, Индийский океан – банка Агульяс, Маскаренский хребет, Тиморское море, западная Австралия; Тасманово море (юго-восточная Австралия) (Корзун и др., 1979; Несис, 1979 г., Lu, 1982). Нижняя сублитораль и верхняя батияль.

ПОДСЕМЕЙСТВО ТОДАРОДИНАЕ

Род *Todarodes* Steenstrup, 1880. 3 вида.

+ *T. pacificus* Steenstrup, 1880. Северо-западная Пацифика и прилегающие моря, на север во время нагула до северной части Татарского пролива, центральной части Охотского моря и восточной Камчатки, на юг до Гонконга, на восток приблизительно до 160° в.д. (Несис, 1973а). Эпипелагиаль над шельфом, склоном и океаническими глубинами и сублитораль.

+ *T. sagittatus* (Lamarck, 1799). Северная и северо-восточная Атлантика и прилегающие моря, на север во время нагула до Исландии, Ян-Майена и южной части Баренцева моря, изредка до Белого и Карского морей, на юг до Гвинеи-Бисау, также Срединно-Атлантический хребет на 40–57° с.ш., горы Кельвина, Угловое поднятие, Бермудские, Азорские, Канарские острова, Мадейра, хребет Антиальтаир, банки Рокколл и Поркьюпайн, Средиземное море. В пелагиали открытого океана, над шельфом и склоном и на дне до глубины 2500 м; молодь преимущественно в эпипелагиали, взрослые – в батияли (Зуев, Несис, 1971; Зуев и др., 1976; Корзун и др., 1979).

+ *T. angolensis* Adam, 1962. Нотальный циркумглобальный вид, преимущественно между 35 и 50° ю.ш., в Бенгельском и Перуанском течениях на север до 17° ю.ш., у Новой Зеландии – до бухты Каипара (о-в Северный). Молодь в эпи- и, вероятно, мезопелагиали, взрослые в верхней батияли (Зуев и др., 1976; Корзун и др., 1979; Несис, 1973б, 1979г; Филиппова, 1971).

Род *Martialia* Rochebrune et Mabile, 1887. 1 вид.

+ *M. hyadesi* Rochebrune et Mabile, 1887. Патагонский шельф и склон от Ла-Платы до Фолклендских (Мальвинских) островов и Огненной Земли, Южная Георгия, разлом Элтанин в южной Пацифике, о-в Маккуори. Нижняя сублитораль и верхняя батияль, иногда в толще воды (Несис, Нигматуллин, 1972 и более поздние данные).

Род *Nototodarus* Pfeffer, 1912. Известно 2–3 вида и 5 подвидов, но система рода требует коренного пересмотра.

+ *N. sloani* (Gray, 1849). Западная часть Тихого и Индийский океаны, тропики, субтропики и (у Новой Зеландии) нотальная зона. Нижняя сублитораль и верхняя батияль, эпипелагиаль. Известно 5 подвидов *N.s. hawaiiensis* (Berry, 1912) – острова Гавайские и Мидуэй. *N.s. philippinensis* Voss, 1962 – юг Восточно-Китайского моря, Южно-Китайское море, Филиппины. + *N.s. gouldi* (McCooy, 1888) – западная, южная, юго-восточная Австралия, Тасмания, на юг до 45° ю.ш. + *N.s. sloani* – Новая Зеландия, Новозеландское плато, острова Окленд, Кэмпбелл, Чатам, на юг до 50–53° ю.ш. + Новый, не описанный подвид обитает в северной и западной частях Индийского океана (Индия, Шри-Ланка, Сомали, Мадагаскар, банка Сая-де-Малья и др.). Не идентифицированные формы *N. sloani* обнаружены на востоке Индийского океана, в Новогвинейском, Коралловом и Тасмановом морях (Корзун и др., 1979; Несис, 1979 г; Пария и др., 1969; Петров, 1983). По последним данным (Smith et al., 1981; Kawakami, Okutani, 1981), у Новой Зеландии распространены две частично симпатричных формы нототодарусов. Одна из них, возможно, идентична *N.s. gouldi*, а вторая в свою очередь распадается на две морфологически обособленные группы.

+ *N. nipponicus* Okutani et Uemura, 1973. Южная Япония и Восточно-Китайское море; нижняя сублитораль и самая верхняя батияль.

N. insignis (Gould, 1846). Острова Фиджи. Сомнительный вид, вероятно, одна из форм *N. sloani*. + Не идентифицированный вид *Nototodarus* обнаружен на хребте Наска (наши данные).

ПОДСЕМЕЙСТВО ORNITHOTEUTHINAE

Род *Ornithoteuthis* Okada, 1927. 2 вида. Обзор: Несис, Нигматуллин, 1979. Нижняя эпи- и мезопелагиаль над склоном и батияль.

+ *O. antillarum* Adam, 1957. Амфиатлантический тропический вид: западная Атлантика от 43° с.ш. до 34° ю.ш., включая Мексиканский залив и Карибское море; восточная Атлантика от 16° с.ш. до 14° ю.ш.; подводные горы Средне-Атлантического хребта в районе экватора.

+ *O. volatilis* (Sasaki, 1915). Индовестпацифический тропический вид: от Аравийского моря и южного Хонсю до района южнее Мадагаскара (40° ю.ш.) и до Новой Каледонии, на востоке – до островов Лайн.

ПОДСЕМЕЙСТВО OMMASTREPHINAE

Род *Dosidicus* Steenstrup, 1857. 1 вид.

+ *D. gigas* (d'Orbigny, 1835). Восточнопацифический тропическо-субтропический эпи-мезопелагический вид. На север на нагуле до залива Монтерей (Калифорния), на юг – до о-ва Чилоэ (37° с.ш. – 43° ю.ш.), на запад до 125–140° з.д. (Несис, 1970; Nesis, 1983).

Род *Ommastrephes* d'Orbigny, 1839. 1 вид с 3 не описанными подвидами.

+ *O. bartrami* (LeSueur, 1821). Антиэкваториальный (бисубтропический) эпи-мезопелагический океанический вид. Северная Атлантика от Большой Ньюфаундлендской банки и Северного моря до восточной Флориды, южной части Саргассова моря и Мавритании, включая Средиземное море. Северная Пацифика от района восточнее южных Курильских островов (изредка на нагуле до Командорских островов), западных Алеутских островов (53° с.ш.) и юга Британской Колумбии (50° с.ш.) до островов Тайвань, Бонин и западной Мексики (20° с.ш.). Южные части Атлантического, Индийского и Тихого океанов: в юго-западной Атлантике от 13 до 50–55° ю.ш., в юго-восточной от 14 до 35° ю.ш. в Индийском океане между 22–23 и 36–38° ю.ш. на восток до 135° в.д., в юго-западной Пацифике от 20 до 45° ю.ш. на восток по крайней мере до 150° з.д., возможно, и восточнее, но не до Перуанского течения (Зуев и др., 1975, 1976; Зуев, Нигматуллин, 1975; Корзун и др., 1979; Несис, 1973а, 1974б, 1979г). Об обособленности подвидов см.: Гаевская, Нигматуллин, 1976; Шевцова и др., 1977, 1979.

Род *Sthenoteuthis* Verrill, 1880. 2 узко-тропических океанических эпипелагических вида. Обзоры: Зуев, Несис, 1971; Зуев и др., 1975, 1976; Несис, 1977б, 1979 г; Нигматуллин, 1979.

+ *Sth. pteropus* (Steenstrup, 1855). Атлантический океан от Флоридского пролива и Мадейры (летом иногда доходит до Джорджес-банки) до Уругвая и южной Намибии, Мексиканский залив, Карибское (но не Средиземное) море: нагул между 34–36° с.ш. и ю.ш., нерест между 22° с.ш. и 20° ю.ш.

+ *Sth. oualaniensis* (Lesson, 1830). Индопацифика от Суэцкого залива, северной части Аравийского моря, южной Японии и южной части Калифорнийского полуострова до Наталя (иногда до банки Агульяс), южного Мадагаскара, северо-западной и восточной Австралии и (в годы ослабления Перуанского течения) северного Чили. Нагул между 32–36° с.ш. и ю.ш., нерест между 20° с.ш. и 22° ю.ш. В центральной приэкваториальной части ареала обитает симпатричная карликовая форма, обособившаяся до стадии вида *in statu nascendi* (Несис, 1977б; Нигматуллин и др., 1983б; Пинчуков, 1983).

Род *Eucleoteuthis* Okada, 1916. 1 вид.

+ *E. luminosa* (Sasaki, 1915). Випериферический эпипелагический вид. Южная Атлантика от 10 до 35° ю.ш., южная часть Индийского океана на 15–30° ю.ш., северная Пацифика – на западе 25–45° с.ш., на востоке 10–45° с.ш., южная Пацифика приблизительно от 20 до 30–35° ю.ш. на западе и 25° ю.ш. на востоке (Зуев и др., 1975; Wormuth, 1976; Корзун и др., 1979; Несис, 1979г и более поздние данные).

Род *Hyaloteuthis* Gray, 1849. 1 вид.

+ *H. pelagica* (Bos, 1802). Бицентральный эпи-верхнемезопелагический вид, иногда встречается и в батии. В Атлантике на 10–25° с.ш. и 5–15° ю.ш., в Тихом океане на 10–35° с.ш. и 0–23° ю.ш. (Несис, Нигматуллин, 1979).

СЕМЕЙСТВО THYSANOTEUTHIDAE

Род *Thysanoteuthis* Troschel, 1857. 1 вид.

+ *Th. rhombus* Troschel, 1957. Тропическо-субтропический космополитический эпипелагический океанический вид; в Атлантике от 30–35° с.ш. до 35° ю.ш., включая Мексиканский залив, Карибское и Средиземное моря, в Индийском океане от Аравийского моря до 25–30° ю.ш. (не отмечен в Красном море), в Тихом океане на западе от 42–43° с.ш. до 25° ю.ш., на востоке приблизительно от 20° с.ш. до 15–20° ю.ш. (Архипкин и др., 1983, Несис, 1974б и последующие данные).

Род *Cirrobrachium* Hoyle, 1904. *C. danae* Joubin, 1933 — центральная Атлантика. Сомнительный вид, вероятно, молодь *T. rhombus*.

СЕМЕЙСТВО LEPIDOTEUTHIDAE

Род *Tetronychoteuthis* Pfeffer, 1900. 1 вид.

+ *T. dussumieri* (d'Orbigny, 1839). Тропическо-субтропический, заходящий в бореальную (в Атлантике) и нотальную зону (приблизительно 50° с.ш.—45° ю.ш.), космополитический мезопелагический и батинальный вид; отсутствует в Мексиканском заливе, Карибском, Средиземном и Аравийском морях (Несис, 1974б и новые данные).

Род *Pholidoteuthis* Adam, 1950. 2 вида преимущественно у дна в батии.

+ *Ph. adami* Voss, 1956. Тропическая и субтропическая Атлантика, Мексиканский залив, Карибское море.

+ *Ph. boschmai* Adam, 1950. Описан из моря Флорес. Особи, по-видимому, этого вида, обнаружены у южной Африки и Австралии (Clarke, 1980), по нашим данным, также на хребте Наска.

Род *Lepidoteuthis* Joubin, 1895. 1 вид.

+ *L. grimaldii* Joubin, 1895. Тропическо-субтропический, заходящий в нотальную зону (в Атлантике) атлантико-индоевпаоцифический мезопелагический и батинальный вид; в Тихом океане от Хонсю до Новой Каледонии (37° с.ш.—17° ю.ш.), на восток до Гаваев (наши данные).

СЕМЕЙСТВО VATOTEUTHIDAE

Род *Vatoteuthis* Young et Roper, 1968. 1 вид.

+ ? *V. skolops* Young et Roper, 1968. Предположительно нотальный, заходящий в Антарктику мезо-батипелагический вид (Young, Roper, 1968; Филиппова, Юхов, 1979). В нашем распоряжении были только идентифицированные с сомнением личинки, добытые в прол. Дрейка и западнее Тасмании.

НОВОЕ СЕМЕЙСТВО OEGOPSIDA

+ Новый род и вид кальмара, относящийся к новому семейству, обнаружен на Китовом хребте в лове на глубине около 1000 м. Вид предположительно южносубтропический и (или) нотальный батипелагический или батинально-пелагический (наши данные).

СЕМЕЙСТВО CYCLOTEUTHIDAE

Обзоры: Filippova, 1968; Young, Roper, 1969a.

Род *Cycloteuthis* Joubin, 1919. 2 вида.

+ *C. sirventi* Joubin, 1919. Тропическая и субтропическая Атлантика, Карибское море, тропическая Индо-Вестпаоцифика на восток до Гаваев; нижняя эпи- и мезопелагиаль (Несис, 1975a).

+ *C. akimushkini* Filippova, 1968. Тропическая и субтропическая Индо-Вестпаоцифика, южная субтропическая Атлантика (Filippova, 1968; Clarke, 1980; наши данные).

Род *Discoteuthis* Young et Roper, 1969. 2–3 вида.

+ *D. discus* Young et Roper, 1969. Тропическая Атлантика и, по нашим данным, Индо-Паоцифика; нижняя эпи- и мезопелагиаль.

+ *D. laciniosa* Young et Roper, 1969. Тропическо-субтропический космополитический вид; мезопелагиаль (наши данные).

Личинка *Discoteuthis*, не похожая на личинок двух упомянутых видов, добыта в Саграсовом море (Young, Roper, 1969a). В том же районе добыта личинка, описанная как особый род и вид *Enoptroteuthis spinicauda* Berry, 1920, по-видимому, также принадлежащая к *Cycloteuthidae*.

СЕМЕЙСТВО CHIROTEUTHIDAE

Обзор: Несис, 1980б.

+ "*Doratopsis*" *sagitta* Chun, 1908. По-видимому, самостоятельный род. Известны только личинки. Тропический космополитический вид (Несис, 1973б).

Род *Chiroteuthoides* Berry, 1920. 1–2 вида.

+ *Ch. hastula* Berry, 1920. Тропическая Атлантика и Карибское море. Мезо- (и батин-?) пелагиаль (Несис, 1974б, 1975a).

+ *Chiroteuthoides* sp. Nesis. Известна только 1 личинка из экваториальной западной Паоцифики.

Род *Tankaia* Sasaki, 1929. 1–2 вида. Известны только личинки.

T. borealis Sasaki, 1929. Бореальная западная Паоцифика у Хоккайдо.

+ *Tankaia* sp. Nesis. Море Флорес (Индонезия).

+ *Chitoteuthidae* n.g.n.sp. A Nesis. Не описанный род и вид. Карибское море, батипелагиаль (Несис, 1975a).

Род *Valbyteuthis* Joubin, 1931. 3–5 видов. Преимущественно батипелагические кальмары.

+ *V. levimana* (Lönnerberg, 1896). По нашим данным, тропическая и субтропическая Атлантика (не известен в Карибском море и Мексиканском заливе, отсутствует в Средиземном море); возможно, Тихий океан (Новая Гвинея, Гавайи).

Valbyteuthis sp. (*Chiroteuthis* sp. Rancurel, 1970). Не описанный вид. Южносубтропическая зона Атлантического, Индийского и Тихого (?) (Roper, Young, 1967) океанов.

+ *V. exophthalmica* (Chun, 1908). Известны только личинки. Мексиканский залив и северная субтропическая Атлантика, предположительно также Индийский океан (Несис, 1975a).

+ *V. danae* Joubin, 1931. Тропическая восточная Паоцифика от Калифор-

нии до центрального Чили, 35° с.ш.—32° ю.ш., на запад по крайней мере до 155° з.д.; батипелагиаль (Несис, 1973б и более поздние данные).

+ *V. oligobessa* Young, 1972. Тихий океан от Индонезии до южной Калифорнии и Калифорнийского полуострова, преимущественно экваториальные воды; батипелагиаль (R. Young, 1972а и наши данные).

Род *Asperoteuthis* Nesis, 1980. 1 вид.

+ *A. famelica* (Berry, 1909). Тихоокеанский североцентральный мезо-батипелагический вид: моря Сулавеси, Филиппинское, Гавай (Lu, 1977; Несис, 1980б).

+ *Chiroteuthidae* n.g.n.sp. В Nesis. Не описанный род и вид. Южная Атлантика от 40° ю.ш. до Южной Георгии. Предположительно южносубтропическо-нотальный мезо-батипелагический вид (Несис, 1974б; Clarke, 1980).

Род *Chiropsis* Joubin, 1933. 1 вид.

Ch. mega Joubin, 1933. Известен только из Саргассова моря; батипелагиаль.

Род *Chiroteuthis* d'Orbigny, 1839. 5 видов. Мезо- и батипелагиаль и батигаль. Обзор: Несис, Никитина, 1984.

+ *Ch. sarensis* Voss, 1967. Атлантический тропическо-субтропический (на юг до 40° ю.ш.) мезо-батипелагический вид (Несис, 1974б).

+ *Ch. picteti* Joubin, 1894. Индоветспацифический тропический мезо-пелагический и батигальный вид; от Аденского залива и южной Японии до Индонезии, на восток до Гаваев и (?) 110° з.д. в южноцентральных водах (Okutani, 1974; наши данные).

+ *Ch. joubini* Voss, 1967. Тропический, возможно, атланти-индоветспацифический, мезопелагический вид, известен в тропической и северной субтропической Атлантике, 8–38° с.ш., в Индийском океане от экватора до 35–45° ю.ш. и в море Банда (Несис, Никитина, 1984).

+ *Ch. veranyi* (Férussac, 1935) (включая *Ch. veranyi lacertosa* Verrill, 1881). Северная Атлантика от 55° с.ш. до Мексиканского залива, Малых Антильских, Азорских, Канарских островов и Мадейры, Средиземное море; восточно-экваториальная Пацифика на запад до 120°, возможно 135° з.д.; южносубтропическая и нотальная зона всех трех океанов. Мезо- и верхняя батипелагиаль и батигаль (Несис, 1973а,б и новые данные).

+ *Ch. calyx* Young, 1972. Тихоокеанский бореальный вид: от южной части Берингова моря и зал. Аляска до северо-восточного Хонсю и Калифорнийского полуострова, преимущественно в мезопелагиали вблизи склона; единично в Охотском море (R. Young, 1972а; Несис, 1973а).

СЕМЕЙСТВО MASTIGOTEUTHIDAE

Обзор: Несис, 1977в.

Род *Mastigoteuthis* Verrill, 1881. 2 подрода, 12–16 видов. Преимущественно батипелагиаль.

Подрод *Mastigoteuthis* s. str.

+ *M. (M.) grimaldii* (Joubin, 1895). Тропическая и субтропическая Атлантика, Мексиканский залив.

+ *M. (M.) schmidti* Degner, 1925. Северная Атлантика от Исландии до Канарских островов и Мадейры.

+ *M. (M.) dentata* Hoyle, 1904. Тропическая и субтропическая Индопацифика, на север до южных Курильских островов, на юг до южной Африки, Большого Австралийского залива, Тасмании, Новой Зеландии и центрального Чили; отсутствует в Калифорнийском течении (Несис, 1973б и новые данные).

M. (M.) pyrudes Young, 1972. Калифорнийское течение.

Самостоятельность трех последних видов вызывает сомнение, возможно, это географические формы *M. grimaldii*.

+ *M. (M.) psychrophila* Nesis, 1977. Нотально-антарктический циркумглобальный вид, обнаружен на 55–60° ю.ш.

+ *M. (M.) flamma* Chun, 1908. Обнаружен в Гвинейском заливе и (с сомнением) в северной субтропической Атлантике; по нашим данным, также к западу от Тасмании и (с сомнением) к востоку от Маркизских островов.

+ *M. (M.) agassizi* Verrill, 1881. Бореальная и северная субтропическая Атлантика, приблизительно 35–65° с.ш. (наши данные).

M. (M.) talismani (Fischer et Joubin, 1906). Северо-восточная Атлантика у Азорских островов и Островов Зеленого Мыса.

+ *M. (M.) atlantica* Joubin, 1933. Тропическо-субтропический атланти-индоветспацифический вид; в Атлантике на север до Бискайского залива, в Тихом океане – до 30° с.ш.; на восток до Новогвинейского моря (наши данные).

+ *M. (M.) glaukopis* Chun, 1908. Западная часть Индийского океана (у Сомали). По нашим данным, также море Флорес.

M. (M.) cordiformis Chun, 1908. Южная Япония, Филиппины, Индонезия. По-видимому, батигальный вид.

+ *M. (M.) magna* Joubin, 1913. Тропическая и северная субтропическая Атлантика (на север приблизительно до 45° с.ш.), западная часть Индийского океана и восточная Тасмания; батипелагиаль и батигаль, иногда мезопелагиаль (наши данные).

M. (M.) inermis Rancurel, 1972. Экваториальная Атлантика, Гвинейский залив. Возможно, форма предыдущего вида.

+ *M. (M.) latipinna* (Sasaki, 1916). Южная Япония, по нашим данным, также северо-западная Австралия; батигаль.

Подрод *Mastigopsis* Grimpe, 1922.

+ *M. (M.) hjorti* Chun, 1913. Тропическая и северная субтропическая Атлантика, северная часть Индийского океана (нет в Аравийском море), восточная Тасмания и экваториальная Пацифика в районе 120° з.д.; мезо- и батипелагиаль (наши данные).

+ *M. (M.) sp.* Nesis. Море Сулу и гора Экватор в Индийском океане.

Род *Echinoteuthis* Joubin, 1933. 2 вида. Мезо- и батипелагиаль.

+ *E. danae* Joubin, 1933. Тропическая и северная субтропическая Атлантика; район Намибии (?).

+ *Echinoteuthis* sp. Nesis. Южная часть Тасманова моря и район западнее Тасмании (наши данные).

СЕМЕЙСТВО JOUBINITEUTHIDAE

Обзор: R. Young, Roper, 1969b.

Род *Joubiniteuthis* Berry, 1920. 1 вид.

+ *J. portieri* (Joubin, 1912). Тропическая и субтропическая Атлантика, Карибское море, северная субтропическая Пацифика на восток до Гаваев (приблизительно 35–40° с.ш.–30° ю.ш.); мезо- и батипелагиаль.

СЕМЕЙСТВО GRIMALDITEUTHIDAE

Род *Grimalditeuthis* Joubin, 1898. 1 вид.

+ *G. bonplandi* (Véran, 1837). Тропическая и субтропическая Атлантика (на юг до Ла-Платы) и северная субтропическая Пацифика (Гавайи, Калифорния); мезо- и батипелагиаль (R. Young, 1972a; наши данные).

СЕМЕЙСТВО PROMACHOTEUTHIDAE

Обзоры: Roper, Young, 1968; Okutani, 1983c.

Род *Promachoteuthis* Hoyle, 1885. 2 вида. Бати- и абиссопелагиаль.

P. megaptera Hoyle, 1885. Северо-западная Пацифика юго-восточнее Хонсю, абиссопелагиаль.

Promachoteuthis sp. Roper et Young, 1968. Не описанный вид. Нотальная зона юго-восточной Пацифики и южной Атлантики, батипелагиаль.

СЕМЕЙСТВО INCERTAE SEDIS

+ *Parateuthis tunicata* Thiele, 1921. Известны только личинки, добытые в абиссопелагиали Антарктики (наши данные). Вид не принадлежит ни к одному из известных семейств кальмаров.

СЕМЕЙСТВО CRANCHIIDAE

Обзоры: Несис, 1972a, 1974b; Imber, 1978; N. Voss, 1980; N. Voss, R. Voss, 1983.

ПОДСЕМЕЙСТВО CRANCHIINAE

Род *Cranchia* Leach, 1817. 1 вид.

+ *C. scabra* Leach, 1817. Тропическо-субтропический космополитический мезо-батипелагический вид: Атлантика приблизительно от 43° с.ш. до 35° ю.ш., включая Мексиканский залив и Карибское море, Индопацифика от 40–45° с.ш. до 40–45° ю.ш. на западе и 25° ю.ш. на востоке (нет в Средиземном и Аравийском морях) (R. Young, 1972a; Несис, 1973b, 1974b, 1975a и более поздние данные).

Род *Liocranchia* Pfeffer, 1884. 2–3 вида.

+ *L. reinhardti* (Steenstrup, 1856). Тропическо-субтропический космополитический мезо-батипелагический вид. В Атлантике на север до 50° с.ш.; Мексиканский залив, Карибское и Аравийское моря (в Средиземном море отсутствует или очень редок); в Тихом океане до 35° с.ш., южная граница проходит приблизительно по 30° ю.ш. (наши данные).

+ *L. valdiviae* Chun, 1906. Индопацифический тропический батипелагический вид, распространен между 35° с.ш. и ю.ш. (наши данные).

L. gardineri Robson, 1921. Западная часть Индийского океана. Сомнительный вид.

Род *Leachia* LeSueur, 1821. 2 подрода, 6–8 видов. Мезо- и батипелагиаль, молодь в эпи- и мезопелагиали. Система рода не разработана, видовой состав не уточнен. Распространение дано по нашим материалам.

Подрод *Leachia* s. str.

+ *L. (L.) sychura* LeSueur, 1821. Тропическая и южная субтропическая зоны Индо-Вестпацифики, на восток до 160° з.д., на юг до 35° ю.ш.

+ *L. (L.) ellipsoptera* Adams et Reeve, 1845. Тропическая и северная субтропическая зона Атлантики.

L. (L.) sp. *Nesis* A (= *M. eschscholtzi* Pfeffer, 1912, non Rathke). Предположительно южнопериферический вид, известен в юго-западной Атлантике и (?) у Новой Зеландии.

Подрод *Pyrgopsis* Rochebrune, 1884.

+ *L. (P.) atlantica* (Degner, 1925). Тропическая и субтропическая Атлантика, на север до 45° с.ш.

+ *L. (P.) pacifica* (Issel, 1908). Тропическо-субтропический космополитический вид, на север до 35–40° с.ш., на юг на востоке Тихого океана до 30–35° ю.ш. (наши данные).

+ *L. (P.) gynchophorus* (Rochebrune, 1884). Предположительно южнопериферический вид, распространен в южной части Индийского и юго-западной части Тихого океана от южной Африки до Новой Зеландии (наши данные).

+ *L. (P.)* sp. B *Nesis*. Тропическая Атлантика, Карибское море.

+ *L. (P.)* sp. C *Nesis*. Экваториальные и южноцентральные воды Индийского океана.

Род *Drechselia* Joubin, 1931. 1 вид.

D. danae Joubin, 1931. Тропическая восточная Пацифика, мезопелагиаль.

ПОДСЕМЕЙСТВО TAONINAE

Род *Helicocranchia* Massy, 1907. 3 вида. Эпи- и мезопелагиаль.

+ *H. pfefferi* Massy, 1907. Тропическо-субтропический космополитический вид; на север в Атлантике приблизительно до 50–55°, в Тихом океане до 35° с.ш., на юг приблизительно до 30–35° ю.ш., встречается в Карибском море. От эпи- до батипелагиали, преимущественно мезопелагиаль (наши данные).

H. papillata (Voss, 1960). Предположительно атлантический северо-центральный мезо-батипелагический вид.

+ *H. joubini* (Voss, 1962). Тропическая и субтропическая Атлантика (нет в Мексиканском заливе, Карибском и Средиземном морях), по нашим данным, также юго-западная часть Тихого океана в районе о-ва Норфолк. Мезо- и батипелагиаль.

Род *Liguriella* Issel, 1908 (= *Vossoteuthis* *Nesis*, 1974). 2–4 вида. Мезопелагиаль.

+ *L. rodophthalma* Issel, 1908. Южносубтропическо-нотальный вид, обнаружен на 28–46° ю.ш. в Атлантике, Тасмановом море и у Новой Зеландии (Несис, 1974b; Imber, 1978).

+ *L. pardus* (Berry, 1916). Найден у островов Кермадек и (с сомнением)

в Тасмановом и Новогвинейском морях. Возможно, к этому виду принадлежат личинки, пойманные в западной части Индийского океана, Филиппинском море и в Тихом океане у островов Волкано и Бонин (Несис, 1974в и новые данные).

+ *Liguriella* sp. Nesis. Северо-западная Африка в районе мысов Тимирис, Кап-Блан и Зеленый, над склоном (наши данные).

Род *Teuthowenia* Chun, 1906. 2 вида. Мезо- и батипелагиаль, молодь в эпипелагиали.

+ *T. megalops* (Prosch, 1849). Североатлантический низкобореально-субтропический вид. На север до юго-западной Гренландии, Датского пролива, Фареро-Исландского и Фареро-Шетландского порогов, на юг до Саргасова моря, Антильских, Канарских островов и до Островов Зеленого Мыса (приблизительно 18–20° с.ш.); в Карибском море (с сомнением) — стерильная зона выселения; отсутствует в Мексиканском заливе и Средиземном море (Несис, 1974в и более поздние данные).

+ *T. richardsoni* (Dell, 1959). Нотально-южносубтропический вид: южная Атлантика, южная часть Индийского и юго-западная — Тихого океана, Большой Австралийский залив, Тасманово море, приблизительно 30–45° ю.ш., циркумглобально (Несис, 1974б, в; Imber, 1978) возможно, приоритетное название для этого вида — *T. pellucida* (Chun, 1910).

Род *Taonius* Steenstrup, 1861. 1 вид.

+ *T. pravo* (LeSueur, 1821). Тропическо-субтропический, заходящий в бореальную зону, космополитический, предположительно мезопелагический вид (Несис, 1972а).

Род *Belonella* Lane, 1957. 3 вида. Батипелагиаль и батиаль, молодь в эпи- и мезопелагиали.

+ *B. belone* (Chun, 1906). Тропическо-северосубтропический космополитический вид, в Атлантике на север приблизительно до 45° с.ш., в западной Пацифике до 35° с.ш., на юге не встречен за пределами тропической зоны; на восток приблизительно до 130° з.д. (Несис, 1972а и более поздние данные).

+ *B. borealis* Nesis, 1972. Тихоокеанский бореальный вид: от Берингийского склона и зал. Аляска до Охотского моря, восточного Хонсю и южной Калифорнии; в Охотском море опускается и в абиссаль (Несис, 1972а; Несис, Шевцов, 1977б).

+ *Belonella* sp. Nesis. Нотально-антарктический циркумглобальный вид, найден в море Скотия, у островов Антиподов и западнее Чили приблизительно на 40° ю.ш., возможно также в Индийском секторе Антарктики (Несис, 1974б и более поздние данные).

Род *Galiteuthis* Joubin, 1898. 5 видов. Батипелагиаль и батиаль, молодь в эпи- и мезопелагиали.

+ *G. pacifica* (Robson, 1948). Индотихоокеанский тропический вид: от южной части Аравийского моря, Гаваев и южной Калифорнии до Новой Каледонии и северного Чили (наши данные).

+ *G. agmata* Joubin, 1898. Тропическая и северная субтропическая Атлантика, на север до Фареро-Шетландского порога, Средиземное море; в южном полушарии, по-видимому, не выходит за пределы тропиков (наши данные).

+ *G. phyllura* Berry, 1911. Тихоокеанский бореальный вид: от южной час-

ти Берингова моря и залива Аляска до Охотского моря, северо-восточного Хонсю и Калифорнийского полуострова (Несис, 1973а).

+ *G. suhmi* (Hoyle, 1885). Южносубтропическо-нотальный циркумглобальный вид, распространен преимущественно между 20–30 и 45° ю.ш. (Несис, 1974б и более поздние данные).

+ *G. glacialis* (Chun, 1906). Антарктический циркумполярный вид, как правило, обитает южнее антарктической конвергенции и лишь иногда заходит на север до 45° ю.ш. (Несис, 1974б; Филиппова, Юхов, 1979; McSweeney, 1978).

Род *Mesonychoteuthis* Robson, 1925. 1 вид.

+ *M. hamiltoni* Robson, 1925. Антарктический циркумполярный батипелагический вид; молодь встречается и в нотальной зоне, местами до южной субтропической конвергенции (40° ю.ш.) (McSweeney, 1970; Несис, 1974б; Клунов, Юхов, 1975; Филиппова, Юхов, 1979).

Род *Megalocranchia* Pfeffer, 1912. 2–3 вида. Мезо- и батипелагиаль.

+ *M. abyssicola* (Goodrich, 1896). Индопацифический тропическо-субтропический (в Тихом океане экваториально-западноцентральный) вид, на западе Тихого океана распространен приблизительно от 35° с.ш. до 35–40° ю.ш., встречается в Аравийском море (Несис, 1973б, 1974в и более поздние данные).

+ *M. oceanica* (Voss, 1960). Атлантический тропическо-субтропический (преимущественно бицентральный) вид, встречается в Карибском море; на север приблизительно до 40° с.ш., на юг до 30° ю.ш. (Несис, 1974в и более поздние данные).

+ *Megalocranchia* sp. Тихий океан северо-восточнее Хонсю и в Куро-сио. Систематическое положение вида неясно.

Род *Egea* Joubin, 1933. 1 вид.

+ *E. inermis* Joubin, 1933. Тропическо-субтропический атлантико-индопацифический мезо-батипелагический вид, на север до 35–42° с.ш., на восток до Меланезии; встречается в Карибском море (N. Voss, 1974; наши данные).

Род *Sandalops* Chun, 1906. 1 вид.

+ *S. melancholicus* Chun, 1906. Тропическо-субтропический атлантико-индопацифический (в Атлантике преимущественно бицентральный) мезо-батипелагический вид; распространен приблизительно от 40° с.ш. до 37° ю.ш., встречается в Карибском море (Несис, 1974в; Imber, 1978).

Род *Bathothauma* Chun, 1906. 1 вид.

+ *B. lyromma* Chun, 1906. Тропическо-субтропический, заходящий в нотальную зону (на юго-востоке Тихого океана), космополитический мезо-батипелагический вид; Мексиканский залив, Карибское море; от 35–45° с.ш. до 35–40° ю.ш. (Несис, 1973б, 1974б, 1975а; Aldred, 1974; Imber, 1978).

ОТ Р Я Д VAMPYROMORPHA

Обзоры: Pickford, 1946, 1949, 1959.

С Е М Е Й С Т В О VAMPYROTEUTHIDAE

Род *Vampyroteuthis* Chun, 1903. 1 вид.

+ *V. infernalis* Chun, 1903. Тропическо-субтропический космополити-

ческий батипелагический (до абиссопелагиали) вид: на север в северо-восточной Атлантике и Пацифике до 45–50° с.ш., на юг до 35–45° ю.ш.; отсутствует в Аравийском море (Несис, 1973а, б и более поздние данные).

ОТ Р Я Д О С Т О Р О Д А

ПОДОТ Р Я Д C I R R A T A

Обзор: Robson, 1932.

С Е М Е Й С Т В О C I R R O T E U T H I D A E

Род *Froekenia* Hoyle, 1904. 2 вида.

F. clara Hoyle, 1904. Панамский зал. Тихого океана, батияль (1000 м).

+ *Froekenia* sp. Nesis. Подводные горы западной части Индийского океана, батияль (500–800 м).

Род *Stauroteuthis* Verrill, 1879. 1 вид.

S. syrtensis Verrill, 1879. Северо-западная Атлантика у Новой Шотландии, Бискайский зал. (Aldred et al., 1983). По подводным фотографиям предположительно также хребет Рейкьянес, нижняя батияль (Несис, Сагалевич, 1983).

Род *Grimpoteuthis* Robson, 1932. 11–13 видов. Средняя и нижняя батияль и абиссаль, в высоких широтах также верхняя батияль.

G. megaptera (Verrill, 1885). Тропическая и северная субтропическая Атлантика, абиссаль.

+ *G. pacifica* (Hoyle, 1885). Коралловое море, по нашим данным, также Южный океан южнее Тасмании близ 50° ю.ш.; абиссаль.

G. wuelkeri (Grimpe, 1920). Субтропическая северо-восточная Атлантика; абиссаль.

+ *G. meangensis* (Hoyle, 1885). Тропическая Индо-Вестпацифика, на восток до островов Кермадек; отмечен с сомнением у Кубы; батияль.

+ *G. umbellata* (Fischer, 1883). Тропическая и северная субтропическая Атлантика, от Новой Шотландии до Карибского моря и от Бискайского залива до северо-западной Африки; по подводным фотографиям также хребет Рейкьянес (Несис, Сагалевич, 1983); нижняя батияль и абиссаль. Возможно, к этому виду относятся также осьминоги, добытые в тропической западной Атлантике на глубинах 5600–7280 м.

G. glacialis (Robson, 1930). Антарктический полуостров; верхняя батияль.

G. mawsoni (Berry, 1917). Антарктика (Земля Адели); верхняя батияль.

+ *G. albatrossi* (Sasaki, 1920). Тихоокеанский бореальный вид: от южной части Берингова до Охотского моря и южной Калифорнии; батияль и абиссаль (Несис, 1973а; Несис, Шевцов, 1977б). Родовая принадлежность нуждается в уточнении, возможно, *Opisthoteuthis*.

G. grimaldii (Joubin, 1903) [= ? *G. caudani* (Joubin, 1896)]. Северная Атлантика – Азорские острова, Бискайский залив; нижняя батияль. Близкий, но, вероятно, самостоятельный вид отмечен в северной части Индийского океана – Аравийское, Андаманское моря, южная Индия; верхняя батияль.

G. plena (Verrill, 1885). Северо-западная Атлантика в районе Чесапикского залива; подножье материкового склона.

+ *G. hippocrepium* (Hoyle, 1904). Тропическая восточная Пацифика; абиссаль (наши данные).

G. bruni Voss, 1982. У Антофагасты, Чили; верхняя батияль. Возможно, молодь какого-то вида *Grimpoteuthis*.

Не определенные до вида *Grimpoteuthis* найдены также у южной Африки, в Субантарктике и Антарктике и в тропической восточной Пацифике.

Род *Chaunoteuthis* Grimpe, 1916. 2 вида.

Ch. ebersbachi Grimpe, 1916. Бореальная северо-западная Атлантика; нижняя батияль.

Ch. gilchristi (Robson, 1924). Южная Африка; абиссаль.

Род *Cirrotheuthis* Eschricht, 1838. 3 вида и еще 3 неясного систематического положения, вероятно заслуживающие выделения в особый род.

+ *C. muelleri* Eschricht, 1838. Центральный Полярный бассейн, Скандская впадина, Баффиново море; батияль и абиссаль, иногда в толще воды в мезо- и батипелагиали и (?) у поверхности.

+ *Cirrotheuthis* sp. A Nesis (= *Cirrotheuthis* sp. Roper et Brundage, 1972). Северная Атлантика от Канарских островов, мыса Кап-Блан и Дакара до Виргинских о-вов и Карибского моря; абиссаль, в Канарском апвеллинге также нижняя батияль (Roper, Brundage, 1972; Головань, Несис, 1975).

+ *Cirrotheuthis* sp. B Nesis. Плато натуралиста у юго-западной Австралии; верхняя абиссаль.

"C." *massyae* (Grimpe, 1920). У юго-западной Ирландии; нижняя батияль.

"C." *hoylei* Robson, 1932. Восточная Пацифика западнее центрального Чили; абиссаль.

+ "C." *magna* Hayle, 1885. Южный океан между островами Принс-Эдуард и Крозе, по нашим данным, также северо-восточнее о-ва Буве; нижняя батияль и абиссаль.

Род *Cirrothauma* Chun, 1911. 1–2 вида.

+ *C. murrayi* Chun, 1911. Тропическая и северная субтропическая Атлантика и желоб Кайман в Карибском море, 18–50° с.ш.; нижняя батияль и абиссопелагиаль, 1500–4500 м (Несис, 1975а; Aldred et al., 1978, 1983).

Cirrothauma sp. Море Скотия и юго-восточная Пацифика у южного Чили; абиссопелагиаль (Roper, Brundage, 1972).

С Е М Е Й С Т В О O P I S T H O T E U T H I D A E

Род *Opisthoteuthis* Verrill, 1883. 8–11 видов. Батияль.

+ *O. agassizi* Verrill, 1883. Атлантика от Джорджес-банки до Карибского моря и от Фарерской банки до Намибии, включая западную часть Средиземного моря; батияль.

+ *O. californiana* Berry, 1949. Тихоокеанский бореальный вид: от Берингского склона до центрального Хонсю и Калифорнии; Охотское море; нижняя сублитораль и верхняя батияль (обычно глубже 300 м) (Несис, 1973а).

O. depressa Ijima et Ikeda, 1895. Тихоокеанское побережье центрального и южного Хонсю, верхняя батияль, иногда нижняя сублитораль.

O. japonica Taki, 1962. Тихоокеанское побережье южного Хонсю; нижняя сублитораль.

O. extensa Thiele, 1915. У южного берега Суматры, верхняя батияль.
+ *O. pluto* Berry, 1918. Большой Австралийский залив, верхняя батияль.
O. persephone Berry, 1918. Большой Австралийский залив и Бассов пролив, верхняя батияль.
O. medusoides Thiele, 1915. У восточной Африки, верхняя батияль. Систематическое положение сомнительно.

Не идентифицированные, вероятно, новые виды *Opisthoteuthis* обнаружены в абиссали у Перу и в батияли Калифорнийского залива, Охотского моря и у о-ва Кергелен (наши данные; Lu, Mangold, 1979; Hochberg, 1980).

ПОДОТРЯД INCIRRATA

НАДСЕМЕЙСТВО VOLUTAENOIDEA (STENOGLOSSA)

СЕМЕЙСТВО VOLUTAENIDAE

Обзор: Thore, 1949.

Род *Japetella* Hoyle, 1885. 1–2 вида.

+ *J. diaphana* Hoyle, 1885 [включая *J. heathi* (Berry, 1911)]. Тропическо-субтропический, заходящий в бореальную зону, космополитический батипелагический (молодь также в нижней эпи- и мезопелагиали) вид; в Атлантике на север до 50° с.ш., включая Мексиканский залив и Карибское море, в Тихом океане на север до Охотского моря, южных Курильских, Алеутских островов и залива Аляска, южная граница приблизительно 30–35° ю.ш.; встречается в Аравийском море (Несис, 1973а, б и более поздние данные).

Japetella sp. Young, 1972. Калифорнийское течение. Статус не выяснен.

Род *Eledonella* Verrill, 1884. 1 вид.

+ *E. rugmaea* Verrill, 1884. Тропическо-субтропический космополитический батипелагический (молодь также в нижней эпи- и мезопелагиали) вид; распространен в основном между 35–40° с.ш. и ю.ш., включая Мексиканский залив и Карибское море (Thore, 1949; наши данные).

Род *Bolitaena* Steenstrup, 1859. 1 вид.

+ *B. microcotyla* Steenstrup in Hoyle, 1886. Тропический космополитический мезо-батипелагический вид, в Атлантике на север до 35° с.ш., в Индийском океане на юг до 45° ю.ш. (?) (Thore, 1949; наши данные).

Род *Dorsopsis* Thore, 1949. 1 вид.

D. tangingi Thore, 1949. Пойман у Дакара в батипелагиали.

СЕМЕЙСТВО AMPHITRETIDAE

Род *Amphitretus* Hoyle, 1885. 1 вид, 2 подвида.

+ *A. pelagicus* Hoyle, 1885. Мезо-батипелагический вид, молодь встречается и в эпипелагиали. + *A. p. pelagicus* — индопацифический тропический подвид, на западе Тихого океана приблизительно от 40° с.ш. до 30° ю.ш., на востоке только в экваториальных водах. + *A. p. thielei* Robson, 1930 — атлантический южносубтропическо-нотальный подвид, от 10 до 35–45° ю.ш. (Несис, 1973б, 1974б).

СЕМЕЙСТВО IDIOCTOPODIDAE

Род *Idiotopeus* Taki, 1962. 1 вид.

I. gracilipes Taki, 1962. Тихоокеанское побережье южной Японии, верхняя батияль.

НАДСЕМЕЙСТВО OCTOPODOIDEA (HETEROGLOSSA)

СЕМЕЙСТВО OCTOPODIDAE

Обзор: Robson, 1929, 1932.

ПОДСЕМЕЙСТВО ELEDONINAE

Род *Eledone* Leach, 1817. 6 видов. Атлантический океан, Норвежское, Северное и Средиземное моря, от северной Бразилии до центральной Аргентины и от Лофотенских островов до южной Африки, с сомнением в Красном море; сублитораль и верхняя батияль.

Род *Tetracheledone* Voss, 1955. 1 вид в тропической западной Атлантике (на север до северной Каролины), Мексиканском заливе и Карибском море; верхняя батияль.

Род *Veludona* Chun, 1915. 1 вид у восточной Африки (Кения, Наталь); верхняя батияль.

Род *Vosseledone* Palacio, 1978. 1 вид в юго-западной Атлантике от южной Бразилии до северной Аргентины; верхняя батияль.

Род *Pareledone* Robson, 1932. 7–8 видов, из них 6–7 в Антарктике (ширкмпольно), в том числе 2 проникают на север вдоль дуги Скоттия и Патагонского шельфа до района Рио-де-Жанейро; 1 вид у южной Африки; сублитораль и верхняя батияль.

Род *Megaleledone* Taki, 1961. 1 вид в Антарктике; сублитораль и батияль.

ПОДСЕМЕЙСТВО OCTOPODINAE

Род *Octopus* Lamarck, 1798. Около 90 видов. Всесветно, кроме Арктики, Антарктики и высокобореальной Атлантики; сублитораль и верхняя батияль. Личинки некоторых видов могут долгое время странствовать в открытом океане (эпи- и мезопелагиаль) (Несис, Никитина, 1981).

Род *Cistopus* Gray, 1849. 1 вид в Индомалайской подобласти Индо-Вестпацифики от западной Индии до южной Китая и Индонезии; возможно также у восточной Африки; верхняя сублитораль.

Род *Naralochlaena* Robson, 1929. 2 вида в Индо-Вестпацифике и прилежащих водах от южного Хонсю до Тасмании и от Аденского залива до Меланезии; верхняя сублитораль.

Род *Euaechtopus* Voss, 1971. 2 вида по обе стороны Панамского перешейка: Панамский залив, юг Карибского моря, Гвиана; верхняя сублитораль.

Род *Macrochlaena* Robson, 1929. 1 вид у южной Индии; верхняя сублитораль.

Род *Scaevurgus* Troschel, 1857. Один тропическо-субтропический атлантико-индоевстпацифический вид, обитает в том числе в Мексиканском заливе, Карибском и Средиземном морях, в Тихом океане на восток до хребта

Наска; нижняя сублитораль и верхняя батияль. Характерный вид подводных гор.

Род *Pteroctopus* Fischer, 1882. 1–2 вида. Атлантика от южной Флориды до Уругвая, включая Мексиканский залив и Карибское море, и от Средиземного моря до Габона. Сомнительный вид у юго-западной Камчатки. Нижняя сублитораль и верхняя батияль.

Род *Sasakinella* Taki, 1964. 1 вид у тихоокеанского побережья южной Японии.

Род *Danoctopus* Joubin, 1933. 2–3 вида в тропической западной Атлантике (Флорида, Багамы, Карибское море) и Индо-Востпаоцифике (от Персидского и Аденского заливов до южной Японии и Гаваев); верхняя батияль, иногда в нижней сублиторали (наши данные).

ПОДСЕМЕЙСТВО BATHYPOLYPODINAE

Род *Teretoctopus* Robson, 1929. 2 вида.

T. indicus Robson, 1929. Аравийское море, батияль.

T. alcocki Robson, 1932. Аравийское море, Бенгальский залив, Андамское море; батияль.

Род *Grimpella* Robson, 1928. 1 вид.

G. thaumastocheir Robson, 1928. Южная Австралия.

Род *Benthoctopus* Grimpe, 1921. 15–23 вида. Батияль (в тропиках преимущественно нижняя, в высоких широтах поднимаются и в сублитораль) и зона подножия склона. Система рода не разработана, видовой состав определен лишь для умеренных широт северного полушария и Арктики.

+ *B. sibiricus* Ljunping, 1930. Восточная Арктика – моря Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское, (?) Бофорга; средняя и нижняя сублитораль – самый мелководный и холодноводный вид рода (Кондаков и др., 1981).

B. piscatorum Verrill, 1879. Северная Атлантика и Приатлантическая Арктика – от Западного Шпицбергена, Датского пролива и Ньюфаундленда до залива Делавэр и юго-западной Ирландии; от нижней сублиторали до подножия склона, на юге, как правило, не выше нижней батияли.

+ *B. ergasticus* (P. et H. Fischer, 1892). Северо-восточная Атлантика от юго-западной Ирландии до Сенегала (отсутствует в Средиземном море); батияль.

+ *B. profundorum* Robson, 1932. Тихоокеанский бореальный вид: от Берингова моря до о-ва Кюсю, Охотского моря и зал. Аляска, вероятно и южнее – до Калифорнии; батияль и, по нашим данным (Несис, Шевцов, 1977б), абиссаль. Вероятно, смесь нескольких (не менее трех) самостоятельных видов.

+ *B. hokkaidensis* (Berry, 1921). Тихоокеанский бореальный вид: от мыса Наварин (Берингово море) до Охотского моря, южного Хонсю и Орегона; верхняя батияль.

Benthoctopus sp. Бухта Провидения, Чукотка. Не идентифицированный, возможно, самостоятельный вид (Кондаков и др., 1981).

B. fuscus Taki, 1964. Восточное побережье Хонсю; батияль.

B. violescens Taki, 1964. Восточное побережье Хонсю.

B. abruptus (Sasaki, 1920). Южное побережье Хонсю; нижняя батияль.

B. januarii (Hoyle, 1885). Тропическая западная Атлантика от Мексикан-

ского залива и Карибского моря до юго-восточной Бразилии; верхняя батияль.

B. oregonae Toll, 1981. Южная часть Карибского моря; батияль.

+ *B. sp. aff. januarii* Nesis, 1973. Тропическая восточная Пацифика от о-ва Кокос до северного Перу, батияль. Вероятно, самостоятельный вид. Несколько (возможно 4–6) видов, также близких к *B. januarii*, обнаружено в батияли у Намибии, в Андамском море, Индонезийских морях, в нижней сублиторали и верхней батияли у Фолклендских (Мальвинских) островов, на банке Бердвуд и в прилежащих водах.

B. eurêka (Robson, 1929). Юго-Западная Атлантика от северной Аргентины до Фолклендских (Мальвинских) островов, сублитораль.

B. magellanicus Robson, 1930. Патагонский шельф, Фолклендские (Мальвинские) острова, Огненная Земля; нижняя сублитораль.

B. levis (Hoyle, 1885). О-в Херд, нижняя сублитораль и верхняя батияль.

+ *B. thielei* Robson, 1932. Кергеленское плато, нижняя сублитораль и – реже – верхняя батияль. Возможно, синоним предыдущего вида.

B. berryi Robson, 1924. Юго-западнее Кейптауна, подножие склона.

B. lothei (Chun, 1913). Канарские острова, нижняя батияль. Сомнительный вид, вероятно, синоним *B. ergasticus*.

B. pseudonymus Grimpe, 1922. Азорские острова, нижняя батияль. Сомнительный вид.

Род *Bathypolypus* Grimpe, 1921. 4–5 видов в нижней сублиторали и батияли.

+ *B. salebrosus* (Sasaki, 1920). Тихоокеанский приазиатский бореальный вид: Берингово, Охотское моря, тихоокеанское побережье Курильских островов, Хоккайдо и северо-восточного Хонсю; батияль.

+ *B. arcticus* (Prosch, 1849). Северная Атлантика и Приатлантическая Арктика: в Арктике на запад до залива Франклина, на восток до пролива Вилькицкого (возможно, циркумполярно), в Атлантике на юг до Флоридского пролива, юго-западной Испании и Каттегата; отсутствует в Белом и Печорском морях. Сублитораль (преимущественно нижняя и только на севере ареала) и батияль. 2 формы неясного систематического положения: *B. arcticus* f. *arcticus* – преимущественно арктические районы, *B. arcticus* f. *proschii* Muus, 1962 – преимущественно бореальные районы (Кондаков и др., 1981).

B. sponsalis (P. et H. Fischer, 1892): Северо-восточная Атлантика, от Бискайского залива до мыса Зеленый, и западная часть Средиземного моря; батияль (преимущественно нижняя).

+ *B. valdiviae* (Chun et Thiele, 1915). Юго-западная, южная и юго-восточная Африка, банка Агульяс; батияль.

Род *Graneledone* Joubin, 1918. 5–7 видов. Нижняя батияль и абиссаль.

G. macrotyla Voss, 1976. Море Скотия, абиссаль. Похожие осьминоги сфотографированы в абиссали моря Скотия и западнее о-ва Маккуори (Heezen, Hollister, 1971).

G. verrucosa (Verrill, 1881). Северо-западная Атлантика, от района южнее Исландии до мыса Хаттерас, нижняя батияль и подножие склона.

G. antarctica Voss, 1976. Море Росса, абиссаль. + Близкая форма (самостоятельный вид?) обнаружена в верхней батияли у островов Кергелен и Херд.

G. challengeri (Berry, 1916). У островов Кермадек, нижняя батияль.
+ *G. boreopacifica* Nesis, 1982. Охотское море и Тихий океан у северо-восточного Хонсю, возможно, также у Орегона и Калифорнии. Нижняя батияль.

Graneledone sp. Тропическая восточная Пацифика и Галапагосский рифт; нижняя батияль и рифтовые разломы.

Род *Thaumeledone* Robson, 1930. 2 вида.

T. brevis (Hoyle, 1885). Юго-западная Атлантика у Монтевидео, нижняя батияль.

T. guenteri Robson, 1930. У Южной Георгии, верхняя батияль.

Род *Bentheledone* Robson, 1932. 2 вида.

B. rotunda (Hoyle, 1885). Австрало-Антарктическая котловина, абиссаль.

B. albida (Berry, 1917). Антарктика, севернее Земли Уилкса, абиссаль.

СЕМЕЙСТВО VITRELEDONELLIDAE

Род *Vitreledonella* Joubin, 1918. 1 вид.

+ *V. richardi* Joubin, 1918. Тропическо-субтропический космополитический батипелагический (молодь в эпи- и мезопелагиали) вид; на север в Атлантике приблизительно до 50° с.ш., на юг в юго-западной части Тихого океана приблизительно до 35° ю.ш.; в северной и восточной Пацифике и южной Атлантике за пределами тропиков не найден (Thorge, 1949; Несис, 1973б).

НАДСЕМЕЙСТВО ARGONAUTOIDEA

СЕМЕЙСТВО ALLOPOSIDAE

Род *Alloposus* Verrill, 1880. 1 вид.

+ *A. mollis* Verrill, 1880. Тропическо-субтропическо-бореально-нотальный космополитический вид: в Атлантике от 55–60° с.ш., до 45–50° ю.ш. (включая Мексиканский залив и Карибское море), в Тихом океане предположительно до южной части Берингова моря и залива Аляска; мезопелагиаль над склоном и батияль, молодь в эпи- и мезопелагиали (наши данные).

СЕМЕЙСТВО ОСУТНОИДАЕ

Род *Ocythoe* Rafinesque, 1814. 1 вид.

+ *O. tuberculata* Rafinesque, 1814. Бицентральный космополитический эпипелагический вид, встречается в Средиземном и Японском морях; на севере достигает приблизительно 40–45° с.ш., на юге 45–50° ю.ш. (Roper, Sweeney, 1976; наши данные).

СЕМЕЙСТВО TREMOCTOPODIDAE

Обзор: Thomas, 1977.

Род *Tremoctopus* delle Chiaje, 1830. 2 вида, 2 подвида.

+ *T. violaceus* delle Chiaje, 1830. Тропическо-субтропический космополитический эпипелагический вид. + *T. v. violaceus* — Атлантический океан, Мексиканский залив, Карибское и Средиземное моря приблизительно от 45° с.ш. до 35° ю.ш. + *T. v. gracilis* (Souleyet, 1852). Индопацифика, приблизительно от 45° с.ш. до 30–40° ю.ш. (Несис, 1973б, Thomas, 1977).

T. gelatus Thomas, 1977. Предположительно бицентральный, возможно, мезо- или батипелагический вид, известен у южной Флориды, южнее Мадагаскара, севернее и северо-восточнее Гаваев (Thomas, 1977).

СЕМЕЙСТВО ARGONAUTIDAE

Род *Argonauta* Linné, 1758. 4–7 видов. Эпипелагиаль.

+ *A. argo* Linné, 1758. Тропическо-субтропический космополитический вид, приблизительно до 35–43° с.ш. и ю.ш., Мексиканский залив, Карибское и Средиземное моря. Преимущественно дальненеритический (или нерито-океанический) вид.

A. nodosa Solander, 1786. Тропическая и южносубтропическая Индо-Вестпацифика от Красного моря и южной Японии до южной Африки, Тасмании и Новой Зеландии, на восток до Полинезии, с сомнением у Чили. Преимущественно дальне-неритический (или нерито-океанический) вид.

+ *A. hians* Solander, 1786. Тропический космополитический океанический вид, приблизительно до 40° с.ш. и ю.ш., не заходит в Средиземное море (Несис, 1973б, 1977 г).

+ *A. boettgeri* Maltzan, 1881. Тропический индо-вестпацифический океанический вид, от западной части Индийского океана до Гаваев и от южной Японии до Новой Зеландии (Несис, 1977 г.). Возможно, распространен и в восточной Пацифике.

A. cognata Conrad, 1854. Восточная Пацифика, от Калифорнийского залива до Перу.

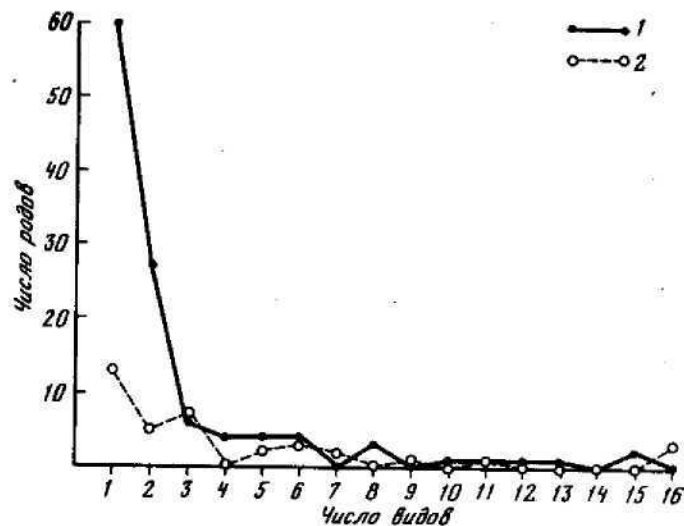
A. pouryi Lorois, 1852. Восточная Пацифика, от Калифорнийского залива до Перу, на запад до Маркизских островов, (?) южная Япония.

A. pacifica Dall, 1869. Восточная тропическая Пацифика. Три последних вида сомнительны.

Класс головоногих моллюсков насчитывает в современной фауне 2 подкласса, 5 отрядов, 6 подотрядов, 44 семейства, около 150 родов и 600–650 видов. В группу океанических головоногих входят представители 1 подкласса, 4 отрядов, 5 подотрядов и 38 семейств, причем только 2 семейства включают и океанические, и неритические виды. Группа океанических головоногих насчитывает около 115 родов и 290–345 видов, иными словами, в нее входят 86% семейств, 75% родов и 49% видов современных головоногих.

Распределение родов по числу входящих в них видов описывается типичной J-образной кривой (рис. 1), характерной для всех крупных таксонов животных (Гептнер, 1965) и описываемой кривой Ципфа (Кафанов, Суханов, 1981). Если брать лишь достоверные роды и только нижние значения числа видов, получим следующие ряды:

Число видов	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Число родов с данным числом видов:									
Океанические	60	27	6	4	4	4	0	3	0
Неритические	13	5	7	0	2	3	2	0	1
Всего	73	32	13	4	6	7	2	3	1



Р и с. 1. Распределение числа родов океанических (1) и неритических (2) головоногих моллюсков по числу видов

Число видов	10	11	12	13	14	15	более 15	Всего родов	Всего видов
Число родов с данным числом видов:									
Океанические	1	1	1	1	0	2	0	114	292
Неритические	0	0	1	0	0	0	3	37	306
Всего	1	1	2	1	0	2	3	151	598

В среднем на один род головоногих моллюсков приходится 4,0 вида, на одно семейство — 3,4 рода и около 14 видов. Три самых крупных рода — *Octopus* (около 90 видов), *Sepia* (85–100) и *Loligo* (26–32) заключают треть (считая по нижнему значению) всех видов класса, с другой стороны, почти половина (48%) родов — монотипические. Распределение родов по числу видов существенно различается у океанических и неритических головоногих потому, что все три наиболее крупных рода — неритические. Вследствие этого у неритических головоногих на один род приходится 8,3 вида, а у океанических — только 2,6 вида. Если исключить эти три рода из рассмотрения, среднее число видов на род у неритических головоногих составит 3,1. Любопытно, что из 7 родов, имеющих по 10–15 видов, 6 — океанические (*Gonatus*, *Grimpoteuthis*, *Mastigoteuthis*, *Histioteuthis*, *Abralia*, *Benthoctopus*) и лишь один (*Sepiola*) неритический. Тем не менее доля моно- и олиготипических (включающих 1–2 вида) родов среди океанических головоногих выше, чем среди неритических: соответственно 76,3 и 48,6%. Такие роды включают 39,0% всех океанических видов и 7,5% неритических.

Огромный род *Octopus* явно гетерогенен (Robson, 1929), однако попытки раздробить его до сих пор не приносили успеха (см. синонимнику рода:

Несис, 1982а, с. 292). С другой стороны, состав родов *Sepia* и *Loligo* установлен достаточно хорошо (Несис, 1980а, 1982 а; Adam, 1964, 1979; Adam, Rees, 1966; Cohen, 1976; Natsukari, 1983) и ясно, что в них можно выделить лишь подроды, да и то недостаточно четко очерченные. Очевидно, столь крупные роды — реальность, а не артефакт, обусловленный тем, что никто из систематиков не взялся за тяжкий труд ревизии этих "catch-all" (всеохватных) родов. Следовательно, величину среднего числа видов на род у современных головоногих моллюсков, равную 4,0–4,3, надо считать реальной. Эта величина значимо отличается от среднего числа видов на род у ракообразных — около 3 (Численко, 1982).

4. ЗООГЕОГРАФИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

а. ПРИНЦИПЫ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ

Задачи зоогеографии — выявить закономерности географического распространения видов, их комплексов и целых сообществ, разобраться в происхождении и истории формирования фаун. Закономерности географического распространения видов, комплексов и сообществ могут быть выяснены путем зоогеографического районирования.

Существуют три основных принципа зоогеографического районирования морских водоемов: фаунистический, зонально-географический (широтнo-зональный) и типологический (Андрияшев, 1955; Гурьянова, 1957; Зенкевич, 1947, 1951; Семенов, 1982). При фаунистическом районировании выявляют набор географических группировок (элементов, комплексов) животных на исследуемой акватории и устанавливают границы их распространения. Зонально-географический принцип районирования требует, кроме того, определить место анализируемых группировок в системе широтных зон океана. Типологический принцип (Броцкая, Зенкевич, 1939; Зенкевич, 1947) в настоящей работе не рассматривается.

И фаунистический и зонально-географический принципы районирования могут базироваться на одном из двух разных, равноправных и не сводимых друг к другу методов районирования: видовом и биоценоотическом, или ландшафтно-биоценологическом (Старобогатов, 1970). Первый метод основан на учете только присутствия или отсутствия данного вида на исследуемом участке. Все виды, вне зависимости от их обилия или редкости, имеют одинаковый "вес". Второй метод основан на анализе распространения сообществ, выделяемых по количественным показателям — биомассе, численности, частоте встречаемости или их комбинациям в форме каких-либо индексов. Естественно, редкие и малочисленные виды при этом во внимание не принимаются.

Основа любого фаунистического и зонально-географического районирования — ареал. При районировании на основе видового метода — это ареал вида. Однако область стерильного выселения не должна включаться в ареал (Беклемишев, 1969), а чтобы отдифференцировать основу ареала от областей выселения, часто необходимо учитывать количественные данные. При районировании на основе биоценоотического метода используется зоогеографическая характеристика сообществ, но ее можно вывести только из анали-

за зоогеографической принадлежности лидирующих видов (или одного вида в "островерхих" биоценозах). К тому же, при выделении и характеристике биоценозов, как правило, не ограничиваются только учетом соотношения биомасс видов в днучерпательных пробах, а рассматривают общий состав фауны по количественным и качественным пробам (Ursin, 1960; Несис, 1965а). Таким образом, в практической работе зоогеографа разница обоих методов в какой-то степени нивелируется. Однако эта нивелировка ограничена вкладом многочисленных подчиненных видов с малой биомассой. Если зоогеографическая характеристика этих видов в общем та же, что у видов-доминантов, оба метода дают сходный результат районирования, если иная – различный. Различия между единицами зоогеографического членения, выделенными при использовании видового и биоценологического методов районирования (и между границами этих единиц), наиболее резки на шельфах умеренных широт и уменьшаются при движении к полюсам и к экватору, а также от литорали и верхней сублиторали – к батии, что связано с возрастанием в этом направлении стабильности условий существования. Чем стабильнее условия существования, тем большую роль играют в сообществах специализированные стенобионтные виды, приспособленные к данному зоогеографическому региону и именно ему свойственные. Напротив, в нестабильных условиях преимущество получают эврибионтные виды, способные обитать в широком диапазоне условий, следовательно, не ограниченные одним регионом. Поэтому, в частности, в центральных участках зоогеографических регионов оба метода также дают совпадающие или близкие результаты, а на границах областей господствующее положение в биоценозах занимают виды, способные обитать в обеих соседствующих областях, а потому не характерные ни для одной из них, и там оба метода дают существенно разные результаты. Например, в центральных районах Баренцева моря преобладают арктическо-бореальные виды и соответствующие сообщества. Немногочисленные бореальные и арктические виды, проникающие туда с теплыми и холодными водными массами, имеют низкую биомассу и потому "не делают погоды" в определении зоогеографической принадлежности сообществ, но именно они – как виды-индикаторы – четко определяют положение границы распространения бореальной и арктической фауны (Несис, 1960). В дальневосточных морях СССР в нижней сублиторали – в зоне распространения холодного подповерхностного промежуточного слоя (слой остаточного зимнего охлаждения) – на обширных пространствах от Берингова до Японского морей развиваются арктические или арктическо-бореальные сообщества *Ciliatocardium ciliatum*, *Nuculana pernula*, *Heliometra glacialis*, *Ophiura sarsi* и другие, хотя по числу видов там преобладают тихоокеанские бореальные виды (Дерюгин, 1939; Ушаков, 1953; Зенкевич, 1963; Кузнецов, 1963).

Основная единица районирования по фаунистического принципу – провинция, более дробная – округ. Провинции объединяются в более крупные образования (подобласти, области) по сходству видового и родового состава и общности истории развития фауны. Основная единица районирования по зонально-географическому принципу – зона, более дробная – подзона. Провинции объединяются в зоны (подзоны) по сходству эколого-физиологических процессов в биоценозах. Ареал вида – основа и того и другого районирования – определяется эколого-физиологическими особенностями

вида, которые обуславливают потенциальные возможности его расселения и пределы обитания, и историей формирования вида, которая определяет, в какой мере эти возможности могли реализоваться.

Для целей зоогеографического анализа необходима типизация ареалов. Это необходимо прежде всего потому, что реальный ареал – это "кружево", и для его точного изображения необходимо бесконечно большое количество станций. Типизация заключается в замене реального "кружевного" ареала идеализированным сплошным (квазинепрерывным) и в заполнении пробелов в наших знаниях об ареале данного вида сведениями о распространении локально лучше изученных видов с максимально сходным распространением. На шельфе, где преобладают виды с линейными ареалами, для типизации можно использовать метод определения мест сгущения границ ареалов, полагая распространение вида между граничными точками сплошным (Hall, 1964; Valentine, 1966; Семенов, 1972, 1978; Hayden, Dolan, 1976). В итоге такого анализа мы получаем участки, внутри которых не проходит ни одна существенная (с точки зрения исследователя) зоогеографическая граница. Это – элементарные единицы районирования, коареалы, или синтопические элементы фауны (Семенов, 1982), или элементарные выделы (Кафанов и др., 1980). Затем эти участки объединяются в провинции и составляется схема районирования. Таков общепринятый порядок работы в морской зоогеографии. Для фаунистического районирования шельфа такие схемы разработаны и хорошо известны (Гурьянова, 1972; Зенкевич, 1951; Кафанов и др., 1980; Briggs, 1974; Ekman, 1953; Hedgpeth, 1957; Pérès, 1961; и др.). Но при переходе к зонально-географическому районированию возникают трудности. Сопоставление схем районирования для противоположных сторон океана и для разных океанов будет обосновано фаунистически только, если в сравниваемых контрлатеральных провинциях будет достаточно много общих, т.е. амфиокеанических видов. Число таких видов велико лишь в приполярных областях, где преобладают циркумглобальные ареалы, и прогрессивно снижается при движении к экватору (Несис, 1965а; Briggs, 1974). Соответственно этому объединение провинций в подзоны и зоны будет объективным в приполярных областях и все субъективным по мере приближения к экватору.

Широтная зональность распределения видов и сообществ в Мировом океане, отражающаяся в законе широтной зональности Докучаева–Берга и в принципе биологической структуры океана Зенкевича–Богорова, есть, в свою очередь, выражение сходства эколого-физиологических процессов в популяциях и сообществах пойкилотермных животных, обитающих в сходных условиях среды и в первую очередь – при сходной температуре (Богоров, 1959; Богоров, Зенкевич, 1966, Гурьянова, 1945, 1962; Зенкевич, 1947, 1948; Старобогатов, 1970; Ekman, 1953; Hedgpeth, 1957; Hofsten, 1915). Термопатия вида – одна из важнейших его биологических характеристик. Зоогеографическая характеристика вида должна складываться из характеристики его термопатии, определяющей возможность распространения вида по широтным и вертикальным зонам, места его возникновения и особенностей расселения, которые определяют фактический ареал вида, т.е. его фактическое распространение по зоогеографическим провинциям (Голиков, 1982; Голиков, Кусакин, 1962; Кафанов и др., 1980). Термопатия как физиологическая характеристика может быть

определена разными способами — по теплоустойчивости клеток, половых продуктов, видовым температурным контрастам размножения и ранних стадий развития, термопреферендуму взрослых особей, наконец, в определенной мере, по температурным параметрам основного обмена. Эти характеристики не совпадают, но все они интегрируются в ареале. Поэтому термопатию в принципе можно вывести из особенностей ареала вида, но не фактического (реализованного), а потенциального ареала.

Трудность перехода от фаунистического к широтно-зональному районированию состоит в том, что общепринятой классификации организмов по термопатии, а следовательно, и по широтным зонам не существует. Нет даже общепринятого мнения относительно числа широтных зон. В литературе по этому вопросу царит разнобой. Разные авторы выделяют между Северным полюсом и экватором три (Зенкевич, 1948; Зернов, 1949), четыре (Hedgpeth, 1957; Pérès, 1961; Briggs, 1974), пять (Coomans, 1962), шесть (Stephenson, 1947; Hall, 1964; Кусакин и др., 1975), семь (Зинова, 1962), девять (Семенов, 1977) зон и подзон. Одинаковое число зон тоже может быть результатом разного членения: две холодноводных, три умеренных, одна тропическая (Stephenson, 1947); одна холодноводная, три умеренных, две тропических (Hall, 1964); две холодноводных, две умеренных, субтропическая и тропическая (Кусакин и др., 1975).

Нет согласия между исследователями и в вопросе о симметрии зон северного и южного полушария, западных и восточных частей океанов. Большинство авторов считают, что широтные зоны обоих полушарий симметричны: арктическая зона — гомолог антарктической, бореальная — антибореальной (нотальной, субантарктической) (Зернов, 1949; Семенов, 1977; Briggs, 1974; Ekman, 1953; Hedgpeth, 1957; и др.). Но К.В.Беклемишев (1969; Беклемишев и др., 1977) считает антарктическую зону гомологом арктобореальной, причем Арктика сопоставляется с высокой Антарктикой, бореаль — с низкой Антарктикой. Холл (Hall, 1964) выделяет в северо-западной Атлантике меньше широтных зон, чем в северо-восточной Атлантике, а в северо-западной Пацифике — больше, чем в северо-восточной Пацифике. По мнению Семенова (1979), в восточной Пацифике бореотемперальная и нототемперальная широтные зоны делятся каждая на 4 подзоны, а в западной Атлантике — на 2. Сравнительные таблицы разных схем зоогеографического членения одного и того же района — северо-восточной Пацифики (Schenck, Keen, 1935; Hedgpeth, 1957; Valentine, 1966) наглядно показывают степень разногласия между разными авторами по этому вопросу.

Эти разногласия обусловлены самой методической основой фаунистического членения по зонально-географическому принципу. Для сопоставления контралатеральных зоогеографических провинций исследователь имеет две фиксированные концевые точки схемы: полюс, вблизи которого фауна разных океанов и разных берегов одного океана едина (я имею в виду идеализированную схему океана типа приводимой Л.А.Зенкевичем, 1948), и термический экватор — ось симметрии схемы. Все промежуточные широты между полюсом и экватором исследователь может гомологизировать в принципе как угодно. Обычно для сопоставления контралатеральных провинций в умеренных широтах пользуются методом "критических изотерм", как правило, максимальных летних или минимальных зимних по-

верхностных изотерм. Критическими считают изотермы, проходящие по границам зоогеографических провинций в каком-либо хорошо изученном районе, принимаемом за эталон, полагая, что в другом океане или на противоположном берегу океана эти же изотермы отсекут гомологичные провинции (Hall, 1964; Hedgpeth, 1957; Soest, 1975). К сожалению, этот метод успешно работает там, где гидрологические фронты резко выражены и изотермы сближены, в частности, на западных берегах океанов, на восточных же берегах нет резких температурных градиентов, фауны соседних провинций плавно переходят одна в другую, и ни одна из изотерм не может считаться критической — это хорошо показал Комакс (Coomans, 1962).

Иное положение — в пелагиали. Среди пелагических животных полностью доминируют виды с широтными ареалами, трансокеаническими или циркумглобальными (Ekman, 1953; Pierrot-Bults, 1976; Беклемишев и др., 1977). Различия между результатами районирования на основе видового и биоценотического методов значительно слабее, чем для бентали (Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1973). Основные черты зональности и типы ареалов пелагических животных установлены достаточно четко (Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1977; Бродский, 1957; Парин, 1968; Шунтов, 1972а, б; Backus et al., 1977; Brinton, 1962, 1975; McGowan, 1971, Pierrot-Bults, 1976; Reid et al., 1978; и др.). Споры между специалистами, разумеется, не утихли, но они касаются больше истолкования результатов, чем фундаментальных основ районирования, например, толкования таких понятий, как субтропическая, периферическая, переходная зона (подзона, полоса).

Четко установлено, что границы широтных зон пелагиали совпадают с зонами раздела главных ячеек океанической циркуляции — океаническими фронтами, конвергенциями и дивергенциями (Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1977; Reid et al., 1978). Но границы зоогеографических провинций шельфа также совпадают, как правило, с участками усиления гидрологических градиентов — местами отхождения течений от склона, холодными пятнами, прибрежными апвеллингами, фронтами, зонами стыка течений (Несис, 1962б; Семенов, Берман, 1977; Hayden, Dolan, 1976). Значит, основные черты зональности на шельфах и в пелагиали должны совпадать, поскольку они отражают общую схему циркуляции вод Мирового океана, а отсюда следует возможность гомологизации контралатеральных зоогеографических провинций шельфа через широтные зоны пелагиали. Правда, при этом не следует забывать, что смена биогеографических комплексов в пелагиали может происходить дальше по ходу течения, чем на дне. Например, граница Арктической и Тихоокеанской бореальной областей по планктону проходит в Чукотском море (Бродский, 1957), а по донным рыбам и бентосу — в северной части Берингова (Андряшев, 1939; Горячев, 1978; Нейман, 1963).

Основная задача, стоявшая перед автором при изучении зоогеографии головоногих моллюсков, — составить схемы зоогеографического районирования шельфа и пелагиали и сопоставить их друг с другом, тем самым получив обобщенную схему зонально-географического районирования Мирового океана для сублиторали, эпи- и мезопелагиали. Использование лишь одной группы животных делает невозможным полный зоогеографический анализ, требующий учета возможно большего числа таксонов (Гурьянова,

1945; Ekman, 1953; Беклемишев, 1969). Однако оно дает возможность критически оценивать литературные данные, полученные для других групп животных, используя головоногих моллюсков как своего рода "пробный камень", позволяющий принять или отвергнуть ту или иную из многочисленных существующих зоогеографических схем. Головоногие моллюски — группа, подходящая для такой цели, потому что этот класс, с одной стороны, не настолько богат видами, чтобы один специалист был не в силах охватить его целиком, а с другой — он чрезвычайно разнообразен экологически, включает планктонных, нектонных и бентосных животных, обитателей всех широтных зон от Северного полюса до берегов Антарктиды и всех глубинных зон от литорали до ультраабиссали, от поверхности океана до абиссопелагиали. К сожалению, сведения о распространении глубоководных головоногих моллюсков слишком отрывочны, чтобы можно было составить общую зоогеографическую схему для всех глубинных зон, поэтому пришлось ограничиться только верхними горизонтами, приблизительно до 500 м.

Методика работы состояла в следующем. По литературным данным, слишком многочисленным, чтобы привести полный список (основные см.: Голиков, 1963, 1980; Гурьянова, 1951, 1972; Зенкевич, 1951, 1963; Кусакин, 1979; Несис, 1962а, 1965а; Семенов, 1972, 1982; Скарлато, 1981; Филатова, 1957а, б; Briggs, 1970, 1974; Ekman, 1953; Hedgpeth, 1957; Klauswitz, 1972, 1978; Кнох, 1960, 1963, 1975; Thorson, 1965; Valentine, 1966), был составлен перечень зоогеографических провинций шельфа Мирового океана. Для каждой провинции составлялись списки шельфовых (верхнесублиторальных, сублиторальных, сублиторально-верхнебатиальных) донных и нектобентосных головоногих моллюсков, ареалы которых предварительно по возможности типизировались, чтобы исключить случайное ненахождение вида в провинции, в которой он в действительности может обитать.

Далее критически анализировали степень самостоятельности провинций. Природа не делает скачков, любые зоогеографические районы разделяются переходными участками или полосами со смешанным населением. Однако степень видового богатства и оригинальности разных фаун существенно различны и наряду с провинциями, населенными высокоэндемичной фауной, могут существовать и такие, где эндемиков немного, а преобладают эврибионтные виды, общие с фауной той или иной из соседствующих провинций. Такие участки с богатой, но смешанной фауной многие авторы рассматривают как переходные зоны, или экотоны. Вместе с тем для настоящих экотонов типична обедненная фауна и отсутствие эндемиков, за исключением крайне малого числа специфически экотонных форм. Поэтому необходимо различать переходные районы с экотонной фауной и самостоятельные провинции с низким эндемизмом и фауной, в значительной мере сходной с фауной соседних регионов. Самостоятельная провинция, пусть и с низким эндемизмом, должна иметь собственный центр видообразования, в переходных же районах собственного центра видообразования не должно быть. Если в анализируемой провинции имелось хоть несколько эндемичных видов головоногих, я считал ее самостоятельным центром видообразования. Если таковых не оказывалось, привлекались литературные данные по другим группам фауны и при наличии некоторого числа

эндемиков, сравнимого с долей эндемичных головоногих в центрах видообразования, провинция также считалась самостоятельной. Если же и по другим группам фауны эндемиков в провинции не было или их было очень мало и было ясно, что самостоятельного центра видообразования здесь нет, такая провинция либо не считалась самостоятельной, либо ей придавался ранг переходной провинции. Переходными провинциями я называл районы, слишком обширные, чтобы считать их всего лишь переходными зонами (сравнимые по площади со средней самостоятельной провинцией).

После установления списка зоогеографических провинций была проведена типизация ареалов океанических и нерито-океанических эпи-, мезо- и батипелагических головоногих; ареалы последних, как правило, весьма широки, и эти виды использовались лишь для контроля. Были составлены списки видов, характерных для тех или иных широтных зон, и разработана система широтных зон и подзон пелагиали. На последнем этапе обе схемы — для шельфа и пелагиали — сопоставлялись и устанавливалась корреляция провинций.

Работа выполнялась на протяжении многих лет. Ей предшествовали публикации по установлению границы Арктической и Атлантической бореальной областей (Несис, 1958, 1959, 1960, 1962а, б, 1965а). Опубликованы общие схемы (Кафанов и др., 1980; Несис, 1974е, 1982б, д; 1983 г), результаты по северной (Несис, 1973а), восточной и юго-восточной (Несис, 1972в, 1973б), западной (Несис, 1977а) и всей Пасифике (Несис, 1979д, 1983а), Австрали-Новозеландскому региону (Несис, 1979в), Мексиканскому заливу, Карибскому морю и тропической западной Атлантике (Несис, 1975а), юго-западной Атлантике (Несис, 1974б; Несис, Нигматуллин, 1972), северо-восточной Атлантике и Средиземному морю (Несис, 1980в, 1982в) и Арктике (Несис, 1983д, 1985а). Здесь не приводятся списки шельфовых головоногих, послужившие основой для составления перечня зоогеографических провинций шельфа; часть таких списков см.: Несис, 1973а, 1975а, 1979в, 1982б, в, 1983а, 1985а.

Особенность изучения зоогеографии нектонных видов, в отличие от планктонных, в том, что необходимо учитывать несовпадение нагульной и нерестовой (а в отдельных случаях и зимовальной) части ареала (Парин, 1968; Беклемишев и др., 1977). Многие нектонные кальмары совершают очень протяженные нагульные миграции, и их нагульный ареал весьма существенно отличается от нерестового (Зуев, Несис, 1971; Зуев и др., 1976). При зоогеографической характеристике таких видов учитывался весь ареал, исключая, разумеется, стерильные зоны выселения, но положению нерестовой части ареала придавалось большее значение, чем нагульной.

Ранг зоогеографического подразделения принято характеризовать рангом и степенью эндемизма фауны. При использовании одной только группы животных применение критерия ранга эндемизма (эндемичные виды, роды, семейства...) затруднено, если вообще возможно, так как структура и закономерности расселения разных таксонов существенно различаются (Зезина, 1982; Старобогатов, 1970). Что такое, например, Арктика — провинция или область? На шельфах Арктики среди головоногих нет эндемиков рангом выше вида, но среди других групп их немало (Гурьянова, 1970). Среди современных плеченогих эндемичных родов нет в составе

тропических фаун восточной Атлантики и восточной Пацифики (Зезина, 1982) — регионов, традиционно рассматриваемых как области (Briggs, 1974). В настоящей работе ранг зоогеографического подразделения определяется только степенью эндемизма. Но и при этом нет возможности установить некий постоянный процент эндемиков, достижение которого автоматически (и, следовательно, объективно) определяло бы ранг подразделения: ведь общее число видов в разных подразделениях сильно различается, а полагать, будто число эндемиков связано с общим числом видов непременно линейной зависимостью, — нет оснований. В этом отношении, к сожалению, неизбежен субъективизм.

Основной единицей регионального членения шельфа по фаунистическому принципу я считаю провинцию; выделение более мелких единиц (округов) по головоногим моллюскам, как правило, невозможно. Провинции объединяются в подобласти, области и надобласти (царства). Ранее я считал целесообразным при анализе лишь одной группы животных использовать для единиц ранга выше провинции нейтральные термины: регион и суперрегион (Несис, 1974е, 1982б). Однако, хорошее совпадение выделенных по головоногим регионов и суперрегионов с областями и царствами традиционной зоогеографии (Кусакин и др., 1975; Кафанов и др., 1980) позволяет в дальнейшем применять традиционную номенклатуру.

6. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Наибольшее таксономическое разнообразие головоногих моллюсков, как и большинства других крупных групп морской фауны, приурочено к тропикам. Здесь встречается 115 из 151 рода, или 76%. 86 родов, или 57%, почти или вовсе не выходят за пределы тропиков и субтропиков. К тропикам и субтропикам приурочены отряды Nautilida и Vampyromorpha, подотряд Spirulina, семейства Sepiidae, Idiosepiidae, Pickfordiateuthidae, Stenopterygidae, Thysanoteuthidae, Cycloteuthidae, Joubiniteuthidae, Grimalditeuthidae, Vitreledonellidae, Ocythoidae, Tremoctopodidae, Argonautidae, а также абсолютное большинство видов семейств Loliginidae, Enoptoteuthidae, Octopoteuthidae, Lepidoteuthidae, Chiroteuthidae, Bolitaenidae, Amphitretidae.

В отдельных зоогеографических областях Тропического царства имеются эндемичные роды, а иногда и семейства. Наиболее богата эндемиками Индо-Востопацифика: отряд Nautilida (род Nautilus), семейство Idiosepiidae (род Idiosepius), роды Euprymna, Iniotheuthis, Sepiolina, Sepiadarium, Loliolus, Uroteuthis, Enigmoteuthis, Nototodarus, Napalochlaena, Cistopus, Velodona, Macrochlaena, Teretocopus (некоторые виды перечисленных родов обитают лишь в субтропических водах у южной Японии, Австралии и Новой Зеландии или заходят во внетропические воды), подроды Metasepia, Abralia s. str., Stenabralia.

Эндемики Западноатлантической тропической области: семейство Pickfordiateuthidae (монотипический род Pickfordiateuthis), монотипические роды Nectoteuthis и Tetracheledone. В Восточноатлантической тропической области эндемичных родов нет, но два рода — Rondeletiella и Alloteuthis — распространены только в тропических и северных умеренных водах восточ-

ной Атлантики, включая Средиземное море. Для Восточнотихоокеанской тропической области эндемичны 3 монотипических рода: Loliolopsis, Dosidicus (на нагул заходит и в умеренные широты) и Drechselia. По обе стороны Панамского перешейка обитает род Euaeothopus. Таким образом, число родов и подродов, эндемичных для Индо-Востопацифики, превосходит сумму числа родов, эндемичных для всех трех остальных тропических областей.

Эндемичные роды есть и в субтропиках, но в гораздо меньшем количестве: в северо-восточной Атлантике южнобореально-субтропический род Sepietta, в северо-западной Пацифике — южнобореально-субтропический род Watasenia и субтропические южнояпонские Sasakiella и Idioctopus (оба последних известны лишь по одному местонахождению), в Аргентинской провинции — род Vosseledone, у южной Африки — подрод Hemisepius рода Sepia, у южной Австралии и Новой Зеландии — роды Sepioloidea и Grimpella. Семейство Architeuthidae (род Architeuthis) и род Ommastrephes преимущественно бисубтропические, но заходят в умеренные, а Architeuthis и в тропические воды.

К периферической полосе между субтропическими и умеренными зонами приурочены монотипические роды Eucleoteuthis и Lampadioteuthis.

В холодных и умеренных водах эндемиков немного, но ранг эндемизма может быть достаточно высоким. В Арктике эндемичных родов головоногих нет, только виды. Для Атлантической бореальной области эндемичен род Stauroteuthis, известный, впрочем, лишь по немногим находкам. Эндемики Тихоокеанской бореальной области многочисленнее: роды Berryteuthis и Gonatopsis и подрод Eogonatus рода Gonatus. В тихоокеанской бореали возникло и все семейство Gonatidae, приуроченное к холодным и умеренным водам обоих полушарий (Несис, 1973д). Для нотальной зоны эндемичен род Martialia, предположительно эндемичны также Thaumeladone и новый род сем. Neoteuthidae. Семейства Gonatidae и предположительно Promachoteuthidae и Psychroteuthidae, роды Stoloteuthis, Todarodes, Teuthowenia и Bathypolypus имеют биполярное распространение в умеренных или холодных зонах. Тейтофауна Антарктики высокоэндемична и гораздо богаче арктической: роды Kondakovia, Alluroteuthis, Mesonychotheuthis, Parateuthis, Megaleledone; в нотальной и антарктической зонах обитают семейство Batoteuthidae (род Batoteuthis), роды Pareledone (также у мыса Доброй Надежды) и Bentheladone. В целом холодные и умеренные воды южного полушария вдвое богаче эндемичными родами, чем северного.

в. РАЗЛИЧИЯ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ОКЕАНИЧЕСКИХ, НЕРИТО-ОКЕАНИЧЕСКИХ, ШЕЛЬФОВЫХ И ГЛУБОКОВОДНЫХ ДОННЫХ ГОЛОВОНОГИХ

Донные и придонные (нектобентосные) обитатели шельфа, глубоководные донные и наддонные виды, нерито-океанические и океанические пелагические виды имеют существенно разные особенности распространения (Несис, 1973а, 1975а, 1977а, 1979в, 1982б, 1983а).

Распространение нектобентосных обитателей шельфа удобно проследить на примере двух крупных семейств, имеющих широкое распространение,

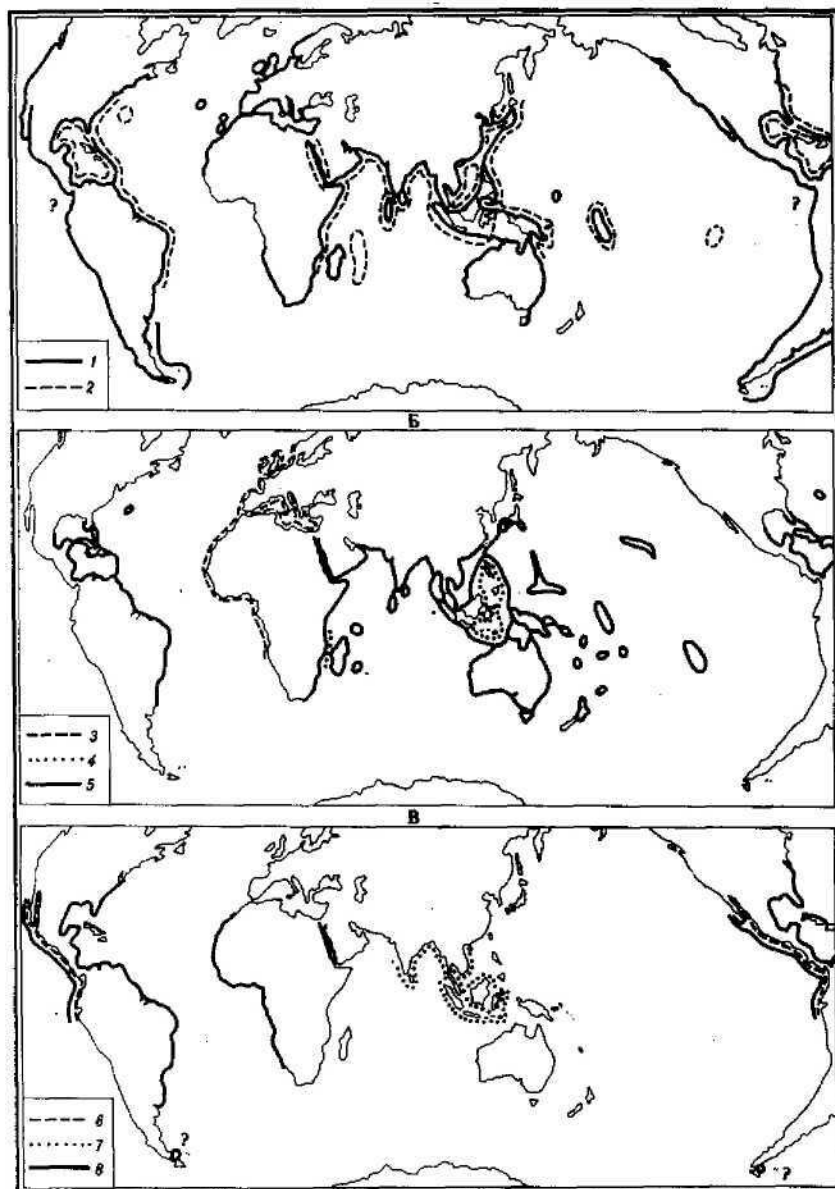
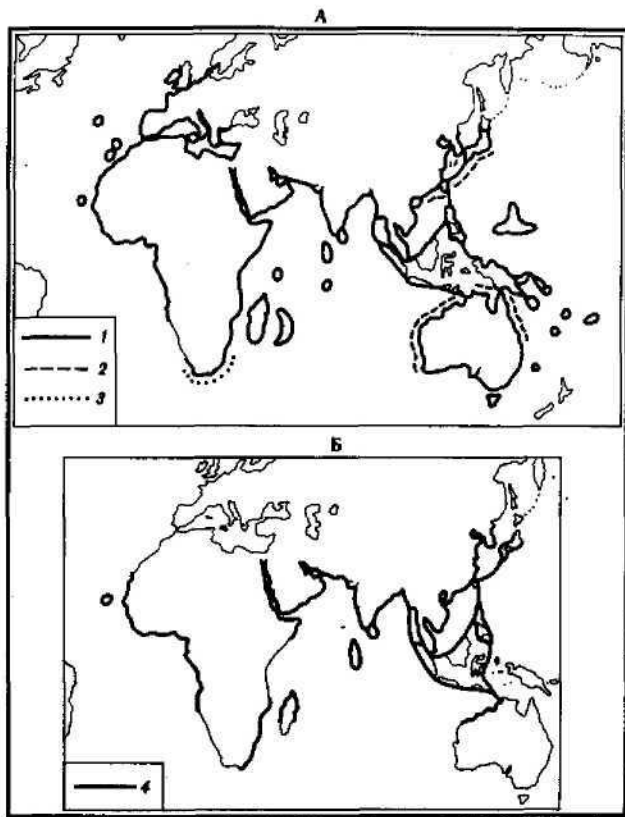


Рис. 2. Распространение родов и подродов семейства Loliginidae
 А — *Loligo* s. str. (1), *Loligo* (*Doryteuthis*) (2); Б — *Alloteuthis* (3), *Uroteuthis* (4), *Sepioteuthis* (5); В — *Loliolopsis* (6), *Loliolus* (7), *Lolliguncula* (8)

массовых и резко различающихся по экологии и типу развития: кальмаров лолигинид (*Loliginidae*): 8 родов и подродов, 40–50 видов — и каракатиц сепиид (*Sepiidae*): 4 рода и подрода, около 100 видов (Несис, 1980а). Лолигиниды и сепииды — нектобентосные хищники шельфа тропических и субтропических (лолигиниды) и умеренных широт, но первые — стайные придонно-пелагические животные, активные пловцы, преследующие хищники, а вторые — преимущественно одиночные животные, подкрадывающиеся хищники, тесно связанные с дном и имеющие аппарат регуляции плавучести. Лолигиниды имеют пелагическую личиночную стадию и, хотя их личинки в основном привязаны к шельфу, иногда попадают и в открытом океане (Okutani, McGowan, 1969; наши данные). Среди лолигинид немало видов, которые во взрослом состоянии поднимаются к поверхности и могут быть встречены над большими глубинами "прибрежной абиссали": *Loliolopsis chiroctes*, *Loligo duvauceli*, *L. plei*, *Uroteuthis bartschi* и др. Развитие сепиид — прямое, молодь сразу по вылуплении начинает вести придонный образ жизни. Взрослые особи отлично плавают, но крайне редко поднимаются к поверхности. Естественно, возможности расселения у лолигинид лучше, чем у сепиид, хотя и те и другие уступают некоторым бентосным осьминогам, имеющим длительную планктонную стадию в развитии (Несис, 1979б; Несис, Никитина, 1981).

Лолигиниды распространены во всех тропических и субтропических районах Мирового океана, в низкобореальной подзоне и в нотальной зоне у Южной Америки (рис. 2). Северная граница ареала в период нагульных миграций проходит по линии: залив Фанди — центральная Норвегия — Южно-Курильское мелководье — пролив Диксон-Энтракс, что приблизительно совпадает с границей высоко- и низкобореальной подзон бореальной зоны (см. ниже). На юге самый холодолюбивый вид семейства — *Loligo patagonica* — достигает Огненной Земли и банки Бердвуд, далее южная граница ареала семейства проходит через мыс Доброй Надежды, Тасманию и северную часть Южного острова Новой Зеландии, т.е. идет по линии южной границы субтропиков или южнее нее. Лолигиниды распространены у берегов всех континентов, кроме Антарктиды, и большинства океанических островов тропической зоны; в Тихом океане они достигают островов Гавайских, Туvalu и Маркизских. Они не известны, однако, у таких изолированных островов, как острова Вознесения, Св. Павла, Св. Елены, Сен-Поль и Амстердам, Пасхи и Сала-и-Гомес и т.д.

Распространение сепиид резко отличается от такового лолигинид. Сепииды обитают только в Старом Свете и отсутствуют у западных и восточных берегов Америки (рис. 3). В Старом Свете северная и южная границы их распространения почти совпадают с границами лолигинид: южная Норвегия — залив Посьета (изредка, в теплые годы — Несис, 1985б) — юг и восток Хоккайдо; мыс Доброй Надежды — Тасмания. Но из океанических островов они встречаются лишь близ тех, что расположены недалеко от материка, и представлены там, как правило, одним видом (за исключением Маскаренского хребта). Восточная граница распространения сепиид проходит по линии: о-в Гуам — Маршалловы острова — Новая Каледония — Фиджи; их нет ни на Гавайях, ни в Полинезии, ни у Новой Зеландии. Иное дело — "посмертные странствования" раковин-сепионов каракатиц (Несис, 1971г, 1985б): они подолгу дрейфуют у поверхности и, случается, пересекают с



Р и с. 3. Распространение родов и подродов семейства Sepiidae
 А — *Sepia* s. str. (1), *Sepia* (*Metasepia*) (2), *Sepia* (*Hemisepius*) (3); Б — *Sepiella* (4)

востока на запад Атлантический и Индийский океаны (Adam, 1939; G.Voss, 1974).

Среди лолигинид и сепиид нет видов, которые обитали бы более чем в одной из тропических зоогеографических областей. Лишь *Loligo vulgaris* и *Sepia officinalis* распространены в восточной Атлантике, у южной Африки и в юго-западной части Индийского океана, но в восточной Атлантике и у южной и юго-восточной Африки распространены разные подвиды (соответственно *L.v. vulgaris*, *S.o. hierredda* и *L.v. reynaudi*, *S.o. vermiculata*) и их ареалы разделены разрывом у западной (*L. vulgaris*) или юго-западной (*S. officinalis*) Африки (Adam, 1952; Roeleveld, 1972).

Наибольшее число родов и подродов лолигинид распространено в Индо-Вестпацифике: 6, из них 2 — *Loliolus* и *Uroteuthis* — эндемики этой области. На втором месте — Западноатлантическая тропическая область (4 рода и подрода), далее — Восточнотихоокеанская (3, в том числе эндемичный род *Loliolopsis*) и Восточноатлантическая (3, но *Loligo* встречается лишь на северной и южной окраинах области). Род *Lolliguncula* — викариат рода *Loliolus*, распространен в тропической западной и восточной Атлантике и в восточной Пацифике, а в Индо-Вестпацифике — лишь в Красном море,

где *Loliolus* отсутствует. *Alloteuthis* распространен только в восточной Атлантике, причем в тропиках представлен одним видом, а севернее тропиков — двумя.

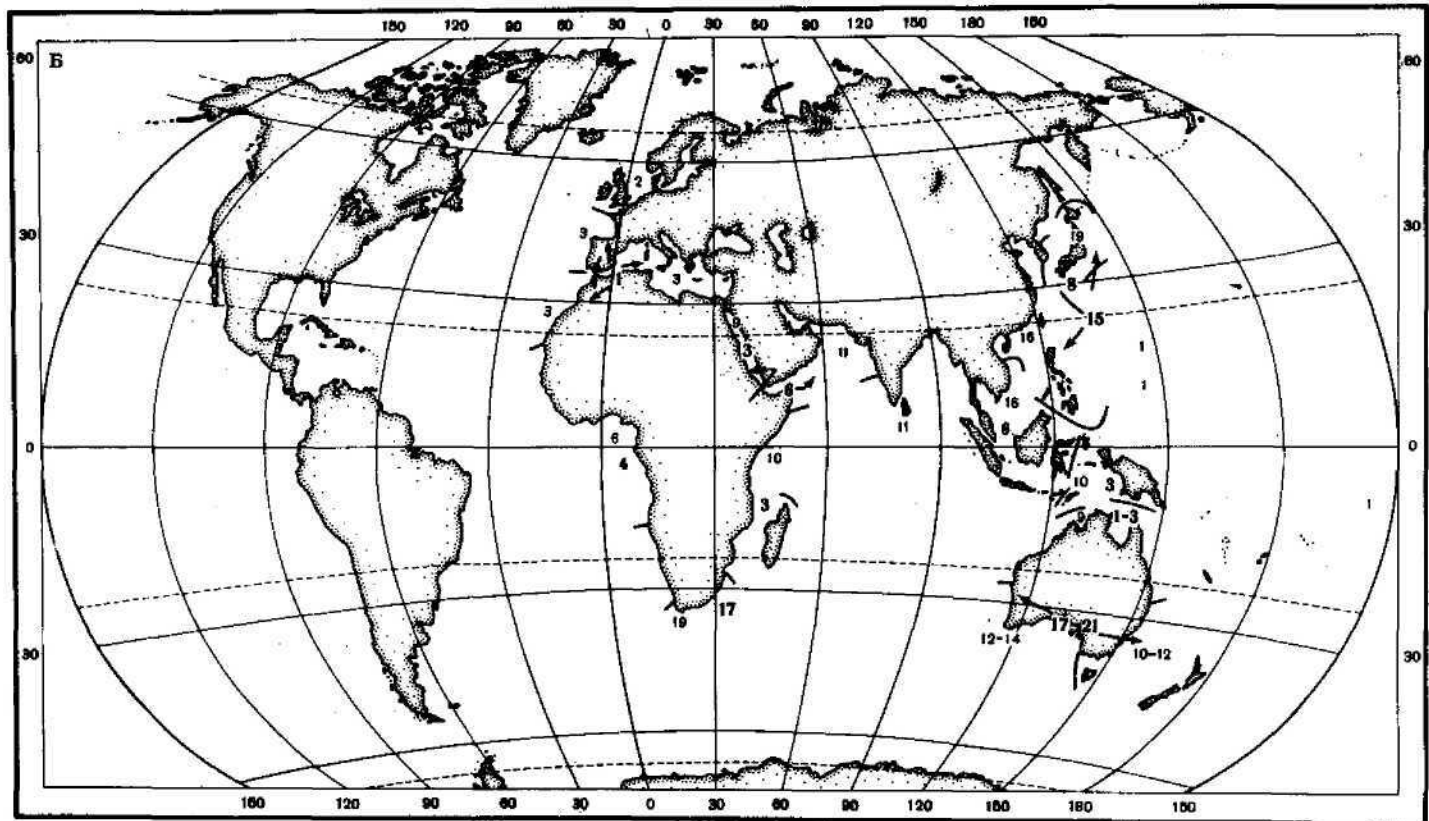
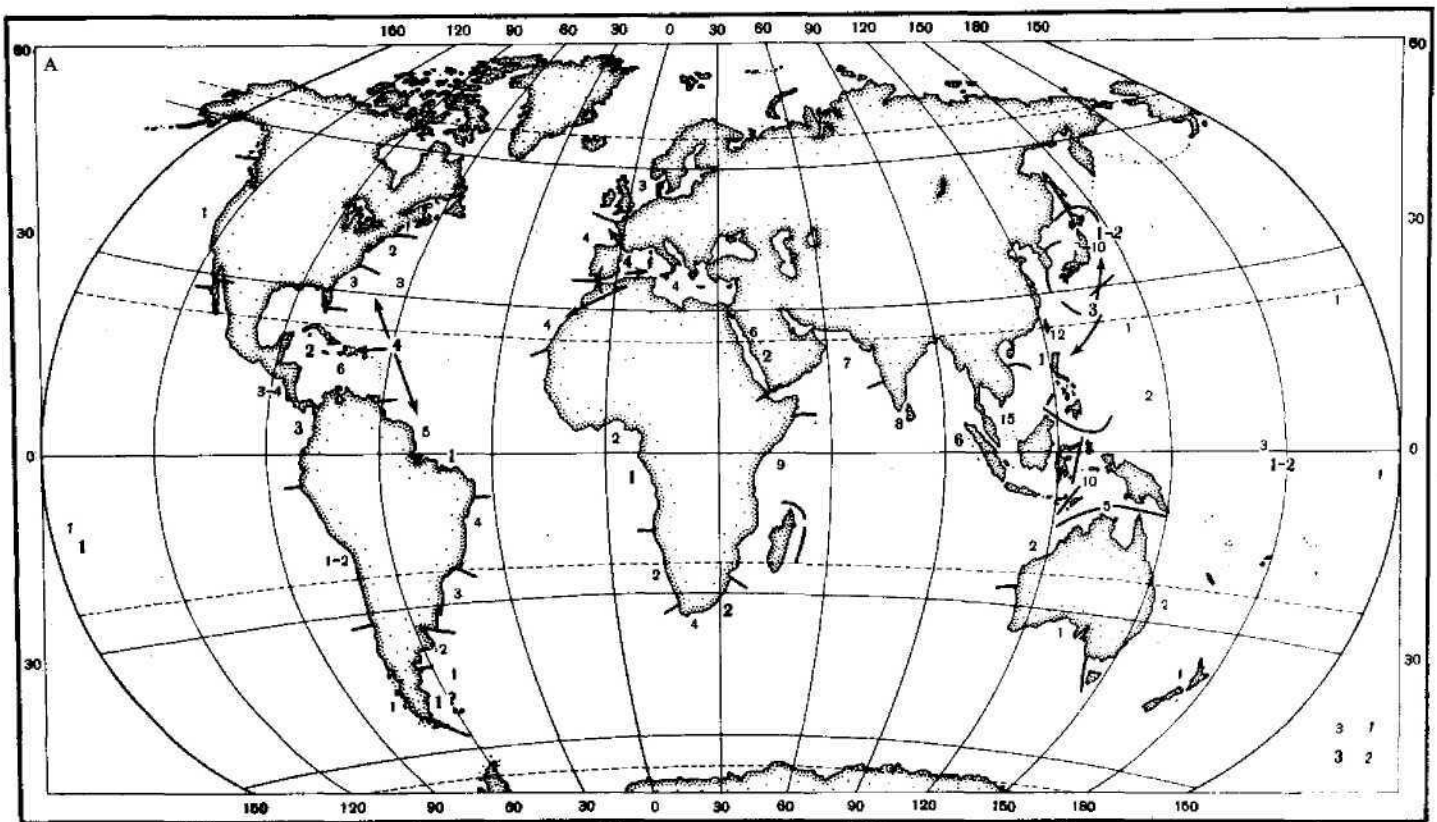
Наибольшее число видов лолигинид распространено в Индо-Вестпацифике и именно в Индомалайской провинции: 15 видов, из них 6 индомалайских (рис. 4, А). К западу, северу и югу от нее число видов уменьшается — до 9–10 у Японии, 8 у Индии, 7 — в Аравийском море, 6 в Красном, 9 у восточной и юго-восточной Африки, 10 в водах восточной Индонезии и Новой Гвинеи, 5 у северной и 2 у южной Австралии и 1 на большей части Полинезии, у Гаваев и Новой Зеландии. В Западноатлантической тропической области распространено 7 видов, в Восточнотихоокеанской 4, в центральной части Восточноатлантической области — лишь 2 вида. Эндемиков других областей больше всего у берегов Японии: 1–2 японских и 3 сино-японских вида, далее следует Лузитано-Средиземноморская надпровинция (4 вида) и Красноморская провинция (2), в остальных не более 1 вида. Японские и сино-японские виды обычно не встречаются севернее Сангарского пролива, лишь *L. edulis* доходит до центрального Хоккайдо, а *L. bleekeri* — до северного Хоккайдо и Южно-Курильского мелководья (Несис, Шевцов, 1977а).

Таким образом, основные черты распространения лолигинид следующие: наибольшее видовое и родовое разнообразие — в центре Индо-Вестпацифики; фауна восточных частей Атлантического и Тихого океанов явно обеднена; фауны внетропических провинций по богатству и разнообразию эндемиков не идут в сравнение с тропическими. Единственное отклонение от этой — общей для большинства групп морской шельфовой фауны картины (Briggs, 1974) — заключается в существовании нескольких эндемиков субтропической северо-западной Пацифики и северо-восточной Атлантики. Морфологически и экологически aberrantные лолигиниды (*Sepioteuthis*, *Loliolopsis*) — тропические.

Картина распространения сепиид существенно иная (рис. 4, Б): тропическая фауна беднее и однообразнее субтропических и именно к субтропикам приурочены многочисленные aberrantные формы. Из 4 родов и подродов 2 тропические, 2 (*Metasepia* и *Hemisepius*) — преимущественно субтропические (южная Африка, Япония и Китай, северная и западная Австралия). В Индомалайской провинции 16 видов сепиид, их число уменьшается на запад и восток до 11 у Индии, 11 в Аравийском море, 10 в водах Индонезии и Новой Гвинеи, 10 у восточной Африки и 9 в Красном море (в восточной Атлантике — 6 видов сепиид). Но у южной Африки 19 видов и подвидов сепиид, у Японии 19 видов, у южной половины Австралии свыше 20. Если считать только эндемиков, то в тропиках таких относительно немного: 6 индовестпацифических и североиндоокеанских, по 6 же индомалайских и красноморско-аравийских, по 3 красноморских, восточноафриканских и восточноиндонезийско-новогвинейских, 4 тропических и 2 тропическо-субтропических восточноатлантических, в остальных провинциях не более 1. Но у южной Африки 17 эндемичных видов каракатиц, среди кото-

Р и с. 4. Число видов лолигинид (А) и сепиид (Б) в разных зоогеографических регионах

1 — число видов в регионе, 1 — число эндемиков региона; стрелки — число эндемиков района из 2–3 соседствующих регионов, черточки — границы регионов



рых различаются 3 группы: распространение вокруг всей южной Африки; в районе южной оконечности Африки от бухты Салданы до Книсны; у Нагала от Порт-Элизабет до залива Делагоа или южного Мозамбика; число видов во всех трех группах приблизительно равное (Roeleveld, 1972). У Японии 8 японских и 7 сино-японских видов (Sasaki, 1929; Okutani, 1967, 1973; Несис, 1973а), причем часть из них (12) на север доходят до полуостровов Ното и Босо, а 3 — до Сангарского пролива и южного Хоккайдо. У Австралии 18–24 эндемичных вида (Adam, 1979; Adam, Rees, 1966; Bell, Plant, 1977; Iredale, 1954; Несис, 1979в). Абсолютное большинство их (17–21) приурочено к южной, нетропической половине Австралии. Выделяются 3 группы: виды, распространенные у западной, южной и восточной Австралии (6); у западной Австралии и в Большом Австралийском заливе (6–8); у северо-восточной, восточной и юго-восточной Австралии (4–6). Один вид — условный эндемик о-ва Лорд-Хау.

Среди сепид много "странных", aberrantных видов, и абсолютное большинство их распространено у Японии, южной Африки, южной и восточной Австралии. Таковы каракатицы с резко удлинненными и вытянутыми в тонкий бич (иногда в 3–6 раз длиннее мантии) руками, как японские *Sepia longipes*, *S. lorigera*, *S. peterseni*, *S. pardalis*, *S. tenuipes*; с сильно модифицированными руками у зрелых самцов, как южноафриканские *S. bighini*, *S. incerta* и западноавстралийская *S. cottoni*. Таковы южноафриканские *S. confusa*, зрелые самцы которой имеют длиннейший, иногда длиннее мантии, хвост (ни у каких других каракатиц такого нет, за исключением японской *S. tokioensis* с зачаточным "хвостом"), и *S. australis* с предположительно светящимся органом на черном мешке (тоже уникальная особенность). Только у южной Африки встречаются каракатицы с "брюшной присоской" — пятна морщинистой кожи на брюшной стороне мантии и вентральных рук, служащие для прикрепления к субстрату в зоне сильного прибое (*S. papillata*, *S. tuberculata*) и карликовые (длина мантии до 2,0–2,5 см) каракатицы со значительно редуцированной раковиной (*S. gubsoni*, *S. faurei*, *S. (H.) typica*, *S. (H.) dubia*). Виды группы *Doratoserion* с характерной узко-ланцетовидной раковиной часто почти неразличимы по самкам, в то время как самцы прекрасно различаются по сложным и специфически видоизмененным участкам тех или иных рук, не только гектокотиллизированных. Из приблизительно 23 видов этой группы (Хромов, 1982, 1983б; Adam, 1964, 1979; Roeleveld, 1972; Sasaki, 1929) 18 — субтропические: 9 японских, 5 южноафриканских, 4 западно- и южноавстралийских; в тропиках же виды этой группы редки, да и там держатся преимущественно на периферии (Красное море, восточная Африка).

Таким образом, для сепид характерно необычное множество эндемичных видов в субтропических районах у Японии, южной Африки, южной и восточной Австралии (но не в северо-восточной Атлантике, где имеется лишь один эндемичный подвид *S. officinalis officinalis*) и приуроченность к этим районам множества aberrantных морфологических типов. Характерно, что во всех трех богатых эндемиками субтропических районах выделяются широко распространенные эвритермные виды и виды, распространенные по преимуществу в прохладных, удаленных от тропиков районах. Очевидно, в субтропических районах происходит не только морфологическая, но и географическая дифференциация видов, подобная той, что

наблюдается у высших ракообразных (амфиподы и изоподы) в Арктике и дальневосточных морях (Гурьянова, 1952, 1970). Среди лолигинид нечто подобное наблюдается у Японии, но не у Африки и Австралии.

Шельфовые донные каракатицы (за исключением сепид) и осьминоги распространены шире, чем сепиды и лолигиниды, — от Арктики до Антарктики. Распространение отдельных видов осьминогов существенно зависит от типа развития (Несис, 1979б). Виды с дилительной пелагической стадией, как *Octopus vulgaris*, *O. macropus*, *O. delipphi*, *Scaevurg uncinatus*, имеют широкое — космополитическое или атлантино-индо-восточно-тихоокеанское распространение, виды же с прямым развитием, как *O. conispadiceus*, *O. maya* или *O. dugueti* — узкие, локальные ареалы. Общие закономерности распространения шельфовых донных головоногих приблизительно те же, что у лолигинид и, следовательно, у большинства групп морской фауны. Максимальное разнообразие наблюдается в Индо-Восточной Азии, особенно в Индомалайской провинции, на втором месте — Западноатлантическая тропическая область. Восточноатлантическая область сильно обеднена. Что же касается Восточнотихоокеанской области, то каракатицы в ней нацело отсутствуют (см. рис. 3), фауна же донных осьминогов не только не уступает по богатству и степени эндемизма Западноатлантической, но даже превосходит ее. Подробнее об этом будет сказано ниже.

Из субтропических центров наибольшее богатство фауны свойственно Южнояпонскому. Значительно уступают ему Лузитано-Средиземноморский, Южноафриканский и Южноавстралийский. В Аргентинском и Новозеландском центрах — лишь по 2–3 эндемичных вида (в том числе эндемичный для Аргентинской провинции монотипический род *Vosseledone*). Калифорнийский центр, почти лишенный каракатиц (только *Rossia pacifica*), напротив, имеет целый ряд эндемичных видов осьминогов, причем наряду с видами, распространенными у южной Калифорнии и западного берега Калифорнийского полуострова (часть из них заходит в Калифорнийский залив), есть 3–4 вида осьминогов, эндемичных для северной, субтропической части Калифорнийского залива (Hochberg, 1980). Единичные эндемики отмечены для Анголо-Намибской и Рапануйской провинции. Узких эндемиков Каролинской, Мавританской и Перуанской провинций среди донных осьминогов и каракатиц нет. Вообще, субтропики северо-западной Атлантики и юго-восточной Пацифики не имеют собственных центров видообразования шельфовых донных головоногих.

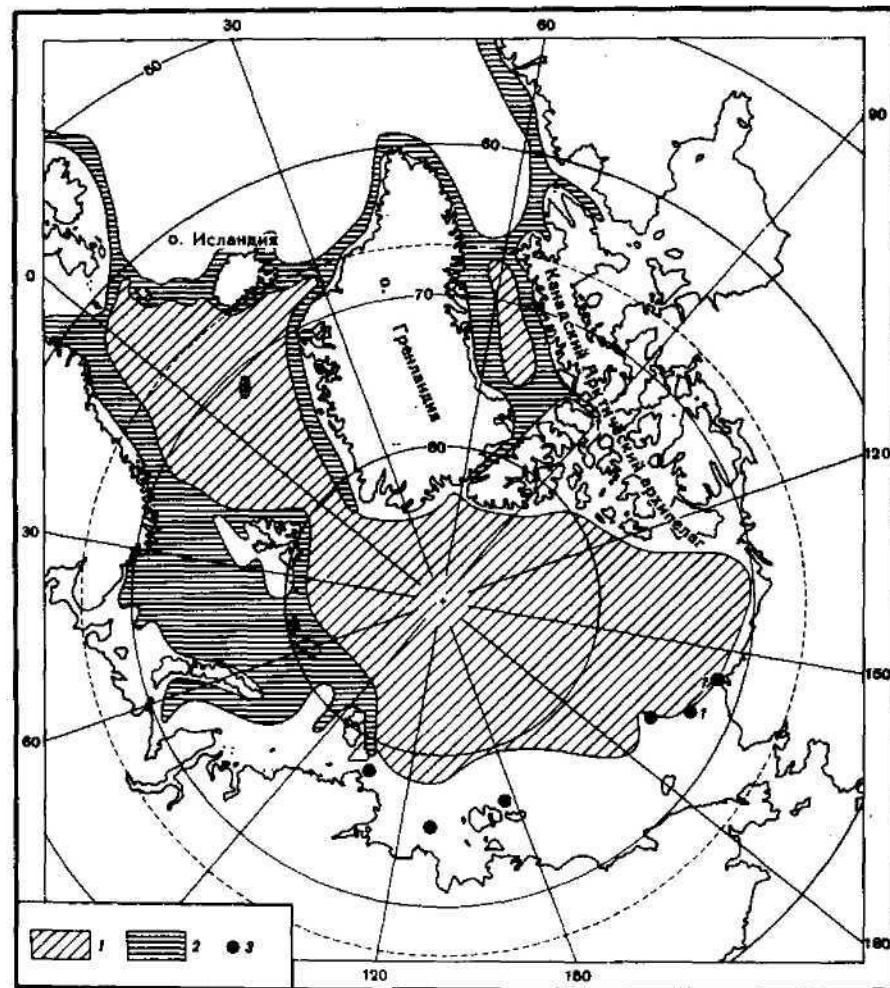
За пределами тропиков число видов каракатиц резко уменьшается. В Арктике 2 вида каракатиц, в Антарктике их нет. Число видов донных осьминогов падает к полюсам не так резко, но в высоких широтах обеих полушарий представлены почти исключительно эвритермные виды или выходящие на шельф виды преимущественно батинальных родов (*Bathypolypus*, *Benthoctopus*), тогда как среди донных осьминогов тропиков и субтропиков решительно доминируют верхнесублиторальные и сублиторальные виды. Фауна бореальных тихоокеанских донных осьминогов довольно разнообразна и включает несколько видов, свойственных только западной части океана с Охотским морем. Среди них есть высоко-, низко- и широкобореальные виды. Имеются 2 южнобореально-субтропических приазиатских вида каракатиц сепиолид (*Rossia mollicella* и *Sepiella birostrata*) и 1 бореальный вид (*R. pacifica*); только последний встречается и в северо-за-

падной, и в северо-восточной Пацифике, имея сплошной ареал, тогда как среди осьминогов таких видов несколько. Есть один амфиокеанский вид осьминогов: *Octopus californicus*.

В boreальной Атлантике эндемичных видов шельфовых осьминогов нет, есть два высокобореальных приевропейских вида каракатиц сепиолид (*Sepiola pfefferi*, *Sepietta scandica*) и один приамериканский вид (*Rossia megartera*), кроме того, несколько boreально- или низкобореально-субтропических видов. В Арктике (рис. 5) есть одна эндемичная шельфовая каракатица (*R. moelleri*) и один осьминог (*Benthoctopus sibiricus* из преимущественно батинального рода), а также 3 арктическо-бореальных приатлантических вида (*R. palpebrosa*, *B. piscatorum*, *Bathypolypus arcticus*). Нет ни одного вида шельфовых головоногих, общих для Арктики и boreальной Пацифики, ни одного амфиатлантического (за исключением нерито-океанического *Stoloteuthis leucoptera*) и амфибореального вида. Амфибореальные роды головоногих есть, но они имеют субтропический генезис: это *Sepiola* из шельфовых каракатиц и *Teuthidopsis* из нерито-океанических кальмаров.

Нотальная фауна еще беднее, чем boreальная: у Южной Америки один вид каракатиц (*Semirossia patagonica*) и несколько шельфовых осьминогов, кроме того, один осьминог в южной части Южноафриканской и в Марионской провинциях (*Octopus n.sp.*). В основном же для шельфа нотальной зоны характерны представители батинальных родов. В Антарктике каракатиц нет, но осьминоги многочисленны и все, кроме двух, эндемичны; среди них эндемичный род *Megaleledone*. Имеются циркумантарктические, западно- и восточноантарктические виды осьминогов (Несис, 1983б). Общая черта распространения шельфовых бентосных и нектобентосных кальмаров, каракатиц и осьминогов с непелагическим развитием — их ареалы вытянуты вдоль берегов континентов и охватывают одну зоогеографическую область, а часто, особенно у каракатиц-сепиид и осьминогов октоподид, лишь одну провинцию, так что фауны противоположных побережий Атлантического и Тихого океанов общи только в высокоширотных частях и полностью различны в низкоширотных.

Закономерности распространения океанических и нерито-океанических головоногих существенно иные. Для океанических головоногих типичны широтные ареалы. Многие виды имеют циркумглобальное распространение. Большинство видов — тропические и тропическо-субтропические. Фауна пелагических головоногих Атлантики и Индоокеана в основе своей сходна и представлена идентичными видами, разными подвидами одного вида или близкими видами, например, атлантические *Abraliopsis hoylei pfefferi*, *Pterygioteuthis giardi giardi*, *Sthenoteuthis pteropus*, *Ornithoteuthis antillarum* и индоокеанские *A. hoylei hoylei*, *P. giardi hoylei*, *S. oualaniensis*, *O. volatilis* (Зуев и др., 1975; Несис, 1974б; Несис, Нигматуллин, 1979). Но в целом индоокеанская фауна значительно богаче атлантической. Из океанических кальмаров, вампироморф и пелагических осьминогов (254 вида и подвида) в Атлантике встречаются 150 видов и подвидов, в Индийском океане 131, в Тихом 179. 67 видов — космополиты, еще 23 встречаются в Атлантическом и Индийском или также в западной части Тихого океана. Для Индийского и Тихого океанов общи 121 вид (включая космополитов и индоокеанские виды). Богатство тихоокеанской



Р и с. 5. Распространение в Арктике *Cirroteuthis muelleri* (1), *Bathypolypus arcticus* (2) и *Benthoctopus sibiricus* (3)

фауны отчасти обусловлено многочисленностью тихоокеанских boreальных видов, но, например, в тропическо-субтропическом семействе *Euproloteuthidae* (43 вида и подвида) в Атлантике встречаются 13 видов и подвидов (в том числе 4 общих с Индоокеаном), в Индийском океане (с Красным и Аравийским морями) 19, в Тихом — 31, в том числе 15 только в Тихом океане.

Фауна океанических головоногих западной и восточной тропической Атлантики практически идентична, фауны нерито-океанических головоногих различаются сильнее, западноатлантическая богаче. Из нерито-океанических видов, обитающих в тропической западной Атлантике, Мексиканском заливе и Карибском море, 20% отсутствуют в восточной Атлантике. В Тихом океане различия еще сильнее. Свыше 40 индо-океанских и атланти-

индoвeстпaцифичeских видoв oтсутствуют нa вoстoкe Тихoгo oкeaнa. Срeди нeритo-oкeaничeских видoв нeт ни oднoгo oбщeгo для зaпaднoй и вoстoчнoй Пaцифики. 8—9 трoпичeских видoв oбитают тoлькo в вoстoчнoй чaсти Тихoгo oкeaнa. Слeдoвaтeльнo, рaзличия фaун зaпaднoй и вoстoчнoй Пaцифики oбуслoвлeнo нe стoлькo сaмoбитаeствoм, скoлькo oбeднeннoстью вoстoчнo-тиxooкeaнскoй фaуны. Грaницa мeжду фaунaми зaпaднoй и вoстoчнoй Пaцифики прoхoдит вoстoчнee oстрoвoв Гaвaйских, Лaйн, Мaркизских и Туaмoту и зaпaднee oстрoвoв Рeвилья-Хихeдo, Клиппeртoн, Гaлaпaгoс и Пaсхи, хoтa eсть нeбoльшoe числo видoв, oтсутствующих тoлькo в узкoй пoлoсe вдoль пoбeрeжий Сeвeрнoй и Южнoй Aмeрики (*Abrolia andamanica*, *Hyaloteuthis pelagica* и др.). В цeлoм из чeтырeх зooгeoгрaфичeских бaрьeрoв — бaрьeры суши Стaрoгo и Нoвoгo Свeтa, oкeaничeские бaрьeры — Срeдиннo-Атлaнтичeский и Вoстoчнoтиxooкeaнскoй (Briggs, 1974) — для рaспрoстрaнeния oкeaничeских видoв бaрьeры суши вaжнee oкeaничeских, тaк кaк для нeритo-oкeaничeских гoлoвoнoгих сущeствeнны вce бaрьeры. Любoпытнo oтмeтить, чтo нaд пoдвoднoм хрeбтoм Нaскa в югo-вoстoчнoй чaсти Тихoгo oкeaнa oбитают вoстoчнoтиxooкeaнские трoпичeские пeлaгичeские видoв, a срeди дoннoх и придoннoх гoлoвoнoгих, oбитающих нa бaнкaх, прeoблaдaют индoвeстпaцифичeские кaльмaры *Pholidoteuthis boschmai* и *Nototodarus* sp. и атлaнтo-индoвeстпaцифичeский oсьминoг *Scaevurus unicolor*, oтсутствующие у зaпaднoх бeрeгoв Aмeрики.

Рaзличия в бoгaтствe индoпaцифичeскoй и атлaнтичeскoй фaун oкeaничeских гoлoвoнoгих тaк вeликo, чтo вoстoчнoтиxooкeaнскaя фaунa, нeмoтрa нa ee oбeднeннoсть, пoчти стoль жe бoгaтa, кaк атлaнтичeскaя. К тoму жe нa вoстoкe Тихoгo oкeaнa в трoпики прoникaют с сeвeрa и югa мнoгoчислeнныe нeтрoпичeские видoв — пeрвыe пpиблизитeльнo дo 20° с.ш., a нeкoтoрыe и южнee, втoрыe — дo 0—5° ю.ш. В итoгe в трoпичeскoй зaпaднoй Атлaнтикe oт мысa Кaнaвeрaл дo мысa Кaбу-Фриу извeстнo 67 видoв oкeaничeских гoлoвoнoгих, в тoм числe 58 трoпичeских (с цeнтрaльнoми), a в вoстoчнoй Пaцификe oт крaйнeгo югa Кaлифoрнии дo срeднeгo Чили — 74, из них 54 трoпичeских. С учeтoм нeритo-oкeaничeских видoв, гoрaздo бoгaчe пpeдстaвлeнныx в Атлaнтикe, числo трoпичeских видoв в oбeих срaвнивaeмoх oблaстях oдинaкoвo (Нeсис, 1975a, в).

Трoпичeские видoв дoминируют в фaунe пeлaгичeских гoлoвoнoгих oт сeвeрнoй пeрифeрии сeвeрнoй субтpoпичeскoй зoны дo южнoй пeрифeрии южнoй. Oбeднeннe трoпичeскoй фaуны пpи движeнии к сeвeру и югу oт эквaтoрa идeт пoстeпeннo (Нeсис, 1973a, 1979в, 1982в). В дoстaтoчнoй стeпeни условнo мoжнo выдeлить тpи кaтeгoрии трoпичeских видoв: ширoктpoпичeские, рaспрoстрaнeнныe в эквaтoриaльнoй, цeнтрaльнoх и субтpoпичeских зoнaх; узкoтpoпичeские — в эквaтoриaльнoй и цeнтрaльнoх зoнaх; эквaтoриaльнoх. Пpи этoм слeдуeт учeсть, чтo видoв, рaспрoстрaнeнныx тoлькo в узкoй пpизквaтoриaльнoй пoлoсe, срeди гoлoвoнoгих крaйнe мaлo (пpимeр — скoрoспeлaя фoрмa *Sthenoteuthis oualaniensis*), и нaибoлee тeплoвoднoх aрeалы зaхвaтывaют эквaтoриaльнoх и пpилeгaющee чaсти цeнтрaльнoх зoн. Пoстeпeннoe умeньшeниe числa трoпичeских видoв к сeвeру и югу oт эквaтoрa пpекрaснo пpocлeживaeтcя вдoль oкpaин мaтeрикoв — в сeвeрo-вoстoчнoй Атлaнтикe (Нeсис, 1982в), сeвeрo-зaпaднoй Пaцификe (Нeсис, 1973a), югo-зaпaднoй Атлaнтикe (Нeсис, 1974б), Бoльшoм Aвстpaлийскoм зaливe и Тaсмaнoвoм мoрe (Нeсис, 1979в).

Дoвoльнo мнoгие трoпичeские видoв имeют aрeал эквaтoриaльнo-зaпaднo-цeнтрaльнoгo типa (Бeклeмишeв, 1969) — рaсширeнныe нa зaпaдe Атлaнтичeскoгo и Тихoгo oкeaнoв и сужeнныe нa вoстoкe, гдe эти видoв oтсутствуют в вoстoчнoх пoгpaничнoх тeчeнияx. Тaкoe явлeниe лучшe вырaжeнo в Тихoм oкeaнe, чeм в Атлaнтичeскoм, и лучшe в южнoм пoлушaрии (Бeнгeльскoe и Пeруaнскoe тeчeния), чeм в сeвeрнoм (Кaнaрскoe и Кaлифoрнийскoe). В сeвeрo-вoстoчнoй Атлaнтикe oнo мaскиpуeтcя пpотивoпoлoжнoм явлeниeм — бoлee дaлeким пpоникнoвeниeм мнoгих трoпичeско-субтpoпичeских видoв нa сeвeр в стpуях Сeвeрo-Атлaнтичeскoгo тeчeния пo срaвнeнию с сeвeрo-зaпaднoй Атлaнтикoй, гдe сeвeрнaя грaницa aрeалa этих видoв oтклoняeтcя нa юг пoд влияниeм тeчeний Лaбpaдopскoгo и Кaбoтa. В Тихoм oкeaнe рaсширeниe aрeалa трoпичeско-субтpoпичeских видoв нa сeвeрo-вoстoкe oкeaнa свoйствeннo лишь oчeнь нeмнoгим видaм, нaпpимeр, *Jarpetella diaphana* (Нeсис, 1973a). Свoeoбpaзный тип aрeалa трoпичeских видoв — эквaтoриaльнo-субтpoпичeский, кoгдa aрeал кoльцoм oхвaтывaeт цeнтрaльнe вoды. Oбычнo, впpочeм, эквaтoриaльнo-субтpoпичeские видoв встpeчaются и в цeнтрaльнoх вoдaх, нo рeдкo: этo связaнo нe с тeмпeрaтурoй, a с трoфи-кoй, с oлигoтpoфнoстью цeнтрaльнoх вoд (Нeсис, 1977a).

Субтpoпичeские, цeнтрaльнoх и пeрифeричeские видoв нeмнoгoчислeнны. Бoрeaльнaя фaунa Тихoгo oкeaнa oчeнь бoгaтa. Oснoвнoх чaсть ee сoстaвляют ширoкo-бoрeaльнe видoв, нo eсть тaкжe нeскoлькo высoкo- и низкo-бoрeaльнoх. В Атлaнтикe бoрeaльнaя фaунa oчeнь бeднa и нe пoдpаздeлeнa нa двe. Eщe бeднee aрктичeскaя фaунa пeлaгичeских гoлoвoнoгих. С тихo-oкeaнскoй бoрeaльнoй фaунoй oнa нe имeет ничeгo oбщeгo (Нeсис, 1971a, 1973a, 1983д, 1985a). Бoрeaльнaя фaунa нeскoлькo рaзличaeтcя в зaпaднoй и вoстoчнoй чaстях Атлaнтичeскoгo и Тихoгo oкeaнoв, пpимущeствeннo зa счeт нeритo-oкeaничeских видoв гoнaтид и oммaстрeфид. Тaк, *Illex illecebrosus illecebrosus* рaспрoстрaнeн глaвнoм oбpaзoм в сeвeрo-зaпaднoй Атлaнтикe, a *Todarodes sagittatus* — в сeвeрo-вoстoчнoй. Aрeалы их пeрeкрeщивaются нa Срeдиннo-Атлaнтичeскoм хрeбтe. *Todarodes pacificus* рaспрoстрaнeн тoлькo в сeвeрo-зaпaднoй чaсти Тихoгo oкeaнa, a *Beryteuthis anonychus* — в сeвeрo-вoстoчнoй. *Gonatopsis japonicus* нaйдeн лишь в Oхoтскoм и Япoнскoм мoряx. Всe высoкoбoрeaльнe тихooкeaнские видoв рaспрoстрaнeны пo oбe стopoны oкeaнa, нo южнe грaницы их aрeалoв у бeрeгoв Aзии пpoxoдят южнee, чeм у Aмeрики (влiaниe xoлoднoгo тeчeния Oясиo).

Хoлoднoвoднe фaуны пeлaгичeских гoлoвoнoгих южнoгo пoлушaрия нe мeнee бoгaты и рaзнooбpaзны, чeм сeвeрнoй Пaцифики. Выдeляютcя нoтaльнaя и aнтaрктичeскaя фaунa, кpомe тoгo, нeмaлo видoв oбитают в южнoй субтpoпичeскoй и нoтaльнoй или в нoтaльнoй и aнтaрктичeскoй зoнaх. Всe нoтaльнe и aнтaрктичeские видoв рaспрoстрaнeны ширкoмoлaрнo, срeди южнoсубтpoпичeских и южнoсубтpoпичeско-нoтaльнoх видoв eсть нeскoлькo, oтсутствующих в югo-вoстoчнoй чaсти Тихoгo oкeaнa. Нeритo-oкeaничeский вид *Martialia hyadesi* нe oбнaружeн в югo-вoстoчнoй чaсти Атлaнтичeскoгo и югo-зaпaднoй — Индийскoгo oкeaнa.

Трoпичeско-субтpoпичeские и умeрeннoтeплoвoднe фaуны пeлaгичeских гoлoвoнoгих хoрoшo рaзличaются в зaпaднoй и вoстoчнoй Пaцификe, слaбee — в зaпaднoй и вoстoчнoй Атлaнтикe и eщe слaбee — в зaпaднoй и вoстoчнoй чaстях Индийскoгo oкeaнa.

Головоногие моллюски склона и абиссали изучены еще чрезвычайно слабо. Едва ли не каждый трал приносит новые, совершенно неожиданные находки, вроде поимки в Большом Австралийском заливе *Neorossia caroli* и *Sepiolina nipponensis*. Первый вид ранее был известен лишь в северной и центральной Атлантике и Средиземном море, второй — у южной Японии и Филиппин (Несис, 1979в). Сопоставляя имеющиеся данные о распространении преимущественно батимальных (*Neorossia*, *Heteroteuthidae* — кроме *Heteroteuthis*, *Opisthoteuthidae*, *Bathypolypodinae*) и абиссальных (*Cirroteuthidae*) головоногих (см. главу 3), можно сделать вывод, что картина распространения донных головоногих представляет собой смазанное и обобщенное отражение картины распространения шельфовых видов. О распространении абиссальных видов пока говорить лишь в самых общих чертах. Достаточно хорошо обособленными представляются арктическая (*Cirroteuthis muelleri*), boreальная тихоокеанская ("*Grimpoteuthis*" *albatrossi*, *Opisthoteuthis californiana*, *Benthocopus profundorum*, *B. hokkaidensis*, *Bathypolypus salebrosus*, *Graneledone boreopacifica*), тропические — атлантическая (*Cirroteuthis* sp. A, *Grimpoteuthis megaptera*, *G. umbellata*, *Opisthoteuthis agassizi*, западноатлантические *Benthocopus januarii*, *B. oregonae*), индоокеанская (*Grimpoteuthis meangensis*, *Teretocopus* spp., *Benthocopus* spp.) и восточнотихоокеанская (*Grimpoteuthis hippocrepium*, *G. bruuni*, *Opisthoteuthis* sp., *Graneledone* sp., *Benthocopus* sp. aff. *januarii*), а также нотально-антарктическая (*Cirroteuthis magna*, *Grimpoteuthis glacialis*, *G. mawsoni*, *Thaumeledone* spp., *Bentheledone* spp., *Graneledone antarctica*, *G. macrotyla*) глубоководные фауны. Атлантическая boreальная глубоководная фауна тоже существует (*Stauroteuthis syrtensis*, *Chunioteuthis eberzbachi*, *Grimpoteuthis plena*, *Graneledone verrucosa*), но она слабо обособлена от тропической: тропические виды (*Grimpoteuthis* cf. *umbellata*, *Opisthoteuthis agassizi*) заходят в Атлантике очень далеко на север, а северные — довольно далеко на юг. Среди батимальных видов имеются также виды с относительно узкими ареалами, например, эндемики южной Японии (*Opisthoteuthis depressa*, *O. japonica*), южной Африки (*Bathypolypus valdiviae*, *Benthocopus berryi*), южной Австралии (*O. pluto*, *O. persephone*), лузитано-мавританского района (*Benthocopus ergasticus*, *Bathypolypus sponsalis*).

В общем данные о распространении батимальных головоногих подтверждают вывод, сделанный на основе исследования плеченогих (Зезина, 1973, 1976): с увеличением глубины происходит упрощение широтной фаунистической зональности, уменьшение дробности зоогеографического деления и числа широтных зон и подзон, так что общая картина распространения фауны оказывается более похожей на абиссальную, чем на сублиторальную. Что касается абиссали, то отрывочные данные о распространении абиссальных головоногих находятся в согласии с зоогеографическими схемами Н.Г. Виноградовой (1959, 1977) и О.Г. Кусакина (1971), с той лишь разницей, что: 1) принадлежность Арктической подобласти или провинции к Атлантической области, полностью подтверждаемая на батимальных животных, не подтверждается на абиссальных (нет общих видов); 2) Северо-Тихоокеанская и Восточно-Тихоокеанская провинции не могут быть объединены с Индийской (=Северо-Индийской) и Западно-Тихоокеанской в единую область; 3) для разделения Антарктической, или Аустральной, глубоководной области на подобласти и провинции у нас нет данных.

г. ТИПЫ АРЕАЛОВ

В этом разделе представлены все типы ареалов океанических пелагических видов и основные типы ареалов нерито-океанических видов. Распространение последних изучено хуже и не во всех случаях можно быть уверенным, что мы имеем дело с особым, своеобразным типом ареала, а не со случайным набором точек, в которых был обнаружен рассматриваемый вид. Выделение центров видообразования у океанических видов с их преимущественно широтными ареалами невозможно.

1. Арктические виды. Эпи- и мезопелагических арктических головоногих нет. Арктический ареал имеет лишь глубоководный (бентопелагический), но поднимающийся и в мезопелагиаль *Cirroteuthis muelleri* (см. рис. 5).

2. Арктическо-bореальный вид. *Gonatus fabricii* (рис. 6) распространен в глубоководной части Центрального полярного бассейна, Норвежском, Гренландском, Баффиновом морях и в северо-западной Атлантике на юг до района мыса Код. Арктическо-bореальных тихоокеанских головоногих моллюсков нет.

3. Bореальные виды.

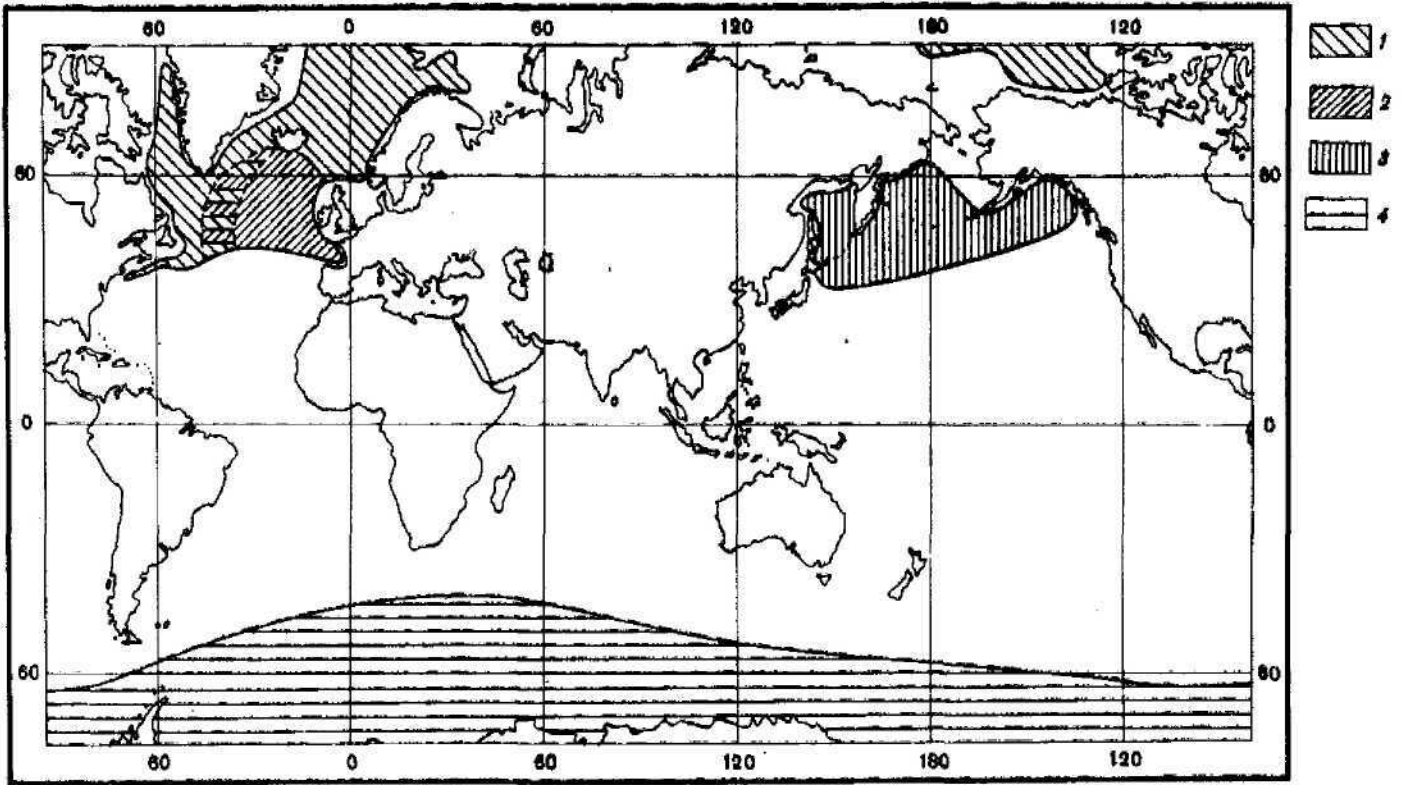
3.1. Атлантический boreальный вид. Только *Gonatus steenstrupi* — форма, близкая к *G. fabricii* и, вероятно, недавно от нее отщепившаяся: от хребта Рейкьянес и Фареро-Шетландского порога до Бискайского залива (рис. 6) (если не считать *Mastigoteuthis schmidti*, который, скорее всего, форма *M. grimaldii*).

3.2. Тихоокеанские boreальные виды. Многочисленны и разделяются на четыре подгруппы. 3.2.1. Широкоbореальные виды: *Berryteuthis magister* (рис. 8), *Gonatopsis borealis* (рис. 8), *G. octopedatus*, *Gonatus onyx* (рис. 7) *G. berryi*, *G. pyros*, *Moroteuthis robusta*, *Chiroteuthis calyx*, *Belonella borealis*, *Galiteuthis phyllura*. Распространены от Берингийского склона и зал. Аляска до северо-восточного Хонсю и южной Калифорнии или Калифорнийского полуострова; в Японском море встречаются лишь 4 вида из 10, и те преимущественно на севере моря или на глубинах. 3.2.2. Высокоbореальные виды: *Gonatopsis okutanii*, *G. makko*, *Gonatus tinro*, *G. kamtschaticus*, *G. madokai* (см. рис. 6). Распространены от Берингийского склона до южных Курил и в заливе Аляска; отсутствуют у западных берегов США; в Японском море — 2 вида в северной и западной частях. 3.2.3. Низкоbореальный приазиатский вид: *Gonatopsis japonicus*, известный лишь в южной части Охотского моря и центральной — Японского моря. 3.2.4. Низкоbореальный приамериканский вид: *Berryteuthis anonychus* — от Алеутских островов и залива Аляска до южной части Калифорнийского полуострова (рис. 9); его ареал — гомолог ареала атлантического *G. steenstrupi*, Низкоbореальных видов, распространенных и в западной и в восточной Пацифике, нет.

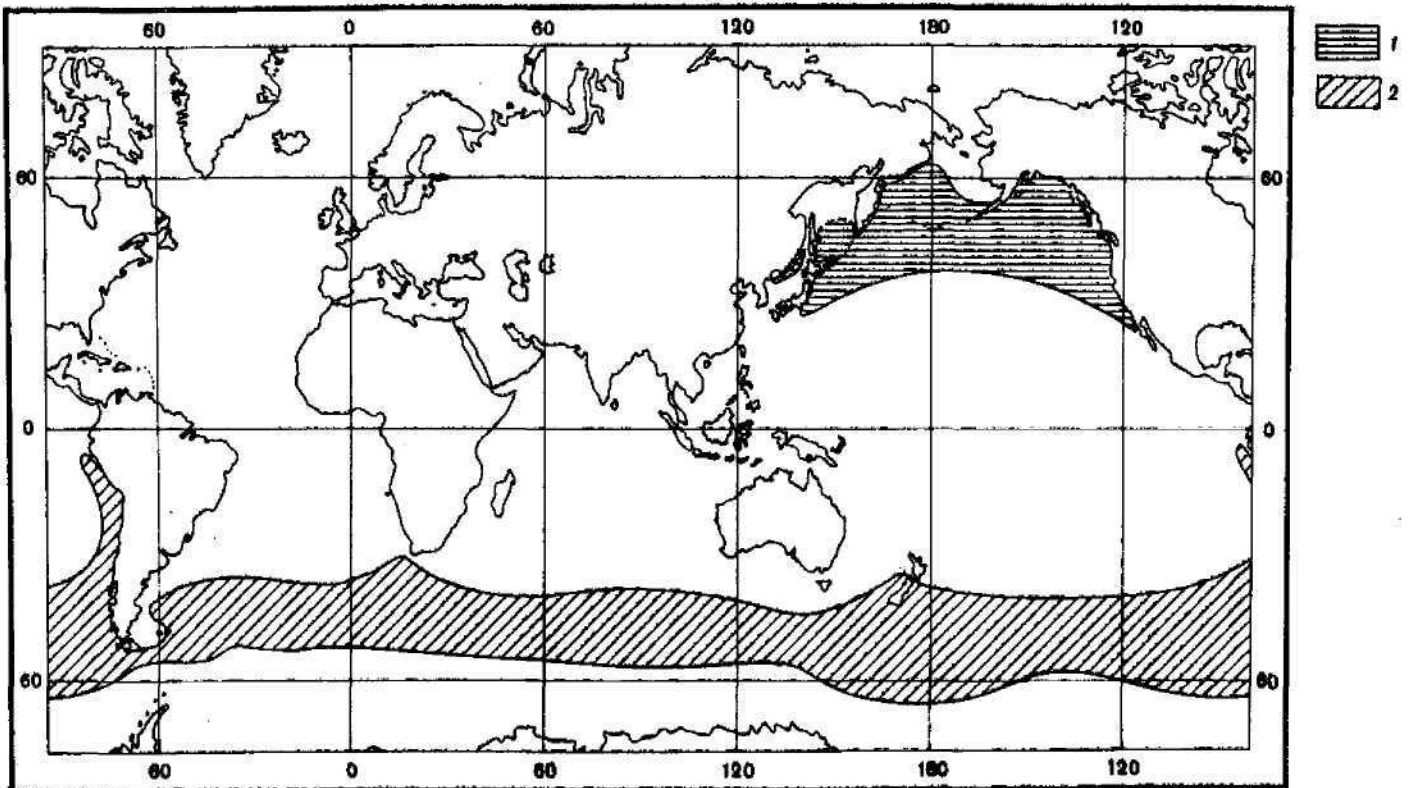
4. Низкоbореально-субтропические виды.

4.1. Океанические виды: в Атлантике *Teuthowenia megalops* (рис. 8), *Mastigoteuthis agassizi*, в Тихом океане *Onychoteuthis banksi borealijaponicus* (рис. 10).

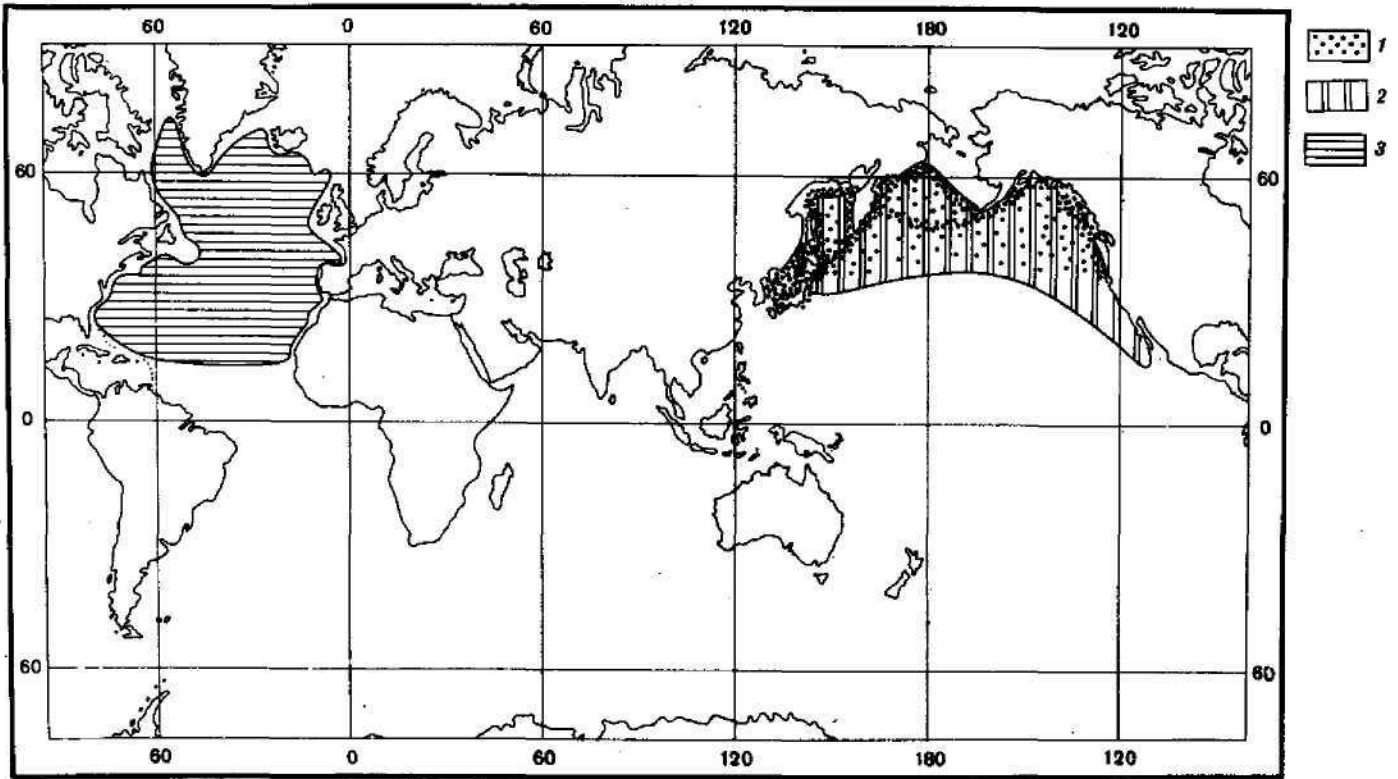
4.2. Нерито-океанические виды: в Атлантике *Illex illecebrosus illecebrosus* (преимущественно в северо-западной Атлантике — рис. 11), *Todarodes sagittatus* (преимущественно в северо-восточной Атлантике — рис. 9), *Stoloteuthis leucoptera* (там и там, но популяции западной и восточной Атлан-



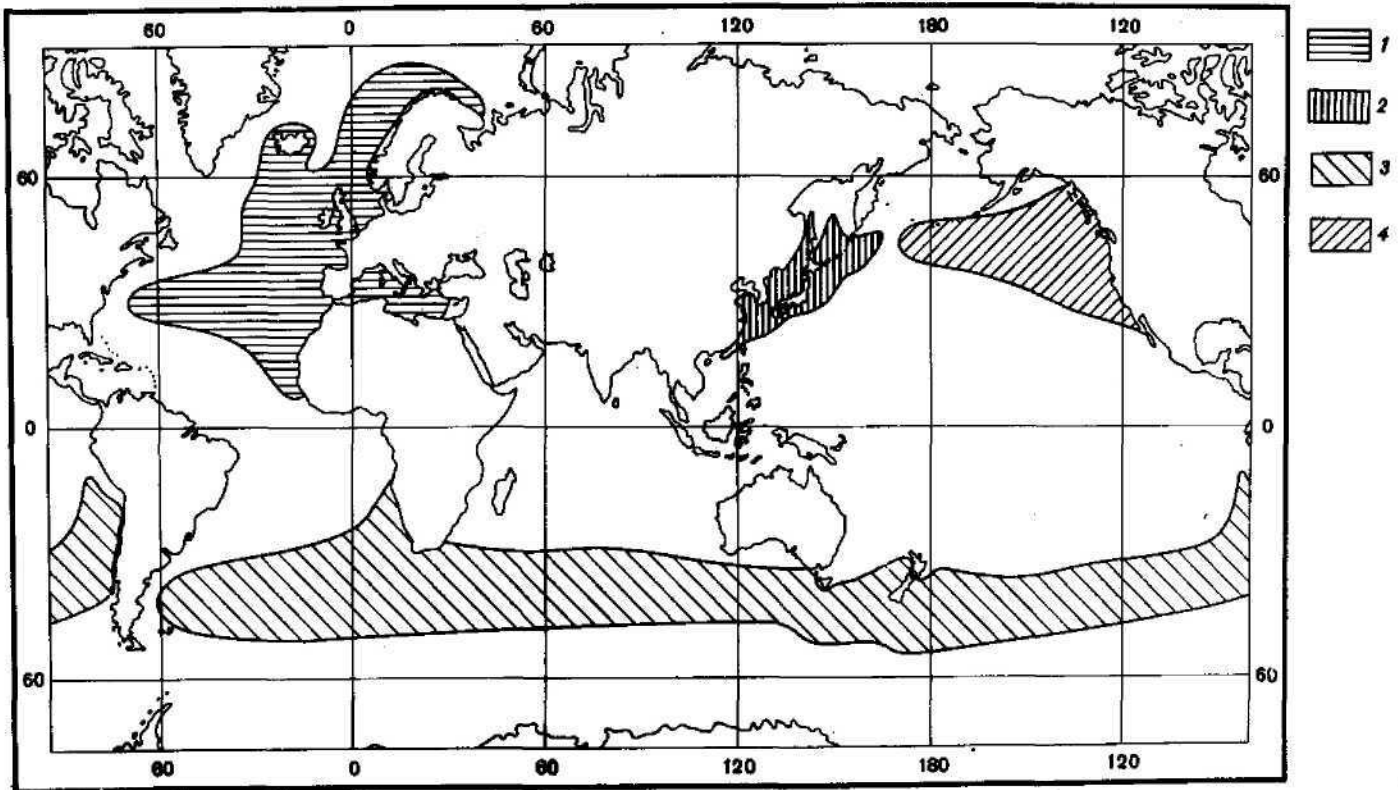
Р и с. 6. Распространение *Gonatus fabricii* (1), *G. steenstrupi* (2), *G. madokai* (3) и *Mesonychoteuthis hamiltoni* (4)



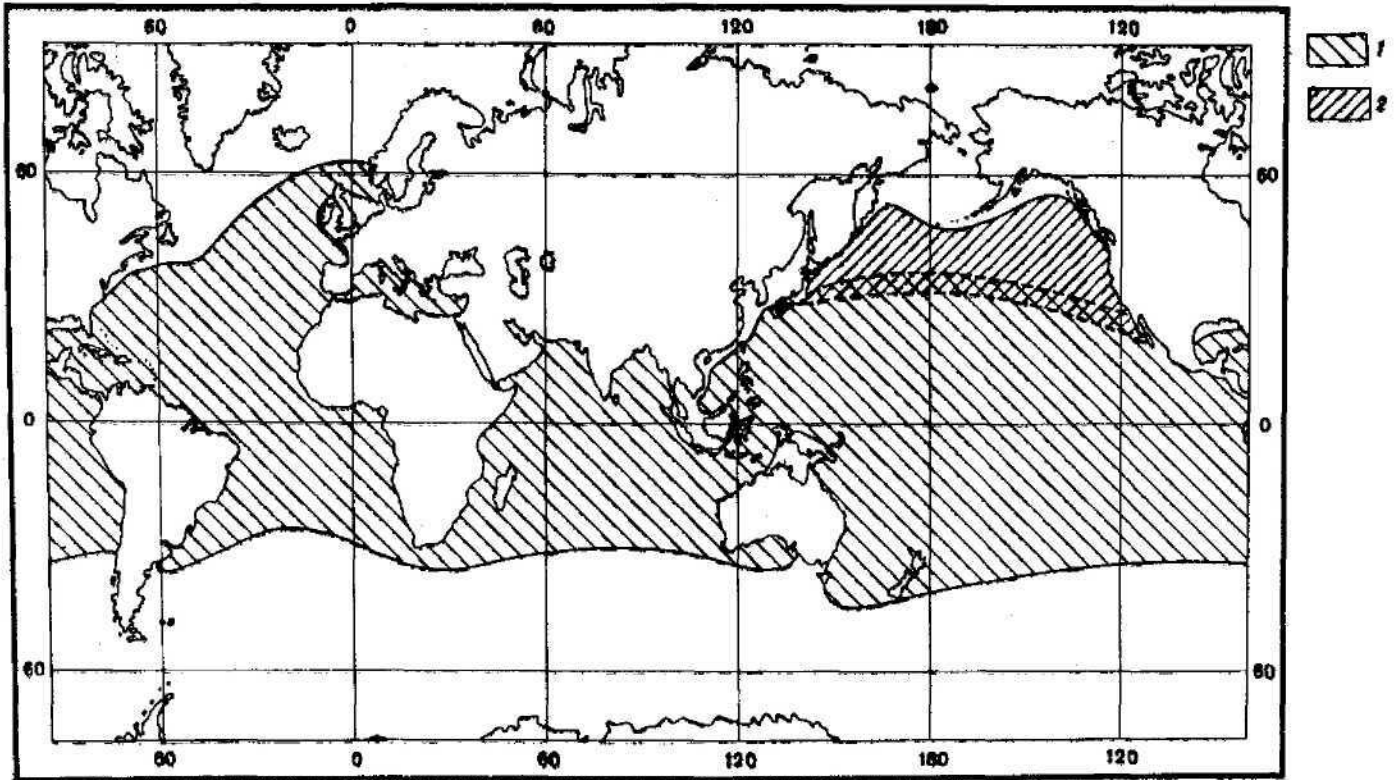
Р и с. 7. Распространение *Gonatus onyx* (1) и *G. antarcticus* (2)



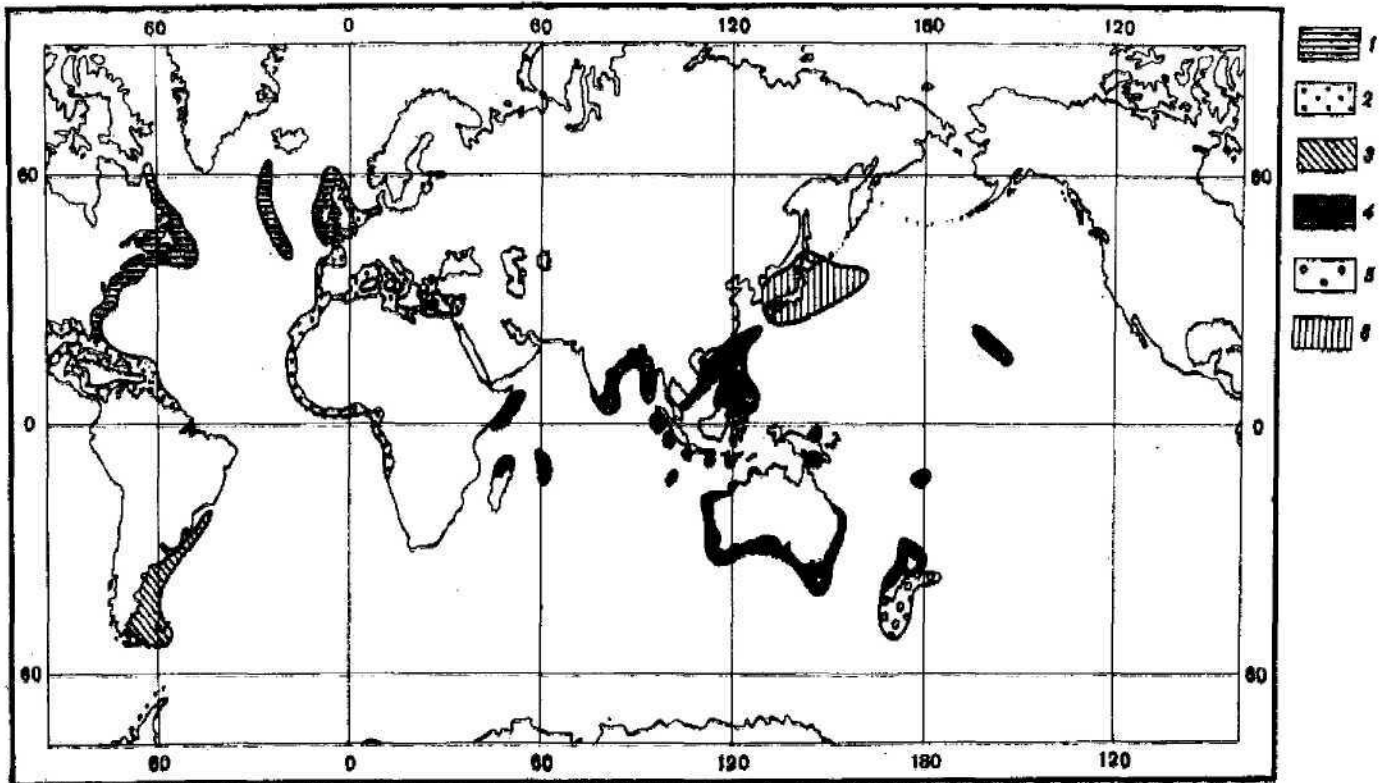
Р и с. 8. Распространение *Berryteuthis magister* (1), *Gonatopsis borealis* (2) и *Teuthowenia megalops* (3)



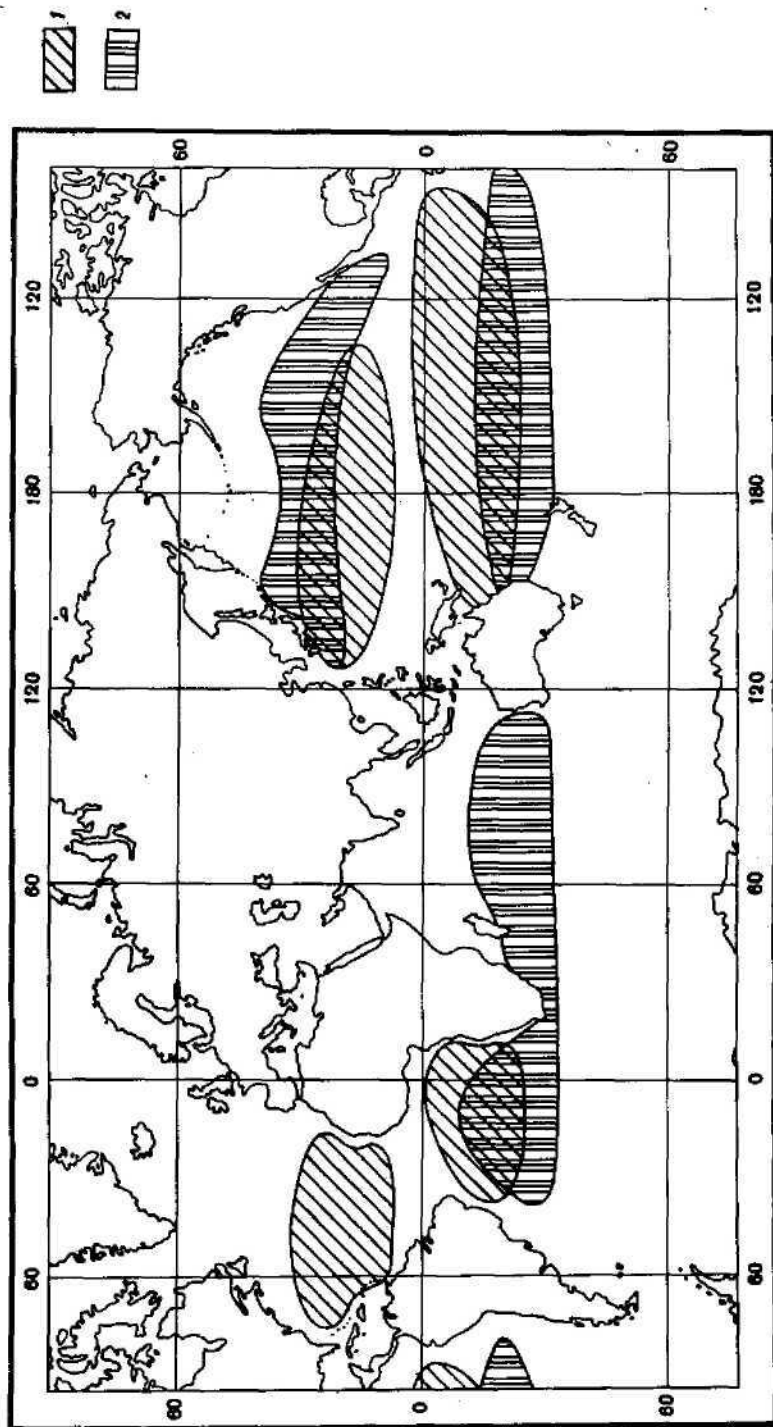
Р и с. 9. Распространение *Todarodes sagittatus* (1), *T. pacificus* (2), *T. angolensis* (3) и *Berryteuthis anonychus* (4)



Р и с. 10. Распространение *Onychoteuthis banksi*
 1 - *O. b. banksi*; 2 - *O. b. borealijaponicus*



Р и с. 11. Распространение *Illex illecebrosus* (1 - *I. i. illecebrosus*, 2 - *I. i. coindetii*, 3 - *I. i. argentinus*), *Nototodarus* ex gr. *sloani* (4), *N. sp.* (5) *Watasenia scintillans* (6)



Р и с. 12. Распространение *Hyaloteuthis pelagica* (1) и *Eucleoteuthis* (2)

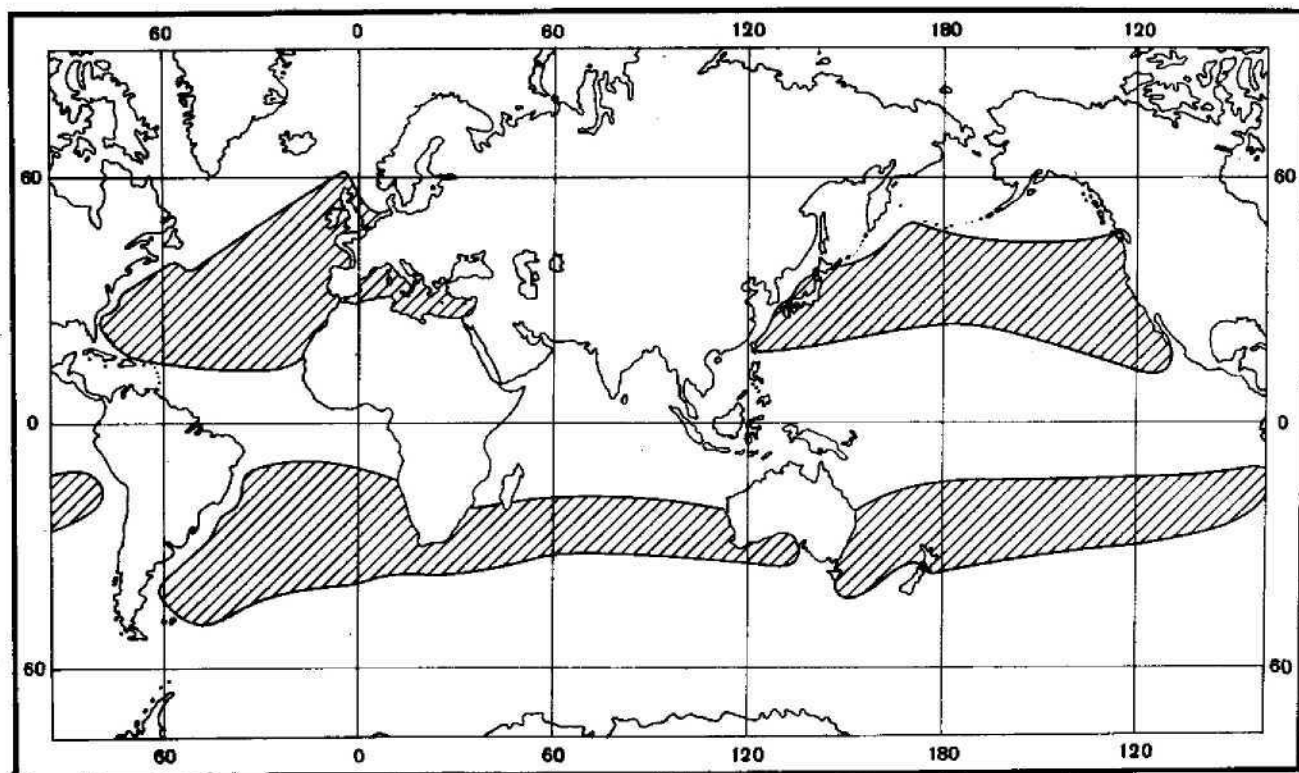
тики изолированы); в северо-западной Пацифике *Watasenia scintillans* (рис. 11) и *Todarodes pacificus* (рис. 9); в северо-восточной Пацифике *Abraliopsis felix* и *Gonatus californiensis*. Эти виды либо приурочены только к низкобореальным и северным субтропическим районам, либо встречаются и в высокобореальных, но лишь на нагуле, либо проникают до северной границы бореальной зоны только на части ареала (*T. megalops* — рис. 8). На севере они не проникают или почти не проникают в Лабрадорское, Норвежское, Берингово моря и залив Аляска (*T. sagitatus* встречается в Норвежском море регулярно, но лишь на нагуле), в Охотском море отсутствуют или (*W. scintillans*, *T. pacificus*) встречаются лишь в водах течения Соя. На юге они достигают восточной Флориды, западной Африки, Восточно-Китайского (*T. pacificus* даже Южно-Китайского) моря и Калифорнийского полуострова.

5. Периферические виды. Они малочисленны и их распространение плохо изучено, за исключением *Eucleoteuthis luminosa*. Этот вид имеет северно-периферический ареал в Тихом океане и южно-периферический в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах (рис. 12). *Lampadioteuthis megalia* предположительно северно-периферический в Атлантическом и южно-периферический в Тихом океане. *Abraliopsis* sp. cf. *falco* — возможно, северно-периферический тихоокеанский вид. Южно-периферические виды: *Abraliopsis gilchristi* и, возможно, *Leachia* sp. A и *L. rynchophorus*.

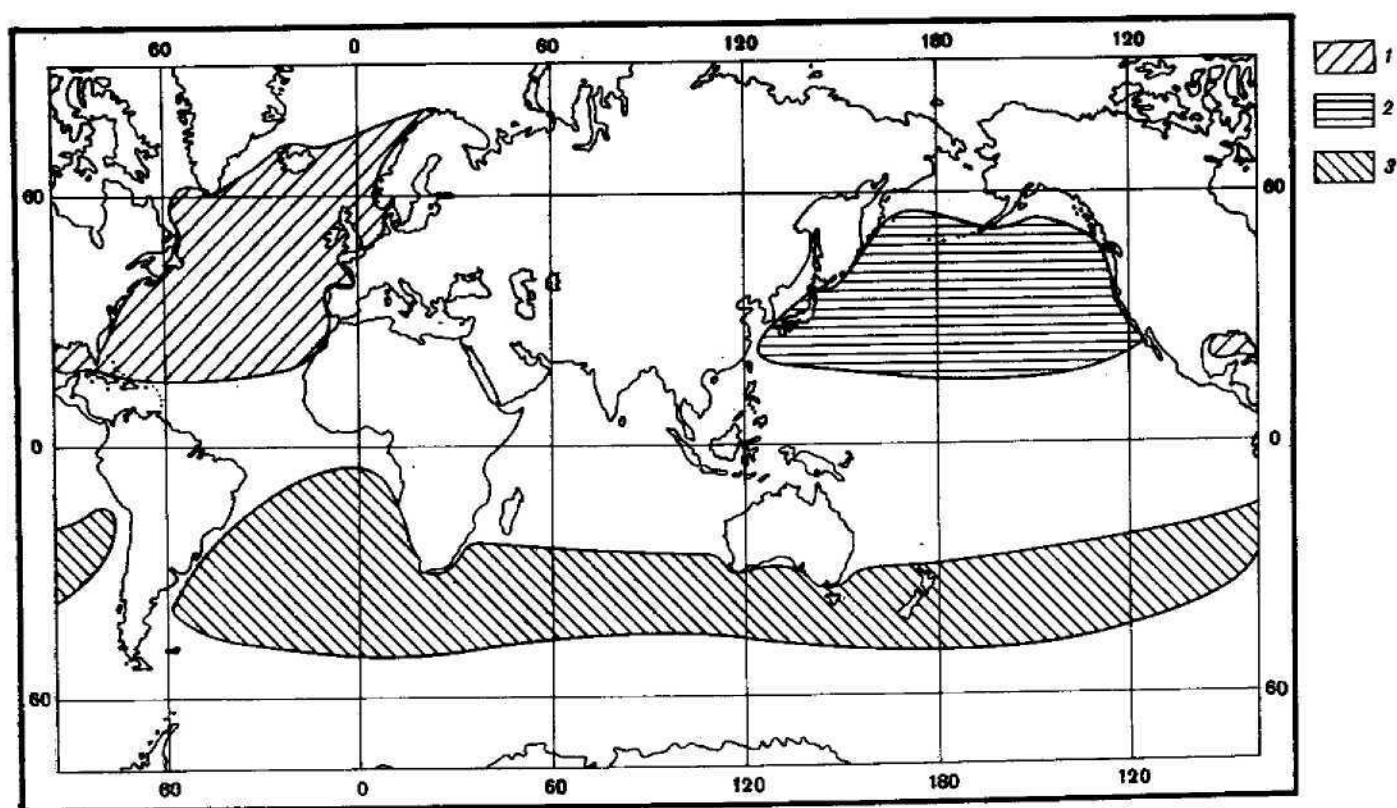
6. Субтропические виды. Бисубтропические — распространены и в северном и в южном полушарии: *Ommastrephes bartrami* — 3 не описанных подвида (рис. 13) и *Architeuthis ex gr. dux* — 3 подвида или близких вида (рис. 14): северная Атлантика, северная Пацифика и южные части Атлантического, Индийского и Тихого океанов. На нагуле *O. bartrami* заходят на север до границы высоко- и низкобореальной подзон, на юг — до северной границы нотальной зоны, *Architeuthis* же проникают в высокобореальную и (местами) нотальную зону. И *Ommastrephes* и *Architeuthis* — активные nektonные виды, совершающие протяженные миграции. Среди планктонных и полупланктонных океанических видов нет видов с субтропическим распространением.

Границами субтропических зон со стороны полюсов служат северная и южная субполярные (субтропические) конвергенции (по терминологии В.А. Буркова, 1972, 1980, северный полярный и субантарктический фронты; северную субполярную конвергенцию в Тихом океане обычно называют субарктическим фронтом — *Dodimead et al.*, 1963), а со стороны экватора — северная и южная тропические конвергенции (субтропические конвергенции по: Бурков, 1972, 1980). Приблизительно такой же ареал имеют на западе океанов периферические бисубтропические виды (Беклемишев, 1969), но на востоке океанов они в отличие от субтропических имеют сплошной ареал, захватывающий и экваториальный район.

Из нерито-океанических видов к северным субтропическим видам с некоторой долей условности можно отнести: *Octopoteuthis* sp. и *Liguriella* sp. в северо-восточной Атлантике ("виды Мавританского апвеллинга" по: *Backus et al.*, 1977), *Euploteuthis chuni* в северо-западной Пацифике и эндемиков Калифорнийского течения, как *Bathyteuthis berryi*, а к южным субтропическим — австрало-новозеландского *E. galaxias*. Возможно, неко-



Р и с. 13. Распространение *Omastrephes bartrami*



Р и с. 14. Распространение *Architeuthis* ex gr. *dux*: 1 – *A. (dux) dux*, 2 – *A. (dux) martensi*, 3 – *A. (dux) sanctipauli*

торые перечисленные выше виды в действительности не субтропические, а периферические или, напротив, центральные.

7. Тропические виды. Как было сказано выше, эта группа абсолютно преобладает по числу видов и условно делится на 6 подгруппы по степени проникновения на север и юг. По типу горизонтального распространения также выделяются 6 подгрупп: космополиты (К), атлантические (А), индопацифические (ИП), индовестпацифические (ИВП), атланти-индовестпацифические (АИВП), западнотихоокеанские (З) и восточно-тихоокеанские (В). Несколько видов распространены только в Индийском или в Тихом, либо в Атлантическом и западной части Индийского, в Атлантическом и Тихом океанах.

7.1. Тропическо-бореально-нотальные виды. Достигают на севере 50–60° с.ш., на юге 40–45° ю.ш.: *Taningia danae*, *Tetronychoteuthis dussumieri*, *Mastigoteuthis* ex gr. *grimaldii*, *Helicocranchia pfefferi*, *Japetella diaphana* (рис. 15), *Alloposus mollis* (все К), *Histioteuthis reversa* (А), *H. bonnellii* (А и юго-запад Индийского океана).

7.2. Широкотропические виды. Достигают 40–45° с.ш. и ю.ш.: *Pterygoteuthis giardi*, *Octopoteuthis megaptera*, *Onychoteuthis banksi banksi* (рис. 10), *Stenopteryx sicula*, *Histioteuthis hoylei*, *Cranchia scabra*, *Liocranchia reinhardti*, *Bathothauma lyromma*, *Vampyroteuthis infernalis* (рис. 15), *Eledonella pygmaea*, *Tremoctopus violaceus*, *Argonauta argo*, *A. hians* (все К), *Onykia caribboea* (К, в Тихом океане относится к 7.5), *Abraliopsis hoylei*, *Pyroteuthis margaritifera*, *Chiroteuthis joubini*, *Mastigoteuthis atlantica*, *M. magna* (все АИВП), *Dosidicus gigas* (В) (рис. 16).

7.3. Узкотропические виды. Ареал заключен между 30–35° с.ш. и ю.ш.: *Ancistrocheirus alessandrini*, *Cycloteuthis sirventi*, *Discoteuthis laciniosa*, *Leachia pacifica* (все К); пары *Sthenoteuthis pteropus* (А) – *S. oualaniensis* (ИП) (рис. 17), *Ornithoteuthis antillarum* (А) – *O. volatilis* (ИВП) (рис. 16), *Neoteuthis thielei* (А) – *N. sp.* (ИП); *Enoploteuthis anaspis*, *E. leptura*, *Histioteuthis celetaria*, *Egea inermis*, *Sandalops melancholicus* (все – АИВП); *Liocranchia valdiviae*, *Argonauta boettgeri* (ИП), *Chiroteuthis picteti* (ИВП), *Abraliopsis affinis*, *Histioteuthis heteropsis*, *Valbyteuthis danae* (все В), *Grimalditeuthis bonplandi*, *Joubiniteuthis portieri* (Атлантический и Тихий океаны).

7.4. Экваториальные виды. Ареал заключен преимущественно между низкоширотными границами субтропических видов или между северным и южным тропиком: *Discoteuthis discus* (К), *Mastigoteuthis inermis* (А), *Enoploteuthis reticulata*, *E. jonesi*, *Abraliopsis chuni*, *A. lineata*, *Bathyteuthis bacidifera* (ИВП), *Enoploteuthis obliqua*, *Abraliopsis felis*, *Drechselia danae* (В), *Enoploteuthis octolineata*, *E. higginsi* (З), *Valbyteuthis oligobessa* (З + В), *Galiteuthis pacifica* (ИП).

7.5. Экваториально-западноцентральные виды: на западе Атлантического и Тихого океанов распространены, как виды подгруппы 7.3 или даже 7.2, на востоке – как подгруппы 7.4: *Thysanoteuthis rhombus* (рис. 18), *Brachioteuthis behni* (К), *Onykia caribboea* (только в Тихом океане), *Abralia andamanica*, *Amphitretus pelagicus pelagicus* (ИП).

7.6. Экваториально-субтропические виды, отсутствующие или редкие в центральных водах. Эту группу нельзя считать особым типом распространения, так как отсутствие соответствующих видов в центральных водах обус-

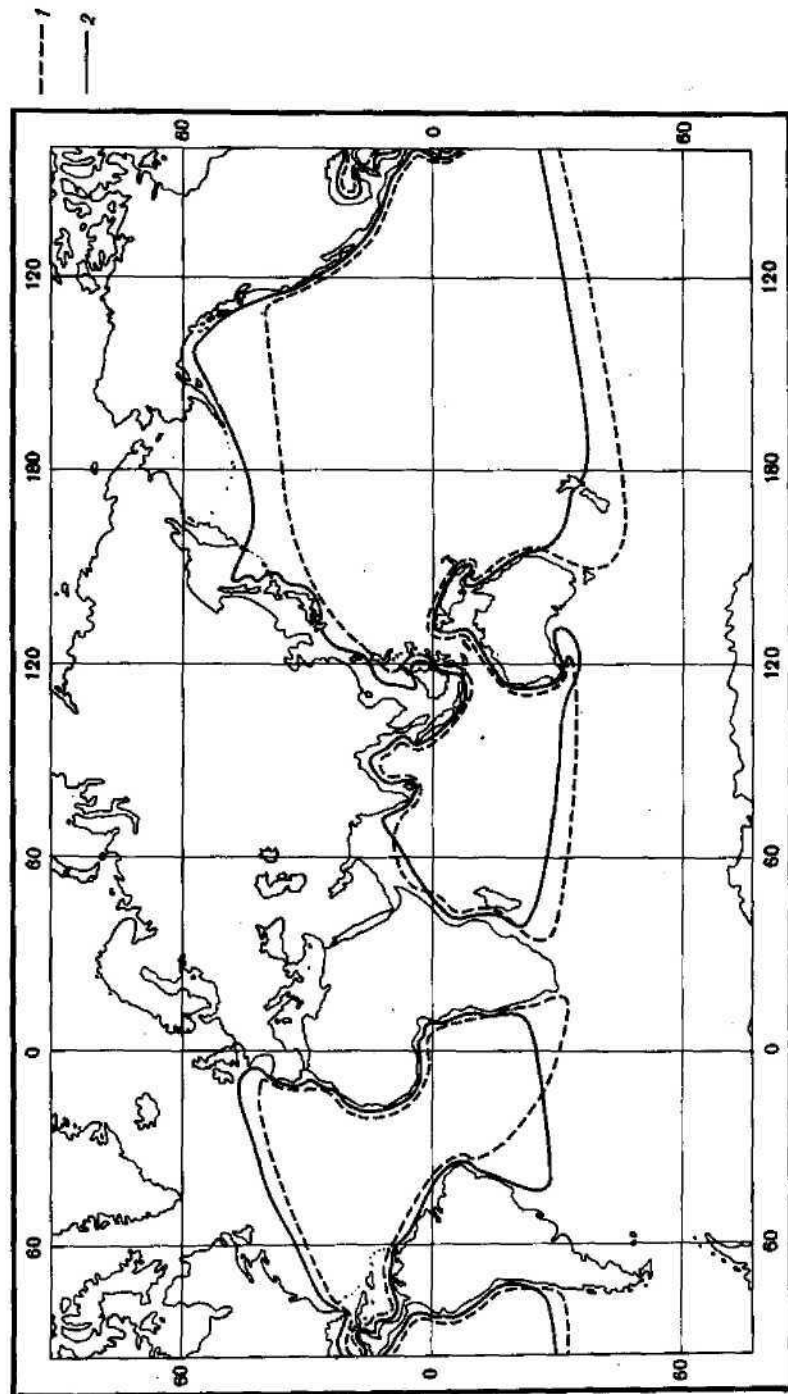
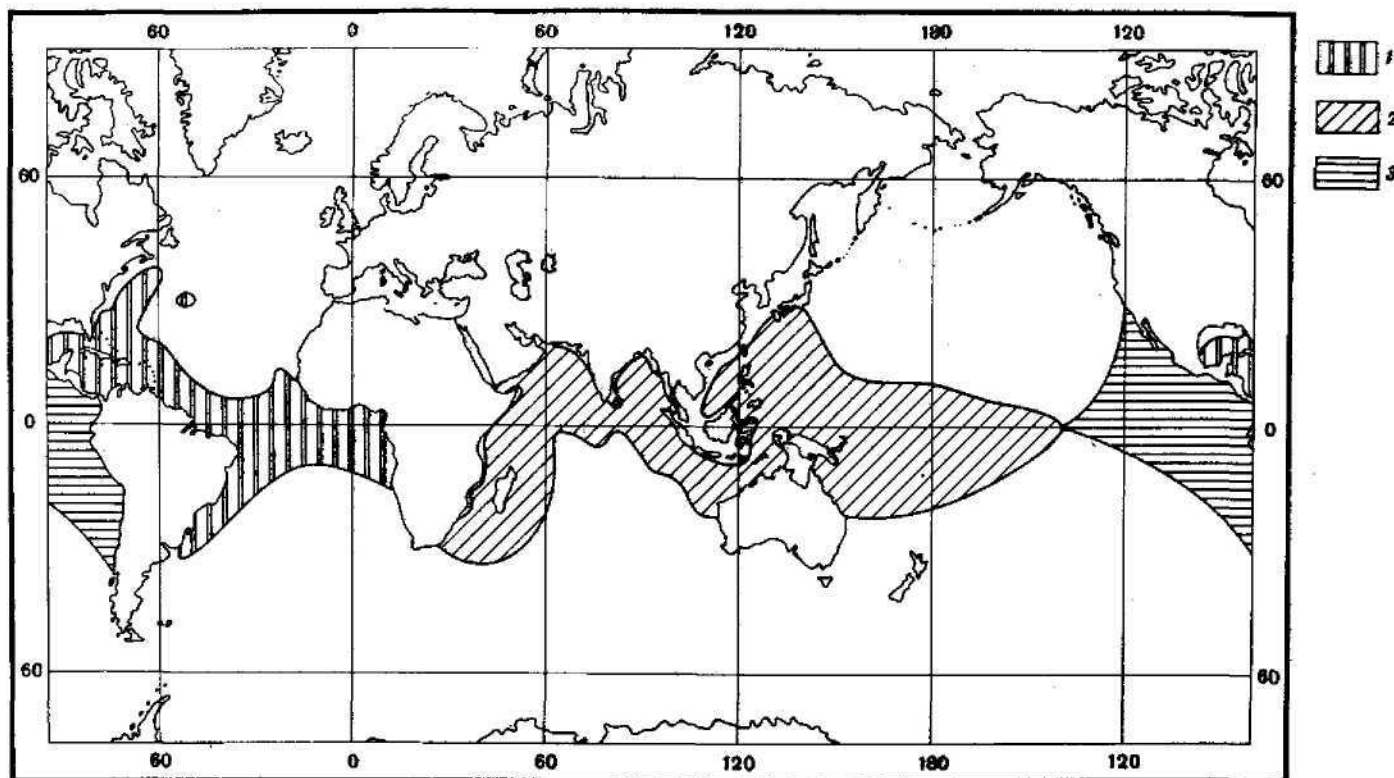
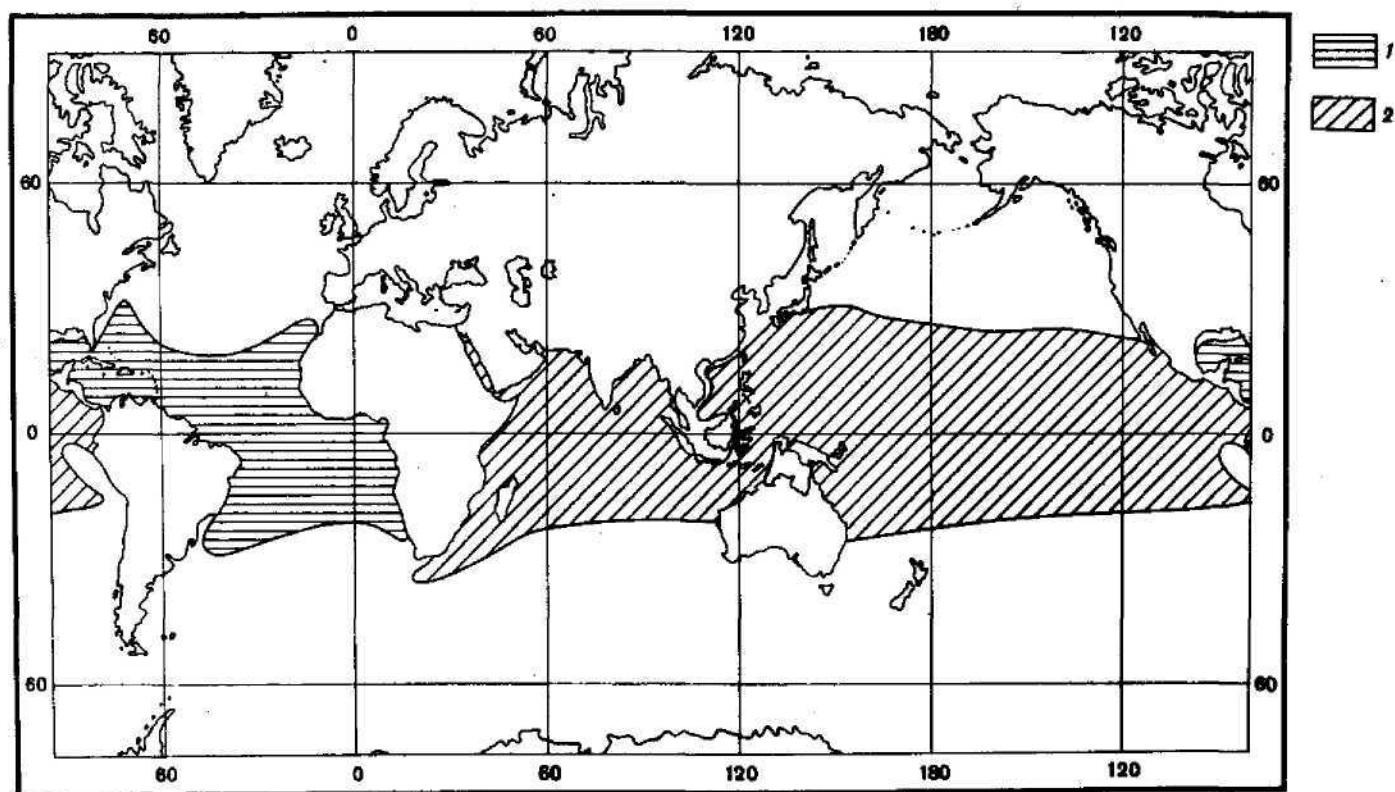


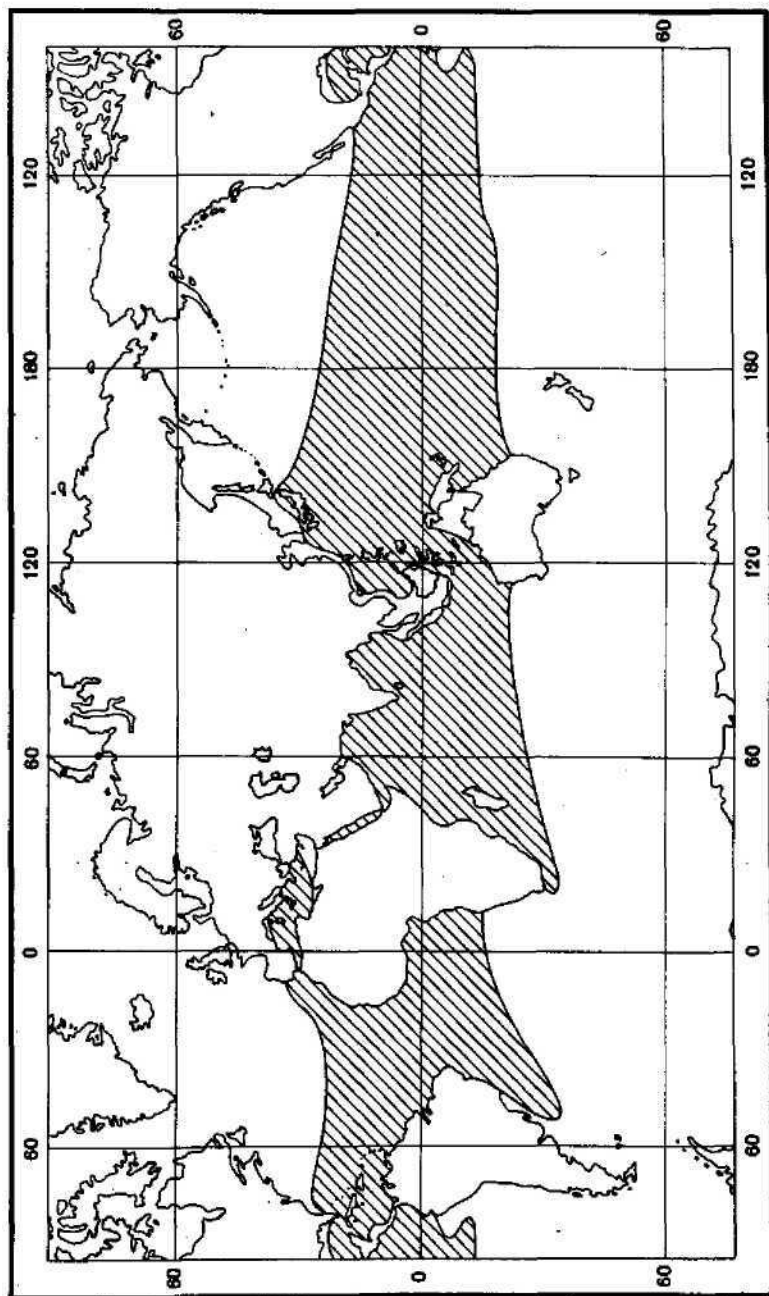
Рис. 15. Распространение *Vampyroteuthis infernalis* (1), *Japetella diaphana* (2)



Р и с. 16. Распространение *Ornithoteuthis antillarum* (1), *O. volatilis* (2), *Dosidicus gigas* (3)



Р и с. 17. Распространение *Sphinctoteuthis pteropus* (1), *S. ovalaniensis* (2)



Р и с. 18. Распространение *Thysanoteuthis rhombus*

ловлено не температурным, а трофическим, т.е. азональным фактором. В центральных водах западной Пацифики или по крайней мере в наиболее олиготрофных частях Филиппинского моря отсутствуют такие виды, как *Pterygioteuthis giardi*, *Mastigoteuthis ex gr. grimaldii*, *M. atlantica*, *Vampyroteuthis infernalis*, *Japetella diaphana* и др. (Несис, 1977а).

Нужно еще раз подчеркнуть, что перечисленные подгруппы тропических видов не разделены резкими границами, а плавно переходят одна в другую. Кроме того, северные и южные границы разных видов могут существенно различаться в разных океанах, на западе и востоке одного океана и т.п. Ареалы *Sth. pteropus* и его индопацифического викариата *Sth. oualaniensis* (рис. 17) расширены на западе и востоке океанов и сужены в середине (Александронец и др., 1983). Если рассматривать периферические части ареалов, эти виды следует считать узкотропическими, а если рассматривать только центральные части ареалов — то экваториальными (Несис, 1974б).

Перечисленные подгруппы не исчерпывают всего разнообразия типа ареалов тропических видов. Пример — пара очень близких видов *Megalocranchia oceanica* (А) и *M. abyssicola* (ИП): первый вид имеет преимущественно бицентральный ареал, второй — узкотропический в Индийском и экваториально-западноцентральный в Тихом океане (рис. 19). *Belonella belone* (К) и *Galiteuthis armata* (А) на севере достигают (в Атлантике) соответственно 45 и 60° ю.ш., на юге не выходят за пределы тропической зоны.

Многим нерито-океаническим тропическим видам свойственны узколокальные ареалы. Например, *Enigmoteuthis dubia* распространен только в Красном море и Аденском заливе. В роде *Abralia* имеются виды с такими ареалами, как западноиндийский тропический (*A. steindachneri*, *A. magisarahica*), индомалайский (*A. armata*, *A. lucens*, *A. spaercki*), западноатлантический (*A. grimpei*); *A. vetanui* встречается в западной и восточной Атлантике, но полностью отсутствует в центральной. Суперпопуляции *Ornithoteuthis antillarum* западной и восточной Атлантики также почти полностью изолированы (рис. 16), обмен генами возможен только в экваториальном районе близ Срединно-Атлантического хребта (Несис, Нигматуллин, 1979).

8. Центральные виды — обитатели центральных круговоротов.

8.1. Бицентральные виды: *Hyaloteuthis pelagica* (см. рис. 12), *Ocythoe tuberculata* и, возможно, *Tremoctopus gelatus*. К этой группе примыкает *Pterygioteuthis gemmata*, который в северных частях Атлантического и Тихого океанов обитает в центральных водах, а в южных частях трех океанов тяготеет к периферической полосе (периферический бицентральный вид по: Беклемишев, 1969). Некоторые узкотропические виды (*Megalocranchia oceanica* — рис. 19, *Sandalops melancholicus*, *Liocranchia valdiviae*) отсутствуют в экваториальной зоне на западе Атлантического (первые два вида) или Тихого (последний вид) океанов и имеют, таким образом, ареал, приближающийся к бицентральному. Ареал бицентрального типа в западной Атлантике свойствен *Abralia redfieldi*.

8.2. Североцентральные виды изучены недостаточно. Вероятно, такой ареал имеют *Histioteuthis elongata* и *Valbyteuthis exophthalmica*, в Атлантике, *Asperoteuthis famelica* в западной и центральной и *Pyroteuthis addo-lux* в восточной Пацифике.

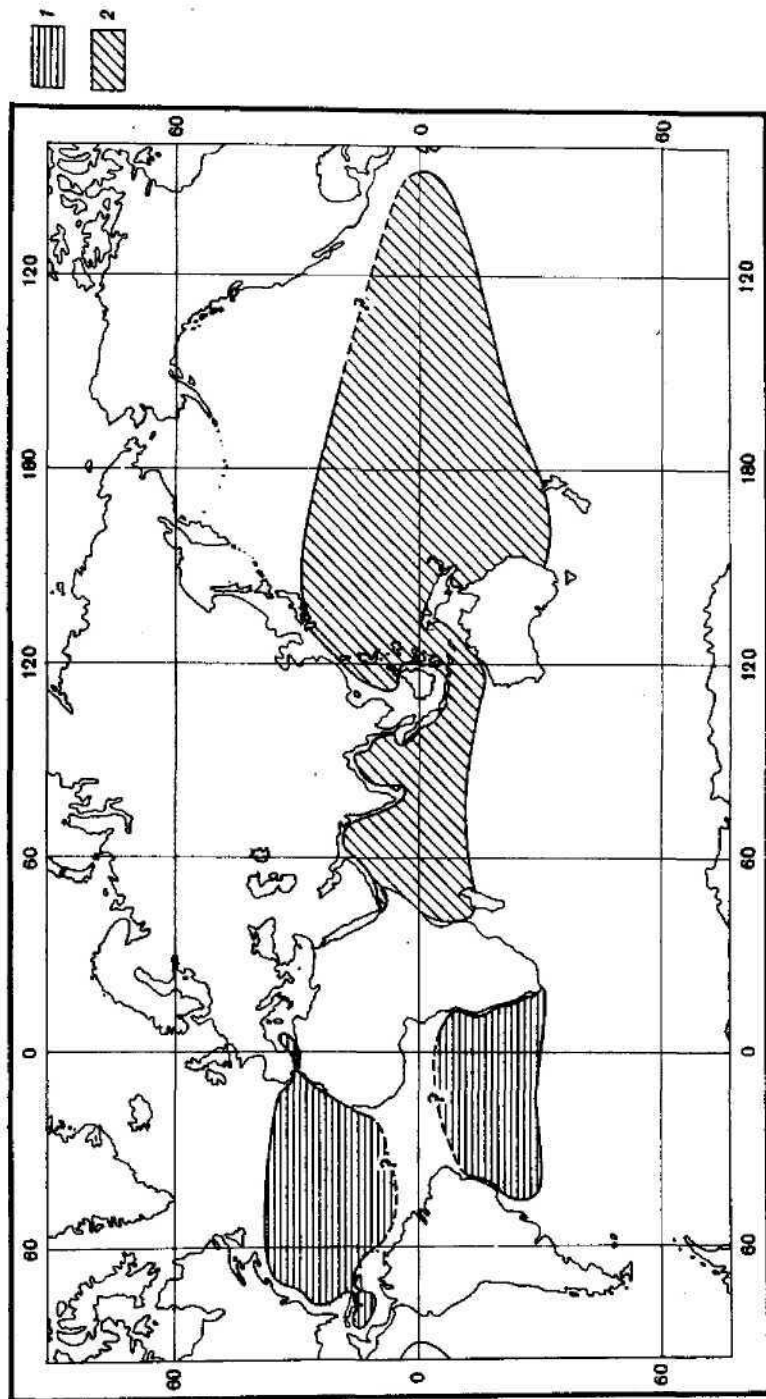


Рис. 19. Распространение *Megalocranchia oceanica* (1), *M. abyssicola* (2)

8.3. Южноцентральные виды. Видов этой категории среди головоногих не известно.

О южных субтропических и южнопериферических видах упоминалось выше (группы 5 и 6).

9. Южносубтропическо-нотальные виды распространены в основном на 25–45° ю.ш.: распространенные циркумглобально *Moroteuthis robsoni*, *Histioteuthis atlantica*, *H. macrohista*, *Teuthowenia richardsoni* и *Galiteuthis suhmi*, отсутствующие в юго-восточной Пацифике *Liguriella rodophthalma*, атлантические *Chiroteuthidae* n.g. n.sp. В и *Amphitretus pelagicus thielei*. В этой же полосе лежит южная часть сложного ареала *Chiroteuthis veranyi*.

10. Нотальные виды – распространены между южной субтропической и антарктической конвергенцией: *Gonatus antarcticus* (рис. 7), *Moroteuthis ingens* (заходят и в антарктическую зону), *Onychia (?) verrilli*, *Histioteuthis eltaninae*, *Promachoteuthis* sp. и *Todarodes angolensis* (рис. 9). Последний вид заходит довольно далеко на север в Бенгельском и Перуанском течениях. К этой категории, вероятно, относится новый род и вид *Neoteuthidae*.

11. Нотально-антарктические виды. Северная граница их ареалов совпадает с границей нотальных видов или проходит несколько южнее (Несис, 1979в), на юге они достигают Антарктиды: *Mastigoteuthis psychrophila*, *Batoteuthis skolops*, *Belonella* n. sp. и один из видов группы *Brachioteuthis riisei*. Южная часть сложного ареала *Bathyteuthis abyssicola* также лежит в нотальной и антарктической зонах.

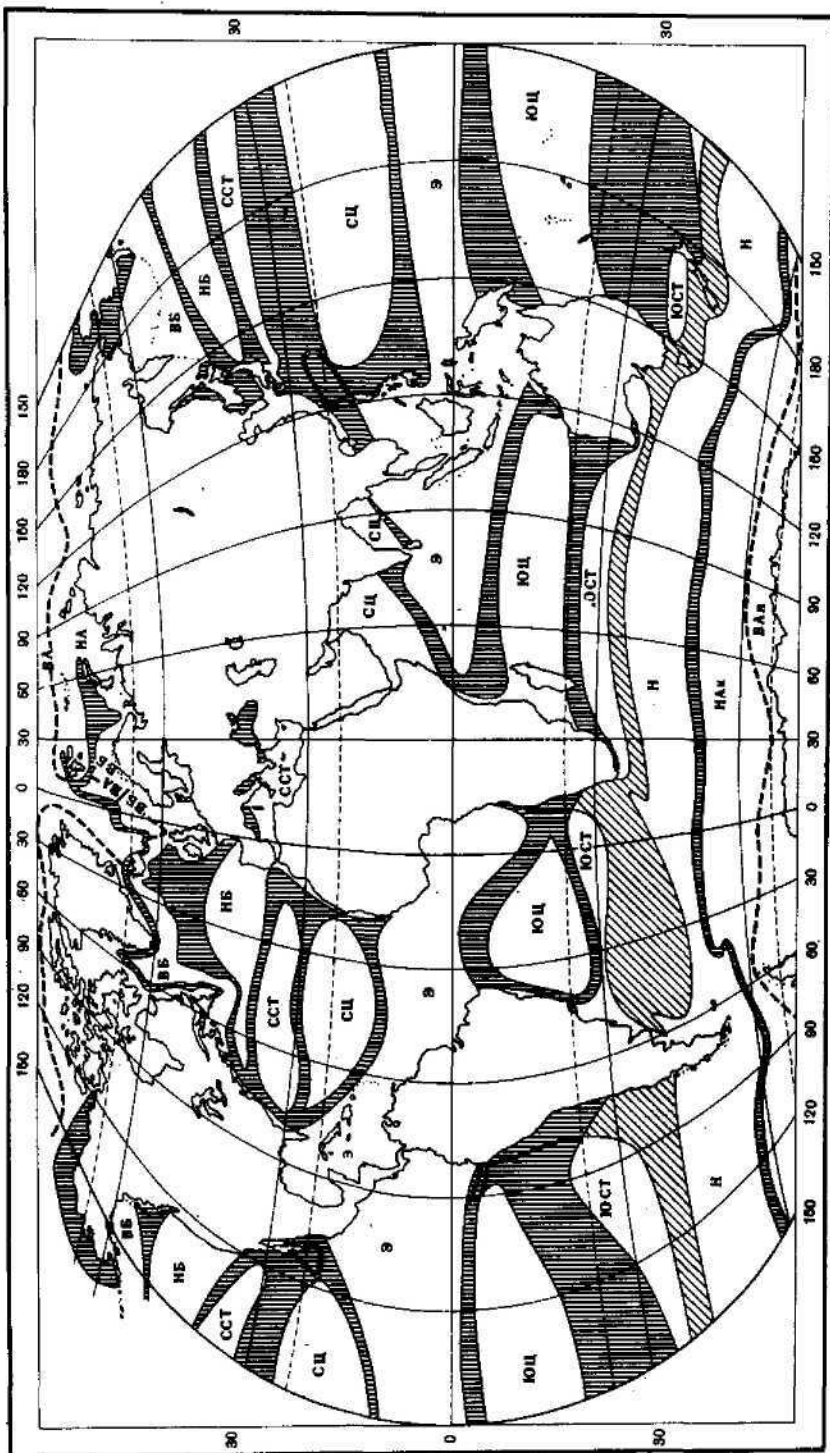
12. Антарктические виды: *Kondakovia longimana*, *Alluroteuthis antarctica*, *Psychroteuthis glacialis*, *Parateuthis tunicata*, *Galiteuthis glacialis* и заходящие в нотальную зону *Moroteuthis knipovitchi* и *Mesonychoteuthis hamiltoni* (рис. 6).

Разделение нотальных, нотально-антарктических и антарктических видов не абсолютно, так как в местах выноса больших масс антарктических подповерхностных промежуточных вод антарктические виды заходят в нотальную зону, а в местах интенсивной адвекции с севера глубинных вод теплого промежуточного слоя нотальные виды заходят в Антарктику (Несис, 1974б, 1977в). Юго-западнее Фолклендских (Мальвинских) островов на нескольких станциях нис "Академик Курчатов" в верхних слоях воды были встречены нотальные виды, а в нижних – антарктические (Несис, 1974б).

д. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СХЕМА МИРОВОГО ОКЕАНА ПО ГОЛОВОНОГИМ МОЛЛЮСКАМ

Суммирование материалов по типам ареалов океанических и нерито-океанических головоногих, изложенных в предыдущем параграфе, приводит к следующей схеме широтной зональности пелагиали (эпи- и мезопелагиали) Мирового океана (рис. 20).

1. Арктическая зона. 1.1. Высокоарктическая подзона. 1.2. Низкоарктическая подзона. В арктической зоне обитают арктические и приатлантические арктическо-бореальные виды. По океаническим головоногим подзоны не выделяются, но они выделяются по донным шельфовым и глубо-



ководным видам и по фауне донных рыб и беспозвоночных (обзор: Несис, 1985а).

2. Бореальная зона. 2.1. Высокобореальная подзона. 2.2. Низкобореальная подзона. Каждая из них делится на Атлантическую и Тихоокеанскую области, а те, в свою очередь, по нерито-океаническим видам — на западную и восточную половину. Население: бореальные, арктическо-бореальные (только в Атлантике), в низкобореальной подзоне также низкобореально-субтропические и наиболее широко распространенные тропические и периферические виды, на нагул заходят и субтропические. Фауна бореальной Пацифики подразделена на северную и южную гораздо резче, чем фауна бореальной Атлантики. По мнению Бриггса (Briggs, 1970, 1974), это деление в Атлантике вообще не выражено, однако по мезопелагическим макропланктонным рыбам оно возможно (Baskus et al., 1977). Поэтому следует считать, что высоко- и низкобореальная подзоны свойственны и атлантической бореали, хотя их различие значительно слабее, чем в тихоокеанской бореали.

3. Северная периферическая полоса экотонного типа между бореальной и северной субтропическими зонами. В Атлантическом океане имеет один, в Тихом два предположительно специфических периферических вида.

4. Северная субтропическая зона. Населена субтропическими, широко-тропическими, низкобореально-субтропическими и периферическими бицентрными видами, в нее проникают и периферические виды. Как и бореальная зона, делится на атлантическую и тихоокеанскую части, каждая из которых — на западную и восточную, но если в бореальной зоне нет специфических видов, общих для Атлантики и Тихого океана, то в субтропиках погоду делают именно общие, зональные формы (подвиды *O. bartmani*, подвиды или близкие виды *Architeuthis ex gr. dux*). Следует особо остановиться на положении североцентральной подзоны в Индийском океане, где она захватывает Аравийское море, Аденский залив, район Сомалийского апвеллинга и Бенгальский залив. Эти районы характеризуются сильным фаунистическим обеднением, захватывающим прежде всего население средних глубин. В Аравийском море отсутствует свыше 30 видов океанических головоногих, встречающихся в экваториальной подзоне Индийского океана, в частности, многие Euploteuthidae, большинство Histiotteuthidae, Chiroteuthidae, Brachiotteuthidae, Cycloteuthidae, Stanchidae и др. В южноцентральной подзоне Индийского океана такого обеднения не наблюдается. Несомненно, это обеднение обусловлено резким дефицитом кислорода на глубинах от 100–200 до 1000–1200 м с минимумом на глубине около 500 м (Иваненков и др., 1964, 1979). Дефицит кислорода обуславливает сильное снижение биомассы планктона и обеднение его видового состава в слое 200–500 м; население слоя 500–1000 м или

Р и с. 20. Широтные зоны пелагиали Мирового океана

ВА — высокоарктическая, НА — низкоарктическая подзоны арктической зоны; ВВ — высокобореальная, НВ — низкобореальная подзоны бореальной зоны; ССГ — северная субтропическая зона; СЦ — североцентральная, Э — экваториальная, ЮЦ — южноцентральная подзоны тропической зоны; ЮСТ — южная субтропическая зона; Н — нотальная зона; НАн — низкоантарктическая, ВАН — высокоантарктическая подзоны арктической зоны. Переходные полосы Зачеркнуты. Пунктир — граница подзон арктической и антарктической зоны. Переходная полоса между южной субтропической и нотальной зонами косо заштрихована (по: Несис, 1982б)

1000–1500 м не обеднено (Виноградов, Воронина, 1961; Виноградов, 1968). Таким образом, влияние дефицита кислорода сказывается прежде всего на том слое, в котором обитают мезопелагические и мезо-батипелагические виды и ранние стадии некоторых батипелагических видов. Население верхних слоев воды в Аравийском море, судя по головоногим моллюскам, не обеднено, а глубинных — обеднено не в такой степени, как промежуточных, среднеглубинных слоев.

5. Тропическая зона. 5.1. Североцентральная подзона. 5.2. Экваториальная подзона. 5.3. Южноцентральная подзона. Фаунистически самая богатая из зон. Населена всеми типами тропических видов. Центральные подзоны отличаются от экваториальной присутствием центральных видов и ограниченной встречаемостью экваториальных, экваториально-западноцентральных, субтропических и экваториально-субтропических видов. Зона четко делится на Атлантическую, Индо-Вестпацифическую и Восточнотихоокеанскую области, по нерито-океаническим видам первая слабо делится на Западно- и Восточноатлантическую, вторая — на Западноиндийскую (Афро-ориентальную, включая Красное море) и Индомалайскую (Австралазийскую); Восточнотихоокеанская область едина.

6. Южная субтропическая зона. По населению аналогична северной субтропической. Зона в основном едина, по нерито-океаническим видам возможно выделение Южноафриканского и Австрало-Новозеландского участков, ранг которых по головоногим моллюскам трудно определить.

7. Южная периферическая полоса, или зона южной субтропической конвергенции. По зоопланктону фауна этой полосы достаточно своеобразна, чтобы можно было считать ее самостоятельной зоной (Boltovskoy, 1966, 1970; Soest, 1975). Среди рыб также имеется целый ряд видов, специфичных именно для "южной переходной зоны" (Беклемишев и др., 1977; Парин, 1979; McGinnis, 1974). В этом отношении южная периферическая полоса существенно отличается от северной и "вполне заслуживает зоогеографического ранга" (Беклемишев и др., 1977, с. 251). Анализ населения этой полосы, проведенный нами для Австрало-Новозеландского региона (Несис, 1979в), показал, что по головоногим моллюскам она носит отчетливо экотонный характер. Там встречены бицентральные, периферические, южносубтропическо-нотальные и наиболее эвритермные из широкотропических и нотальных видов. Только этой зоне свойственны 1–3 вида головоногих плюс два бипериферических (см. выше), и в этом отношении она не сильно отличается от северной переходной полосы.

8. Нотальная зона. На подзоны не делится. Населена нотальными и нотально-антарктическими, в северной части — также южносубтропическо-нотальными видами, куда проникают также единичные наиболее широко распространенные тропические виды. Все характерные виды имеют циркумглобальное распространение, не циркумглобальные ареалы свойственны лишь части южносубтропическо-нотальных видов.

9. Антарктическая зона. 9.1. Низкоантарктическая подзона. 9.2. Высокоантарктическая подзона. Населены антарктическими и нотально-антарктическими видами, их ареалы циркумполярны. Деление на подзоны осуществляется по донным видам шельфа и верхней батии.

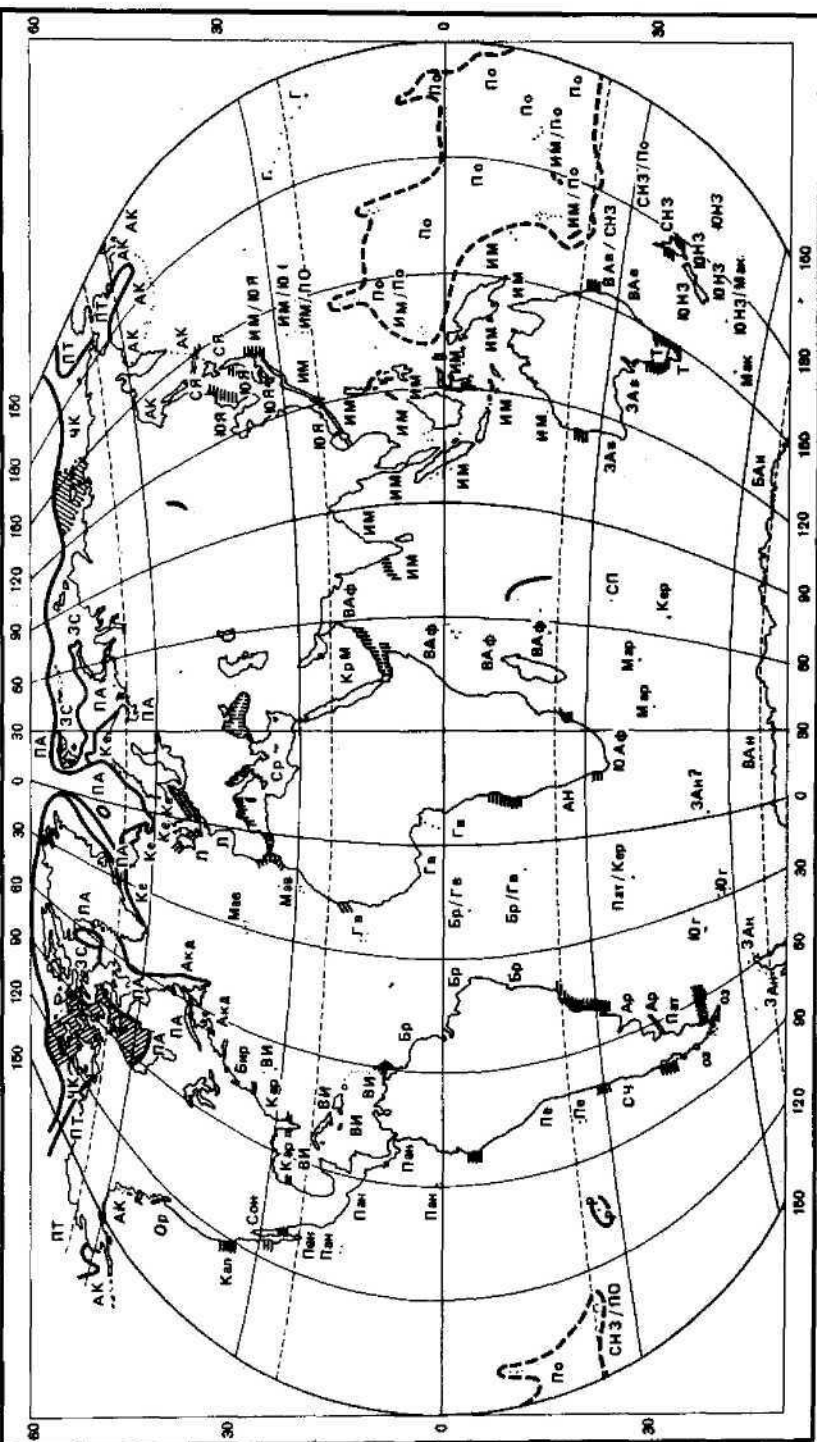
Таким образом, выделяются 7 широтных зон и 9 подзон, а также две специфические переходные полосы, всего 14 широтных поясов. Следует

особо подчеркнуть, что все зоны и подзоны разделены переходными полосами, имеющими разную ширину, иногда очень большую, но только 2 заслуживают специального упоминания. Границы зон на западе Атлантического и Тихого океанов резче, чем на востоке. На востоке этих океанов субтропические зоны и центральные подзоны перекрываются в восточных пограничных течениях: Канарском, Бенгельском, Калифорнийском и Перуанском, на западе Индийского океана они перекрываются в Сомалийском течении. Нотальная зона в Бенгельском и Перуанском течениях дает "языки" далеко на север. Отдельные нотальные виды проникают у берегов Анголы до 15–20° ю.ш., у берегов Южной Америки до 5–7° ю.ш.

Южные границы зон и подзон проходят в западных частях океанов так: в Атлантике — арктической зоны — по 45–50° с.ш. и далее на север и восток, бореальной — от 35–38° до приблизительно 40° с.ш. (высокобореальной условно по 40–43°), северной субтропической — между 25–28° и 30–35°, североцентральной — между 15–20° и 30° с.ш., экваториальной — по 5–10° ю.ш., южноцентральной — по 25–30° ю.ш., южной субтропической — между 30–35° и 47–49°, нотальной — между 48 и 60° ю.ш. В западной части Индийского океана — североцентральной подзоны — по 5–8° ю.ш., экваториальной — по 10(12)°, южноцентральной — 30–33°, южной субтропической — по 37–40° ю.ш. В западной части Тихого океана южная граница арктической зоны проходит по шельфу северной части Берингова моря — 58–63° с.ш., высокобореальной подзоны — приблизительно по 44–45° с.ш., низкобореальной — по 35–38°, северной субтропической зоны — около 25°, североцентральной — около 10° с.ш., экваториальной — около 5° ю.ш., южноцентральной — по 20–25° ю.ш., южной субтропической — между 37–38° и 43–44°, нотальной — около 50–52° ю.ш. Граница низко- и высокоантарктической подзоны проходит по антарктической дивергенции, 60–66° ю.ш.

В целом выделяются три большие группы океанических головоногих, три фауны: арктобореальная, тропическая и нотально-антарктическая. Им соответствуют три широтные надзоны, разделенные периферическими полосами.

Анализ распространения шельфовых бентосных и нектобентосных головоногих привел к выделению 30–32 центров видообразования: Западно-, Восточноарктический; Северозападный атлантический умеренный (Акадо-Виргино-Каролинский); Северовосточный атлантический умеренный, дифференцированный на Европейский бореальный и Лузитано-Средиземноморский; Вестиндский; Бразильский; Гвинейский; Аргентинский (южная Бразилия, Уругвай и северная Аргентина); Патагоно-Огнеземельский; Анголо-Намибский; Южноафриканский; Красноморско-Аравийский; Восточноафриканский; Индомалайский; Западно-, Восточноавстралийский; Тасманийский (Могейский), Алеутско-Камчатский со слабо дифференцированным Орегонским; Северояпонский (Айнский); Южнояпонский (Сино-Японский, или Синониппонский); Калифорнийский с особым подцентром в северной части Калифорнийского залива; Полинезийский; Гавайский; Панамский; ?Галапагосский; ?Рапануйский (острова Пасхи и Сала-и-Гомес) — последние основаны на очень малом числе эндемичных видов осьминогов; Новозеландский (Маорийский); Перуанский;



Южногеоргиевский; Кергеленский (с особым Марионским подцентром); Западно- и Восточноантарктический.

Сравнение этого списка со списком зоогеографических провинций шельфа показывает, что некоторые традиционно выделяемые зоогеографами провинции не имеют собственных центров видообразования головоногих моллюсков. Таковы низкоарктические провинции западной (приатлантической) и восточной (притихоокеанской) Арктики и Среднечилийская (Арауканская) провинция. По другим группам фауны для них характерен очень низкий эндемизм (Несис, 1965а; Семенов, 1982). Их мы характеризуем как переходные провинции. Далее, ряд центров видообразования, не дифференцируемых или слабо дифференцируемых по головоногим моллюскам, хорошо дифференцируется по другим группам фауны. Так, Северозападный атлантический умеренный центр хорошо дифференцируется на Акадийскую, Виргинскую и Каролинскую провинции (Coomans, 1962; Franz, McGill, 1980), Северовосточный — на Кельтскую (Скандинавскую), Лузитанскую, Мавританскую и Средиземноморскую (Несис, 1982в; Ekman, 1953; Hedgpeth, 1957; Thorson, 1965). Орегонская провинция хорошо отделяется от Алеутско-Камчатской, которая, в свою очередь, делится на три самостоятельных участка: Охотоморский (Ламутский), Курильский и Командоро-Алеутский (Берингово-Кенайский). Обычно (Василенко, 1974; Гурьянова, 1972; Кусакин, 1971, 1979; Скарлато, 1974; Briggs, 1974) их считают провинциями, но по распространению головоногих это — округа или подпровинции. Патагоно-Огнеземельский центр разделяется на Патагонский и Огнеземельский, а Новозеландский — на Северо- и Южноновозеландский (Несис, 1979в; Несис, Нигматуллин, 1972). Марионская провинция хорошо отделяется от Кергеленской, что подтверждается составом фауны головоногих (Lu, Mangold, 1979 и наши материалы). Заслуживают выделения в самостоятельные провинции Маккуорийская и, по-видимому, Сенпольская, фауна головоногих которых практически не изучена (Briggs, 1974). В итоге получается (рис. 21) 46 фаунистических провинций шельфа, включая 3 переходных и 3 сомнительных (со знаком вопроса).

В Северном Ледовитом океане и его морях расположены Западносибирская и Чукотско-Канадская, а также Приатлантическая и Притихоокеанская переходные провинции.

Р и с. 21. Зоогеографические провинции шельфа Мирового океана

Провинции (с севера на юг и с запада на восток): ЗС — Западносибирская, ЧК — Чукотско-Канадская, ПА — Приатлантическая переходная, ПТ — Притихоокеанская переходная, АКд — Акадийская, Ке — Кельтская (Скандинавская), АК — Алеутско-Камчатская, Вир — Виргинская, Л — Лузитанская, Ср — Средиземноморская, СЯ — Северояпонская (Айнская), Ор — Орегонская, Кар — Каролинская, Мав — Мавританская, ЮЯ — Южнояпонская (Сино-Японская), Кал — Калифорнийская, Сон — Сонорский округ, ВИ — Вестиндская, Бр — Бразильская, Гв — Гвинейская, Крм — Красноморская, ВАФ — Восточноафриканская, ИМ — Индомалайская, Г — Гавайская, По — Полинезийская, Пан — Панамская, Ар — Аргентинская, Ан — Анголо-Намибская, ЮАФ — Южноафриканская, СП — Сенпольская, ЗаВ — Западноавстралийская, ВАв — Восточноавстралийская, Т — Тасманийская, СНЗ — Северонезеландская, ЮНЗ — Южноновозеландская, Р — Рапануйская, Пе — Перуанская, Сч — Среднечилийская (Арауканская) переходная, Пат — Патагонская, ОЗ — Огнеземельская, Мар — Марионская, Кер — Кергеленская, Мак — Маккуорийская, ЮГ — Южногеоргиевская, ЗАН — Западноантарктическая (Антарктидийская), ВАН — Восточноантарктическая (Антарктондванская) (по: Несис, 1982б)

В Западной части Атлантического океана, с севера на юг: Акадийская, Виргинская, Каролинская, Вестиндская, Бразильская, Аргентинская, Патагонская и общая с восточной Пацификой Огнеземельская.

В восточной части Атлантического океана: Кельтская (Скандинавская), Лузитанская, Средиземноморская, Мавританская, Гвинейская, Анголо-Намибская.

Индийский океан: Красноморская, Восточноафриканская, Южноафриканская (общая с восточной Атлантикой), Индомалайская (общая с западной Пацификой), Западноавстралийская, Тасманийская (также общая с западной Пацификой), Кергеленская, ?Марионская, ?Сенпольская.

Западная и северная части Тихого океана: Алеутско-Камчатская с Охотоморским, Курильским и Командоро-Алеутским округами, Северояпонская (Айнская), Южнояпонская (Сино-Японская), Гавайская, Полинезийская, Восточноавстралийская, Североновозеландская, Южноновозеландская, Маккуорийская.

Восточная часть Тихого океана: Орегонская, Калифорнийская с Сонорским округом, Панамская, ?Галапагосская, Перуанская, Среднечилийская (Арауканская) переходная.

Антарктика: Южногеоргийская, Западноантарктическая (антарктандийская), Восточноантарктическая (Антарктгондванская).

Используются традиционные названия провинций (Forbes, 1856; Ekman, 1953; Briggs, 1974; Несис, 1974е), а также некоторые названия, предложенные А.Н. Голиковым и О.Г. Кусакиным (Голиков, 1963; Голиков, Кусакин, 1962; Кусакин, 1971); о названиях арктических провинций см.: Несис, 1985а. Номенклатура областей и провинций, предложенная в работе Кусакина и др. [1975], в разработке которой я принимал участие, оказалась не вполне удачной и в этой книге не применяется.

О границах провинций в Арктике, северной, западной и юго-западной Атлантике, северной части Тихого океана и Австрало-Новозеландском регионе см.: Несис, 1965а, 1973а, 1975а, 1979в, 1982б, 1985а; Несис, Нигматуллин, 1972.

Теперь можно сопоставить зоогеографические схемы пелагиали и шельфа (таблица, с. 100–101).

Арктическая широтная пелагическая зона соответствует 4 провинциям, двум высокоарктическим — Западносибирской и Чукотско-Канадской и двум низкоарктическим — Приатлантической и Притихоокеанской (Гурьянова, 1970; Филатова, 1957б). Основу фауны всех 4 провинций шельфа составляют циркумполярные арктические и арктическо-бореальные виды, но в первых двух имеются высокоарктические виды, в последних двух их нет, но имеются довольно многочисленные низкоарктическо-бореальные виды. В Западносибирской провинции имеются также западноарктические виды, в обеих провинциях западной Арктики — арктоатлантические арктическо-бореальные виды; аналогично этому в Чукотско-Американской провинции имеются восточноарктические виды (пример: осьминог *Benthocropus sibiricus*), в обеих провинциях восточной Арктики — арктопацифические арктическо-бореальные виды, а также тихоокеанско-западноатлантические виды, имеющие в Американской Арктике более или менее широкий разрыв ареала (Кондаков и др., 1981; Несис, 1962а, 1965а, 1983д, 1985а).

В северной Атлантике имеются две высокобореальные провинции — Акадийская и Кельтская (Скандинавская), в северной Пацифике — одна, Алеутско-Камчатская, подразделенная на 3 округа, один из которых (Охотский) имеет и эндемичных головоногих (*Octopus ochotensis* и др.). Среди не головоногих моллюсков, как и среди животных других типов, эндемики есть во всех трех округах (Голиков, Гульбин, 1977; Голиков, Кусакин, 1962; Скарлато, 1981; Kussakin, 1975; и др.).

В Атлантике и Пацифике по две низкобореальных провинции: Виргинская и Лузитанская, Северояпонская (Айнская, Манчжурская) и Орегонская. Разделение Северояпонской провинции и выделение самостоятельной Южносахалинской провинции (Гурьянова, 1972; Скарлато, 1974) не подтверждается (Кусакин, Ростомов, 1982; Несис, 1973а).

К северной субтропической зоне относятся Каролинская, Мавританская, Южнояпонская (Сино-Японская, Синониппонская) и Калифорнийская провинции. В их фауне уже сказывается доминирующее влияние групп тропического генезиса, она гораздо богаче и разнообразнее бореальной. Обе тихоокеанские провинции отличаются от атлантических обилием эндемиков.

Особое положение занимает Средиземноморская провинция. Ее часто выделяют вместе с Лузитанской и Мавританской провинциями в самостоятельную Средиземноморско-Лузитанскую область (Гурьянова, 1972; Несис, 1976б). Ее фауна смешанная и включает: эндемиков, лузитано-мавритано-средиземноморские виды, северные — бореальные и лузитанские — виды, южные — мавританские и сенегало-мавританские (тропическо-субтропические) виды, "Лессепсовых" иммигрантов из Красного моря (Ekman, 1953; Pères, Picard, 1964; Pères, 1967; Briggs, 1974). О зоогеографическом положении Средиземного моря и его гомологии с другими провинциями западной и восточной Атлантики высказывались самые разнообразные мнения. Специальный анализ фауны головоногих Лузитанской, Мавританской и Средиземноморской провинций (Несис, 1982в) показал, что в трех этих провинциях — от входа в Ла-Манш до мыса Зеленого, включая острова Азорские, Канарские, Мадейра и Зеленого Мыса, зарегистрировано 135 видов. В Мавританской провинции обитает 116 видов (без сомнительных), в Лузитанской 73, в Средиземноморской 54. Во всех трех провинциях распространены 33 вида, в Лузитанской и Мавританской 63, в Лузитанской и Средиземноморской 37, в Мавританской и Средиземноморской 42. Различия между тремя провинциями достаточно велико, чтобы считать их самостоятельными, а различия между западной и восточной частями Средиземного и Адриатического морем невелики, так что Средиземноморская провинция по фауне головоногих едина.

В Средиземном море 8 эндемичных видов головоногих, но часть их, по всей вероятности, встречается и за пределами этого моря; эндемиков Лузитанской и Мавританской провинций нет. Три рассматриваемые провинции — центр возникновения довольно большой группы бентосных и нектобентосных низкобореально-субтропических видов, в особенности из родов *Sepiola*, *Sepietta* и *Alloteuthis*. Однако эндемизм этого региона (три провинции вместе) низок — 12,5% видов (или 16,3%, если включить виды, которые далеко проникают в Кельтскую высокобореальную провинцию). Он значительно меньше, чем в тропической западной Атлантике

Сопоставление широтных зон пелагиали с региональным (провинциальным) членением шельфа

Зона	Подзона	Провинция		
Арктическая	Высокоарктическая	Западносибирская		
	Низкоарктическая	Приатлантическая*		
Бореальная	Высокобореальная	Акадийская	Кельтская (Скандинавская)	
	Низкобореальная	Виргинская	Лузитанская	
Северная субтропическая		Средиземноморская		
		Каролинская	Мавританская	
Тропическая	Североцентральная Экваториальная Южноцентральная	Вестиндская	Красноморская	
		Бразильская	Гвинейская	Восточноафриканская
Южная субтропическая		Аргентинская	Анголо-Намибская	Южноафриканская Капский о. Натальский о.
Нотальная		Патагонская Огнеземельская	? Марионская	
Антарктическая	Низкоантарктическая	Южногеоргиевская		
	Высокоантарктическая	Западноантарктическая (Антарктидидская)	Восточноантарктическая (Антарктигондванская)	

* Переходная провинция; о. — округ.

и восточной Пацифике, соответственно 26 и 28% (Несис, 1975а, в, с исправлениями). Поэтому нет оснований рассматривать эти три провинции как самостоятельную область. Зоогеографический ранг региона — надпровинция.

Уменьшение числа северных (арктическо-бореальных, высокобореальных и бореальных) видов при движении на юг и южных (тропических и тропическо-субтропических) видов — на север происходит постепенно, район Гибралтара не является резкой границей. 30 видов обитают в Лузитанской и Мавританской провинциях, но не проникают в Средиземное

Провинция					
Чукотско-Канадская					
Притихоокеанская*					
Алеутско-Камчатская Охотоморский о. Курильский о. Командоро-Алеутский о.					
Северояпонская (Айнская)			Орегонская		
Южнояпонская (Сико-Японская)			Калифорнийская Сонорский о.		
Гавайская					
Индомалайская		Полинезийская		Панамская ? Галапагосская	
? Сенпольская	Западно-австралийская	Восточно-австралийская	Северно-возеландская	? Ралануйская	Перуанская
Тасманийская		Южновозеландская		Среднецилийская* (Арауканская)	
Кергеленская			Маккуорийская		
Восточноантарктическая (Антарктигондванская)					

море. Еще 9 доходят с юга до Гибралтара или немного севернее, но также отсутствуют в Средиземном море. Некоторые из них ловились у самого входа в Гибралтарский пролив, а личинки нескольких видов отмечались и в Средиземном море, которое для них, очевидно, является стерильной зоной выселения. Среди этих видов есть несколько нижнебатиальных, абиссальных, бати- и абиссопелагических видов, неспособных проникнуть в Средиземное море из-за малой глубины Гибралтарского порога (300–400 м), но большинство — интерзональные океанические пелагические виды, молодь которых обитает в эпи- или мезопелагиали, взрослые же

мезопелагические или мезобатипелагические. Их отсутствие в Средиземном море определяется не малой глубиной порога, а высокой температурой воды в глубинах и крайней олиготрофностью глубин Средиземного моря. В Средиземном море встречаются 5 видов мезопелагических кальмаров, лишь в редких случаях поднимающихся на глубины менее 150 м, т.е. в воды верхнего атлантического течения в Гибралтарском проливе. Глубже 150–175 м течение в Габриларском проливе направлено из Средиземного моря в Атлантику и должно препятствовать проникновению этих кальмаров из Атлантики в Средиземное море. Не исключено, что кто-то из них — реликты верхнего плейстоцена, когда система течений в Гибралтарском проливе обращалась (в верхних слоях течение было направлено на запад, в нижних — на восток), а температура глубинных средиземноморских вод не сильно отличалась от атлантических; впоследствии эти виды (и только они) смогли приспособиться к постепенному повышению температуры глубинных вод.

Фауна головоногих Средиземного моря сильно и притом неодинаковым образом обедняется при движении с запада на восток, от Пригибралтарского района Атлантики к Левантийскому бассейну, и с юга на север, к северной части Адриатического и Эгейского морей. В Средиземное море проникает большинство встречающихся в Лузитанской и Мавританской провинциях бентосных видов (63%), значительная часть нектобентосных (54%), но лишь небольшая часть пелагических, в особенности океанических видов (24%). По направлению на восток выпадают прежде всего верхнебатиальные и батиальные виды, а преимущественного обеднения сублиторальных и эпипелагических видов не наблюдается. В Адриатическом море происходит дополнительное существенное изъятие океанических видов и относительное увеличение доли бентосных видов, тогда как в восточной части Средиземного моря и особенно Левантийском бассейне понижена доля бентосных и относительно повышена доля океанических и нерито-океанических видов. Бореальные виды вообще не проникают в Средиземное море, после них наибольшее обеднение испытывают тропические, тропическо-субтропические и субтропические виды, наименьшее — низкобореально-субтропические. На востоке моря преимущественно выпадают бореально-субтропические и низкобореально-субтропические виды, а роль тропическо-субтропических и широко распространенных тропическо-бореальных видов относительно возрастает. В Адриатическом море, напротив, повышена доля первых, относительно холодолюбивых, и понижена доля вторых, более теплолюбивых видов. Таким образом, район Гибралтарского пролива играет роль своего рода "горлышка бутылки", в которую не проходят или почти не проходят самые холодноводные и самые тепловодные, а также глубоководные донные и океанические виды. В восточной части моря специфически отбираются тепловодные виды — обитатели шельфа и поверхностных слоев воды, а в Адриатическом и на севере Эгейского моря — относительно холодноводные виды шельфа и верхней батии, пелагические же виды, обитатели открытого моря — выпадают.

Основа фауны Средиземного моря — нижнеплиоценовая низкобореально-субтропическая фауна северо-восточной Атлантики. Прямых, не опосредованных через фауну северо-восточной Атлантики связей с тропической западноатлантической или индोветпаифической фауной (так называемые

реликты Тетиса) средиземноморская фауна не имеет. Мнение, что нынешняя средиземноморская фауна — "прямое наследие тропической фауны моря Тетиса" (Гурьянова, 1972, с. 14), ошибочно, палеогеновая тетическая фауна акватории нынешнего Средиземного моря полностью погибла в период Мессинского соленостного кризиса (около 6,2 млн. лет назад; по: Loutit, Keigwin, 1982).

Лузитанско-Средиземноморская надпровинция — не бореальная и не тропическая, она — низкобореально-субтропическая. Лузитанская провинция, как было сказано выше, низкобореальная и аналогична Виргинской, Мавританская провинция субтропическая, Средиземноморская же сочетает черты низкобореальной и субтропической, но не принадлежит ни к одной из этих зон и не имеет аналогичной провинции в западной Атлантике. В то же время это — самостоятельная, а не переходная провинция. Границы между тремя провинциями выражены нечетко. Гибралтарский пролив не играет роли границы, весь предпроливный район Атлантики (приблизительно от мыса Сан-Висенти в Португалии до района Рабата—Касабланки в Марокко) и Альборанское море — переходный район между тремя провинциями.

Аналогии Средиземноморской провинции нет не только в западной Атлантике. Там по головоногим моллюскам выделяется только один умеренный (бореально-субтропический) центр видообразования, но по другим группам фауны выделяется особая категория "транс-Хаттерасовских" видов (Franz, 1970; Franz, Merrill, 1980). Это эндемичные западноатлантические умеренные — низкобореально-субтропические — виды, распространенные севернее и южнее мыса Хаттерас, т.е. в Виргинской и Каролинской провинциях, плиоценовые потомки тепловодной миоценовой фауны северо-западной Атлантики. Они, однако, малочисленны, обитают в прибрежной зоне и "не делают погоды". Фауна головоногих Южнояпонской провинции чрезвычайно богата и высоко эндемична, но это отчетливо субтропическая фауна. Доминируют южнояпонские или сино-японские виды, довольно многочисленны широкотропические, а северные — бореальные, низкобореальные, низкобореально-субтропические виды — немногочисленны и приурочены к внешнему шельфу, склону и надсклоновым водам (Несис, 1973а; Okutani, 1967; Taki, 1981). Определенную аналогию средиземноморской фауне можно найти в эндемиках Сонорского округа Калифорнийской провинции, населяющих северную часть Калифорнийского залива. Но это — не низкобореально-субтропические, а субтропические виды (см. ниже).

В тропиках число шельфовых провинций резко увеличивается, так как "в игру" вступают Индийский океан и тихоокеанские острова. К тропической зоне относятся 10 провинций. В Атлантике их три: Вестиндская, Бразильская и Гвинейская. Вестиндская провинция занимает Карибское море, Мексиканский залив и океаническую сторону южной Флориды, Багамских и Антильских островов. Верхняя сублитораль северной части Мексиканского залива принадлежит к Каролинской провинции, тогда как фауна нижней сублиторали и батии всего Мексиканского залива тропическая. Большинство прибрежных видов головоногих распространены по всей провинции, многие — и в Бразильской провинции, но есть небольшая группа видов, встречающихся только в южной части Карибского моря

(*Octopus maya*, *O. zonatus*, *Euaeolopus pillsburyae*, *Benthocopus oregonae*). Кроме того, выделяются "островные", или ангийские, виды, приуроченные преимущественно к южной Флориде и островам Антильско-Багамской дуги вплоть до островов Кюрасао, Бонайре и Аруба (*Sepioteuthis sepioidea*, *Octopus mastopus*), и "материковые" виды, приуроченные главным образом к берегам материка (*Lolliguncula brevis*). У Флориды и близких к матерiku островов (Куба, Кюрасао, острова у северного побережья Панамского перешейка) обе группы встречаются совместно. Ограниченность их распространения не столько зоогеографическая, сколько экологическая: "островные" виды обитают преимущественно на коралловых рифах, а "материковые" — на широком шельфе и в заиленных бухтах и эстуариях, где кораллы не могут существовать из-за высокой мутности воды (Несис, 1975а). Вероятно, аналогичное явление свойственно и Гвинейской провинции. Бразильская провинция гораздо беднее эндемиками, чем Вестиндская.

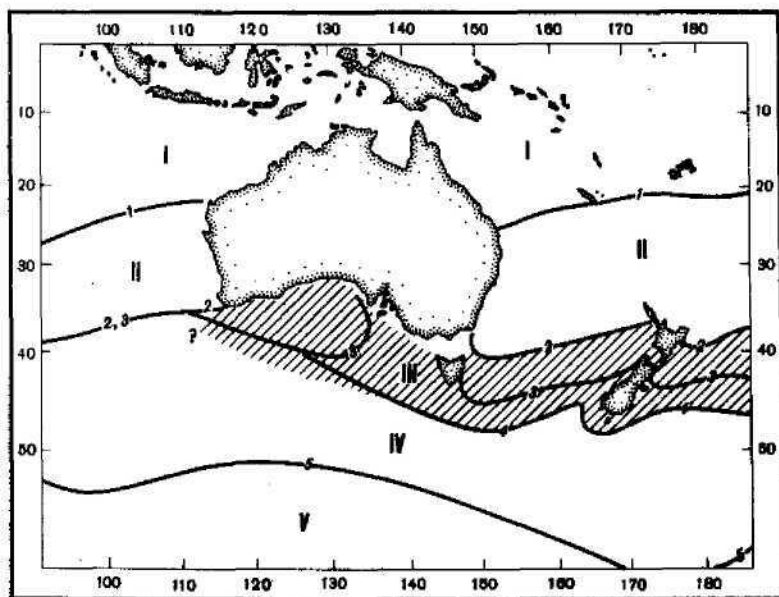
В Индо-Востпацифике расположены Красноморская, Восточноафриканская, Индомалайская, Гавайская и Полинезийская, в восточной Пацифике — Панамская и ?Галапагосская провинции. Индомалайская провинция населена самой богатой и разнообразной фауной головоногих к ней приурочен центр разнообразия всего класса (Несис, 1974а). Фауна Красноморской, Гавайской и Полинезийской провинций носит черты развития в условиях изоляции, но если в фауне двух последних ярко выражен островной эффект (общая обедненность фауны и обилие эндемиков в разных группах), то обособленность красноморской фауны обусловлена ее изоляцией в плейстоцене и эндемики Красного моря — лишь "добавка" к богатой индоевстпацифической фауне, общей для Красного и Аравийского морей. Галапагосская провинция имеет, по-видимому, один эндемичный вид головоногих (*Octopus roosevelti*), ее самостоятельность сомнительна.

По широтному положению Красноморская и Гавайская провинции соответствуют североцентральной, а значительная часть Полинезийской — южноцентральной подзоне тропической зоны. Но в бентосе этих провинций нет видов с экваториальным разрывом ареалов (бицентральных), а они — самая характерная черта центральных подзон. Эндемики Красного моря и красноморско-аравийские виды, которые обитают в Красном, Аравийском морях и Персидском заливе, т.е. в районе, гидрология которого имеет черты сходства с центральными круговоротами, как и эндемики Гавайских островов и Полинезии, не могут считаться аналогами центральных видов. Таким образом, в целом в бентосе шельфа нет аналогов центральных подзон. Тем не менее широтная неоднородность тропической зоны заметна и на шельфах. А.Н. Доманевский (1980) выделяет у западного побережья Африки три группы ихтиокомплексов — комплексы районов квазистационарных апвеллингов, 36–21° с.ш. и 15–36° ю.ш., комплексы районов сезонных апвеллингов — 21–12° с.ш. и 3–16° ю.ш., комплекс района "распресненных вод", 12° с.ш. — 3° ю.ш. В нашей схеме районы квазистационарных апвеллингов соответствуют Мавританской и Анголо-Намибской субтропическим провинциям, остальные — Гвинейской тропической провинции, причем районы сезонных апвеллингов — центральным

подзонам, а район "распресненных вод" (т.е. внутритропическая зона конвергенции) — экваториальной.

Девять провинций принадлежит к южной субтропической зоне: Аргентинская, Анголо-Намибская, Южноафриканская, ?Сенпольская, Западно-, Восточноавстралийская, Северноновозеландская, ?Рапануйская и Перуанская. Прибрежная фауна островов Сен-Поль и Амстердам (Сенпольская провинция), Пасхи и Сала-и-Гомес (Рапануйская) изучены недостаточно. Фауна островов Сен-Поль и Амстердам близка к южноафриканской, т.е. бесспорно субтропическая, но самостоятельность провинции сомнительна. Рапануйская провинция, видимо, самостоятельна (из головоногих пока известен лишь один эндемик, *Octopus garanui*), но, возможно, тропическая, а не субтропическая, так как среди обитателей шельфа островов Пасхи и Сала-и-Гомес много индоевстпацифических или их дериватов (Briggs, 1974; Rehder, 1980; Springer, 1982). Анголо-Намибскую провинцию отличают от Южноафриканской обедненность и смешанный характер фауны (почти нет, в частности, каракатиц), эндемизм низок, однако не настолько, чтобы признать эту провинцию переходной (Briggs, 1974; Franca, 1968; Ekman, 1953). Южноафриканская провинция населена высокоэндемичной фауной и подразделена на более холодноводную часть на крайнем юге Африки (Капский округ) и более тепловодную часть у побережья Наталя (Натальский округ), хорошо различающиеся как по фауне каракатиц (Roeleveld, 1972; Несис, 1980а), так и по бентосу шельфа в целом (Day, 1967). По фауне каракатиц граница между ними проходит между Порт-Элизабет и Ист-Лондоном (33–34° ю.ш.) (Roeleveld, 1972). Богатая фауна головоногих Западноавстралийской (включая Финдерсову провинцию Нокса — Клох, 1963), Восточноавстралийской (Пероновой) и более бедная — Северноновозеландской (Опурийской, Оклендской) провинций кратко охарактеризована в (Несис, 1979в). Перуанская провинция соответствует Североперуанской и Южноперуанской провинциям и Тарапако-Саладскому надокруту В.Н. Семенова (1982), которые не различаются по фауне головоногих.

Весьма своеобразно положение Тасманийской (Могейской) и Южноновозеландской (Кукова + Форстеровой + Мориорийской провинции по: Клох, 1960, 1963). Их считают (Клох, 1963, Briggs, 1974) умеренно-холодноводными, но не субантарктическими. Они расположены в южной периферической полосе — зоне южной субтропической конвергенции (рис. 22). В них отсутствуют не только тропические, но и многие субтропические виды. В холодном пятне западнее Бассова пролива приблизительно между 135 и 145° в.д. разорваны ареалы многих широко- и широко-тропических, центральных и южносубтропических видов, проникающих далеко на юг вдоль восточного побережья Тасмании. В Могейской провинции нет ряда видов, широко распространенных в субтропиках Западно- и Восточноавстралийской провинций, например *Sepioloidea lineolata*. Эндемизм могейской фауны довольно высок, из головоногих только в этой провинции (Тасмания и прилегающая к Бассову проливу часть Виктории) распространены *Idiosepius notoides* и *Octopus superciliosus* (Несис, 1979в). Могейская фауна генетически субтропическая, сформировалась из древних тропических корней, переработанных под воздействием похолоданий; нотальных корней среди головоногих она не имеет.



Р и с. 22. Зоогеография Австрало-Новозеландского региона по головоногим моллюскам

I — экваториальная зона, II — южная субтропическая зона, III — периферическая полоса (заштрихована), IV — нотальная зона, V — антарктическая зона. 1 — южная граница необедненной тропической фауны и северная граница южносубтропических, бицентральных и периферических видов; 2 — южная граница основной массы широко-тропических видов и крайняя северная граница наиболее эвритермных нотальных видов; 3 — южная граница тропических и южносубтропических видов и северная граница основной массы нотальных видов; 4 — крайняя южная граница отдельных наиболее эвритермных широко-тропических видов и северная граница нотально-антарктических видов (по: Несис, 1979в)

У Новой Зеландии распространены три фауны: северная, субтропическая, до некоторой степени сходная с восточноавстралийской (по кальмарам *Sepioteuthis australis* и *Nototodarus ex gr. gouldi*), распространенная у северных берегов Северного острова на юг до района бухты Манукау и мыса Восточного; южная, нотальная, распространяющаяся в сильно обедненном виде на север до пролива Кука, но господствующая лишь на Новозеландском плато и у островов Окленд, Кэмпбелл, Антиподов, Баунти; собственно новозеландская ("маорийская") также генетически субтропическая и отличная от нотальной (Несис, 1979в; Dell, 1962; Kawakami, Okutani, 1981; Кнох, 1963, 1975; Powell, 1961). Центр распространения маорийской фауны — Южноновозеландская провинция, но многие, а среди головоногих все виды ее, распространены вокруг всей Новой Зеландии и на Новозеландском плато (*Sepioloidea pacifica*, *Ostorus maorum*). У о-ва Южного (Форстерова провинция) маорийская фауна смешивается с нотальной, но последняя обеднена по сравнению с тем, что наблюдается на Новозеландском плато. Среди широко распространенных у Новой Зеландии несубтропических форм есть несколько видов, общих с Моегейской провинцией и имеющих родственные связи с фаунами юга (но не

крайнего юга) Южной Америки, крайнего юга Африки, островов Тристанда-Кунья и Гоф, Сен-Поль и Амстердам, Хуан-Фернандес, Сан-Феликс и Сан-Амбросио (например, *Ostorus australis*). Очевидно, могойскую фауну Тасмании и Бассова пролива и маорийскую фауну юга Новой Зеландии, островов Чатем, Стюарт и Те-Снэрс следует относить к особой широтной зоне, промежуточной и переходной между субтропической и нотальной. Для нее предложено (Кусакин и др., 1975) название "антиподийская", но оно не очень удачно, так как острова Антиподов и Антиподийская (Россова) провинция (Briggs, 1974; Кнох, 1963; Powell, 1961) относятся к нотальной зоне (см. ниже). Географически и гидрологически этой широтной полосе соответствует Среднечилийская (Арауканская) переходная провинция, характеризующаяся низким эндемизмом (Семенов, 1982; Briggs, 1974; Lopez, 1964; Stuardo, 1964). У восточного побережья Южной Америки и у южной Африки аналогий этим провинциям нет.

К нотальной зоне относятся 5 провинций: Патагонская, Огнеземельская, Марионская, Кергеленская и Маккуорийская. Патагонская провинция в схеме В.Н. Семенова (1982) соответствует Южноаргентинской надпровинции, а Огнеземельская — Южночилийской надпровинции, но В.Н. Семенов не делит их на провинции. Фауна этих провинций генетически едина, но видовой состав существенно различается и эндемизм высок. Граница между ними проходит в районе Огненной Земли и Фолклендских (Мальвинских) островов, последние занимают переходное положение (Несис, Нигматуллин, 1972; Семенов, 1982). В Огнеземельской провинции заметно влияние антарктической фауны (Кусакин, 1971; Семенов, 1972, 1978). Оно еще сильнее заметно в Кергеленской провинции (острова Кергелен и Херд), куда заходят многие антарктические виды. Шельфовая фауна о-ва Маккуори высоко эндемична, но в основе лежит нотальная кергеленская фауна с небольшой примесью новозеландских видов (Кусакин, 1967; Dawson, 1965, 1970). Среди прибрежных головоногих о-ва Маккуори эндемиков, однако, нет, а широко распространенные прибрежно-пелагические виды — общие либо с Кергеленом и Новозеландским плато, либо с Огнеземельской провинцией. Отличия фауны о-ва Маккуори от фауны Новозеландского плато и прибрежного населения островов Окленд, Кэмпбелл, Антиподов и Баунти невелики, поэтому я включил Антиподийскую (Россову) провинцию в Маккуорийскую. Марионская провинция (острова Марион, Принс-Эдуард и Крозе) занимает промежуточное положение между Огнеземельской и Кергеленской провинциями, некоторые виды (например, *Ostorus p.sp.*) общи с Капским округом. Поэтому самостоятельность провинции сомнительна.

К антарктической зоне относятся три провинции: низкоантарктическая Южногеоргиевская и высокоантарктические Западноантарктическая (Антарктандийская) и Восточноантарктическая (Антарктгондванская). Западноантарктическая провинция охватывает Антарктический полуостров, море Беллинсгаузена, Южные Шетландские, Южные Оркнейские и Южные Сандвичевы острова; море Уэдделла — переходная зона между Западно- и Восточноантарктической провинцией, положение моря Амундсена неясно. В фауне этих провинций доминируют осьминоги родов *Pareledone* и *Megaleledone*.

Целый ряд океанических островов имеет большее или меньшее коли-

чество эндемиков среди прибрежных животных и, вероятно, заслуживают выделения в самостоятельные провинции (Ekman, 1953; Briggs, 1974). Таковы острова Святой Елены, Сейшельские, Маскаренские, Лорд-Хау, Норфолк, Кермадек, Маркизские, Ревилья-Хихедо, Тристан-да-Кунья и Гоф, Буве, Хуан-Фернандес и др. Однако их фауна головоногих либо не изучена, либо не содержит эндемиков, либо, наконец, видовая самостоятельность их эндемиков нуждается в подтверждении (*Sepia baxteri* с о-ва Лорд-Хау, *Loligo spectum* с Маркизских островов). Их статус остается под вопросом, но найти их место в системе широтных зон нетрудно.

Аналогия с фаунами нерито-океанических головоногих западной и восточной половин Атлантического и Тихого океанов позволяет выделить на шельфе 10 зоогеографических областей: Арктическую с 4 провинциями арктической зоны; Атлантическую бореальную с 4 и Тихоокеанскую бореальную с 3 провинциями; Западноатлантическую, Восточноатлантическую, Индо-Вестпацифическую и Восточнотихоокеанскую тропические соответственно с 4, 3, 12 и 4 тропическими и субтропическими провинциями; Магелланову (Патагонская, Огнеземельская и условно Среднечилийская провинции) нотальные; Антарктическую с 3 провинциями. Границы тропических областей совпадают с общепринятыми (Гурьянова, 1972; Briggs, 1974; Ekman, 1953), в частности, Индо-Вестпацифическая область простирается от Южноафриканской до Рапануйской провинции. Средиземноморская провинция не принадлежит ни к Атлантической бореальной, ни к Восточноатлантической тропической области и если рассматривать Лузитано-Мавритано-Средиземноморский центр видообразования как целое, пренебрегая множеством бореальных элементов в Лузитанской и тропических — в Мавританской провинции, то и Лузитано-Мавритано-Средиземноморскую (Ойкуменскую по: Кусакин и др., 1975) надпровинцию тоже не следовало бы причислять ни к одной из соседствующих областей. Эта двойственность ее положения отражает генетическую разнородность ее населения. Точно так же не могут быть причислены ни к Индо-Вестпацифической тропической, ни к Кергеленской нотальной области Тасманийская и Южноовозеландская провинции (Среднечилийская переходная провинция ближе к Огнеземельской нотальной). Вопрос о целесообразности объединения бореальных провинций западной и восточной Атлантики и Тихого океана в подобласти или надпровинции соответственно Атлантической и Тихоокеанской бореальной области я не обсуждаю: по головоногим моллюскам он не может быть разрешен.

Арктическая и обе бореальные области естественно объединяются в Бореально-Арктическое царство, соответствующее арктической и бореальной зоне. Все четыре тропические области объединяются в Тропическое царство, соответствующее тропической и субтропической зонам. Нотальные и Антарктическая области объединяются в Нотально-Антарктическое царство, охватывающее нотальную и антарктическую зоны. Три царства шельфовой фауны полностью соответствуют трем фаунам океанических головоногих (арктобореальной, тропической и нотально-антарктической) и совпадают с тремя широтными надзонами, разделенными периферическими полосами.

В распространении головоногих моллюсков можно найти много общих

черт с распространением рыб. И рыбы и головоногие, как и многие другие крупные таксоны морской фауны, наиболее разнообразно представлены в тропиках и прежде всего в Индо-Вестпацифике. У тех и других имеются важные, но подчиненные центры таксономической радиации в субтропиках и в умеренных и холодных водах, причем холодноводная фауна южного полушария более разнообразна и лучше обособлена, чем северного, а фауна бореальной Пацифики — чем бореальной Атлантики (Андрияшев, 1939; Беклемишев и др., 1977; Парин, 1968; Briggs, 1970, 1974; Ekman, 1953). В обеих группах по числу видов (у рыб и по числу родов) шельфовая донная и придонная фауна резко преобладают над полуглубоководной и глубоководной донной и пелагической. Донная и придонная фауна рыб и головоногих сильно обособлена от пелагической, причем степень обособления возрастает с глубиной. Фаунистический состав донных рыб и головоногих резко меняется в зоне перехода от шельфа к склону и в верхней батии, где смешиваются шельфовая и батияльная фауны и в то же время формируются своеобразные комплексы шельфовых (бентосных и нектобентосных) и склоновых (нерито-океанических донных и батияльно-пелагических) видов. Изменения видового состава при переходе от верхней к нижней батии и абиссали происходят плавно и постепенно. В пелагиали у рыб и головоногих четко выделяются приповерхностный, среднеглубинный и глубинный комплексы, основные биотопы которых — эпи-, мезо- и батипелагиаль (см. ниже). Границы между ними, несмотря на существование переходных горизонтов и целых комплексов видов, достаточно резки. В обеих группах абиссальная и абиссопелагическая фауны далеко уступают по числу видов и особой фаунам лежащих выше зон, в ультраабиссали до сих пор не было найдено специфических видов головоногих и океанически-глубоководных (первично глубоководных) рыб (Расс, 1967, 1975).

е. ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ СОВРЕМЕННЫХ АРЕАЛОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ И ГРУПП ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

История формирования современных ареалов головоногих моллюсков — вопрос, во-первых, весьма обширный, а во-вторых, по необходимости в значительной степени спекулятивный, поскольку ископаемые остатки современных родов известны лишь для *Spirula*, *Sepia* и *Argonauta*. В последнее время М. Кларк с соавторами (Clarke, Fitch, 1975, 1979; Clafke et al., 1980) описали ряд ископаемых видов кальмаров, относящихся к современным родам, по статолитам, однако здесь, как и в случае с клювами, трудно быть уверенным в точности родовой идентификации до тех пор, пока не изучены статолиты всех современных родов. Поэтому в данном разделе речь будет идти лишь о тех родах и видах и о фауне тех центров видообразования головоногих моллюсков, о которых можно рассуждать с достаточной степенью уверенности. Иными словами, этот раздел — не обзор проблемы, а очерки по проблеме.

В современной биогеографии — как суши, так и моря, особенно в ви-каринантной биогеографии (Croizat et al., 1974), принято оперировать та-

кими понятиями, как дрейф континентов, распад Пангеи, расхождение и распад Лавразии и Гондваны, трансокеанические миграции через Тетис и т.д. Следовательно, принимается как исходное положение, что темпы эволюции животных и растений медленные, и их современное распространение сохраняет зримые и распознаваемые следы событий, происшедших в палеогене, мелу и юре, т.е. 25–200 миллионов лет назад. Прежде чем начать оперировать такими временными масштабами, необходимо установить, применимы ли эти исходные положения для современных головоногих, группы, развившейся в основном в кайнозое и эволюционировавшей, по общему мнению, весьма быстро. Удобной моделью для такого анализа служат фауны головоногих по обе стороны Центральной Америки.

Еще сто лет назад было хорошо известно, что по обе стороны Панамского перешейка распространены многие виды рыб, моллюсков, ракообразных и других животных, отсутствующие за пределами тропической западной Атлантики и восточной Пацифики, и что это, очевидно, следы бывшего в геологическом прошлом существования на месте перешейка морского пролива. На этом основании тропическую восточную Пацифику и западную Атлантику (с Карибским морем и Мексиканским заливом) даже объединяли в одну Центральноамериканскую тропическую область (Гурьянова, 1972). В настоящее время известно (Briggs, 1974; Ergun, 1953; Olsson, 1972), что степень сходства фауны этих двух областей велика на мелководье и быстро уменьшается с глубиной. Доля общих видов и видов-близнецов в фаунах тропической западной Атлантики сильно различается для разных групп фауны, причем в некоторых группах общие или близко родственные виды имеются даже среди абиссальных. Разница в доле общих видов в разных группах может объясняться субъективным фактором (доминирование среди специалистов по группе дробителей или объединителей), площадью сравниваемых акваторий (в непосредственной близости к Панамскому каналу с карибской стороны простираются бедные жизнью песчаные отмели, а с тихоокеанской — богатейшие коралловые рифы), степенью эвригалинности анализируемых групп (т.е. их способностью переселяться с судами через пресноводный отрезок канала) и — последнее по порядку, но первое по важности — скоростью эволюции группы. Переселение головоногих через каналы невозможно, влияние локальных условий легко устранить, взяв для анализа обе зоогеографические области в целом, поэтому эффект скорости эволюции можно рассмотреть в чистом виде.

Образование пролива на месте современной Центральной Америки произошло не позднее ранней юры. В дальнейшем пролив продолжал расширяться вплоть до позднего мела. В палеогене он начал сужаться, но оставался глубоководным. Глубоководная связь между океанами прервалась лишь в среднем миоцене, а возникновение суши на месте Панамского перешейка датируется нижним или началом среднего плиоцена (Городничкий и др., 1978; Зоненшайн, Савостин, 1979; Монин, 1977; Симпсон, 1983; Berggren 1978; Berggren, Hollister, 1974; Marshall et al., 1982; Thiede, 1979). Миоценовая малакофауна обеих областей была единой (Kruczkow, 1982; Petuch, 1982). Следовательно, фауны океанических и глубоководных головоногих тропической западной Атлантики и восточной Пацифики изолированы друг от друга в течение как минимум 10–15 млн. лет, а фауны шельфовых головоногих не менее 3–5 млн. лет. Таким образом, мы имеем точки

отсчета для суждения о том, сколь древние события могут сохраняться в "зоогеографической памяти" головоногих моллюсков.

Сравнение фаун головоногих моллюсков тропической восточной Пацифики и Американского Средиземного моря проведено ранее (Нессис, 1975а, в). Для настоящей работы список головоногих моллюсков был расширен, чтобы включить и Бразильскую провинцию западной Атлантики, пересмотрен и дополнен нашими материалами и литературными данными: по западной Атлантике (Cairns, 1976; Cohen, 1976; Hess, Toll, 1981; Palacio, 1978; Takeda, Okutani, 1983; Thomas, 1977; Toll, 1981; G. Voss, 1974, 1975; N. Voss, 1974, 1980); по восточной Пацифике (Brakonieccki, 1980; Castellanos, Cazzaniga, 1980; Hochberg, 1980; Okutani, 1974; Retamal, Orellana, 1977; G. Voss, 1982). В список включены все виды, зарегистрированные в Западноатлантической тропической области от мыса Канаверал до мыса Кабу-Фриу, включая Мексиканский залив и Американское Средиземное море, и в Восточнотихоокеанской тропической области от крайнего юга южной Калифорнии и вершины Калифорнийского залива до центрального Чили, включая острова Галапагос и Кокос.

В тропической западной Атлантике обнаружено 120 видов головоногих моллюсков, среди них 107 тропических (все категории, включая центральные виды), в восточной Пацифике — соответственно 116 и 79. Нетропические виды (субтропические, бореальные, нотагальные), заходящие в тропики с севера и с юга, составляют в фауне тропической западной Атлантики 10,8% общего числа видов, восточной Пацифики — 31,1%. Такая разница обусловлена расширением ареалов тропических видов и всей тропической зоны на западе океанов и ее сужением на востоке.

Распределение числа и доли (%) видов разных типов жизненных форм бентосных (Б, Octopodidae), нектобентосных (НБ, Sepiolidae кроме Heteroteuthis, Myopsida), бентопелагических (БП, Cirrata), нерито-океанических (НО) и океанических (О) пелагических — во всей фауне и только среди тропических (с центральными) видов таково:

		Б	НБ	БП	НО	О	Всего	
Западная Атлантика	Все виды	18	17	5	13	67	120	
	%	15,0	14,2	4,2	10,8	55,8		
	Тропические	16	16	5	12	58	107	
		%	15,0	15,0	4,7	11,2	54,2	
Восточная Пацифика	Все виды	26	5	4	7	74	116	
	%	22,4	4,3	3,4	6,0	63,9		
	Тропические	14	3	4	2	54	77*	
		%	18,2	3,9	5,2	2,6	70,1	

* Три тропических вида, встреченные только на хребте Наска, исключены из подсчета.

Видно, что восточная Пацифика значительно богаче западной Атлантики бентосными и океаническими видами и гораздо беднее нерито-океаническими и нектобентосными. Если исключить северные и южные нетропические виды, то число океанических и бентосных видов в обеих областях окажется близким и обедненность восточной Пацифики окажется целиком обусловленной недостатком нектобентосных и нерито-океанических видов.

38–40 видов — общие для обеих областей, но один из них в восточной

Пацифике встречается лишь на хребте Наска. 34–36 из числа общих видов — океанические, 2 нерито-океанические, но встречаются и вдали от берегов над подводными возвышенностями, 2 бентосные, но имеют длительную планктонную личиночную стадию. 30–31 вид — тропические, 4 бисубтропические или бицентральные, 3 имеют другие типы распространения. Все общие виды — космополиты, некоторые из них представлены в западной Атлантике и восточной Пацифике разными подвидами, но все они имеют по крайней мере потенциальную возможность обмена генами между атлантическими и тихоокеанскими популяциями через Австрало-Азиатские моря и вокруг южной Африки (см. Brinton, 1975). Единственное исключение — редкий глубоководный кальмар *Grimalditeuthis bonplandi*, пока известный только из Атлантического океана и Калифорнийского течения (R. Young, 1972a), но и он, вероятно, широко распространен.

Видов, распространенных только в двух сравниваемых областях, нет, но среди донных осьминогов имеется 6 пар близких видов, распространенных с западной и восточной сторон перешейка: *Euaeolopus panamensis* — *E. pillsburyae*, *Octopus chierchiaei*¹ — *O. zonatus*, *O. oculifer* — *O. hummelincki*, *O. bimaculatus* — *O. maya*, *O. digueti* — *O. joubini* и *Benthoteuthis* sp. aff. *januarii* — *B. januarii*. Первые пять пар мелководные, верхне-сублитеральные, последняя — батимальная. Первые две пары уникальны: родственных видов нет в других районах океана, следующие четыре пары имеют родственные формы и в Индо-Вестпацифике, так что в принципе возможно и независимое происхождение западноатлантического и восточнопацифического члена пары. Тройка родственных видов есть и среди нектобентосных кальмаров: западноатлантическая *Lolliguncula brevis* и близкие к ней восточнопацифические *L. tydeus* и *L. panamensis*. Все три вида прибрежные. Родственные им виды есть в тропической восточной Атлантике (*L. mercatoris*) и Красном море (*L. abulati*), но не в иных районах Индо-Вестпацифики. При этом существенно, что *L. brevis* и *L. tydeus* — единственные виды кальмаров, переносящие значительное опреснение и регулярно заходящие на нагул в лагуны и эстуарии. Таким образом, очевидно, что по крайней мере среди мелководных (верхнесублитеральных) видов, имеются отчетливые следы былого существования Центральноамериканского пролива, однако за время, прошедшее со времени закрытия мелководного пролива, потомки общих видов успели дивергировать до стадии близких, но хороших видов. Абиссальная фауна представлена в сравниваемых областях немногими плохо изученными и частично не описанными видами, о родственных отношениях которых говорить трудно, но во всяком случае, близкородственных пар среди них нет.

Для западной Атлантики эндемично монотипическое семейство *Pickfordiateuthidae* и монотипические роды *Nectoteuthis* и *Tetracheledone*, для восточной Пацифики — тоже монотипические роды *Loliolopsis*, *Dosidicus* и *Drechselia*. Из представленных в восточной Пацифике эндемичных тропических или широко распространенных, но встречающихся и в тропиках родов в западной Атлантике достоверно отсутствует только *Gnaphalione*, представленный в Атлантике лишь в бореальной зоне, тогда как

в восточной Пацифике полностью отсутствуют семейства *Spirulidae*, *Sepiolidae*, *Lycoteuthidae* (в западной Атлантике 9 родов и 12 видов, в том числе 8 родов и 11 видов в тропиках), роды *Sepioteuthis*, *Ornithoteuthis*, *Chroteuthoides*, *Egea*, *Sandalops*, *Pteroctopus*, *Danoctopus*, подрод *Loligo* (*Doryteuthis*), по-видимому также *Cycloteuthis*, *Echinoteuthis*, *Joubiniteuthis*, а роды *Pholidoteuthis* и *Scaergus* представлены лишь на хребте Наска. В Индо-Вестпацифике представлены почти все эти роды, за исключением атлантических *Selenoteuthis* и *Pteroctopus* и преимущественно западноатлантического рода *Semirossa* (еще 3 рода представлены в Индийском или западной части Тихого океана, но не в тропической зоне). Следовательно, на родовом уровне западноатлантическая фауна ближе к индовестпацифической, чем к восточнотихоокеанской. Трудно предположить, чтобы все многочисленные отсутствующие в восточной Пацифике роды никогда не были ей свойственны. Конечно, можно предположить, что причина обедненности восточнотихоокеанской фауны — в том, что интенсивная радиация отсутствующих в ней родов началась уже после разрыва морской связи между океанами, но такое предположение никак не объясняет почему восточная Пацифика обеднена преимущественно нектобентосными и нерито-океаническими видами, а не бентосными осьминогами. Кажется более правдоподобным, что это — следствие гибели фауны, первоначально обитавшей в восточной Пацифике.

Специфическое выпадение из фауны восточной Пацифики неритоокеанических и нектобентосных видов при отсутствии заметного обеднения среди прибрежных (включая нектобентосных *Lolliguncula*), океанических и глубоководных бентопелагических видов подсказывает, что фактор, вызвавший гибель фауны, действовал преимущественно на внешнем шельфе и склоне и над склоном, но не в прибрежной зоне, не в открытом океане и не в абиссали. Таким фактором могло быть сильное изменение циркуляции вод в эпохи плейстоценовых оледенений, когда Калифорнийский и в особенности Перуанский апвеллинги резко интенсифицировались из-за усиления контрастности климата и сближались, вызывая сильное понижение температуры воды (Бараш, 1974а, б, 1983; Бараш, Оськина, 1979; Фэйрбридж, 1966, 1968; CLIMAP, 1976) и расширение зоны дефицита кислорода в придонных и наддонных водах, вероятно, губительное для стено-термных тропических головоногих, не адаптированных (как интерзональные мезопелагические головоногие — Belman, 1978) к постоянному дефициту кислорода. Понижение температуры воды, обусловленное квазистационарными (не сезонными) апвеллингами, и дефицит кислорода в придонных и наддонных слоях сильнее всего захватывали именно внешний шельф, зону перегиба шельфа и верхнюю часть склона, т.е. как раз основные биотопы нектобентосных и нерито-океанических головоногих, прибрежные же мелководья играли роль убежища (рефугия) для фауны. Там мелководные бентосные и прибрежные нектобентосные головоногие могли выживать и эволюционировать.

Наличие довольно большого числа эндемичных западноатлантических и восточнотихоокеанских родов и отсутствие общих видов показывает, что темпы эволюции шельфовых и склоновых головоногих настолько велики, что немногих миллионов лет оказывается достаточным для того, чтобы сохранились лишь следы былого единства фауны в виде пар близ-

¹ У Тихоокеанского побережья Панамы встречается еще один не описанный вид, близкий к *O. zonatus* и *O. chierchiaei* (Moynihan, Rodaniche, 1982; Rodaniche, 1984).

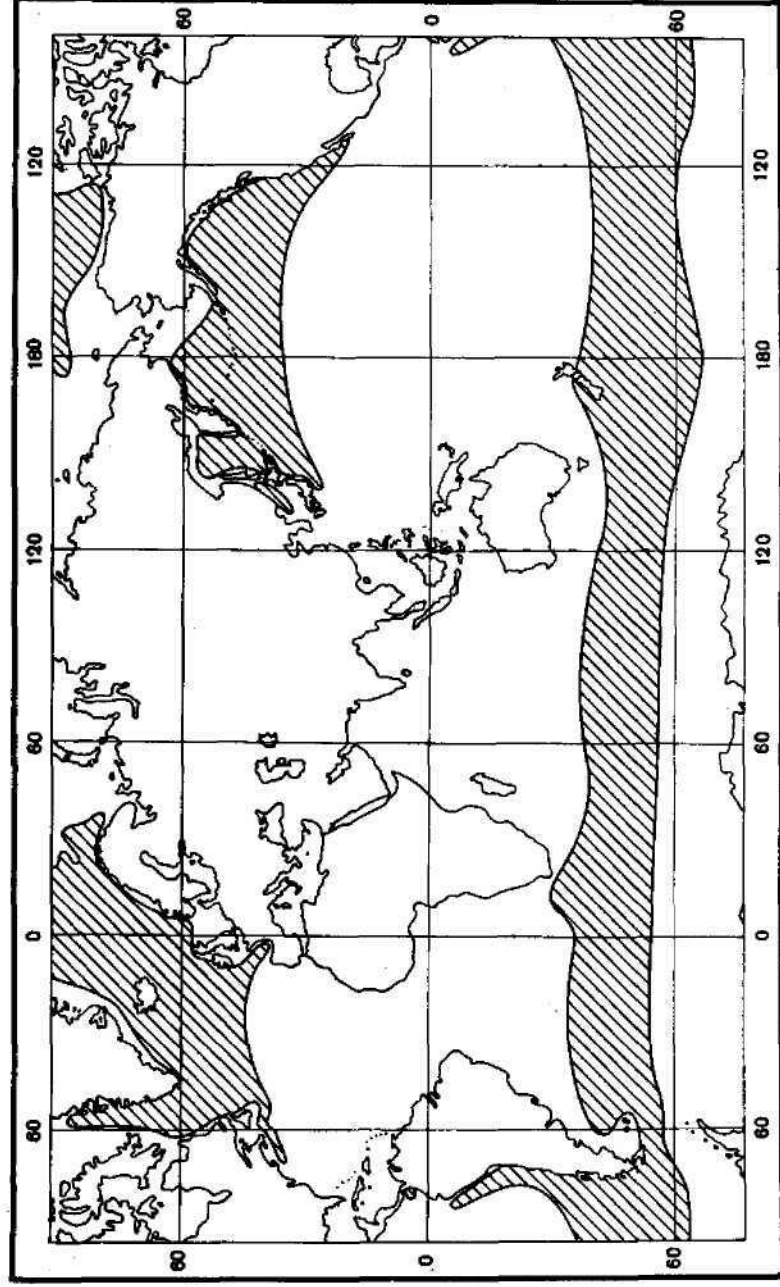
ких видов. Способности океанических головоногих к расселению таковы, что и следов прошлых фаунистических связей на них не заметно. Следовательно, рассматривая историю формирования современных ареалов головоногих моллюсков, мы не можем выйти за временные рамки неогена, а для океанических головоногих вынуждены ограничиться плиоценом.

Распространение рода *Lolliguncula* (см. рис. 2) считается связанным с Тетисом (G. Voss, 1971; Moynihan, Rodaniche, 1982). Это сомнительно, так как в Индо-Востпацифике этот род представлен только в Красном море, образование которого началось лишь в верхнем миоцене, в период завершения распада Тетиса и прекращения связи Атлантического океана с Индийским через Средиземноморский бассейн (Канаев и др., 1975; Лисицын и др., 1980; Stoffers, Ross, 1974). Скорее, здесь можно видеть дивергенцию исходной группы примитивных лолигинид с циркумтропическим распространением на индоевпазифическую (*Loliolus*) и более продвинутой не индоевпазифическую (*Lolliguncula*) ветвь. Более правдоподобно видеть палеогеновые тетисские связи в распространении рода *Sepioida*, 9–10 видов которого распространены в северо-восточной Атлантике и Средиземном море от западной Норвегии до западной Африки, а 3 – в северо-западной Пацифике от южного Сахалина до Сингапура. В тропиках Старого Света этот род замещается двумя другими – восточноатлантическим *Rondeletiola* и индоевпазифическим *Eurymma*, возможно, более эволюционно продвинутыми.

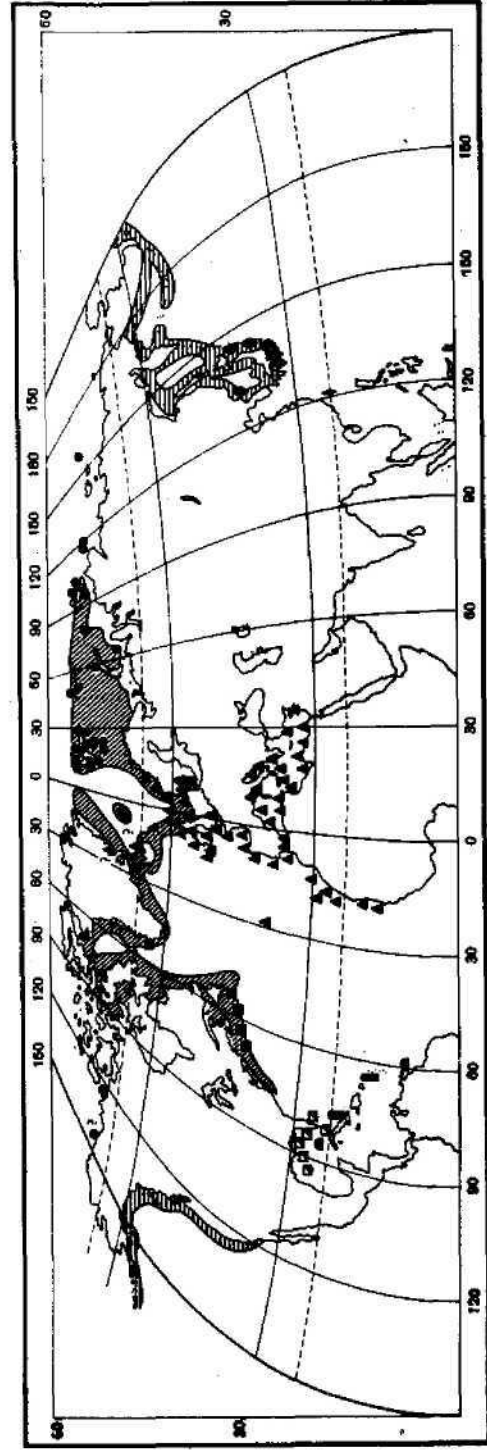
Более молодые связи, заметные по современному распространению головоногих моллюсков, относятся к верхнему плиоцену и связаны с миграциями из северной Атлантики в Тихий океан и в противоположном направлении через Берингию и Арктику. Трансарктические миграции предков современных амфибореальных, тихоокеанско-западноатлантических и арктическо-бореальных видов через Берингию достаточно хорошо изучены (Берг, 1934; Гладенков, 1978; Голиков, 1963; Гурьянова, 1951, 1970; Дьяконов, 1945; Несис, 1961а, б, 1962а; Briggs, 1970; Durham, McNeil, 1967; Strauch, 1972; и др.). Последние данные уточнили лишь датировку и позволили рассматривать миграции на фоне общепланетарных изменений климата и уровня Мирового океана, не внося чего-то принципиально нового в картину, первоначально нарисованную морскими биологами и биогеографами. По последним данным (обзоры: Берингия в кайнозое, 1976; Кафанов, 1982; Лисицын и др., 1980; Bering land bridge, 1967), в течение всего палеогена и большей части неогена Берингия была сушей. Берингов пролив открывался в середине эоцена, 45–50 млн. лет назад, когда климат в северной части Тихого океана был гораздо теплее современного и нынешних бореальных и арктическо-бореальных видов еще не существовало; затем во второй половине среднего и нижнем миоцене, 12–8 млн. лет назад, в разгар процесса формирования таких видов, когда, однако, Берингов пролив был узким и мелководным (Hopkins, 1967; Durham, McNeil, 1967); далее в верхнем плиоцене, приблизительно 3,2–2,5 млн. лет назад, наконец, в межледниковые и послеледниковую эпохи, по крайней мере 125 тыс. лет назад и в последние 8–10 тыс. лет. Во время верхнеплиоценовой Берингийской трансгрессии пролив был значительно шире и глубже современного (Несис, 1961б, 1962а).

С трансарктическими миграциями через Берингию связано формирование ареалов родов *Gonatus* и *Rossia*. Род *Gonatus* и все семейство *Gonatidae* имеют тихоокеанское бореальное происхождение (Несис, 1973д). Род *Gonatus* – единственный из 3 родов семейства, распространенный и за пределами родины гонатид (рис. 23): 7 из 10 достоверных его видов встречаются только в бореальной Пацифике, один (*G. fabricii*) в Арктике и северо-западной Атлантике, еще один крайне близкий к нему вид (*G. steenstrupi*) – в северо-восточной Атлантике, последний вид (*G. antarcticus*) – в Южном океане (см. рис. 6, 7). К числу эндемиков бореальной Пацифики принадлежат самый примитивный вид рода, *G. (Eogonatus) tingo* и самый примитивный вид более подвижного подрода *Gonatus* s. str. – *G. oных*, а также наиболее специализированный вид рода, *G. madokai*. Предок *G. fabricii* мог проникнуть в Арктику и северную Атлантику только из Тихого океана через Берингию. Формирование семейства *Gonatidae* не могло начаться раньше формирования Северотихоокеанского течения в олигоцене, но наиболее вероятно, что оно было связано с резким похолоданием в середине миоцена, которое повлекло за собой становление современного гидрологического режима северной части Тихого океана (Кафанов, 1982). Это же похолодание дало толчок мощному покровному оледенению Антарктиды и, следовательно, гляциоэвстатическому понижению уровня Мирового океана, вскоре приведшему к закрытию Берингова пролива (Лисицын и др., 1980). Следовательно, предок *G. fabricii* не мог проникнуть через Берингию ни в эоцене, ни в миоцене, тем более что кальмары рода *Gonatus* океанические и избегают шельфовых мелководий (Несис, 1965б, 1971а, 1973д), а в миоцене – в период трансгрессии нувок (Кафанов, 1982) Берингов пролив был мелководен. С другой стороны, уже после проникновения предкового вида через Арктику в Атлантику он расщепился на арктическо-бореальный вид *G. fabricii* и низкобореальный *G. steenstrupi*. Хотя эти формы крайне близки и различаются вряд ли сильнее, чем хорошие подвиды (Kristensen, 1981а и наши данные), их дивергенцию трудно датировать столь недавним временем, как голоцен (Merger, 1968). В настоящее время гонатусы полностью отсутствуют на Берингийском шельфе: он для них слишком мелководен. Вряд ли положение было существенно иным в период бореальной трансгрессии (риссвюрм, ~ 125 тыс. лет назад) и послеледникового климатического оптимума, когда Берингов пролив был ненамного шире и глубже нынешнего. Наиболее вероятное время проникновения предка *G. fabricii* через Берингию с юга на север – верхний плиоцен, период берингийской трансгрессии. Тогда через пролив мигрировали верхнебатиальные и нижнесублиторально-верхнебатиальные амфибореальные донные рыбы и беспозвоночные, которые сейчас пересесть мелководья пролива неспособны (Несис, 1961б, 1962а). Следовательно, возраст вида *G. fabricii* – около 2,5–3 млн. лет, а *G. steenstrupi* значительно моложе.

Приблизительно в то же время, но в противоположном направлении расселялись каракатицы рода *Rossia* (рис. 24). Семейство *Sepioidae* и наиболее примитивное в нем подсемейство *Rossiinae* распространены главным образом в тропиках и субтропиках. Из 4 родов подсем. *Rossiinae* в тропической Атлантике представлены все 4, в Индо-Востпацифике 1–2, в тропиках восточной Пацифики подсемейство отсутствует. Из 9 достоверных



Р и с. 23. Распространение рода *Gonatus*



Р и с. 24. Распространение рода *Rossia*

1 — *R. macrosoma*; 2 — *R. brachyura*; 3 — *R. bullisi*; 4 — *R. tortugaensis*; 5 — *R. megaptera*; 6 — *R. palpebrosa*; 7 — *R. moelleri*;
8 — *R. pacifica*; 9 — *R. mollarella*

видов рода *Rossia*, самого примитивного в семействе, 3 — тропические западноатлантические, 2 — бореальные или бореально-субтропические (по 1 в западной и восточной Атлантике), 1 (*R. palpebrossa*) — арктическо-бореальный арктоатлантический, 1 (*R. moelleri*) — высокоарктический западноарктический и 2 — тихоокеанские бореальные, из них *R. pacifica* распространена по всем берегам бореальной Пацифики, а *R. mollicella* — только в северо-западной ее части, в Японском море и у тихоокеанского побережья Японии. Таким образом, в западной и северной Атлантике можно наблюдать все переходы от тропических видов через бореальные и арктическо-бореальный к высокоарктическому виду и снова к бореальному и низкобореальному¹ в северной части Тихого океана. Оба тихоокеанских вида близки между собой и ближе других стоят к обоим бореальным атлантическим видам. Такую картину распространения можно интерпретировать однозначно: род возник в тропиках западной Атлантики и впоследствии расселялся на север, последовательно осваивая все более холодноводные районы умеренной зоны и Арктики. В Тихий океан он проник из Атлантики через Арктику и Берингию. *R. mollicella* — моложе, чем *R. pacifica*, и, вероятно, отщепилась от нее; *R. palpebrossa* и *R. moelleri*, по-видимому, дивергировали позже, чем общий предок *R. pacifica* и *R. mollicella* отщепился от исходного бореального атлантического вида, вероятно, близкого к *R. megaptera* и (или) *R. macrosoma*. *R. moelleri* по строению булавки можно считать наиболее продвинутым видом рода.

R. pacifica, *R. palpebrossa* и *R. moelleri* сублиторально-верхнебатиальные, преимущественно нижнесублиторально-верхнебатиальные, *R. macrosoma*, *R. megaptera* и *R. mollicella* — преимущественно или исключительно верхнебатиальные виды. В настоящее время род *Rossia* полностью отсутствует в северной части Берингова моря и не известен во всей восточной Арктике между Новосибирским мелководьем и заливом Амундсена (если он там и есть, то лишь на материковом склоне). Похолодание в северной части Атлантического океана произошло значительно позднее, чем в Тихом, лишь в плиоцене. Очевидно, только тогда мог сформироваться в северной Атлантике общий предок нетропических видов рода. В верхнем плиоцене он проник в Тихий океан, пройдя Берингию с севера на юг. *R. palpebrossa* и *R. mollicella* сформировались в эоплейстоцене или в ледниковые эпохи плейстоцена, а *R. moelleri*, несомненно, в плейстоцене, т.е. это — самый молодой вид рода.

Не исключено, что в этот же период и тем же путем прошли через Берингию виды родов *Todarodes* (с юга на север), *Bathypolypus* (с севера на юг) и *Venthoctopus* (направление не известно — Кондаков и др., 1981), однако для более точного суждения об этом у нас недостаточно данных.

Значительные изменения ареалов головоногих моллюсков, в первую очередь океанических видов, происходили в плейстоцене, за последние 1,5–2 млн лет, а особенно интенсивно — в период великих оледенений, за последние 700 тыс. лет. Именно с этим периодом связан разрыв ареала некогда широко распространенных тропических видов, ныне представленных парами близких видов в Атлантике и Индопацифике или Индо-

Вестпацифике. Примеры: *Sthenoteuthis pteropus* — *S. oualaniensis* и *Ornithoteuthis antillarum* — *O. volatilis* (см. рис. 16, 17). Из морфологических данных следует, что в роде *Sthenoteuthis* исходным видом был атлантический *S. pteropus* (по строению мантийно-вороночного замыкательного аппарата, размерам и степени расхождения скороспелой и позднеспелой форм он примитивнее, чем *S. oualaniensis*); какой вид был исходным в роде *Ornithoteuthis* — неясно. Ареалы обоих пар ныне разорваны только в юго-восточной Атлантике — в Бенгальском течении у юго-западной Африки. Разрыв ареалов у *Ornithoteuthis* — от 13–14° ю.ш. у Анголы до Наталя и района южнее о-ва Мадагаскар, у *Sthenoteuthis* — еще меньше, от южного тропика у Намибии (район Уолфиш-Бей) до Агульясского течения южнее мыса Доброй Надежды (Александронец и др., 1983; Зуев и др., 1975, 1976; Несис, Нигматуллин, 1979; наши данные). Для соединения ареалов необходимо лишь относительно небольшое потепление. Это могло быть в самом верхнем плиоцене или эоплейстоцене, 0,7–2 млн лет назад. В этот относительно теплый период экваториальный пояс низкого атмосферного давления значительно расширился, достигая 30° с.ш. и ю.ш., субтропические центры высокого давления и пояса пассатов оттеснялись на север и юг, зональная циркуляция господствовала в умеренных и субполярных широтах, полярные шапки в высоких широтах сильно сокращались (Бараш, 1983; Бараш и др., 1974; Фэйрбридж, 1966, 1968). Соответственно этому интенсифицировались системы экваториальных течений и противотечений, апвеллинги оттеснялись в более высокие широты, их интенсивность снижалась, а связанные с ними океанические ветви холодных восточных пограничных течений ослабевали и смещались на запад. В юго-восточной Атлантике и у южной Африки усиливались Ангольское и Агульясское течения. Ангольское течение — продолжение южной ветви Экваториального противотечения, разделяющее основную и прибрежную ветви Бенгальского течения и аналогичное Перу-Чилийскому (течению Гюнтера) и Калифорнийскому (течению Давидсона) подповерхностным противотечениям (Бурков, 1980) — могло выходить на поверхность и сильно продвигаться на юг и юго-восток. Агульясское течение не разворачивалось на долготе мыса Игольного на юг и затем на восток, лишь иногда отделяя от себя дрейфующие в Атлантический океан вихри (Бурков, Нейман, 1977; Канаев и др., 1975; Brinton, 1975), а проникало далеко на запад от меридиана южной оконечности Африки, разделяясь на несколько ветвей. Ответвления его Северной ветви могли входить в контакт с южной оконечностью Ангольского течения, создавая сплошной коридор теплых вод экваториального происхождения вокруг всей южной оконечности Африки. По этому коридору предки современных видов *Sthenoteuthis* и *Ornithoteuthis* могли обогнуть Африку и переходить из Атлантического океана в Индийский, и наоборот. Естественно, аналогичные миграции могли происходить и в периоды максимальных потеплений в межледниковья, но в этом случае дивергенция *Sthenoteuthis* и *Ornithoteuthis* до уровня хотя и близких, но хороших видов была бы менее вероятной.

Климатическая обстановка периодов оледенения была противоположной той, что господствовала в доледниковый и в межледниковые периоды. Экваториальный пояс низкого давления резко сокращался, особенно в южном полушарии, где он почти приближался к экватору. Субтропические

¹ *R. mollicella* на юге заходит в субтропики у п-ова Кии, но встречается там лишь глубже 400 м.

центры высокого давления смещались в низкие широты, пассаты усиливались, полярные антициклоны резко расширялись и смещались в сторону низких широт, отесняя центры низкого давления. Там, где сейчас преобладает зональная циркуляция, в периоды оледенений господствовала меридиональная, зональная же занимала нынешний субтропический пояс высокого давления. Граница плавучих льдов в северной Атлантике проходила по линии: южный склон Джорджес-банки — Азорские острова — мыс Финистерре, отдельные айсберги проникали на юг до южного Марокко (Бараш, 1974а,б; Лисицын и др., 1980). Летняя поверхностная температура воды снижалась в северо-западной части Средиземного моря на $8-10^\circ$, в южной субтропической Атлантике на $6-7^\circ$, в тропической западной Атлантике на $2-3^\circ$, восточной на $4-6^\circ$, в Левантском бассейне Средиземного моря и в тропической западной Пацифике на $1-2^\circ$, в восточной Пацифике на $3-4^\circ$ (Бараш, 1973, 1983; Бараш, Оськина, 1979; CLIMAP, 1976; Emiliani, 1970; Thiede, 1978; Thunell, 1979). Апвеллинги, как было сказано выше, усиливались, особенно Бенгельский и Перуанский, и смещались к экватору. Экваториальная зона в восточных частях Атлантического и Тихого океанов почти исчезала. Напротив, на западе океанов изменения климата были незначительными, а в Индомалайском регионе — несущественными.

В эти периоды узкотропические и экваториальные виды могли существовать практически лишь в тропической западной Атлантике и Индо-Вестпацифике. Ареалы некогда циркумтропических видов разрывались на атлантическую и индоевстпацифическую части и начиналась дивергенция, приводившая к обособлению близких видов или подвидов. Зато облегчалось проникновение относительно холодноводных форм с севера на юг, или наоборот, через восточные части Атлантического и Тихого океанов. Тогда, в один из ледниковых периодов проник на юг предок нотального циркумглобального *Gonatus antarcticus*. Его расселение шло через восточно-экваториальную Пацифику, где ныне южная граница ареала самого теплолюбивого из северотихоокеанских гонатусов, *G. californiensis* ($25-28^\circ$ с.ш.), отделена от северной границы ареала *G. antarcticus* ($5^\circ 50'-6^\circ 30'$ ю.ш.) узким разрывом (рис. 23), причем находка личинки *G. sp.* (*californiensis?*) в Панамском заливе на $7^\circ 19'$ с.ш. (R. Young, 1972a)² еще уменьшает этот разрыв (Несис, 1973д). Переселений гонатусов вдоль западной Африки, видимо, не происходило.

В один из ледниковых периодов проник с севера на юг и предок другого нотального циркумглобального вида, *Todarodes angolensis*. Это произошло в восточной Атлантике, где ныне *T. angolensis* распространен на север до южной Анголы, а его ближайший северный родственник, *T. sagittatus*, на юг до Сенегала (Зуев и др., 1976). Разрыв ареалов составляет лишь около 25° по широте.

С периодами оледенений связано формирование ареалов бипериферических, бисубтропических и бисцентральных видов, как *Eucleoteuthis luminosa*, *Architeuthis ex gr. dux*, *Ommastrephes bartrami*, *Pterygioteuthis gemmata*, *Hyaloteuthis pelagica*, *Ocythoe tuberculata*, ареалы которых

(см. рис. 12—14) состоят из трех изолированных частей: североатлантической, северотихоокеанской и южной, причем последняя может разделяться разрывом ареала у Тасмании (Зуев и др., 1975, 1976; Несис, 1973а, 1974б, 1979г; Несис, Нигматуллин, 1979). Ареалы северотихоокеанских и южных популяций могли смыкаться только на востоке Тихого океана, североатлантических (кроме *E. luminosa*, который в северной Атлантике отсутствует) и южных только на востоке Атлантики, причем у *P. gemmata* восточноатлантическое соединение существует и сейчас. Анализ субстратно-специфических свойств холинэстераз зрительных ганглиев *O. bartrami* из разных частей ареала (Шевцова и др., 1977, 1979) показал, что свойства холинэстераз зрительных ганглиев одинаковы в пределах одной части ареала, даже у кальмаров, из столь удаленных точек, как южная Атлантика и Большой Австралийский залив, но различны у кальмаров из разных частей ареала; холинэстеразы кальмаров из южной части ареала ближе к североатлантическим. Вероятно, ареалы северных и южных популяций соединялись неоднократно, но последнее разъединение североатлантических и южных кальмаров (разрыв между границами их ареалов у западной Африки составляет сейчас 33° по широте — от 19° с.ш. до 14° ю.ш.) произошло позже, чем между северотихоокеанскими и южными. Была высказана гипотеза (Зуев и др., 1975; Несис, 1970; Шевцова и др., 1979), что это — результат конкуренции в юго-восточной Пацифике между *O. bartrami* и гигантским перуано-чилийским кальмаром *D. gigas*, доминирующим в таксоценозе эпипелагических оммастрефид в экваториальных и южносубтропических районах восточной части Тихого океана (Несис, 1970; Несис, 1983). В период усиления Перуанского течения площадь ареала и средние размеры дозидикусов увеличиваются, и гигантские кальмары оттесняют *S. oualaniensis*, *O. bartrami* и *E. luminosa* из юго-восточной части Тихого океана на запад. В период ослабления Перуанского течения и усиления напора центральных вод площадь ареала и средние размеры дозидикусов снижаются, в пределы Перуанского района проникают — с запада и северо-запада *S. oualaniensis*, с юго-запада *O. bartrami* и *E. luminosa*. Согласно гипотезе, в периоды максимального похолодания, т.е. максимального усиления Перуанского течения ареал тепловодного *D. gigas* сужался еще более, нежели в периоды его ослабления, и создавалась возможность соединения ареалов северотихоокеанских и южных *O. bartrami* и *E. luminosa* в тропической восточной части Тихого океана. Таким образом, ареалы северных и южных *O. bartrami* могли соединяться в Тихом океане лишь в период максимального похолодания, а в Атлантическом — и позже, в период последнего, субмаксимального похолодания. Этим обусловлено большее сходство южных *O. bartrami* с североатлантическими (Шевцова и др., 1979).

Очевидно, в эпохи оледенений ареалы современных бипериферических и бисцентральных видов в Атлантическом и Тихом океане представляли собой выпуклые на восток дуги, охватывавшие полумесяцем резко сужавшиеся ареалы экваториальных и узкотропических видов, которых похолодание загнало в наиболее теплые участки тропической западной Атлантики и Индомалайского региона. Вполне вероятно, что нынешние сплошные или почти сплошные ареалы южных форм бипериферических и бисубтропических видов (они обычно разорваны лишь у Южной Аме-

² В открытых водах тропической восточной Пацифики гонатиды достоверно отсутствуют (Несис, 1972в, 1973б; Шевцов, 1973; Okutani, 1974).

рики) в эпохи оледенений разрывались также у Тасмании и юго-восточной Австралии, а возможно, и у южной Африки, но документальных свидетельств этого у нас нет. Что же касается бисубтропических видов, то соединение ареалов северных и южных популяций на востоке океанов неизбежно должно было сопровождаться фрагментацией (распадом на трое) южных частей ареалов в районах южных оконечностей трех материков. Соединение и фрагментация ареалов происходили, очевидно, многократно, так как между особями из изолированных ныне частей ареалов *E. luminosa*, *H. pelagica* и *O. tuberculata* не найдено даже подвидовых различий.

Упомянутые выше виды *Ornithoteuthis*, *Dosidicus*, *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*, *Eucleoteuthis* и *Hyaloteuthis* принадлежат к высшим оммастрефидам: подсем. *Ornithoteuthinae* и *Ommastrephinae*. Анализ их филогении (Зуев и др., 1975; Несис, 1979а; Нигматуллин, 1979) показал, что вся эволюция высших оммастрефид происходила в тропиках и субтропиках, причем виды подсем. *Ommastrephinae* сформировались на протяжении плиоцено-палеоцена, т.е. на протяжении последних нескольких миллионов лет.

С четвертичными похолоданиями связано также формирование субтропических и переходных к нотальным фаун у южной Африки (особенно фауны Капского округа) и у Тасмании (могейская фауна). Прогрессирующее похолодание в верхнем миоцене—плиоцене стимулировало выработку у Южной Африки и южной Австралии с Тасманией оригинальной и высоко эндемичной субтропической фауны, проанализированной выше на примере каракатиц—сепиид. Плейстоценовые похолодания приводили к сдвигу на север субтропической дивергенции. В результате гляциостатической регрессии Бассов пролив стал сушей, а южное и западное побережья Тасмании — слишком холодноводным районом для обитания субтропической фауны. Ареалы субтропических видов разорвались и началась дивергенция (Dartnall, 1974; Knox, 1975). В месте разрыва ареалов субтропических видов стала складываться новая, более холодноводная фауна, ныне типичная для Тасманийской (Могейской) провинции. В ее формировании участвовали наиболее эвритермные субтропические элементы, а по другим группам фауны — и продвинувшиеся к северу циркумнотальные виды, в доледниковое время обитавшие южнее Тасмании. В послеледниковое время некоторые субтропические виды восстановили первоначальный ареал и ныне распространены вокруг всей южной Австралии и Тасмании: в Западноавстралийской, Тасманийской и Восточноавстралийской провинциях (*Sepia braggi*, *S. novaehollandiae*, *S. rex*, *S. arama*, *Sepioteuthis australis*, *Octopus pallidus*), другие же успели дивергировать и ныне распространены только у западной и южной (*Sepia chirotrema*, *S. irvingi*, *S. vercoi*, *S. reesi*, *Sepiadarium austrinum*) или только у восточной и юго-восточной Австралии (*S. plangon*, *S. mestus*), а упомянутая выше *Sepioloidea lineolata* распространена там и там, но отсутствует в Тасманийской провинции (Несис, 1979в).

Картина, складывавшаяся у южной Африки, была аналогичной, но отличалась, во-первых, тем, что похолодание на крайнем юге Африки было не столь сильным, как у лежащей на 9° южнее Тасмании, а во-вторых, тем, что прибрежная фауна юго-западной Африки испытала силь-

ное обеднение, связанное с действием Бенгельского апвеллинга, тогда как у юго-западной Австралии такого обеднения не наблюдалось. В результате у южной Африки также сложились 4 фауны: южноафриканская широко распространенная, анголо-намибская обедненная, натальская и капская, но полной аналогии с четырьмя южноавстралийскими фаунами нет (Несис, 1980а). Однако и у южной Африки есть один вид каракатиц с ареалом, разорванным в районе мыса Доброй Надежды — мыса Игольного: *Sepia hieronis* (Roeleveld, 1972).

Наконец, с периодами оледенений связано формирование эндемиков Средиземного и Красного морей и северной части Калифорнийского залива. В настоящее время в Гибралтарском проливе господствуют противоположно направленные течения: в верхних слоях до глубин 150—175 м — атлантическое течение, направленное на восток, в нижних слоях — средиземноморское течение, направленное на запад (Овчинников и др., 1976). Такая схема течений способствует вселению мелководных атлантических видов, а также полуглубоководных видов, имеющих эпипелагическую личиночную стадию, в Средиземное море, и не способствует формированию обособленной средиземноморской эндемичной фауны. В ледниковые эпохи плейстоцена схема течений в Гибралтарском проливе менялась на противоположную: опресненные средиземноморские воды выходили в Атлантику в поверхностных слоях, а компенсационный ток более соленых атлантических вод следовал в глубинных слоях, т.е. схема течений была аналогична наблюдающейся сейчас в Босфоре. Это затрудняло проникновение в Средиземное море атлантических мелководных видов и способствовало обособлению эндемичной средиземноморской фауны шельфа, но не склона и не мезопелагиали. Возможно, в этом — причина того, что все нынешние эндемики Средиземного моря из числа головоногих — обитатели шельфа (Несис, 1982в). В других группах фауны имеется ряд эндемичных для Средиземного моря батимальных и абиссальных видов (Пастернак, 1982; Reys, 1973). Они сформировались на месте из эврибатных атлантических видов, преодолевших Гибралтарский порог и опустившихся в глубины. Среди головоногих абиссальных видов в Средиземном море нет, а все батимальные — атлантические.

Глубоководная впадина Красного моря отделяется от глубоководной части Аденского залива мелководьем Баб-эль-Мандебского пролива, которое прорезано узким извилистым желобом, очерченным почти по всей длине изобатой 180 м. Желоб крутостенный и напоминает русло реки. Он прерывается лишь к западу от о-ва Большой Ханиш (Эль-Ханиш-эль-Кабир) на 13° 45' с.ш., где находится порог Красного моря. Глубина над порогом около 140 м. Весь этот участок высокосейсмичен и характеризуется молодым (современным) вулканизмом, прекрасно заметным, в частности, как на о-ве Большой Ханиш и соседних с ним островах, так и на прилегающей африканской (впадина Афар) и аравийской территории. Очевидно, в эпохи оледенений Красное море почти отчленилось от Аденского залива, но не превращалось в замкнутый водоем, а соединялось с океаном узким длинным проливом, похожим на Босфор. Оно было столь же сильно изолировано от океана, как нынешнее Черное море, но не опреснялось, и в нем сохранилась необедненная индोвестпаифическая морская

фауна, в значительной степени обособившаяся в результате изоляции (Иванова, 1984).

Субтропическая калифорнийская фауна в эпохи оледенений распространялась далеко на юг и населяла западное побережье Мексики, включая все западное побережье Калифорнийского полуострова и Калифорнийский залив. В послеледниковую эпоху тропическая фауна продвинулась на север, тесня субтропическую, и в настоящее время южная часть Калифорнийского залива и юг западного побережья Калифорнийского полуострова населены в основном тропической фауной (хотя и с небольшой примесью субтропических видов). Часть субтропической фауны оказалась "запертой" в подверженной зимнему охлаждению и потому недоступной для stenothermic тропических (панамских) видов вершине Калифорнийского залива — "море Кортеса" и, очутившись в изоляции, дивергировала, сформировав эндемичную фауну (Briggs, 1974; Parker, 1964). Вероятно, это имело место и в межледниковые эпохи, так что возраст этих — сонорских — эндемиков может слегка различаться.

Таким образом, общая черта эндемичной средиземноморской, красно-морской и сонорской фаун — сходство их исторической судьбы, источники же фауны различны: в первом случае это низкороборально-субтропические виды, во втором тропические, в третьем — субтропические.

5. ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ И ОТНОСИТЕЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОКЕАНИЧЕСКИХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ ПО АКВАТОРИИ МИРОВОГО ОКЕАНА

В настоящем разделе пойдет речь только о пелагических головоногих и преимущественно об эпипелагических и мезопелагических кальмарах, так как о биологии донных и наддонных головоногих, особенно каракатиц и осьминогов, известно очень мало. Их численность невелика и не идет ни в какое сравнение с численностью пелагических — нерито-океанических и океанических — кальмаров.

В последние годы стало общепризнанным, что биомасса кальмаров в Мировом океане колоссальна и что они — один из важнейших перспективных объектов промысла. Возможный годовой вылов кальмаров оценивается в 5–6 млн. т (Моисеев, 1969), 15–20 млн. т (Мартинсен, 1966), десятки миллионов тонн (Gulland, 1970), сотни миллионов тонн (G. Voss, 1973; Нейман и др., 1981). Чрезвычайно большими считаются запасы кальмаров в Антарктике (Gulland, 1970; Everson, 1977). Биомасса гигантского глубоководного антарктического кальмара *Mesonychoteuthis hamiltoni* оценена в 60–65, а возможно, и в 90 млн. т (Клумов, Юхов, 1975). Общая биомасса головоногих моллюсков в Мировом океане определена И.И. Акимускиным (1970) в 2,2 млрд. т. Это — треть общей биомассы бентоса в Мировом океане, от литорали до ультраабиссали — 6,6 млрд. т (Айзатуллин и др., 1980). Учитывая высокое положение голо-

воногих в трофических цепях, такую цифру следует считать непомерно завышенной.

Как получены и насколько обоснованы подобного рода цифры? Члены комиссии ФАО под руководством Галланда (Gulland, 1970) основывали свои оценки биомассы кальмаров в основном лишь на общем впечатлении и Галланд специально предупреждает: "Не надо придавать слишком большого значения точности таких оценок" (1970, с. 1). Непосредственная абсолютная оценка биомассы кальмаров, как и вообще nektonных животных, задача чрезвычайно трудная (Парин, Несис, 1977). Существующие типы количественных зоологических тралов достаточно хорошо улавливают только личинок и молодь nektonных кальмаров и мелких малоподвижных планктонных кальмаров и осьминогов глубинных слоев. Крючковая снасть (вертикальный пелагический ярус) — хорошее орудие лова активных nektonных кальмаров, но оно строго селективно; на крючки ловятся только кальмары немногих видов, в узком диапазоне размеров и в определенном физиологическом состоянии. Кроме того, это — не количественное орудие, так как его уловистость зависит, кроме всего прочего, от фазы луны, погоды, степени накормленности кальмаров и других нестандартизируемых факторов (Зуев, Несис, 1971; Smith, 1983). Донным тралом можно успешно облавливать скопления некоторых придонно-пелагических видов loliginid и нерито-океанических ommastrifid. На этом основании многие авторы рассчитывали биомассу и промысловый запас добываемых кальмаров, в частности, *Loligo pealei* и *Illex illecebrosus* в северо-западной Атлантике (Summers, 1969; Ikeda et al., 1973; Serchuk, Rathjen, 1974; и др.). В таких расчетах, однако, есть два сомнительных момента, по сути дела сводящих на-нет всю их точность: не известна уловистость трала по отношению к кальмарам (обычно ее принимают за 1, что заведомо неверно) и не ясно, какая доля популяции рассеяна в толще воды выше верхней подборы трала. Так, и в этом случае мы получаем лишь величину "относительной кажущейся" (Serchuk, Rathjen, 1974) численности. И действительно, биомасса иллекса в северо-западной Атлантике оценивалась по результатам траловых съемок, проведенных в близкие годы, с разбросом в два порядка величины: 1,8–17,6 тыс. т (Sissenwine, 1976), 100–110 тыс. т (Efanov, Puzhakov, 1975), 450 тыс. т (Burukovsky, Froetman, 1978). Различия того же порядка характеризуют оценки биомассы иллекса, даваемые учеными разных стран для одних и тех же районов в одни и те же годы (ICNAF Redbook, 1979; NAFO Redbook, 1981). Даже верхние оценки оказываются ниже величины, полученной в результате исследования питания гринды — специализированного потребителя иллекса в северо-западной Атлантике: 600–900 тыс. т (Mercer, 1975).

Значительно более точные данные можно получить при облове кальмаров в толще воды большими разноглубинными тралами с увеличенным вертикальным раскрытием и контрольным гидроакустическим учетом обилия, но для этого нужны траулеры с очень мощным главным двигателем, траления на высоких скоростях и высококачественные эхолоты, поскольку рассеивающая способность кальмаров мала и обычные эхолоты (12–24 кГц) их практически не записывают. Такие суда и орудия поиска и лова только начинают входить в практику морских биологических исследований. Проведены первые удачные опыты облова приповерхностных

скопления оммастрепид в тропической Атлантике крупными (раскрытие 68–86 м, площадь устья до 1900 м²) близнецовыми тралами — два судна с одним тралом (Зуев, Цымбал, 1982, 1983), но этот метод также еще не настолько отработан, чтобы его можно было использовать для надежного определения биомассы нектонных кальмаров.

Удачным оказался опыт облова молоди иллекса тралом Энгеля в открытых водах северо-западной Атлантики между краем Новошотландского шельфа и северной кромкой Гольфстрима (Фроерман, 1981; Froerman, 1980; Froerman et al., 1981). Количественный учет молоди иллекса весной позволил дать прогноз численности и биомассы иллексов следующим летом, когда подростная молодежь выйдет на шельф и станет доступной для промысловых судов. Рассчитанная таким способом биомасса промыслового стада оказалась на порядок выше, чем по летне-осенним учетам с помощью донных тралов: 1,5–3,0 млн. т для 1979 г. и 0,6–1,9 млн. т для 1981 г. при средней биомассе по итогам донных тралений на 1978 г. 249 тыс. т (ICNAF Redbook, 1979)*.

Г.В. Зуев и Ч.М. Нигматуллин (1974; Зуев и др., 1980) предложили оригинальный метод учета абсолютной численности и биомассы нектонных океанических кальмаров, образующих ночные скопления на поверхности океана. Метод применим преимущественно к видам рода *Sthenoteuthis* (*S. pteropus*, *S. oualaniensis*), с некоторыми ограничениями пригоден также для *Dosidicus gigas*, *Ommastrephes bartrami*, *Todarodes* spp., *Thysanoteuthis rhombus*, *Onychoteuthis banksi borealijaponicus*. Эти кальмары ночами подходят на свет судовых источников лежащего в дрейфе судна. Привлекает их не сам по себе свет, а скопления идущих на свет рыб (миктофиды, летучки, полурьбы, скумбрушка, сайра и др.) и макропланктонных беспозночных, которых кальмары с жадностью поедают. Затаиваясь в тени под корпусом судна, кальмары бросаются на скапливающуюся в световом пятне добычу и быстро выедают ее, после чего отстают от движущегося по ветру судна. Дрейфующее судно, таким образом, как бы проходит вдоль "очереди" кальмаров с изменчивой, но квазипостоянной плотностью, соответствующей реальной плотности распределения кальмаров в данном районе океана. С борта судна легко подсчитать кальмаров и, при определенном навыке, идентифицировать их и определить их размер (длина мантии визуальнo определяется с точностью до 3 см). Зная скорость и направление дрейфа, время наблюдений, ширину освещенной зоны и соотношение длины и веса у данного вида кальмаров, можно рассчитать абсолютную численность и биомассу кальмаров в пройденной судном полосе. Предположив, что ночные подъемы совершают все кальмары крупнее определенного размера, Г.В. Зуев с соавторами (Зуев и др., 1979; Зуев, Юсупова, 1977) рассчитали кривую роста и смертности кальмаров и подошли к оценке общей численности популяции. Расчеты показали (Зуев, Никольский, 1981; личное сообщение Г.В. Зуева), что средняя биомасса *S. pteropus* в тропической Атлантике составляет 50 кг/км² в западной и 250 кг/км² в восточной половине океана, до 300–500 кг/км² в продуктивных зонах и до 1000–1500 кг/км² на отдельных станциях, а общая биомасса в Атлантике между 25° с.ш. и 25° ю.ш.,

Мексиканском заливе и Карибском море — 2,8–5,2 млн. т. Биомасса *S. oualaniensis* в Индийском океане в среднем 50 кг/км², в продуктивных зонах 100–150 кг/км², на отдельных станциях до 250–500 кг/км², общая — около 2 млн. т.

Эта методика также имеет недостатки. Для *Ommastrephes* и *Todarodes* было показано с помощью подводной фотографии и эхолотирования (Clarke, 1966; Kawaguchi, Nazumi, 1972; Shibata, Flores, 1972), что и ночью далеко не все кальмары поднимаются к поверхности. Значительная их часть рассеяна в подповерхностных слоях. Кроме того, при малой (до 0,5 км/ч) скорости дрейфа кальмары задерживаются у борта, перемещаются вместе с судном и могут учитываться неоднократно (Зуев и др., 1980). Тем не менее представляется, что метод визуального учета дает разумные цифры биомассы.

Очень малую точность дает акустический метод учета отдельных эпипелагических нектонных кальмаров на обычных для рыбопоисковых гидроакустических приборов низких частотах. Так, биомассы *Sthenoteuthis oualaniensis* в море Фиджи оценена с помощью гидроакустической станции "Палтус-М" (20 кГц) и оптического анализатора спектра с точностью ниже порядка величин: 10⁴–10⁵ т (Афанасьев и др., 1980).

Мечение — один из испытанных методов определения численности животных. Оно, однако, применимо лишь для изучения интенсивно эксплуатируемых популяций. Наиболее интенсивно облавливаемый вид океанических кальмаров — *Todarodes pacificus*. Мечение при исследовании его биологии применяется уже давно (Soeda, 1956; Hamabe, Shimizu, 1966; Kasahara, Ito, 1968; Kawana et al., 1971; Murata et al., 1971; Шевцов, 1973а; и др.). За годы мечения наблюдались резкие изменения численности кальмара и соответствующие изменения промысловой нагрузки на популяцию (Зуев, Несис, 1971; Агава, 1974). Тем не менее процент возврата меток был приблизительно постоянен и очень низок: 0,3–3%, в среднем около 1%. Столь же низкий возврат меток (0,7%) получен при мечении *Illex illecebrosus* в северо-западной Атлантике (Amaratunga, 1981). Жизненный цикл обоих видов годичный, промысловая смертность велика и ясно, что столь низкие цифры возврата определяются какими-то методическими погрешностями. Следовательно, использовать мечение для определения численности кальмаров пока невозможно.

Для достаточно хорошо изученных видов оммастрепид мы имеем следующие оценки величины биомассы, основанные на анализе промысловой статистики, моделях динамики численности эксплуатируемых популяций и визуальном учете на ночных световых станциях: *Illex illecebrosus illecebrosus* в северо-западной Атлантике (для периода пика численности) 0,5–3 млн. т (NAFO Redbook, 1980); *I. ill. argentinus* в юго-западной Атлантике 0,53–0,74 млн. т (Otero et al., 1981); *Todarodes pacificus* в Японском море — 3–4 млн. т (Шевцов, 1978); *Nototodarus sloani* в водах Новой Зеландии — 0,5–0,9 млн. т (Roberts, 1979); *Sthenoteuthis pteropus* в Атлантическом и *S. oualaniensis* в Индийском океане 4,8–7,2 млн. т. (см. выше). М. Хамаба с соавторами (Hamabe et al., 1976) оценивают промысловый запас 5 массовых нерито-океанических видов оммастрепид в 2,5–5 млн. т. Экстраполируя эти цифры для других нектонных кальмаров (*Dosidicus gigas*, *Ommastrephes bartrami* и др.) с учетом площадей их

*После пика численности в 1979 г. биомасса иллекса резко снизилась.

ареалов и относительной плотности скоплений, можно в первом приближении оценить общую биомассу нектонных кальмаров (главным образом океанических и нерито-океанических оммастрефид) в Мировом океане величиной порядка десятков миллионов тонн.

Мезопелагические головоногие занимают более низкие уровни в трофических сетях, чем эпипелагические нектонные кальмары, следовательно, они должны быть более многочисленными. Для их учета неприменим ни один из перечисленных выше методов. Оценку их обилия можно произвести лишь по косвенным данным. Чаще всего для этого применяют данные о пищевых рационах потребителей головоногих моллюсков, из которых самый массовый — кашалот (Clarke, 1977, 1980, 1983).

И.И. Акимущкин (1970) предположил, что поголовье кашалотов в Мировом океане 150 тыс. экз., каждый кашалот поедает в сутки 1 т кальмаров и кашалоты съедают половину биомассы жертв. Следовательно, кашалоты поедают 55 млн. т кальмаров в год, а общая биомасса кальмаров 110 млн. т. В пище кашалотов в каждом отдельном районе встречается около 30 видов кальмаров, общее же количество видов головоногих в Мировом океане около 600. Акимущкин полагает, что биомасса каждого вида в среднем одинакова, так как малочисленные виды компенсируются множеством видов, еще не известных науке, и получает общую биомассу всех головоногих как $\frac{110}{30} \times 600 = 2200$ млн. т. Как было сказано

выше, эта цифра неправдоподобно велика, зато биомасса поедаемых кашалотами кальмаров кажется заниженной. В частности, в том же сборнике, в котором помещена статья И.И. Акимущкина, А.Г. Томилиня (1970) приводит втрое большую цифру поедаемых кашалотами кальмаров: 165 млн. т. Не более точны и расчеты других авторов (Клумов, Юхов, 1975; Voerema in: Gulland, 1970).

Достаточно точный расчет биомассы поедаемых кашалотами кальмаров произвел М. Кларк (Clarke, 1977). По данным Международной китобойной комиссии, он определяет численность кашалотов на 1972 г. в южном полушарии в 811 тыс. голов, в северной части Тихого океана 425 тыс., в северной Атлантике 22 тыс., итого 1258 тыс. Средний вес самца 15 т, самки 5 т. Общая биомасса стада 11 млн. т, что близко к цифре А.Г. Томилиня (1970) — 9 млн. т. Суточный рацион самца принят в 2%, самки в 3% веса тела, отсюда общее выедание кашалотами головоногих — 96 млн. т в год. Рационы Кларк, по-видимому, занижил, более вероятная величина — 3,5% (Kawakami, 1980; Kawamura, 1974). Это дает величину выедания 140 млн. т в год, что также достаточно близко к цифре, полученной А.Г. Томилиным. Достоверный запас кашалотов до начала интенсивного вылова определен Международной китобойной комиссией для южного полушария в 257 тыс. самцов и 330 тыс. самок, что в пересчете на весь океан и учете молоди дает около 2 млн. голов. По расчетам Кларка, такое стадо поедало в год 260 млн. т головоногих моллюсков.

В более поздней работе Кларк (1983) проводит аналогичный подсчет отдельно для Антарктики к югу от антарктической конвергенции. Число кашалотов там до начала промысла он принимает в 85 тыс., средний вес 40 т, суточный рацион 3% и продолжительность нагула 4 мес. Это дает общую величину выедания головоногих (составляющих 95% рациона

кашалотов) 11,8 млн. т, из которых 9,1 млн. т приходится на *Mesonychoteuthis hamiltoni* и 2,6 млн. т на *Onychoteuthidae* (*Foroteuthis* и *Kondakovia*).

Роль других морских млекопитающих как потребителей кальмаров по сравнению с ролью кашалотов невелика. В Антарктике морские слоны поедают в год 3–4 млн. т головоногих (включая осьминогов), тюлени Уэдделла, Росса, крабобеды, морские леопарды и котики вместе 2,6–2,7 млн. т кальмаров, усатые киты 0,4–0,5 млн. т, морские птицы 6–8 млн. т (Clarke, 1983; El-Sayed, 1977; Everson, 1977; Øritsland, 1977; Любимов, Шуст, 1980). Гринды в северо-западной Атлантике до начала интенсивного их вылова поедали 0,2–0,3 млн. т в год (Mercer, 1975). Ластоногие и китообразные Охотского моря поедали в начале XX в. 310–360, а ныне 250–300 тыс. т (Соболевский, 1983). Общий рацион морских птиц в Мировом океане (Шунтов, 1972а) 70–160 млн. т. Более половины их пищи составляет зоопланктон, долю кальмаров можно приблизительно оценить в 20%. Следовательно, птицы поедают 14–32 млн. т кальмаров в год. Количественные данные о выедании головоногих рыбами отсутствуют, но следует помнить, что среди рыб нет таких специализированных тейтофагов, как кашалот и некоторые другие зубатые киты. Поэтому можно предполагать, что потребление головоногих рыбами должно уступать их потреблению кашалотами. Кларк (1983) показал, что если исключить пингинов, сведения о рационах которых, приводимые им, сам автор считает сильно завышенными, окажется, что кашалоты в Антарктике поедают 62% всех головоногих, в том числе 72% кальмаров, которых потребляли все антарктические зубатые киты, ластоногие и альбатросы. Если учесть, что в Антарктике кормится небольшая часть поголовья кашалотов (только взрослые самцы и лишь около трети из них), зато только там обитают такие массовые специализированные потребители головоногих, как морские слоны и тюлени Росса (головоногие составляют соответственно 75 и 64% их рациона), наша оценка представляется близкой к реальности.

В итоге мы можем ориентировочно принять, что все потребители головоногих, кроме кашалотов, поедают в год 1/4–1/3 того количества, которое потребляют кашалоты. Следовательно, общая величина выедания пелагических головоногих моллюсков хищниками более высоких трофических уровней составляет, в зависимости от того, берем ли мы за основу расчета современную численность кашалотов или девственный запас, от 175–200 до 325–350 млн. т.

Для оценки по этим данным величины биомассы пелагических головоногих необходимо сначала определить соотношение их биомассы и продукции. Продолжительность жизни большинства шельфовых и эпипелагических головоногих 6–12 мес. и лишь немногие крупные нектонные кальмары живут 2 года или более. Отрывочные данные о продолжительности жизни мезопелагических и мезо-батипелагических кальмаров (Clarke, 1980; Kristensen, 1980a) позволяют предполагать, что им, за исключением, разумеется, таких гигантов, как *Architeuthis* или *Mesonychoteuthis*, тоже свойственны короткие жизненные циклы, 1–2 года. Все изученные двужабрные головоногие, кроме пелагических осьминогов аргонавтов (Несис, 1977а), моноциклически. Удельная продукция рассчитана только для видов

Sthenoteuthis (Зуев, Заика, 1977; Зуев, Никольский, 1981). Для *S. oualaniensis* с годичным жизненным циклом она равна $0,010-0,011 \text{ сут}^{-1}$, для *S. pteropus* на первом и втором годах жизни — соответственно $0,012$ и $0,003 \text{ сут}^{-1}$. Это соответствует среднегодовому Р/В-коэффициенту 3,4–4,0 для *S. oualaniensis* и 3,8 для *S. pteropus*. Обычные величины удельной продукции для брюхоногих и двустворчатых моллюсков с годичным циклом $0,01-0,02$, с двухгодичным — $0,005-0,01 \text{ сут}^{-1}$, Р/В-коэффициент соответственно 3,5–7 и 2–4 (Заика, 1972, 1983; Lévêque et al., 1977). Если взять нижние из этих величин и предположить, что половина поедаемых кашалотом головоногих имеет годичный (например, *Histioteuthidae*, *Euploteuthidae*), а половина — двухгодичный (например, *Ommastrephidae*) жизненный цикл, средняя величина Р/В-коэффициента будет равна 2,5–3. Пусть кашалоты выедают половину продукции своих жертв. Тогда среднегодовая биомасса поедаемых ими кальмаров составит 90–110 млн. т при современном и 170–210 млн. т при девственном состоянии стада, а общая биомасса, рассчитанная на основе потребления головоногих всеми хищниками, — соответственно от 115–150 до 220–280 млн. т.

Принятые выше относительно высокие величины Р/В-коэффициента, разумеется, неприменимы к тем крупным кальмарам, которыми кашалоты питаются в Антарктике. Крупными и гигантскими кальмарами кашалоты питаются во всех районах Мирового океана, но в Антарктике они играют главную роль в пище кашалота (Clarke, 1977, 1980, 1983), и можно сказать, что за ними-то самцы кашалота и мигрируют в Антарктику. Для *Mesonychoteuthis hamiltoni*, *Kondakovia longimana* и крупных *Moroteuthis* величина удельной продукции, вероятно, близка к $0,001 \text{ сут}^{-1}$ (Заика, 1983), т.е. годовой Р/В-коэффициент = 0,3–0,4. Кашалоты выедают, как сказано выше, 9,1 млн. т *M. hamiltoni* в год и они — единственные известные потребители этого гигантского антарктического кальмара. Онихотейтид кашалоты выедают в год 2,6 млн. т, ластоногие — еще 2 млн. т (Clarke, 1983). Если выедание составляет половину продукции, то биомасса *M. hamiltoni* составит 45–60 млн. т (что близко к цифрам, приводимым Клумовым и Юховым, 1975), онихотейтид 23–30 млн. т.

Следовательно, средняя биомасса мезопелагических головоногих моллюсков в Мировом океане может быть ориентировочно оценена величиной порядка первых сотен миллионов тонн. Она на порядок выше общей биомассы nektonных кальмаров (преимущественно эпипелагических и надсклоновых). Продукцию мезопелагических головоногих можно оценить в 350–700 млн. т, а nektonных эпипелагических и надсклоновых — в 50–150 млн. т.

Попытаемся сравнить эти цифры с величинами биомассы и продукции организмов иных трофических уровней в Мировом океане. Общая биомасса фитопланктона в Мировом океане 2–5 млрд. т, годовая продукция — 63–80 млрд. т С, или 900–1140 млрд. т в сыром весе (Виноградов, Шушкина, 1983; Цейтлин, 1983). Биомасса мезоопланктона в слое 0–200 м — 7–10, во всем столбе воды 18–24 млрд. т, биомасса макропланктона во всем столбе воды 6–8 млрд. т (Айзатуллин и др., 1980; Виноградов, Шушкина, 1983). Общая биомасса всего планктона в Мировом океане 25–33 млрд. т (Виноградов, Шушкина, 1983). Биомасса и продук-

ция мезопелагических рыб соответственно 0,5–1,0 и 0,65–1,2 млрд. т (Gjøsaeter, Kawaguchi, 1980; Цейтлин, 1982). Общая биомасса nekтона 1,0–1,8 млрд. т (Богоров, 1970; Сорокин, 1977).

Таким образом, биомасса мезопелагических головоногих составляет 25–30% биомассы мезопелагических рыб, 2–4% биомассы макропланктона или менее 1% общей биомассы планктона в Мировом океане, а их продукция — около половины продукции мезопелагических рыб или 0,5% годовой продукции растительного планктона (включая бактерии и простейших). Биомасса nektonных головоногих — 1–4% общей биомассы nekтона в Мировом океане, а их продукция — около 0,1% годовой продукции растительного зоопланктона.

Вопрос о величине экологической эффективности — отношении продукции данного трофического уровня к продукции предыдущего — обсуждался в литературе широко (обзоры: Макфельд, 1965; Одум, 1975; Парсонс и др., 1982; Раймонт, 1983; Сушеня, 1975; и др.), но до сих пор не может считаться решенным. Для первого трофического уровня консументов (фитофагов) она считается равной 10% (Slobodkin, 1961). Для последующих трофических уровней общепринятых величин экологической эффективности нет, но не будет большой ошибкой принять ее равной коэффициенту использования потребленной пищи на рост (K_1), который для зоопланктофагов и животных высших трофических уровней в среднем близок к 0,25 (Одум, 1975). Приняв величину годовой первичной продукции для всего Мирового океана в 10^{12} т сырого веса, получим продукцию I трофического уровня консументов 10^{11} т, II уровня — $2,5 \cdot 10^{10}$, III и IV уровней соответственно $6,25 \cdot 10^9$ и $1,6 \cdot 10^9$ млн. т. Если принять, что средний трофический уровень nektonных кальмаров — 3,5, а мезопелагических полупланктонных-полунеektonных 3,0 (речь идет об уровне консументов, т.е. продуценты считаются нулевым уровнем), получим, что продукция первых составляет около 3%, а вторых около 8% продукции соответствующего трофического уровня.

Необходимо подчеркнуть, что основа пищи кашалотов, бутылконосов, морских слонов и прочих морских млекопитающих-тейтофагов — полуглубоководные планктонные и полупланктонные-полунеektonные "аммиачные" кальмары (Clarke, 1977, 1980) с редуцированной мантийной мускулатурой и оводненными тканями. Значительная часть объема их тела представляет собой контейнеры с раствором NH_4Cl . Эти контейнеры могут представлять собой либо обширную полость (целом) у "кальмаров-батискафов" сем. *Cranchiidae*, либо множество мелких внутриклеточных вакуолей, рассеянных в тканях мантии, головы и рук у *Histioteuthidae*, *Octopoteuthidae*, *Architeuthidae*, *Chiroteuthidae* и многих других семейств. "Аммиачные" кальмары составляют 50–75% общего рациона кашалотов. Почти лишены питательных веществ и горькие на человеческий вкус животные вряд ли могут представить существенный интерес как объекты промысла.

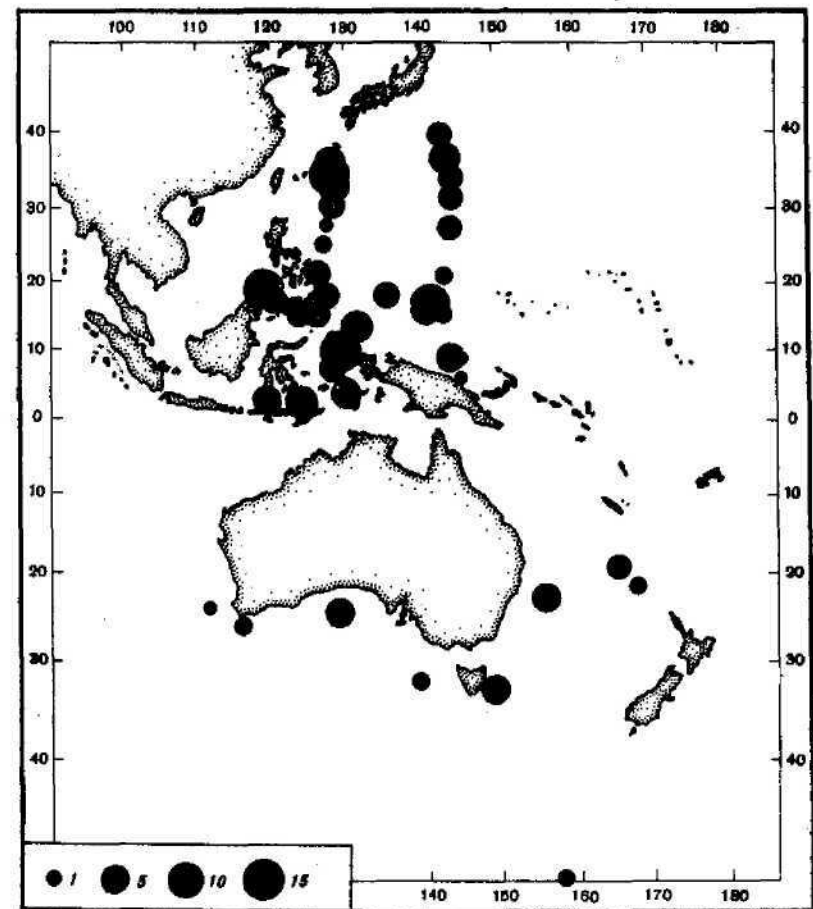
Для оценки пространственного распределения относительной биомассы (обилия) пелагических головоногих моллюсков можно использовать данные промысловой статистики (для эксплуатируемых ресурсов), визуальные наблюдения над приповерхностными кальмарами на ночных световых станциях, сравнение уловов среднеглубинных головоногих на боль-

экспедиции — практически это исключительно личинки и ранняя молодь (Okutani, 1975b) — показывают (Aravindakshan, Sakthivel, 1973; Sakthivel, Aravindakshan, 1971), что на общем однообразно бедном фоне Индийского океана выделяются три пятна повышенной численности головоногих: в западной части Аравийского моря у побережья Аравии, в западной и северной части Бенгальского залива и юго-восточнее Могадишо (Сомали). Меньшие концентрации отмечены в экваториальной зоне океана, восточнее южной Африки, у западной Австралии и на северо-востоке Аравийского моря. Первые три участка — районы с максимальной для океана, а остальные — с повышенной биологической продуктивностью. Более детальные сведения о распределении личинок и ранней молоди головоногих получены для Красного моря и Аденского залива (Зуев, Латыш, 1967), западной части Аравийского моря (Несис, 1974г) и юго-западного побережья Индии (Silas, 1968). Они подтверждают богатство головоногими Аденского залива и западной части Аравийского моря. Средний улов личинок в западной части Аравийского моря значительно выше, чем в восточной, возрастает при движении от шельфа в сторону открытого моря, достигает максимума над нижней частью склона и затем снижается. Наибольшее количество личинок отмечено в зоне, непосредственно прилегающей с мористой стороны к району интенсивного апвеллинга (Несис, 1974г).

В северной части Тихого океана большие скопления личинок кальмаров, в первую очередь гонатид, отмечаются в высокопродуктивных субарктических водах с температурой 10–14° (LeBrasseur, 1965; Okutani, 1966; наши данные). Много личинок также вокруг Японии (Okiyama, Kasahara, 1975; Okutani, 1968, 1969; Watanabe, 1965) и в Калифорнийском течении (McGowan, 1967; Okutani, McGowan, 1969). Наиболее массовые виды кальмаров Калифорнийского течения — бореальные или низкобореально-субтропические, приурочены к субарктическим водам. Поэтому общая численность личинок головоногих уменьшается с севера на юг по мере разбавления продуктивных субарктических вод малопродуктивными центральными. Общая картина распределения личинок головоногих в этом районе совпадает с картинами распределения величин первичной продукции и биомассы зоопланктона (Okutani, McGowan, 1969).

Распределение численности личинок и молоди головоногих в уловах замыкающегося трала Айзекса—Кидда (слой 0–100 м, лето) на 5 постоянных станциях в Средиземном море (Roper, 1972) также вполне соответствует распределению величин первичной продукции.

Как пример данных о распределении уловов головоногих моллюсков стандартными орудиями лова на обширной акватории приведем сведения об их уловах в тропической западной части Тихого океана и Австрало-Азиатских морях от Куроисио до Тасмании по нашим материалам, полученным в 57-м рейсе нис "Витязь" и 16-м рейсе нис "Дмитрий Менделеев" в 184 ловах тралом Айзекса—Кидда. За показатель обилия головоногих принято среднее число экземпляров в расчете на 1 час траления в стандартной серии из 5 ночных часовых тралений на горизонтах 100, 200, 500, 1000 и 1500 м. Распределение средних величин численности головоногих достаточно закономерно (рис. 25). В открытом океане выделяются зоны повышенной численности в водах Куроисио и районе северной тропической



Р и с. 25. Средние уловы пелагических головоногих моллюсков, экз./час траления, по данным стандартных ночных серий ловов разноглубинным тралом Айзекса—Кидда от 100 до 1500 м (57-й рейс нис "Витязь" и 16 рейс нис "Дмитрий Менделеев")

Улов 1 экз./час соответствует ультраолиготрофной, 5 — олиготрофной, 10 — мезотрофной, 15 — эвтрофной зоне

дивергенции, очень бедные центральные воды на 10–20° с.ш., вторая зона повышенной продуктивности в районе северной тропической дивергенции, крайне бедные районы Новогвинейского, северной части Тасманова морей, воды западнее Тасмании и район у юго-западной Австралии, участки повышенной продуктивности восточнее Сиднея, восточнее Тасмании и в вершине Большого Австралийского залива. В архипелажных водах выделяются высокой численностью головоногих моря Сулу и Хальмахера, низкой — Сулавеси и Банда. По распределению численности головоногих к эвтрофным районам можно отнести Куроисио южнее Окинавы, моря Сулу и Хальмахера; к мезотрофным — район дивергенции течений Тайваньского и Минданао, восточную часть моря Флорес, море Серам, район северной

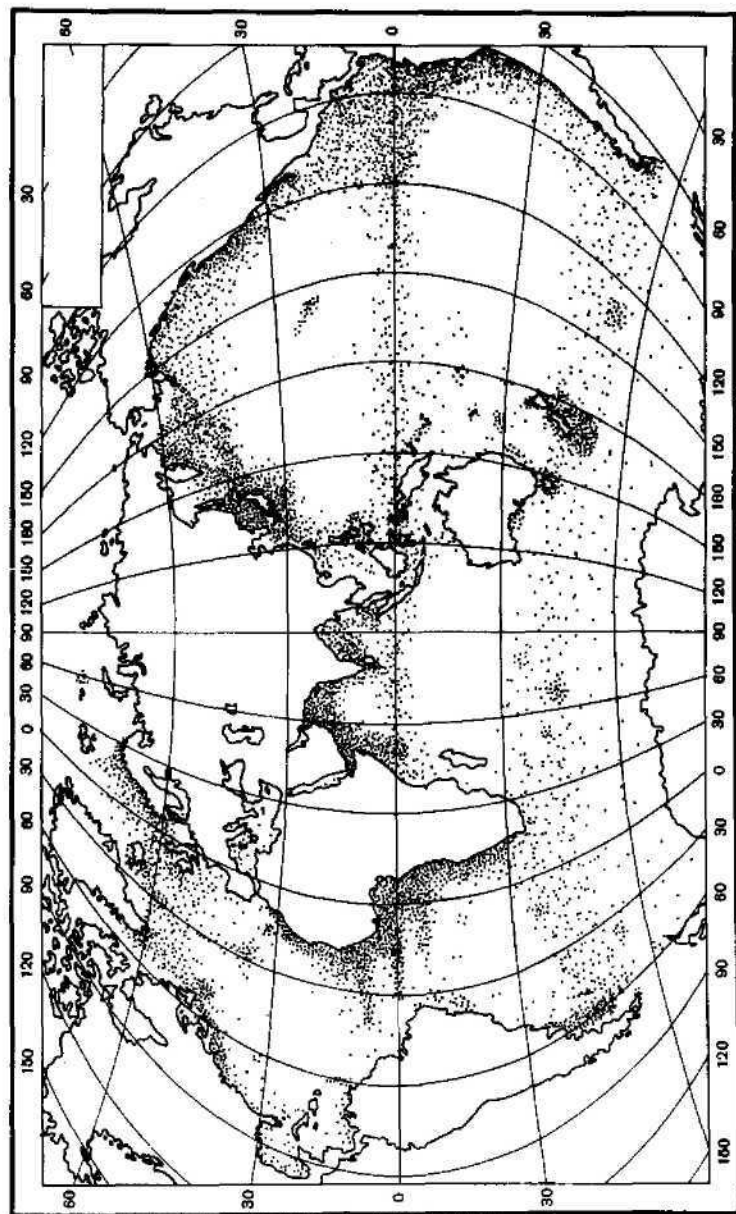
ших акваториях однотипными орудиями лова (например, тралом Айзекса—Кидда), распределение личинок и ранней молодежи кальмаров в уловах планктонных сетей, данные о распределении ктлювов кальмаров в океанских донных осадках. Все эти данные (обзор: Парин, Несис, 1977) согласно свидетельствуют, что районы скопления головоногих моллюсков — это районы повышенной биологической продуктивности.

Промысел головоногих основан на неритических (кальмары полигидриды, каракатицы, осьминоги—октоподиды) и нерито-океанических видах, улов океанических кальмаров (*Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*, *Onychoteuthis*) лока невелик. Нерито-океанические и океанические оммастрефиды (*Illex*, *Todaropsis*, *Todarodes*, *Nototodarus*, *Ommastrephes*, *Dosidicus*) — основа мирового промысла кальмаров, хотя их доля в 70-х и в начале 80-х годов была ниже, чем в 60-х. Основные места промысла оммастрефид лежат в районах гидрологических фронтов — северного полярного (субарктического) фронта и южной субтропической конвергенции — преимущественно в западных частях океанов и мористее пассатных апвеллингов. Основные районы промысла кальмаров таковы: северо-западная Атлантика, фронт между холодными водами течений Кабота и Лабрадорского и водами склона у Ньюфаундленда, на внешнем шельфе и склоне Новой Шотландии, Джорджес-банки и Новой Англии — скопления *Illex illecebrosus illecebrosus*. Юго-западная Атлантика, фронт Бразильского и Фолклендского течений на Патагонском шельфе и склоне — скопления *I. illecebrosus argentinus*, над океаническими глубинами мористее этого района — *Ommastrephes bartrami*. Северо-западная Пацифика — фронты Оясио и разветвлений Куроисио в Тихом океане, Лиманного и Цусимского течений в Японском море, фронтальная зона течения Соя у южных Курильских островов — скопления *Todarodes pacificus*; в первом районе также *Ommastrephes bartrami* и *Onychoteuthis banksi borealijaponicus*. Юго-западная Пацифика, фронтальная зона у Тасмании, в Бассовом проливе и у Новой Зеландии — скопления *Nototodarus sloani*, в Тасмановом море также *O. bartrami*. Мористее Канарского апвеллинга в районе мыса Кап-Блан отмечаются концентрации *T. sagittatus*, мористее Бенгельского апвеллинга у Намибии — *T. angolensis*, в обоих районах также *Illex illecebrosus coindetii* и *Todaropsis eblanae*. Мористее Перуанского апвеллинга и в районах локальных апвеллингов Калифорнийского залива — крупные скопления *Dosidicus gigas*; в периоды высокой численности этого вида (например, в 1934—1937 и 1974 гг.) он многочислен и мористее Калифорнийского апвеллинга (Вовк, Нигматуллин, 1972; Зуев, Несис, 1971; Зуев и др., 1976; Несис, 1970, 1974ж, 1979 г; Филиппова, 1979; Araya, 1976; Castellanos, 1964; Clarke, 1966; Kawakami, 1976; Murata et al., 1983; Nesis, 1983; Okutani, 1977; Okutani, Hasegawa, 1979; Saito, 1976; Slack, 1973; G. Voss, 1973; Wolfe, 1973; данные рыбопромысловой статистики ФАО; и др.). Все эти районы характеризуются исключительно высокой биологической продуктивностью.

Многочисленные наблюдения над распределением *S. pteropus*, *S. oualaniensis*, *O. bartrami* и *D. gigas* на ночных световых станциях (Зуев, 1971, 1983; Зуев и др., 1976, 1979; Зуев, Нигматуллин, 1975; Зуев, Никольский, 1981; Корзун и др., 1979; Несис, 1970, 1977б, 1979г) показали, что оно закономерно скоррелировано с распределением зон подъема

вод, конвергенций, дивергенций и океанических фронтов. Кальмары концентрируются мористее пассатных апвеллингов, вблизи тропических фронтов, экваториальной дивергенции, тропических конвергенций, против выдающихся в океан мысов, у океанических островов, над банками и подводными горами, вершины которых достигают эвфотической зоны. Так, скопления *S. pteropus* наблюдались в зонах раздела струй течений западного (Пассатные, Антильское, Гвианское) и восточного (Гвинейское, Ломоносова и идущая над ним струя Экваториального противотечения) направления, мористее Канарского и Бенгельского апвеллингов, у островов Мадейра, Канарских, Зеленого Мыса, Малых Антильских, Подветренных, у мысов Хуби, Кап-Блан, Зеленый, Пальмас, Тигриш, Палгрейв, Кросс, в продуктивной зоне Гвинейского залива. Плотные скопления *S. oualaniensis* отмечались в Аденском заливе от Баб-эль-Мандебского пролива до траверса мыса Гвардафуй, меньшие концентрации — в северо-западной части Аравийского моря над склоном. В тропической западной части Индийского океана, Австрало-Азиатских морях и западной части Тихого океана численность этого вида обычно невелика, повышенные концентрации отмечались в морях Сулу, Сулавеси, Флорес, Банда и над Филиппинским желобом, по данным японских и тайваньских исследователей (Okutani, Tung, 1978) также восточнее Тайваня и островов Рюкю. *O. bartrami* концентрируется между Канарскими островами и мысом Кап-Блан, у островов Мадейра и Азорских, на фронте Бразильского и Фолклендского (Мальвинского) течений и далее на восток до района западнее Намибии, западнее о-ва Ротнест (Австралия), в вершине Большого Австралийского залива, в западной и центральной частях Тасманова моря; у о-ва Норфолк, юго-восточнее островов Идзу и в особенно большом количестве на южной стороне субарктического фронта восточнее Хоккайдо и юго-восточнее южных Курильских островов и далее на восток вплоть до о-ва Ванкувер (Bernard, 1981; Murata, Ishii, 1977; Naito et al., 1977). В Перуано-Чилийском районе максимальная численность *D. gigas* отмечалась (Несис, 1970) от экватора до 18° ю.ш. и от края шельфа до района в 200—250 миль от побережья, особенно мористее основной зоны Перуанского апвеллинга. Во всех таких районах вследствие эффекта поперечной циркуляции, ветрового (в частности, пассатного) апвеллинга и эффекта М. Уды наблюдается возникновение локальных квазистационарных или сезонных участков повышенной биологической продуктивности в виде отдельных пятен или вытянутых в широтном направлении полос. К ним приурочены участки повышенной биомассы зоопланктона, мезо- и батипелагических рыб. Напротив, в центральных частях антициклонических круговоротов и других районах с преимущественным опусканием вод, где биологическая продуктивность понижена, численность кальмаров чрезвычайно мала, местами они практически отсутствуют. Таковы, например, районы, расположенные над впадиной Пуэрто-Рико и желобом Орьенте-Кайман, в Карибском море над Колумбийской впадиной, в Новогвинейском и центральной части Филиппинского моря и т.д.

Систематизированные данные о распределении личинок и молодежи океанических головоногих имеются для Индийского и отдельных районов северной части Тихого океана. Карты распределения общего количества головоногих в слое 0—200 м в сборах Международной Индоокеанской



тропической дивергенции у Каролинских островов на 8° с.ш., южную периферию Куроши восточнее островов Бонин; к олиготрофным — северные центральные воды севернее 20° с.ш. на западе и 15° с.ш. на востоке Филиппинского моря, воды течения Минданао, море Сулавеси, западную часть моря Флорес, глубоководную часть моря Банда, экваториальные воды севернее о-ва Новая Гвинея до 8° с.ш., западную часть Тасманова моря и Большой Австралийский залив; к ультраолиготрофным — северные центральные воды Филиппинского моря южнее $20-15^{\circ}$ с.ш., восточную часть Новогвинейского и северную — Тасманова моря и воды юго-западной Австралии. Эти данные хорошо согласуются со сведениями о распределении мезопелагических рыб (Парин и др., 1977; Парин, Несис, 1977), пелагических креветок (Aizawa, 1974), зоопланктона в целом (Богоров, 1974; Богоров и др., 1968) и первичной продукции (Кобленц-Мишке, 1977; Кобленц-Мишке и др., 1970).

Оценку распределения относительной численности головоногих в умеренных и низких широтах можно получить из данных о количественном распределении их клювов в поверхностном слое донных осадков (Беляев, 1962, 1970). В распределении клювов наблюдается четко выраженная широтная и циркумконтинентальная зональность: чередование широтных полос повышенной и пониженной численности и общее ее уменьшение от прибрежных вод к центральным частям океанов. Наибольшее количество клювов обнаружено в Аденском заливе, западной и северной частях Аравийского моря, т.е. там, где высока численность мезопелагических головоногих и приповерхностных кальмаров *S. oualiansis*. Отмечено хорошее соответствие между распределением клювов кальмаров и величин первичной продукции и биомассы зоопланктона.

Мы с полным основанием можем полагать, что распределение общей биомассы океанических головоногих соответствует распределению общей продуктивности океана и также характеризуется широтной и циркумконтинентальной зональностью. Высокая биомасса головоногих наблюдается только в продуктивных районах (рис. 26). Имеются три широтные полосы повышенной биомассы: бореальная, экваториальная и нотальная. В бореальной полосе биомасса понижается в общем направлении с запада на восток, в экваториальной — с востока на запад, в нотальной она повышена над склонами широких платформенных шельфов и мористее них. Имеются четыре широтных полосы пониженной биомассы: арктическая, северная и южная центральные и антарктическая, в последней биомасса выше, нежели в трех других. Максимальная биомасса пелагических головоногих наблюдается в нерито-океанической переходной зоне над склоном и "прибрежной абиссалью" — приконтинентальной эвтрофной областью абиссали на западе Атлантического и Тихого океанов в районах северного полярного (субарктического) фронта и южной субтропической конвергенции и на востоке этих океанов непосредственно мористее Бенгельского,

Р и с. 26. Распределение относительной биомассы пелагических (эпи- и мезопелагических) океанических и нерито-океанических головоногих моллюсков в Мировом океане

Густота расположения точек соответствует относительной величине биомассы (по: Несис, 1984)

Перуанского, Канарского и Калифорнийского пассатных апвеллингов, а также в восточноэкваториальных продуктивных зонах (Гвинейский, Панамский заливы, Костариканский купол). В Индийском океане, где северного полярного фронта нет, повышенная биомасса головоногих приурочена к районам мористее Сомалийского и Аравийского сезонных апвеллингов. Повышенные концентрации головоногих свойственны также районам локальных апвеллингов Карибского и Австрало-Азиатских морей, Мексиканского, Бенгальского, Калифорнийского заливов, океанических островов и подводных поднятий в пределах продуктивных зон.

6. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

В этой главе будет рассмотрено вертикальное распределение пелагических — океанических и нерито-океанических головоногих моллюсков. Данные о вертикальном распределении донных и наддонных глубоководных видов скудны и мало показательны; они будут кратко обсуждаться в следующей, 7-й главе. Настоящая глава — переработанный и дополненный вариант публикаций: Несис, 1977д; Парин и др., 1977.

а. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ

Точные сведения о вертикальном распределении численности и биомассы пелагических головоногих можно получить только с помощью замыкающихся разноглубинных зоологических тралов. Такие тралы, однако, ловят преимущественно мелкие виды и молодь крупных видов и не случайно, что наименьшие размеры кальмаров из желудков кашалотов обычно превосходят наибольшие размеры кальмаров тех же самых видов из траловых уловов (Clarke, 1977). Исследования с помощью замыкающихся тралов Айзекса—Кидда, Таккера и RTM проведено немного, главным образом в северной Атлантике (Clarke, 1969; Clarke, Lu, 1974, 1975; Gibbs, Roper, 1971; Lu, Clarke, 1975a, b, Lu, Roper, 1979), Средиземном море (Парин и др., 1977; Roper, 1972, 1974) и у Гавайских островов (R. Young, 1978). Однако и незамыкающиеся тралы при достаточной дробности и достаточной протяженности горизонтальных ловов могут дать хорошее представление о вертикальном распределении фауны. Однако это касается только полупланктонных и планктонных головоногих мезо- и батипелагиали, так как крупные эпипелагические нектонные кальмары такими тралами практически не облавливаются, а мелкие мезопелагические — значительно недолавливаются. Лишь для батипелагиали, где нектонных кальмаров нет, тралы Айзекса—Кидда и им подобные могут давать репрезентативные сведения. Распределение биомассы головоногих по уловам таких тралов оказывается, как правило, двухмаксимумным. Верхний максимум располагается в нижней эпипелагиали и обусловлен молодью эпи- и мезопелагических форм, нижний — одного порядка с верхним — в верхней батипела-

гиали, обусловлен взрослыми особями. Двухмаксимумная структура вертикального распределения биомассы получена незамыкающимся тралом Айзекса—Кидда в тропической западной Пацифике — максимумы в ночное время на глубинах около 170 и 1100 м (Виноградов, Парин, 1973) и замыкающимся тралом у Бермудских островов — максимумы в ночное время на 100—150 и 500—600 м, в дневное — на 50—100 и 350—500 м (Gibbs, Roper, 1971). Вертикальное распределение нектонных эпипелагических кальмаров изучали только Г.В. Зуев и М.А. Цымбал (1982). Они показали, что *Sthenoteuthis pteropus* в центрально-восточной Атлантике ночью концентрируется в поверхностном 15-метровом слое. На глубинах 15—85 м средняя биомасса в 26 раз, а в слое 150—175 м в 5000 раз ниже, чем в слое 0—15 м. Днем кальмары в трал почти не попадались.

Другая картина получается при учете не биомассы, а численности. Тут зоологические тралы также не дают нам точного представления о распределении, но относительный недоучет населения верхних слоев воды оказывается не столь существенным. Двухмаксимумная структура распределения сохраняется и при учете численности, но верхний максимум в продуктивных водах располагается, как правило, в верхнем перемешанном слое (однако не у самой поверхности) и всегда гораздо больше нижнего, который приурочен к нижней мезопелагиали или верхней батипелагиали. В 57-м рейсе "Витязя" (1975 г.) в тропической западной части Тихого океана и Индонезийских морях суммарная численность головоногих в уловах незамыкающимся тралом Айзекса—Кидда по 5 стандартным горизонтам в ночное время плавно снижается от 100 до 1350—1500 м:

Горизонт, м	100	200	500	1000	1350—1500
Число ловов	29	29	28	27	26
Число особей в трале	1—29	0—21	0—20	0—13	0—12
Средняя численность экз./час	10,7	6,7	5,5	5,5	4,8

Однако по данным французских исследователей (Legand et al., 1972), двухмаксимумная структура распределения численности в экваториальном районе Тихого океана четко выражена: основной пик днем и ночью располагается в слое 0—100 м. Глубже численность резко снижается и на 750—950 м располагается второй пик, где численность головоногих сравнима с наблюдаемой на 250—450 м (на "Витязе" этот пик мы, видимо, "проскочили"). Аналогичные данные получены для экваториальной Атлантики и района Канарских островов (Clarke, 1969; Clarke, Lu, 1975; Lu, Clarke, 1975a): верхний, основной максимум днем и ночью находится в слое 0—50 или 0—100 м, второй, меньший пик — на 600—700 или 700—800 (900) м.

Несколько меняется вертикальное распределение головоногих в малопродуктивных районах. В центральных водах северной Атлантики и Средиземном море (Парин и др., 1977; Clarke, Lu, 1974; Lu, Clarke, 1975b; Roper, 1972) верхний пик днем смещается книзу на горизонт 50—100 или 100—300 м, ночью сдвигается ближе к поверхности. Второй пик расположен на 800—1500 м и выражен слабее, чем в продуктивных районах, а в Средиземном море почти не заметен. У Гавайских островов (R. Young, 1978) верхний пик располагается ночью на 50—200 м, днем смещается на 400—

700 м и "садится" сверху на нижний максимум, который днем и ночью находится на 700–1200 м, в основном на 800–900 м. В малопродуктивных водах Австралии и Новой Зеландии на 30–43° ю.ш. (16-й рейс нис "Дмитрий Менделеев", 1975–76 гг., наши данные) максимумы численности головоногих ночью отмечались на горизонтах 100 и 1500 м:

Горизонт, м	100	200	500	750	1000	1500
Число ловов	10	10	10	9	9	6
Число особей в трале	0–12	0–6	0–4	0–5	0–6	1–7
Средняя численность экз./час	5,4	2,4	1,1	2,3	2,4	4,0

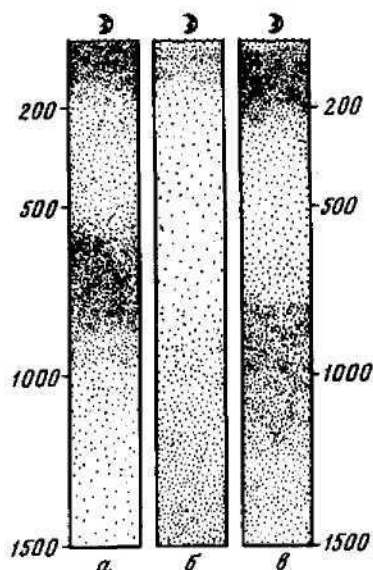
По мере удаления от тропиков комплекс приповерхностных видов обедняется, а затем выпадает. Свободную экологическую нишу в эпипелагиали умеренных и высоких широт занимает молодь мезо-батипелагических и батипелагических видов. Ночью в эпипелагиаль поднимается и часть взрослых особей эврибатных видов среднеглубинного комплекса (Несис, 1971а, 1972б, 1974б). В соответствии с этим в арктобореальных и нотальо-антарктических районах максимумы численности головоногих располагаются в эпи- и батипелагиали. Так, в северной Атлантике на разрезе по 20° з.д. на 53 и 60° с.ш. верхний максимум численности располагается ночью на глубинах 50–200 м, днем на 10–50 (100) м, нижний на 800–1250 м (Lu, Clarke, 1975b). Оба пика обусловлены скоплениями двух массовых видов кальмаров: *Gonatus ex gr. fabricii* (вероятно, *G. steenstrupi*) и *Teuthonia megalops*, личинки и молодь которых живут в верхних слоях воды, взрослые особи – в глубинах. В Субантарктике и Антарктике в эпипелагиали днем ловится только молодь среднеглубинных видов, ночью к ним прибавляются "подростки" и взрослые особи таких эврибатных кальмаров, как *Brachioteuthis ex gr. riisei* и *Galiteuthis glacialis*. Мезо-батипелагические

и батипелагические виды составляют 75% фауны нотальной и антарктической зон южной Атлантики (Несис, 1974б).

Таким образом, для всего Мирового океана характерна двухмаксимумная структура вертикального распределения пелагических головоногих моллюсков или трехмаксимумная – с учетом приповерхностных ночных скоплений кальмаров. Верхний, основной по численности, а в низких широтах – и по биомассе пик находится в верхних 100, реже 200 м. Он

Р и с. 27. Вертикальное распределение численности головоногих моллюсков в ночное время в эвтрофных тропических водах (а), олиготрофных центральных водах (б), эвтрофных береговых и нотальных водах (в)

Численность (в относительных величинах) показана густотой расположения точек (по Несис, 1977д)



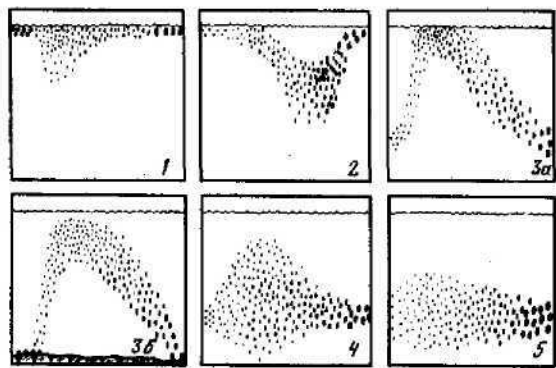
слабо смещается в течение суток, но его биомасса резко меняется, о чем будет сказано ниже. Второй, нижний, пик в продуктивных водах низких широт находится, судя по численности, на границе мезо- и батипелагиали, а по биомассе – либо в нижней мезо-, либо в верхней батипелагиали. В олиготрофных районах низких широт, в субполярных и полярных районах он смещается в батипелагиаль (рис. 27).

Двух-, а если учесть приповерхностные скопления никтоэпипелагических рыб (миктофиды, змеиные макрели и пр.), то трехмаксимумная структура вертикального распределения биомассы свойственна и пелагическим рыбам. По данным 57-го рейса "Витязя", верхний максимум биомассы рыб отмечен в экваториальных водах и в Куроисио на 100 м, в олиготрофных центральных водах – на 200 м; второй максимум расположен на 1000 или 1000–1500 м (Парин и др., 1977). Два максимума распределения наблюдаются и у пелагических креветок, которые в поверхностные слои по ночам, как правило, не поднимаются. Верхний максимум ночью располагается обычно на глубине 100–300 (500) м, днем он опускается на глубины от 200–300 до 700–800 м и сливается со вторым максимумом, находящимся днем и ночью на глубине 700–1200 м (Aizawa, 1974; Foxton, 1970; Legand et al., 1972; Michel, Grandperrin, 1969; Murillo, 1973; Omori, 1969).

6. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ

Личинки и молодь океанических головоногих моллюсков, как правило, развиваются ближе к поверхности, чем "подростки" и взрослые особи, что связано с необходимостью использовать богатые источники пищи в виде подходящих по размерам (т.е. мелких) планктонных животных. Следовательно, либо взрослые особи должны для нереста подниматься в верхние слои воды, лежащие за пределами их обычной зоны обитания, либо родившиеся на глубинах потомство должно всплыть наверх (приповерхностные кладки известны лишь у эпипелагического кальмара *Thysanoteuthis rhombus*). Во-вторых, личинки океанических головоногих тяжелее воды или имеют нейтральную плавучесть, а способности к активным перемещениям у них малы (Зуев, 1966). В результате личинки под действием силы тяжести, диффузии и турбулентности пассивно разносятся далеко за пределы слоя, в котором родились, и, подрастая, вынуждены активно перемещаться в слой, оптимальный для обитания взрослых особей. Эти два обстоятельства делают необходимым существование онтогенетических вертикальных перемещений у абсолютного большинства головоногих моллюсков.

Личинки большинства пелагических головоногих моллюсков рождаются в промежуточных слоях воды или у дна за пределами шельфа; лишь *Thysanoteuthidae* и некоторые *Enoploteuthinae* и *Argonautoidae* – у поверхности (Несис, 1973б, 1975а, 1977г). Существуют пять типов онтогенетических вертикальных перемещений океанических и нерито-океанических головоногих (рис. 28): 1) нерест в верхних слоях воды, личинки распределены в более или менее обширном слое, молодь и взрослые особи обитают в эпипелагиали; 2) нерест в верхних слоях, личинки эпипелагические, молодь постепенно погружается в глубину, взрослые особи обитают в эпи- и мезо- или в мезопелагиали, но на нерест поднимаются в поверхностные слои; 3) нерест на глубинах или на дне, личинки всплывают в верхние



а б в г д

Р и с. 28. Типы онтогенетических вертикальных миграций пелагических головоногих моллюсков

Объяснение в тексте. а — яйца; б — личинки; в — молодь; г — "подростки"; д — взрослые особи (по: Несис, 1977д)

слои воды, подрастающая молодь или взрослые особи перед созреванием погружаются на глубины; 4) нерест на глубинах, личинки и молодь рассеиваются в более или менее обширном слое воды, те особи, которые оказались в несвойственном им биотопе, по мере роста постепенно перемещаются туда; 5) онтогенетические перемещения отсутствуют.

Первый тип перемещений свойствен небольшому числу эпипелагических видов. Таковы, например, кальмар *Thysanoteuthis rhombus* и пелагические осьминоги *Argonauta* spp. Нерест происходит у поверхности. Личинки и ранняя молодь *Thysanoteuthis* попадают от поверхности до глубины 1000 м, *Argonauta* — до 500 м, но основная их масса обитает в верхнем стометровом слое. Взрослые особи совершают суточные вертикальные миграции небольшой амплитуды с ночным подъемом к самой поверхности воды (Несис, 1972в, 1973б, 1975а, 1977г; Lu, Clarke, 1975а, б; Misaki, Okutani, 1976; Nishimura, 1966; Roper, 1972; Yamamoto, Okutani, 1975). Сходный тип онтогенетических перемещений имеют высшие оммастрефиды *Dosidicus*, *Ommastrephes* и *Sthenoteuthis*. Спаривание и нерестовые скопления этих видов наблюдали у поверхности, личинки распределены главным образом в верхнем 100–200-метровом слое, часто в верхней эпипелагиали. Молодь и взрослые особи либо эпипелагические, либо по ночам поднимаются к поверхности (Зуев, 1971; Зуев, Несис, 1971; Зуев, Цымбал, 1982; Несис, 1970, 1973а, б, 1974б, 1975а, 1977б, 1979а, б; Yamamoto, Okutani, 1975).

Для второй группы типичны виды сем. *Euploteuthidae*. Они нерестуют в верхних слоях воды, причем такие виды, как *Watasenia scintillans*, *Abrolia veranyi* и др. — у поверхности в прибрежных водах, так что их личинки не выносятся за пределы прибрежных модификаций водных масс, другие же (виды *Abroliaopsis*, *Pyrroteuthis*, *Pterygioteuthis*) в открытом океане. Личинки держатся главным образом в эпипелагиали, где очень многочисленны и в тропиках попадают почти в каждой пробе. По мере роста суточные вертикальные миграции кальмаров увеличиваются и захва-

тывают всю эпи- и мезопелагиаль, по ночам они поднимаются в верхний 50–100-метровый слой (но к самой поверхности обычно не приближаются). Онтогенетические миграции перекрываются ярко выраженными суточными и выражаются в некотором увеличении среднего размера кальмаров с глубиной, но и оно маскируется подъемом взрослых особей в эпипелагиаль (Несис, 1972в, 1973а, б, 1975а и более поздние данные; Clarke, 1969; Roper, Young, 1975; R. Young, 1977, 1978).

Онтогенетические перемещения третьего типа свойственны большинству пелагических головоногих. Соответственно разнообразны и их варианты. Из видов, размножающихся в толще воды, типичные примеры перемещений этого типа можно найти в сем. *Cranchiidae*. Виды *Leachia* (*Pyrteopsis*) проводят молодость в верхних слоях воды, преимущественно в эпипелагиали, изредка встречаясь даже у поверхности. Достигнув размеров, близких к предельным, они быстро "проваливаются" на глубины 1000–2000 м, где происходит спаривание и нерест (Несис, 1972а, 1973б; R. Young, 1972б, 1975а, 1978). Личинки и молодь *Bathothauma lygomma* обитают в основном на глубинах 100–500 м. По мере роста они медленно и постепенно перемещаются на глубины 1000–1500 м и там размножаются (Несис, 1973б, 1974б, 1975а; Aldred, 1974; Okutani, 1975а; R. Young, 1978).

Для кранхий типично, что личинки обитают в слое 0–100 или 0–200 м, молодь — от 200 до 500–1000 м, взрослые особи глубже 700–800 м, обычно до 1000–1500 м, иногда и глубже 2000 м, а *Galiteuthis phyllura* и *Belonella borealis* даже до 3400 м, однако взрослые или близкие к половозрелым особи *Helicocranchia pfefferi* и *Egea inermis* попадались даже на 100–300 м. Личинки *Liocranchia reinhardti* и *L. valdiviae* обитают в одном и том же слое воды: 0–100, в меньшем количестве — 0–200 м, но взрослые особи первого вида ловились в широком диапазоне глубин от 100–200 до 800–1300 м, а второго — только в батипелагиали, в основном на 1300–1500 м. Личинки всех видов рода *Galiteuthis* живут в верхних 500 м, взрослые особи — глубже 600–1000 м, тогда как у близкого к *Galiteuthis* вида *Mesonychoteuthis hamiltoni* даже личинки обитают в батипелагиали (Несис, 1972а, 1973б, 1974б, в, 1977д; Несис, Шевцов, 1977б; Clarke, 1969; Clarke, Lu, 1974, 1975; Lu, Clarke, 1975а, б; Lu, Roper, 1979; Roper, Young, 1975; N. Voss, 1974, 1980; R. Young, 1977, 1978).

Такие же онтогенетические перемещения свойственны многочисленным мезо- и батипелагическим видам *Gonatidae*, *Onychoteuthidae*, *Octopoteuthidae*, *Histioteuthidae*, *Brachioteuthidae*, *Stenopterygidae* и др., как nektonным, так и полупланктонным и планктонным. Например, ранние личинки *Gonatus fabricii* и *G. steenstrupi* встречаются в обширном столбе воды, поздние личинки и ранняя молодь — в слое 0–200 м, затем кальмары постепенно погружаются в мезо- и батипелагиаль на глубины от 100–200 до 1000–1500 м и даже глубже. Отнерестившие самки, умирая, всплывают к поверхности (Несис, 1971а, 1973д; Kristensen, 1981а, б; Lu, Clarke, 1975б; Wiborg et al., 1982; R. Young, 1973б). Ранние личинки *Onykia cariboea* встречаются в обширном столбе воды, 0–500 м, молодь днем держится у самой поверхности — в гипонейстоне, "подростки" и взрослые особи — в нижней эпи- и верхней мезопелагиали, к поверхности не поднимаются (Несис, 1974б; Парин и др., 1969; Clarke, 1966; Hartman, 1970; Rancurel, 1970, 1976; Yamamoto, Okutani, 1975). Личинки и молодь *Stenopteryx*

сacula ловятся на глубинах 50–200 м, единично до 1000–1500 м, взрослые особи главным образом на 600–2000 м и лишь изредка поднимаются на 100–200 м (Roper, Young, 1975; R. Young, 1978; наши данные). Число таких примеров можно было бы умножить.

Из видов, откладывающих яйца на дно, примеры третьего типа онтогенетических вертикальных перемещений дают нерито-океанические мезопелагические каракатицы *Spirula spirula* и *Heteroteuthis dispar*. Яйца откладываются на склоне на глубинах 500–1500 м. Развитие прямое. Вылупившиеся из яиц молодые каракатицы активно (*Heteroteuthis*) или с помощью механизма регуляции плавучести (*Spirula*) всплывают в верхние слои воды. Основной горизонт обитания молоди *S. spirula* – ночью 100–300 м, днем 500–800 м, *H. dispar* – ночью от 25–50 до 250–300, днем 150–500 м. На этих глубинах они живут почти до достижения половозрелости. Перед созреванием диапазон их обитания растягивается книзу, а верхняя граница зоны обитания несколько заглубляется. Половозрелые особи быстро опускаются ко дну (Несис, 1973в, 1975а и новые данные; Boletzky, 1978; Clarke, 1966, 1969; Lu, Clarke, 1975а; Roper, 1972, 1974; Roper, Young, 1975; R. Young, 1977, 1978).

Еще одну модификацию этого типа мы находим у нерито-океанических оммастрефид, которые совершают протяженные нагульно-нерестовые миграции. Миграции на нерест могут проходить в приповерхностных слоях воды и погружение ко дну происходит перед нерестом: *Todarodes pacificus*, *Nototodarus sloani gouldi*, возможно *Illex illecebrosus argentinus*. Они могут происходить и в придонных слоях воды с постепенным смещением кальмаров в сторону больших глубин: *Todarodes sagittatus*, *T. angolensis*, *Illex illecebrosus illecebrosus*, *I. ill. coindeti* (Зуев, Несис, 1971; Зуев и др., 1976; Несис, 1970; Нигматуллин, Вовк, 1972). Такую комбинацию горизонтальной и вертикальной миграций К. Мангольд-Вирц (Mangold-Wirz, 1963а) назвала "батической миграцией".

Четвертый тип онтогенетических вертикальных перемещений свойствен преимущественно батипелагическим видам. Примером могут служить глубоководные осьминоги из родов *Japetella*, *Eledonella* и *Vitreledonella*, проявляющие заботу о потомстве: самки первых двух родов вынашивают яйца на руках, третьего – живородящие. Личинки *Japetella diaphana* одеты липкой слизистой оболочкой, вследствие чего их удельный вес близок к удельному весу воды. Это приспособление помогает личинкам пассивно расселяться в обширной толще воды от верхнего 100-метрового слоя до 1000 м и даже глубже. По мере роста верхняя граница зоны обитания молодых япетелл увеличивается. При длине мантии около 2 см они теряют слизистую оболочку и исчезают из верхнего 200-метрового слоя, при 3–4 см ловятся, как правило, глубже 500 м, а осьминоги крупнее 5 см чаще всего на 1000–1500 м (Несис, 1972в, 1973б, 1974б и далее поздние данные; Clarke, 1969; Roper, Young, 1975; Thore, 1949; R. Young, 1978).

У *Bathyteuthis*, *Mastigoteuthis*, *Valbyteuthis* и других батипелагических кальмаров верхняя граница зоны обитания с возрастом заглубляется. *Bathyteuthis abyssicola* обитают в норме от 500–750 до 2000–2500 м, но молодь размером менее 2–3 см иногда попадает даже в слое 0–100 м, главным образом в местах подъема глубинных вод. Молодь *Mastigoteuthis ex gr. grimaldii* распространена от 50–100 до 1500 м и глубже, основная

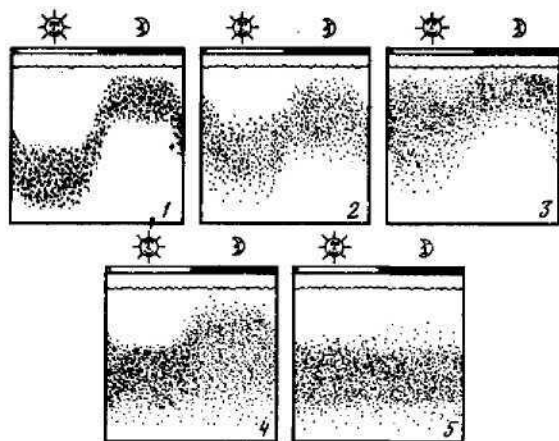
зона обитания взрослых кальмаров – от 600–700 до 1500 м (Несис, 1973б, 1974б, 1977в; Clarke, Lu, 1975; Lu, Clarke, 1975а,б; Rancurel, 1971; Roper, 1969; Roper, Young, 1975).

Головоногие, не совершающие онтогенетических перемещений, немногочисленны, да и в этих случаях правильнее говорить не об отсутствии, а о малом размахе перемещений. Почти не заметны такие перемещения у эпипелагических осьминогов *Tremoctopus violaceus* и *Ocythoe tuberculata*, хотя и у них ранние личинки рассеиваются в толще воды и иногда ловятся на глубинах 100–200 м и глубже (Roper, Sweeney, 1976; Thomas, 1977; наши данные). Личинки, молодь и взрослые особи кальмара *Gonatopsis borealis* могут встречаться как у поверхности, так и на довольно значительных глубинах – вплоть до 1000 м, а молодь – даже до 3400 м. Нам не удалось заметить существенных онтогенетических перемещений у преимущественно мезопелагического кальмара *Gonatus tinro*. Наконец, практически не совершает таких перемещений батипелагический *Vampyroteuthis infernalis*, все возрастные стадии которого обитают преимущественно от 700–900 до 1500–2000 м и лишь в местах, где повышена верхняя граница глубинных вод, и молодь, и взрослые могут подниматься до 400–500 м (Несис, 1972б, 1973б, д, 1974б, 1975а; Несис, Шевцов, 1977б; Pickford, 1946, 1949а,б, 1959; Roper, Young, 1975). В общем, отсутствие онтогенетических перемещений свойственно скорее приповерхностным и глубинным видам и редко встречаются у среднеглубинных.

Особенный и еще не до конца ясный случай онтогенетических вертикальных перемещений – миграции массового океанического кальмара *Onychoteuthis banksi*. Личинки и молодь этого вида имеют очень широкий диапазон вертикального распределения: основная их часть обитает в эпипелагиали от 10–20 до 100–200 м, но от трети до половины личинок ловятся глубже 200 м, часто на 500–1000 и даже 1500 м, у поверхности же они встречаются очень редко. Молодые кальмары, напротив, как правило, ловятся по ночам у поверхности, так что с возрастом средняя глубина обитания *O. banksi* уменьшается. Кальмары boreального тихоокеанского подвида *O. b. borealijaponicus* остаются в поверхностных водах вплоть до половозрелости. Особи же циркумтропического подвида *O. b. banksi* задолго до созревания полностью исчезают из поверхностных вод и, судя по отдельным их поймкам в больших разноглубинных тралах, размножаются где-то в подповерхностных слоях – либо в мезопелагиали, либо у дна на склоне и подводных возвышенностях (Несис, 1973а,б, 1974б,г, 1975а и более поздние данные; Шевцов, 1969; Clarke, 1966; Roper, Young, 1975; Yamamoto, Okutani, 1975).

в. СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ

Суточные вертикальные миграции свойственны большинству приповерхностных и почти всем среднеглубинным головоногим, но, как правило, не свойственны глубинным видам. Небольшие суточные миграции совершают даже очень молодые личинки, перемещающиеся в пределах верхнего стометрового слоя воды (Зуев, Несис, 1971; Несис, 1973б, 1974г; Okutani, 1966, 1968). У всех изученных видов головоногих вертикальные миграции обычного типа, с ночным подъемом. Лю и Кларк (Lu, Clarke, 1975б) счита-



Р и с. 29. Типы суточных вертикальных миграций пелагических головоногих моллюсков

Объяснение в тексте. Относительная численность особей показана густотой расположения точек (по: Несис, 1977д)

ют, что молодь *Gonatus cf. steenstrupi* и *Teuthowenia megalops* совершают инвертированные вертикальные миграции, но на их данных, по-видимому, сказалось влияние стайности, т.е. случайной поимки большого количества личинок в одном лове; другие данные (Несис, 1971а, 1973д; Lu, Roper, 1979; Kristensen, 1977, 1984) опровергают предположение о существовании у этих видов инвертированной миграции.

Можно различать пять типов суточных вертикальных миграций (рис. 29): 1) ночной подъем всей популяции, слои дневного и ночного обитания не перекрываются; 2) то же, но слои дневного и ночного обитания перекрываются; 3) животные распространены днем в обширной толще воды, ночью "поджимаются" в более узкий верхний слой; 4) животные днем и ночью распространены в обширной толще воды, но верхняя граница слоя обитания ночью выше, чем днем; 5) вертикальные миграции отсутствуют.

Вертикальные миграции, по-видимому, в основном связаны с питанием. Нектонные кальмары питаются в основном на "зорях", после заката и перед восходом солнца, перехватывая мигрирующую добычу во время ее перемещения вверх и вниз, а ночью — и в верхних слоях воды. Однако у взрослых самок *Argonauta* ночной подъем к поверхности, по нашему предположению, связан не с питанием, а с нерестом и выметом личинок (Несис, 1977г).

Для приповерхностных и эпипелагических видов ночной подъем к поверхности — постоянная и обычная черта экологии. Днем в поверхностном слое ловятся лишь редкие личинки головоногих и молодь *Opykia cariboea*. Ночью же в тропиках и субтропиках у поверхности ловятся виды *Opychoteuthis*, *Nototodarus*, *Dosidicus*, *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*, *Euclideantheuthis*, *Thysanoteuthis*, *Ocythoe*, *Tremoctopus*, *Argonauta*. В умеренных водах к этому списку добавляются *Berryteuthis anonychus*, *Gonatopsis borealis*, виды *Plex* и *Todarodes*. Даже в высоких широтах некоторые среднеглубинные виды поднимаются к поверхности, в частности, кальмаров *Gonatus*

fabricii вылазнили в гидрологических лунках на дрейфующих станциях в Полярном бассейне (Несис, 1971а). У *Tremoctopus violaceus* и *Argonauta* spp. в ночных подъемах участвуют все или по крайней мере большинство особей (миграция 1 типа), у *Sthenoteuthis* — все взрослые особи (молодь поднимается к поверхности днем), у *Ommastrephes*, *Opychoteuthis* и *Gonatopsis* — лишь часть кальмаров, остальные рассеяны в верхнем 100-метровом слое воды.

Днем большинство указанных головоногих не покидают эпипелагиали, но *Op. banksi* рассеяны в столбе воды от 10–25 до 500–1000 м (миграция третьего типа), а *Om. bartrami* были сфотографированы на глубинах до 600–700 м (Зуев, Несис, 1971; Зуев, Юсупова, 1977; Зуев, Цымбал, 1982; Несис, 1970, 1973в, Baker, 1957, 1960; Clarke, 1966; Hartmann, 1970; Kawaguchi, Nazumi, 1972; Roper, Young, 1975; Shibata, Flores, 1972; Suzuki et al., 1974).

У среднеглубинных головоногих мы находим в основном первые два типа миграций. Полностью разделены горизонты дневного и ночного обитания у спирулы: ночью главным образом 100–300 м, днем 500–1000, чаще 600–700 м (Clarke, 1969). Хорошо выражены миграции этого типа у *Pyrroteuthis* и *Pterygioteuthis*. У Бермудских островов молодь и "подростки" *Pyr. margaritifera* обитают ночью выше 200 м, б.ч. на 75–175 м, днем глубже 300, б.ч. на 375–500 м; *Pt. giardi* — ночью выше 200 м, днем глубже 250 м, б.ч. на 300–500 м. В северо-восточной Атлантике границей зон дневного и ночного обитания *P. margaritifera* служит горизонт 100–200 м, *P. giardi* — 150–200 м. В Средиземном море *P. margaritifera* обитают ночью в основном на 50–100 м, днем на 400–600 м. У Гавайских островов *P. addolux* (возможно, подвид *P. margaritifera*) держатся ночью на 50–500 м, б.ч. 150–200 м, днем на 400–700 м, б.ч. 450–500 м, *P. giardi* — ночью на 15–180 м, б.ч. 15–50 м, днем в основном на 400–450 м. *Pt. gemmata* у Калифорнии живут ночью в слое 0–200 м, днем — 300–600 м, у Гаваев — ночью на 0–200 м, б.ч. 50–100 м, днем на 400–600 м, б.ч. 450–500 м (Clarke, Lu, 1974, 1975; Gibbs, Roper, 1971; Roper, Young, 1975; R. Young, 1977, 1978; наши данные).

Примером миграций 2 типа — с неполным разобщением слоев дневного и ночного обитания — могут служить миграции *Heteroteuthis* и *Abrialiopsis*. В северной Атлантике и Средиземном море *H. dispar* ночью держатся от 25–50 до 100–250 м, единично до 300–400 м, днем — от 100–150 до 400–500 м; у Гаваев молодь *H. hawaiiensis* обитает ночью на 150–200 м, днем на 250–350 м, тогда как взрослые особи — ночью на 100–550 м, днем — на 375–650 м. *Abrialiopsis affinis* в тропической восточной Пацифике ловилась незамыкающимися травами ночью на 50–1400, в среднем 525 м, днем на 400–1600, в среднем 930 м. У Калифорнии *A. felis* обитают ночью на 0–900 м, б.ч. в слое 0–300 м, днем на 300–1200 м, преимущественно на 300–600 м. *A. atlantica* в тропической Атлантике встречается ночью на 10–600 м, в основном выше 150 м, днем на 300–500 м; *A. hoylei pfefferi* в Атлантике и Средиземном море — ночью от 10–25 до 600–750 м, днем на 100–1000 м и глубже. Но у Гавайских островов три обитающих там вида *Abrialiopsis* совершают миграции с полным разобщением слоев ночного (от 15–20 до 100–200, б.ч. выше 100 м) и дневного (400–700, б.ч. 500–600 м) обитания (Несис, 1972в, 1973б, 1974б и новые данные; Clarke, Lu,

1974, 1975; Lu, Clarke, 1975a; Lu, Roper, 1979; Roper, 1972; Roper, Young, 1975; R. Young, 1977, 1978; Young, Roper, 1977).

Тот же тип миграции свойствен многочисленным видам, не поднимающимся по ночам в эпипелагиаль. Например, *Histioteuthis heteropsis* у Калифорнии держатся ночью на 200–600 м, днем на 400–800 м, реже – глубже; *H. hoylei* у Гаваев – ночью 100–500 м, днем – 375–850 м; 3 вида рода *Gonatus* у Калифорнии – ночью на 100–500 (700) м, днем преимущественно на 400–800 м (Roper, Young, 1975; R. Young, 1978).

Четвертый тип миграций – поднятие верхней границы обитания ночью, по-видимому, нечастое явление. Он свойствен, например, *Gonatus berryi* – наиболее глубоко живущему из 4 калифорнийских видов гонатусов: днем они обитают глубже 500 м, ночью заметная часть популяции поднимается в слой 200–500 м. *Octopoteuthis deletron* держатся днем глубже 200 м, в основном на 240–400 м, ночью довольно равномерно распределены во всем слое воды до 500 м (Roper, Young, 1975). Чаше наблюдается, что по ночам отдельные особи обычно не мигрирующего вида поднимаются выше нормальной зоны обитания. Это свойственно преимущественно молодежи кранхиид и “подросткам” глубинных кальмаров. Так, *Helicocranchia pfefferi* обитают главным образом от 100–200 до 400–1000 м, но по ночам изредка поднимаются к поверхности. *Bathyteuthis abyssicola* живут глубже 500–750 м, но ночью иногда поднимаются на глубины 100–200 м. То же отмечено для видов *Mastigoteuthis*, *Galiteuthis* и др. (Несис, 1973б, 1974б; Clarke, Lu, 1974, 1975; Lu, Clarke, 1975a; Lu, Roper, 1979; Roper, 1969; Roper, Young, 1975).

Отсутствие суточных вертикальных миграций у приповерхностных видов – редкое явление. По-видимому, нет миграций у приповерхностного пелагического осьминога *Ocythoe tuberculata*. Привести достоверные примеры отсутствия миграций у мезопелагических видов я затрудняюсь; возможно, их нет у *Amphitretus pelagicus* и молодежи *Alloposus mollis*. В то же время для глубинных видов и занимающих промежуточное положение между среднеглубинными и глубинными видами кранхиид это – правило. Не обнаружено существенных суточных вертикальных миграций, кроме небольших ночных подъемов отдельных особей, у *Bathyteuthis*, *Valbyteuthis*, *Grimalditeuthis*, *Joubiniteuthis*, *Liocranchia*, *Leachia*, *Teuthowenia*, *Belonella*, *Sandalops*, *Bathothauma*, *Vampyroteuthis*, *Japetella*, *Eledonella*, *Vitreledonella*, большинства видов *Mastigoteuthis*, *Galiteuthis* и др. (Aldred, 1974; Lu, Clarke, 1975a; Lu, Roper, 1979; Roper, Young, 1975; R. Young, 1978; наши данные).

Таким образом, наиболее обычные типы суточных вертикальных миграций океанических головоногих моллюсков – это перемещение популяции как целого с полным или частичным расхождением слоев дневного и ночного обитания. У большинства эпи- и мезопелагических видов мигрируют все возрастные стадии, у многих мезо-батипелагических видов – преимущественно молодежь и “подростки”, батипелагическим видам суточные вертикальные миграции в норме не свойственны.

Мигрирующие виды составляют большую часть всех видов пелагических головоногих моллюсков, а их средняя численность значительно превосходит среднюю численность немигрирующих видов. Самые многочисленные океанические и нерито-океанические головоногие – *Enoploteuthidae*,

Ommastrephidae, *Histioteuthidae*, *Onychoteuthidae* – мигранты. По подсчетам Р. Янга (R. Young, 1978), из 47 видов пелагических головоногих, обитающих в водах Гавайских островов, 25 совершают существенные вертикальные миграции, в том числе 18 – с ночным подъемом всей или почти всей массы особей в слой 0–250 м. Суточные вертикальные миграции пелагических головоногих моллюсков вполне подобны миграциям пелагических рыб и креветок, за исключением того, что по крайней мере среди рыб немигрирующие формы имеются и в мезопелагиали (Парин и др., 1977). Они составляют характерную черту биологии основной массы обитателей верхних и промежуточных слоев воды до глубины приблизительно 700–750 м. В этой обширной толще воды мигранты составляют преобладающую по численности и биомассе часть населения. Размах миграций – от нескольких десятков метров у эпипелагических до 300–500 м у мезопелагических и многих мезо-батипелагических видов, а в отдельных случаях (например, у *Ommastrephes bartrami*) он может достигать величин, характерных для никтоэпипелагических рыб, опускающихся днем на глубины 500–800 (1000) м (Парин, 1979; Парин и др., 1977). Перемещения дважды в сутки огромной массы хищников и планктофагов вверх, в продуцирующую, и вниз, в потребляющую зону океана приводят к радикальной перестройке всего вертикального распределения океанических сообществ и играют весьма важную роль в общем пищевом балансе эпи- и мезопелагиали (Виноградов, 1968, 1977а; Парин и др., 1977; Рудяков, 1983).

г. БАТИМЕТРИЧЕСКИЕ ТАКСОЦЕНЫ ОКЕАНИЧЕСКИХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Смена видового состава зоопланктонных и нектонных животных с глубиной свойственна почти всем таксономическим группам фауны и лежит в основе биологической зональности пелагиали (Виноградов, 1968, 1977а). Выделяются три основных комплекса (таксоцена) пелагических головоногих моллюсков: приповерхностный, среднеглубинный и глубинный (Несис, 1972в, 1973б). Первые два комплекса включают как нектонных, так и полупланктонных и планктонных животных; среди приповерхностных и среднеглубинных нектонных и среднеглубинных полупланктонных и планктонных животных есть океанические и нерито-океанические виды. В глубинном таксоцене представлены только океанические полупланктонные и планктонные виды. Аналогов подповерхностного (нижнеэпи-верхне-мезопелагического) комплекса нектонных рыб (Парин, 1979; Парин и др., 1977) среди головоногих пока не известно, но молодежь *Ornithoteuthis* обитает именно в нижней эпи- и верхней мезопелагиали и служит пищей рыбам подповерхностного комплекса; взрослые *Ornithoteuthis* принадлежат к батипелагическому комплексу (Несис, Нигматуллин, 1979).

Приповерхностный комплекс включает эпипелагических и эврибатных, но регулярно встречающихся у поверхности животных. Примеры: *Sthenoteuthis*, *Ommastrephes*, *Todarodes*, *Thysanoteuthis*, *Ocythoe*, *Argonauta*. Комплекс полностью представлен только в тропиках, в субтропиках несколько обедневает, в бореальной зоне значительно беднеет, в Арктике и Антарктике полностью выпадает. Океанические виды этого комплекса

размножаются преимущественно в эпипелагиали, неритоокеанические — у дна в верхней части склона. Личинки и молодь обитают исключительно или преимущественно в эпипелагиали. Суточные вертикальные миграции свойственны большинству видов, начиная с личиночной стадии; обычно это миграции 1-го и 2-го типов. Размах миграций с возрастом увеличивается. Онтогенетические вертикальные перемещения выражены слабо, если имеются — обычно 1-го типа. Средняя глубина обитания с возрастом не меняется или уменьшается, когда все большая доля популяции смещается в приповерхностный горизонт (как у *Onychoteuthis*). Для видов этого комплекса типичны весьма длительные горизонтальные миграции — активные нагульно-нерестовые у nektonных кальмаров и пассивные (с течением) у планктонных осьминогов.

Среднеглубинный комплекс головоногих моллюсков наиболее обширен и разнообразен, к нему принадлежит примерно $\frac{3}{4}$ родов пелагических головоногих. Примеры: *Abraliopsis*, *Watasenia*, *Ornithoteuthis*, *Hyaloteuthis*, *Histioteuthis*, *Architeuthis*, *Chroteuthis*, *Spirula*, *Heteroteuthis*, *Amphitretus*, *Alloposus*. Виды этого комплекса обитают в мезопелагиали или также в нижних горизонтах мезопелагиали, либо проводят там основную часть жизни, но размножаются в батипелагиали или батиалях, либо, наконец, широко эврибатны. Комплекс наиболее богат представлен в тропических водах, однако многие виды встречаются в умеренных, а некоторые — в арктических и антарктических водах. Нерест происходит у поверхности, в толще воды или на дне. Личинки и молодь абсолютного большинства видов развиваются в верхних слоях воды. Для большинства видов типичны суточные миграции — все типы, особенно 1-й и 2-й; у некоторых мигрирует только молодь, немигрирующие виды, если есть, немногочисленны. Онтогенетические вертикальные перемещения хорошо выражены. У одних видов половозрелые особи поднимаются для размножения в верхние слои (перемещения 2-го типа), у других опускаются ко дну (3-й тип). Активные горизонтальные миграции свойственны только некоторым кальмарам (*Watasenia*, *Abralia*, *Ornithoteuthis*, *Architeuthis* и др.). Большое видовое и экологическое разнообразие — результат длительной эволюции в относительно стабильных и благоприятных условиях среды — обеспечивает полное использование экологических ниш и поддерживает стабильность среднеглубинного комплекса. Виды этого комплекса обуславливают существование большей части верхнего и части нижнего максимума численности океанических головоногих. Хотя в бореальных, нотальных, арктических и антарктических водах среднеглубинный комплекс значительно обеднен, он играет там важную роль, поскольку его представители (*Gonatidae*, *Brachioteuthidae*, некоторые *Onychoteuthidae* и *Cranchiidae*¹) занимают часть экологических ниш отсутствующих в высоких широтах видов приповерхностного комплекса и служат важными потребителями зоопланктона и пищей хищников, включая морских птиц, ластоногих и китообразных.

Особой разновидностью среднеглубинного комплекса является батияльно-пелагический комплекс (Андряшев, 1974, 1979; Парин, Головань,

1976), представленный видами, во взрослом состоянии обитающими у дна и над дном в батиалях. Их молодь, как правило, ведет пелагический образ жизни и иногда, а у некоторых видов регулярно, встречается у поверхности. Примеры: *Lycoteuthis*, *Psychroteuthis*, *Ancistroteuthis*, *Ornithoteuthis*, некоторые *Nototodarus*, *Alloposus*. К ним близки нектобентосные виды склона, проводящие в придонных слоях всю взрослую жизнь, но имеющие пелагическую стадию (личинки, мальки): *Todaropsis*, *Martialia*, *Pholidoteuthis*, некоторые *Nototodarus* (например, *N. nipponicus*), *Moro-teuthis* (*M. robusta*), *Berryteuthis* (*B. magister*) и *Mastigoteuthis* (*M. latipinna*). Для таких видов активные горизонтальные или батические миграции — необходимая часть жизненного цикла, ибо в противном случае подавляющая часть их потомства будет обречена на гибель в открытом океане за пределами склонов. Большинство видов этих группировок — nektonные, некоторые полупланктонные-полунеktonные, но настоящих планктонных видов среди них нет.

Глубинный комплекс монотонен, представлен в основном полупланктонными и планктонными батипелагическими видами. В основном это кальмары из высокоспециализированных семейств (см. ниже), вампироморфы и пелагические осьминоги. Примеры: *Bathyteuthis*, *Grimalditeuthis*, *Bathothauma*, *Vampyroteuthis*, *Jaquetella*. Как и другие, этот комплекс богаче всего представлен в тропиках, но его виды, будучи глубоководными, адаптированы к низкой температуре воды и проникают в субполярные и даже полярные широты. В высоких широтах роль этого комплекса выше, чем в тропиках, так как при движении от экватора к полюсам он обедневает медленнее двух других (Несис, 1974б). Виды глубинного комплекса размножаются на глубинах. Онтогенетические перемещения выражаются в постепенном заглублении с возрастом верхней границы зоны обитания (4-й тип) или отсутствуют. Суточные вертикальные миграции, как правило, отсутствуют или выражаются в приподыпании верхней границы обитания ночью (миграция 4-го типа). Горизонтальных миграций нет. Виды глубинного комплекса составляют основную часть нижнего максимума численности океанических головоногих, но по биомассе, видимо, значительно уступают приповерхностным и среднеглубинным видам.

Известно, что средний размер (вес) придонных рыб увеличивается с глубиной от шельфа к нижней части материкового склона, тогда как для донных беспозвоночных тенденции изменения размеров с глубиной не обнаруживается (Haedrich et al., 1975). Размеры планктонных копепоид-фильтраторов с глубиной уменьшаются (Виноградов, 1968). Напротив, среди планктонных хищников увеличение размеров с глубиной, по крайней мере до 2000–3000 м, обычное и широко распространенное явление. "Глубоководный гигантизм" свойствен многим копеподам, остракодам, мизидам, эвфаузидам и креветкам (Виноградов, 1977б; Цейтлин, 1977). У пелагических головоногих наблюдаются более сложные тенденции.

Прежде всего надо отметить, что существующие представления о преобладании среди пелагических головоногих мелких видов (свыше 60% видов океанических кальмаров имеют длину мантии менее 10 см — Clarke, 1966) оказались неверными (Clarke, 1977, 1980). Характерный размер океанических и нерито-океанических головоногих ближе к 50, чем к 10 см. Статистически значимых данных о распределении средних размеров голово-

¹ Краихиды занимают промежуточное положение между видами среднеглубинного и глубинного комплекса (см. главу 7).

ногих по глубинам у нас нет, так как любое орудие лова, будь то планктонная сеть, уда, гигантский разноглубинный промысловый трал или кашалот, ловит животных только определенного и довольно узкого размерного диапазона. Мы можем представить лишь самую общую тенденцию изменения среднего размера (длина мантии) с глубиной.

Виды приповерхностного комплекса имеют средние размеры, характерная длина мантии 10–50 см. Малые размеры – несколько сантиметров – свойственны только самкам океанических видов аргонавтов – *Argonauta hians* и *A. boettgeri* (Несис, 1977г). Размеры самых крупных из приповерхностных видов – североатлантические *Ommastrephes bartrami* и перуано-чилийские *Dosidicus gigas* – 0,8–1,2 м, но особи других популяций этих же видов созревают при размерах, не превышающих 0,5 м.

Виды среднеглубинного комплекса характеризуются максимально широким диапазоном размеров. С одной стороны, в этот комплекс входят карликовые виды, такие, как *Heteroteuthis* или *Pterygioteuthis*: длина мантии половозрелых особей 2–3 см. Длина мантии почти взрослой самки не описанной сепиолиты из моря Хальмахера лишь 8,3 мм. С другой стороны, к нему же принадлежат самые крупные головоногие – *Architeuthis* с длиной мантии до 5 м. Есть и другие очень крупные виды: *Moroteuthis robusta* – длина мантии до 2,3 м, *Taningia danae* – до 1,7 м, *Kondakovia longimana*, *Lepidoteuthis grimaldii* – до 1 м, *Gonatopsis "makko"*, *M. robsoni*, виды *Tetronychoteuthis* и *Pholidoteuthis* – до 0,7–0,8 м, *Alloposus mollis* – общая длина до 2 м (Несис, 1982а).

Для видов глубинного комплекса характерно сужение диапазона размеров до 10–30(50) см. Видов с размерами порядка сантиметров мало (*Bathyteuthis abyssicola* – длина мантии до 7,5 см), с другой стороны, есть виды с размерами 0,5–0,8 м – из родов *Galiteuthis*, *Belonella*, *Megalocranchia*, а гигантский глубоководный антарктический кальмар *Mesonychoteuthis hamiltoni* достигает размеров 2,0–2,25 м, что близко к максимальным размерам среднеглубинных видов. Общая длина глубоководных бентопелагических *Cirroteuthidae* (*Cirroteuthis*, *Cirrothauma*, *Grimpoteuthis*) также достигает 1,0–1,5 м (Несис, 1982а).

Степень "планктонности" или "нектонности" вида можно определить по содержанию белков в теле. У нектонных видов оно достигает 20%, у планктонных на порядок меньше. Достаточно репрезентативных данных по изменениям этого показателя с глубиной нет, но, судя по общему облику представителей разных комплексов, он существенно снижается с увеличением глубины. Даже планктонные виды приповерхностного комплекса имеют плотное, мускулистое тело (самки *Ocythoe*, *Tremoctopus violaceus*, *Argonauta*), в глубинном же комплексе вовсе нет нектонных видов. Соответственно этому меняется с глубиной и трофический статус пелагических головоногих. В приповерхностном комплексе преобладают активные хищники, питающиеся рыбами и кальмарами, консументы III–IV порядков, охотящиеся вдогон; планктофаги играют подчиненную роль. В среднеглубинном комплексе наряду с крупными нектонными нападающими хищниками есть и активно пасущиеся хищники, хищники-собиратели, хищники-засадчики, пассивно поджидающие добычу, активные и пассивные планктофаги и др. В глубинном комплексе активных хищников нет, преобладают пассивные хищники-засадчики и планктофаги, консументы II–III порядков,

среди них много высокоспециализированных (особенно бентопелагические *Cirrata* – специализированные потребители глубоководного придонного зоопланктона). Эти изменения параллельны изменениям с глубиной трофических комплексов рыб и десятиногих ракообразных (Виноградов, 1968; Виноградов, 1977б). Они подчеркивают важность трофического фактора в таксономическом обособлении глубоководной фауны (Бирштейн, Виноградов, 1971).

С глубиной меняется и степень развития и сложности органов свечения и внеглазных фоторецепторов головоногих. Как светящиеся, так и не светящиеся виды головоногих имеются на всех глубинах от поверхности до ультраабиссали, но наибольшей сложности и разнообразия светящиеся органы достигают у видов среднеглубинного комплекса (*Enoploteuthidae*, *Lycoteuthidae*, *Histioteuthidae*, *Octopoteuthidae*, *Chroteuthidae* и др.). У обитателей эпипелагиали внеглазные фоторецепторы – светочувствительные пузырьки, как правило, мелкие и слабо дифференцированные, у мезопелагических видов – крупные и сложно устроенные, в пограничных слоях между мезо- и батипелагиалью обитают как виды со сложными дифференцированными фоторецепторами, так и виды с простыми и мелкими, в батипелагиали лишь последние (Herring, 1977; G. Voss, 1967; R. Young, 1978; Young et al., 1979b, 1980). Распределение светящихся видов и степень дифференцировки фотофоров у видов разных батиметрических комплексов также сходна у головоногих, пелагических рыб и десятиногих ракообразных (Herring, 1977; Packard, 1972; Young, Roper, 1976, 1977). Некоторые другие морфофизиологические особенности головоногих моллюсков разных батиметрических комплексов будут освещены в следующей главе.

Закономерные изменения таксономического состава фауны, морфофизиологических и экологических особенностей видов и таксоценов отражаются в вертикальной биологической зональности пелагиали. Имеются многочисленные схемы вертикальной зональности (Беляев и др., 1959; Бирштейн и др., 1954; Виноградова и др., 1959; Hedgpeth, 1957; и др.). В нашей стране общепринятой считается схема: эпипелагаль – от поверхности до 150–200 м; мезопелагаль – от 150–200 до 750–1000 м; батипелагаль – от 750–1000 до 2500–3500 м; абиссопелагаль – глубже 2500–3500 м (Виноградов, 1968, 1977а; Парин, 1979; Расс, 1967). Распределение пелагических головоногих моллюсков хорошо укладывается в эту схему, с той лишь особенностью, что граница мезо- и батипелагиали проходит на глубине 700–800 м (наши данные); а бати- и абиссопелагиали, судя по распределению *Cirroteuthis* и *Cirrothauma*, на 2000–2500 м; этаж ультраабиссальных глубин по головоногим не выделяется. Эта схема близка к рекомендованной Кафановым и др. (1980) и используется в настоящей работе.

В ряде работ выделяются еще две важные фаунистические границы в пелагиали. Верхняя из них расположена на глубинах 400–450 м: граница поверхностной и глубинной фауны (Legand et al., 1972), или эпи- и верхней мезопелагиали (Amesbury, 1975 MS, цит. по: R. Young, 1978; Young et al., 1980), нижняя – на 950–1200 м: нижняя граница интерзональной фауны (Legand et al., 1972), граница верхней мезо- и батипелагиали (Amesbury, 1975 MS; границу верхней и нижней мезопелагиали Эймсбери проводит на 650–700 м). Верхняя из этих границ – на 400–450 м реальна.

Это — нижняя граница обитания подповерхностного комплекса нектонных рыб, основная зона обитания которых лежит на 100–300 м (Бородулина, 1974; Виноградов, 1977а; Парин, 1968, 1971; Парин и др., 1969, 1977; Grandperrin, 1976; Grandperrin, Legand, 1970). В этой же зоне обитают некоторые кальмары — взрослые *Opykia*, молодые *Ornithoteuthis* и *Hyaloteuthis* и др. (Несис, Нигмагуллин, 1979; Парин и др., 1969). Она сечет пополам зону обитания интерзональных видов среднеглубинного комплекса и ее правильнее считать границей не эпи- и мезо-, а верхней и нижней мезопелагиали. Нижняя граница по головоногим моллюскам не выделяется (R. Young, 1978; наши данные).

7. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ (жизненные формы)

ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

И МЕСТО В НЕЙ ОКЕАНИЧЕСКИХ ВИДОВ

а. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Разработанной экологической классификации головоногих моллюсков до нашей работы (Несис, 1973в) не было. Обычно в сводных и обзорных работах описывали биологию отдельных видов без попытки сгруппировать виды и типизировать их морфобиологические особенности или использовали такие общие характеристики, как "прибрежный", "бентический", "нектонный", "планктонный", "нектобентический", "абиссальный" вид (Grimpe, 1928; Okutani, 1967; Mangold-Wirz, Fioroni, 1970; Packard, 1972; J. Young, 1977; и др.). Серьезная попытка анализа жизненных форм головоногих была сделана Г. Воссом (G. Voss, 1967а), выделившим типы эпи-, мезо-, бати- и абиссопелагических, эпи-, мезо-, бати- и абиссобентических головоногих. Эта классификация оказалась удачной (см. выше), но учитывает только один фактор — глубину и в силу этого объединяет столь биологически и морфологически различающиеся (Несис, 1975б, 1980а) формы, такие, как *Sepia*, *Loligo* и *Octopus*.

В настоящей главе дается полностью пересмотренная, переработанная и дополненная новыми сведениями классификация, приведенная ранее (Несис, 1973в) и сопровождающаяся краткой характеристикой строения и образа жизни видов каждой группы (жизненной формы).

Составляя классификацию жизненных форм головоногих моллюсков, я был вынужден, с одной стороны, разделять явно различающиеся формы, а с другой — избегать излишнего дробления. Двух вполне экологически сходных видов, не говоря уже о родах, быть не может, поэтому детальная экологическая классификация должна включать как минимум столько групп, сколько насчитывается видов. Цель любой классификации — выделить и подчеркнуть общее, пренебрегая специфическими отличиями; этот принцип лежит в основе классификации К. Линнея. Всякий, кто желает видеть лес за деревьями, не может избежать некоторой схематизации.

Единицей классифицируемых объектов взят род; в редких случаях вид или группа видов. Роды классифицируются по 3 признакам: характер биотопа; степень подвижности и основной движитель; способ добывания пищи. Именно эти три принципа: местообитание, способ передвижения и род пищи были положены Д.Н. Кашкаровым (1938) в основу выделения

жизненных форм, т.е. адаптивных типов животных. Мы вправе поэтому рассматривать выделяемые ниже группы экологически, а обыкновенно и морфологически сходных родов как **жизненные формы** головоногих моллюсков. Современная экология рассматривает жизненные формы именно как адаптивные морфоэкологические группы в пределах одного таксона высокого ранга (Зевина, 1982; Криволицкий, 1967, 1971; Лосовская, 1977; Свешников, 1982а, б, 1983; Шарова, 1981).

Описание жизненных форм дается в иерархической форме. Такой метод наиболее удобен и уже использовался в экологической литературе (Kühnelt, 1965). В приведенной ниже классификации учтены все валидные роды головоногих. Естественно, для большинства из них экологических данных крайне мало, это особенно относится к глубоководным формам. В таких случаях экологическую классификацию приходилось выводить из морфологии и условий поймки особей соответствующих видов. Поэтому некоторые роды включены в группы с сомнением (отмечены знаком ?).

Для составления классификации использованы обширные коллекции, перечисленные в главе "Материал и методика", наблюдения за головоногими на борту экспедиционных судов и все доступные автору литературные источники, часть которых цитируется в конце описания группы, в основном обзоры, а из конкретных работ преимущественно новейшие.

Как и следовало ожидать, границы между отдельными группами в предлагаемой иерархии оказались нерезкими. В ряде случаев разделить две соседние группы нелегко. Кроме того, иногда различия в экологии молодых и взрослых особей или разных популяций или суперпопуляций одного и того же вида так велики, что их приходится включать в две разные группы. Поэтому для каждой группы выделен "типовой род", по которому группа и называется. Обычно это — наиболее изученный род в группе.

6. КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

1. ОБИТАТЕЛИ БЕНТАЛИ И ШЕЛЬФОВЫХ ВОД ДОННЫЕ, ПРИДОННЫЕ И НЕКТОБЕНТОСНЫЕ ГОЛОВОНОГИЕ

1.1. ДОННЫЕ И ПРИДОННЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Основную или по крайней мере значительную часть жизни (послеличиночной, если имеется планктонная личиночная стадия) проводят в тесном контакте с поверхностью грунта, передвигаясь по дну или над дном.

1.1.1. ДОННЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Передвигаются по грунту; если плавают, то на короткие расстояния над дном. Сюда относятся осьминоги сем. *Octopodidae*, не имеющие плавников и усиковидных придатков на руках. Умбрелла не доходит до концов рук. Обитатели различных глубин, от литорали до абиссали, в ультраабиссали, по-видимому, не проникают.

1.1.1.1. Прибрежные донные животные — тип *Octopus*

Octopus (большая часть видов), *Cistopus*, *Napalochlaena*, *Euaoctopus*, *Macrochlaena*, *Eledone*, *Pareledone* (только южноафриканская *P. carlgreni*).

Животные от мелких до очень крупных размеров. Тело обычно крепкое, мускулистое, руки длинные, умбрелла небольшая или умеренных размеров, мантижное отверстие широкое, жабры хорошо развиты. Чернильный мешок всегда имеется. Кожа часто шероховатая, бугорчатая или покрыта папиллами. Окраска обычно пестрая, мраморная, с пятнами или полосами, иногда очень яркая (*Napalochlaena*, *Octopus chierchiaie*, *O. zonatus*). Некоторые виды *Octopus* (*O. bimaculatus*, *O. maya*, *O. suaneae* и др.) имеют крупные глазчатые пятна на наружной стороне умбреллы недалеко от ее основания — средство дезориентации зрительных хищников, аналогичное глазчатым пятнам на нижних крыльях многих бражников. Окраска очень изменчива, осьминоги имеют большой набор "масок", включая покровительственные и отпугивающие; скульптура поверхности тела также может меняться, усиливая маскирующий или дезориентирующий хищника эффект. Органы свечения отсутствуют.

Обитают в верхней сублиторали или по всему шельфу, некоторые виды (*O. salutii*, *Eledone cirrosa*) преимущественно на внешнем шельфе и в верхней батии или, как *O. dofleini* или *O. defilippi*, от литорали до верхней батии. Живут среди камней, скал, на рифах, среди морских трав и водорослей, реже на песчаном или илстом грунте. Селятся, как правило, в норах, которые иногда делают сами, или используют в качестве убежища щели и трещины в скалах, литоральные ванны, раковины, банки, бутылки и пр. Постоянные норы заселяются на длительное время, они хорошо защищают осьминога (часто имеется второй выход), предоставляют хороший обзор и т.п. Кроме того, имеются временные норы, используемые во время охотничьих вылазок. Активны в сумерках или всю ночь, некоторые, обычно крупные, виды — дневные. Вне периода активности неподвижно сидят в норе, иногда закрывая вход камнем или раковиной или выставляя наружу "дежурную" конечность. Способы передвижения — хождение или плавание на короткие расстояния с помощью воронки (иногда помогают себе умбреллой). Пища, как правило, видоспецифична, многие осьминоги — стенофаги. Обычный корм — донные крабы, креветки, лангусты, ротоногие раки, двустворчатые и брюхоногие моллюски, у крупных видов — также рыба. Нападают, как правило (но не исключительно), на подвижную добычу. Охотники-обшарщики, обследующие дно по маршруту в поисках добычи, также засадчики. Добыча обычно мала по сравнению с размером охотника. Пойманную добычу парализуют ядом задних слюнных желез, который вызывает дезинтеграцию сочленовых мембран и мышечно-скелетных соединений, и уносят под умбреллой ("подмышками") в нору, где и поедают. Едят пищу аккуратно, маленькими кусочками, тщательно выскребывая, например, мясо из кончиков крабьих ножек. Могут просверливать раковины (даже довольно толстые) гастропод и двустворок или же, напротив, разламывают раковины силой, причем в этом видны индивидуальные привычки. Остатки пищи часто складывают в кучку близ входа в постоянную нору.

Как правило, одиночные, "необщительные" животные, лишь немногие

виды (как *E. cirrosa*) живут небольшими группами, однако постоянно обитаемые норы могут располагаться на небольшом расстоянии друг от друга. Чувство дома (хоминг) прекрасно развито. Территориальное поведение выражается только в охране норы, охотничий участок не охраняется. Одни виды оседлы, другие, как *O. vulgaris*, *O. dofleini*, *E. cirrosa*, *E. moschata*, совершают довольно протяженные нагульные и нерестовые миграции, обычно направленные по нормали к берегу. Спаривание часто происходит задолго (до 3—3,5 мес.) до нереста и сопровождается специальными демонстрациями самца, хотя ухаживания, подобного описанному у сепид и некоторых лолигинид, и драк между самцами, как правило, не бывает. Сперматофоры обычно длинные (у *O. dofleini* свыше 1 м), самец передает их гектокотилизированной рукой и помещает в воронку самки; самцы некоторых видов при спаривании держатся от самки на расстоянии "вытянутой руки". Нерест, как правило, в прибрежной зоне. Яйца от мелких до крупных, развитие прямое или с планктонной личинкой. Яйца откладываются гроздьями или пучками в норах, раковинах моллюсков и пр. (самки *H. maculosa* носят яйца на руках). Плодовитость от нескольких десятков яиц до нескольких сот тысяч. Весь период инкубации (обычно 1—3 мес., но иногда до года и даже более) самка "насиживает" яйца, охраняет, омывает, очищает их и синхронизирует время вылупления молодежи, в отдельных случаях активно помогает вылуплению. Все это время она почти или, чаще, совсем ничего не ест и неизменно погибает вскоре после конца насиживания. Однако у восточнотихоокеанского *O. zonatus* известен многократный (до 3—4 раз) нерест, причем самка прекращает питаться только на несколько дней, когда вылупляется молодежь, а затем возобновляет питание. У ряда других видов отмечена возможность второй кладки, правда, неоплодотворенной. Рост очень быстрый, продолжительность жизни большинства видов 6—12 мес., лишь крупные виды, как *O. dofleini*, живут несколько лет. Самцы созревают значительно раньше самок и, как правило, гибнут после первого периода спаривания. Однако у ряда видов (*O. vulgaris* и др.) самые крупные особи — неизменно самцы, что может говорить о способности некоторых особей мужского пола выживать после первого сезона размножения и жить, возможно, до 2—3 лет.

Осьминоги имеют высоко развитый интеллект и хорошую память, легко обучаются, узнают друг друга индивидуально, а в аквариумных условиях — работающих с ними людей "в лицо". Многие виды имеют важное промысловое значение, ряд видов *Octopus* — объект культивирования (Астафьев, 1981; Булгакова, 1971; Несис, Нигматуллин, 1978; Нигматуллин, Остапенко, 1977; Altman, 1967; Altman, Nixon, 1970; Ambrose, 1981, 1982, 1983, 1984; Arnold, Arnold, 1969; Bas, 1979; Boletzky, 1969, 1975b, 1976a, 1977, 1980, 1981a; Boletzky, Boletzky, 1969; Boletzky, Hanlon, 1983; Borer, 1971; Boyle, 1980, 1983; Boyle, Dubas, 1981; Boyle, Knobloch, 1981, 1982a, b, 1983; Bradley, 1974; Brough, 1965; Buchan, Smale, 1981; Burgess, 1966; Cousteau, Diolé, 1973; Dew, 1959; Eibl-Eibesfeldt, Scheer, 1962; Forsythe, 1984; Forsythe, Hanlon, 1980; Gabe, 1975; Garcia, 1968, 1969; Guerra, 1978, 1979, 1981; Hamada, 1974; Hanlon, 1977, 1983a, b; Hanlon, Nixon, 1980; Hartwick, 1983; Hartwick et al., 1978 a, b, c, 1981; Hatanaka, 1979; High, 1976, 1977; Hochberg, Couch, 1971; Houck, 1982; Isgrove, 1909; Itami, 1976; Itami et al., 1963; Ito, 1983; Jaeckel,

1958; Joll, 1976, 1977, 1978, 1983; Kanamaru, Yamashita, 1969; Katsutani, Wada, 1968; Kayes, 1974; Kristensen, 1959; Lane, 1957; Laubier-Bonichon, Mangold, 1975; Legac, 1969; MacGinitie, MacGinitie, 1968; Mangold-Wirz, 1963a; Mangold, 1968, 1983a,b; Mangold, Boletzky, 1973; Mangold, Boucher-Rodoni, 1973; Mangold-Wirz, Fioroni, 1970; Mangold et al., 1971, 1976; Mather, 1978, 1980a,b, 1982a,b; Messenger, 1963; Nigmatullin, Ostapenko, 1976; Nixon, 1966, 1969, 1971, 1979, 1980, 1984; Nixon, Boyle, 1982; Nixon, Dilly, 1977; Opresko, Thomas, 1975; Orelli, 1962; Overath, Boletzky, 1974; Packard, 1961, 1963, 1972; Packard, Hochberg, 1977; Packard, Sanders, 1969, 1972; Pickford, 1945, 1975; Pilson, Taylor, 1961; Rees, 1956; Robson, 1929; Rodaniche, 1984; Rosenbaum, 1976; Ross, 1971; Sakamoto, 1976; Sánchez, 1979, 1981; Sarvesan, 1971; Smale, Buchan, 1981; Solis, 1967; Taki, 1941, 1964; Taylor, Chen, 1969; Thomas, 1978; Thomas, Opresko, 1973; Tranter, Augustine, 1973; Trueman, Packard, 1968; Van Heukelem, 1973, 1977, 1979, 1983a,b; Vevers, 1961, 1962; G. Voss, 1971c, 1974; Walker et al., 1970; Wells, 1962, 1978; Wells, Wells, 1970; Wodinsky, 1969, 1971, 1972, 1973a,b, 1977, 1978; Wood, 1963; Yarnall, 1969; J. Young, 1962, 1971, 1977).

1.1.1.2. Батинальные и эврибатные донные животные — тип *Benthoctopus*

Benthoctopus, *Bathypolypus*, *Teretctopus*, *Grimpella*, *Graneledone*, *Thaumeledone*, *Tetracheledone*, *Vosseledone*, *Velodona*, *Pareledone* (антарктические виды), *Megaleledone*, *Octopus* (часть видов: *O. leioderma*, *O. ochotensis*, *O. yendoi*, *O. tsugarensis*, *O. longispadiceus*, *O. californicus* и др.), *Scaeuergus*, *Pteroctopus*, *Danoctopus*, ?*Sasakinella*.

Животные мелкие или средних размеров. Тело часто (но не всегда) дряблкое, мягкое наощупь вследствие редукции мышечного слоя и оводнения тканей. Руки, как правило, относительно короткие, а умбрелла глубокая (хотя иногда наблюдается обратное соотношение). Мантижное отверстие часто сужено, жабры имеют тенденцию к редукции (уменьшение числа филламентов). У половины родов чернильный мешок отсутствует (подсем. *Bathypolypodinae*) или уменьшен в размерах (*Danoctopus*). Кожа может быть совершенно гладкой или, напротив, покрытой бугорками, папиллами или сложными бугорчатыми бородавками. Глаза большие, иногда гипертрофированы. Окраска обычно однотонная — фиолетовая, пурпурная, коричневая, оранжевая, цветных колец и пятен не бывает. Большинство видов неспособны менять цвет, лишь темнеют или светлеют. Органов свечения нет.

Обитают преимущественно в верхней батии, некоторые виды — в зоне перегиба от шельфа к склону или, напротив, во всей батии и даже абиссали; *Graneledone* — род, специфичный для нижней батии. В высоких широтах северного и южного полушария многие батинальные виды поднимаются в нижнюю сублитораль, а самый холодноводный вид рода *Benthoctopus* — *B. sibiricus*, эндемик Восточной Арктики — приурочен к шельфу. *Graneledone* встречается в зоне термальных излияний восточной Пацифики. *Scaeuergus unicolor* — обычный обитатель подводных гор (талассобатии) и крутых склонов шельфа.

Виды этой группы обитают преимущественно на илистых и песчаных грунтах. Нор не строят. Вероятно, по преимуществу ночные животные. Малоподвижны. В локомоции заметную роль играет медузоподобное реактивное движение с помощью умбреллы (*Bathypolypus*, *Danoctopus* и др.). Одиночны. Охотники — обшарщики, питаются в основном бентосом (полихеты, иглокожие, моллюски, ракообразные). Пищеварение медленное. Больших миграций не совершают. Самцы созревают раньше, чем самки. Яйца крупные и очень крупные — у *Benthoctopus* до 28–35 мм, плодовитость низкая, несколько десятков или сотен яиц, развитие, как правило, прямое (кроме *Scaeuergus* и *Pteroctopus*, имеющих пелагическую личинку). Инкубация длительная — несколько месяцев. Самка охраняет кладку. Половозрелость наступает предположительно в возрасте 1–2 лет. Промыслового значения не имеют.

Scaeuergus unicolor и *Pteroctopus tetracirrus* занимают промежуточное положение между прибрежными и глубинными животными. Хотя они живут на глубинах и морфологически отличны от прибрежных осьминогов, но их образ жизни и особенности размножения приближаются к типичным для видов предыдущей группы.

Особую подгруппу составляют антарктические осьминоги родов *Pareledone* и *Megaleledone*. В Антарктике они широко эврибатны — от верхней сублиторали до нижней батии, но те виды, которые проникают в Субантарктику, живут там только в нижней сублиторали и верхней батии. Размеры их от мелких до крупных. Как у *Scaeuergus* и *Pteroctopus*, мантия мускулистая, но довольно мягкая наощупь, мантижное отверстие широкое, руки относительно короткие, умбрелла средних размеров, чернильный мешок хорошо развит, окраска обычно однотонная. Живут на смешанных грунтах, питаются бентосом. В отличие от *Scaeuergus* и *Pteroctopus* их яйца очень крупные, у *M. senoi* — почти рекордных размеров (34 мм), развитие прямое. Виды этих подгрупп демонстрируют два пути завоевания донными осьминогами глубин океана — через тропики (*Scaeuergus*, *Pteroctopus*) и через Антарктику (*Pareledone*) (Кондаков, и др., 1981; Несис, Пропп, 1968; Несис, Шевцов, 1977; Boletzky, 1976, 1977, 1981b; Guille, 1977; Macalaster, 1981; Macalaster et al., 1976; Mangold-Wirz, 1963a; Mangold, 1965, 1973; O'Dor, Macalaster, 1983; Pérez-Gándaras, Guerra, 1978a; Robson, 1932; Taki, 1961; 1964; G. Voss, 1967a, 1976).

1.1.1.3. Абиссальные донные животные — тип *Bentheledone*

Bentheledone, возможно некоторые виды *Graneledone* (*G. antarctica*?). *Bentheledone* добыты всего несколько раз на глубинах 2900–4100 м. Похожие осьминоги сфотографированы на глубинах 3600–3800 м. Маленькие полустуденстые животные с относительно очень короткими руками, глубокой умбреллой и заметно редуцированными жабрами. Чернильного мешка нет. Глаза хорошо развиты. Окраска темно-пурпурная или серовато-белая — оба типа окраски характерны для абиссальных животных. Яйца крупные, у *B. rotunda* длина яйца — 29% длины мантии самки (рекорд относительного размера яиц) (Heezen, Hollister, 1971; Isaacs, Schwartzlose, 1975; Robson, 1926, 1932).

1.1.2. ПРИДОННЫЕ (БЕНТОПЕЛАГИЧЕСКИЕ) ЖИВОТНЫЕ

Живут у дна, в тонком (дециметры) придонном слое, но ходить по грунту не могут, передвигаются только вплаву. Сюда относятся почти все осьминоги подотряда Cirrata (кроме преимущественно абиссопелагической Cirrothauma — см. 2.3.2). Батиальные, абиссальные и ультраабиссальные животные со студенистым телом, парой языковидных плавников, опирающихся на особый хрящ, одним рядом присосок и двумя рядами усиковидных придатков на каждой руке. Руки часто относительно короткие. Умбрелла очень сильно развита, протягивается почти до концов или до самых концов рук. Глаза у одних видов уменьшены в размерах, у других гипертрофированы, но всегда хорошо развиты. Мантижное отверстие крайне редуцировано или совсем зарастает. Зоб, радула, чернильный мешок отсутствуют, задние слюнные железы и жабры модифицированы, развит только левый яйцевод. Присоски отчасти также модифицированы.

Органов свечения нет. Окраска однотонная — фиолетовая, пурпурная, бурая или, напротив, очень светлая, почти белая. Живут на мягких илистых грунтах. Основной движитель при спокойном плавании и зависании — плавники, при бегстве — умбрелла; мантижно-вороночный аппарат используется только при ужении от опасности в помощь умбрелле. Скорость мала. Прекрасно зависают на одном месте, маневрируют и "перепархивают" на короткие расстояния. Питаются придонным (бентопелагическим) зоопланктоном, в основном ракообразными. Крупную пищу потребляют неспособны. Добычу отыскивают с помощью усиковидных придатков. Гектокотилизация имеется не у всех видов. Сперматофоры, видимо, переносятся модифицированными присосками, а не лигулой и каламусом. Яйца очень крупные (длина 9–24 мм), окружены жесткой хитиноподобной оболочкой. Развитие прямое (Несис, 1983в).

1.1.2.1. Животные, имеющие форму колокольчика — тип Cirroteuthis

Cirroteuthis, Stauroteuthis, Grimpoteuthis, Chunioteuthis, ?Froekenia. Мантия округлая, овальная или удлинненно-коническая, хорошо обособлена от рук. Плавники: обычно длинные. Умбрелла тонкая (у Froekenia умбреллы нет). Преимущественно нижнебатиальные и абиссальные животные, в высоких широтах иногда поднимаются в верхнюю батиаль. Широко заселяют ложе Мирового океана (2000–5200 м) и опускаются в глубоководные желоба (до 7300 м). Обычно парят над самой поверхностью грунта, максимально растопырив руки и растянув умбреллу. У Cirroteuthis она доходит до самых концов рук, и животное с растянутой умбреллой похоже на раскрытый зонтик. У Grimpoteuthis умбрелла несимметрична: с дорсальной стороны доходит почти до конца руки, с вентральной далеко не доходит до конца; при растянутой умбрелле концы рук загибаются в плоскости умбреллы к дорсальной стороне и образуют по периферии умбреллы почти замкнутый круг, усаженный расправленными усиковидными придатками. У Stauroteuthis и Chunioteuthis концы рук свободны от умбреллы и лишены усиковидных придатков; возможно, они участвуют в схватывании добычи. При парении осьминоги попеременно работают плавниками и отчасти помогают себе колыханием края расправленной

умбреллы. При испуге резко синхронно бьют плавниками и выбрасывают воду из-под умбреллы, быстро складывая руки и одновременно работая воронкой, что дает мощный толчок назад. Могут также закидывать руки за голову (вероятно, поза угрозы). Cirroteuthis muelleri иногда поднимаются в пелагиаль, но обычно держатся у дна.

Загадочен образ жизни батиального и талассобатиального (500–1000 м) рода Froekenia. По строению они подобны Cirroteuthis, но лишены умбреллы. Основной их движитель — плавники. Froekenia настолько нежны, что напоминают даже не медуз, а гребневиков (наши данные). Непонятно, как они могут ловить добычу и спасаться от достаточно многочисленных на этих глубинах хищных рыб без помощи умбреллы (Головань, Несис, 1975; Несис, 1983б; Несис, Сагалевич, 1983; Aldred et al., 1983; Boletzky, 1980, 1982; Nixon, Dilly, 1977; Pearcy, Beal, 1973; Robson, 1932; Roper, Brundage, 1972; G. Voss, 1967a, 1982; J. Young, 1977).

1.1.2.2. Животные, имеющие форму лепешки, — тип Opisthoteuthis

Один род, Opisthoteuthis. Мантия — невысокий купол, лежащий на растопыренных руках, которые соединены очень толстой умбреллой; рот направлен вниз, воронка — назад. Глаза очень большие. Вороночное отверстие не зарастает. Плавники короткие. Обитают преимущественно в верхней и средней батиали, но иногда и в абиссали, а в высоких широтах — в самой нижней сублиторали. Основную часть жизни проводят на дне, то вспархивая над ним, то опускаясь снова, O. californiana совершают небольшие батические миграции, связанные с размножением. Длина яиц 9–13 мм. Плодовитость — несколько сот яиц (Несис, Шевцов, 1977б; Berry, 1952, 1955; Pereyra, 1965; Robson, 1932).

1.2. НЕКОБЕНТОСНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Основная зона обитания — придонные слои воды и толща вод над шельфом.

1.2.1. ЖИВОТНЫЕ, ТЕСНО СВЯЗАННЫЕ С ДНОМ

На дне отдыхают, затаиваются при охоте, ищут добычу, откладывают на дно яйца. Сюда относятся каракатицы подотряда Sepiina (кроме некоторых Sepiolidae), наутилусы и неритические кальмары сем. Pickfordioteuthidae.

1.2.1.1. Животные, имеющие аппарат нейтральной плавучести

Настоящие каракатицы (Sepiidae) и наутилус. Имеют прочную раковину с камерами, частично заполненными жидкостью, более легкой, чем морская вода, и мембранный аппарат, позволяющий менять удельный вес этой жидкости, тем самым регулируя плавучесть.

1.2.1.1.1. Обитатели мелководий – тип *Sepia*

Настоящие каракатицы – *Sepia*, *Sepiella*. Животные от мелких до крупных размеров с известковой внутренней раковиной и узкими плавниками, протягивающимися вдоль всей мантии. Руки обычно короткие (кроме специально видоизмененных рук у половозрелых особей некоторых видов – их длина может в несколько раз превосходить длину мантии), мощные, щупальца втяжные. Окраска часто пестрая, с пятнами и полосами, у самцов многих видов зebroидная. Быстро и свободно меняют цвет, имеют широкий репертуар покровительственных, отпугивающих, дезориентирующих "масок". Поверхность кожи обычно гладкая, но у некоторых видов (*Sepia tullbergi*) бугорчатая, что усиливает маскирующий эффект; *S. papillata* и *S. tuberculata* имеют "брюшную присоску" – пятна морщинистой кожи на брюхе и брюшных руках, служащие для прикрепления к субстрату на прибое. Органов свечения нет (кроме предположительного фотофора у *S. australis*).

Обитают на литорали (редко), в сублиторали и самой верхней батии. Выделяются 3 батиметрические группировки: верхнесублиторальная (в основном до 50 м) – около $\frac{1}{4}$ видов; широко распространенная на шельфе (в основном до 130–180 м, редко глубже) – около $\frac{2}{5}$ видов; "глубоководная" (от 50–60 до 200–300, единично до 450–650 м) – около $\frac{1}{3}$ видов. Различия в глубине обитания связаны с различиями в морфологии раковины-сепиона. У первых двух групп видов сепион раздавливается гидростатическим давлением на глубинах соответственно 50–100 и 150–200 м, причем разрушение раковины обычно губительно для особи. Раковины видов третьей группы раздавливаются лишь на глубинах 600–800 м, причем небольшое повреждение сепиона может быть не смертельно (залечено). Сепионы "глубоководных" каракатиц более узки, сильнее выгнуты на поперечном разрезе, чем "мелководных", септы теснее сближены, старые (начальные) камеры вторично заполнены водой; все это увеличивает прочность сепиона.

Каракатицы живут на песках, илах, ракушке, среди морских трав и кораллов, редко на камнях и скалах. Как правило, ночные животные. Днем неподвижно лежат на дне, замаскировавшись или забросав спинную сторону грунтом; днем же происходит ухаживание и спаривание. Охотятся в сумерках и ночью. Постоянных убежищ нет. Способы передвижения – спокойное плавание с помощью ундуляции плавников и резкие броски (атака, бегство) на воронке. Плавучесть днем нейтральная, ночью слабо отрицательная. Крупные виды питаются рыбой, креветками, крабами, другими головоногими, мелкие – мизидами, бокоплавами, мелкими креветками; в питании ряда видов большую роль играют донные беспозвоночные. На неподвижную добычу обычно не реагируют. По способу охоты – скрадывающие хищники и засадчики. К добыче подбираются на расстояние прицельного броска и хватают ее с короткой дистанции, молниеносно выбрасывая ("выстреливая") щупальца, а крупных животных схватывают, "напрыгивая" на них. Могут хватать добычу даже в воздухе. Справляются с довольно крупными жертвами. Добычу поедают на месте.

Живут, как правило, небольшими стайками или поодиночке. *S. officinalis* совершает протяженные нагульно-нерестовые миграции, но боль-

шинство видов кочуют в пределах ограниченного района. Нерест вблизи берегов, на мелководье. Спариванию предшествует ухаживание и ритуализованные турниры самцов. У некоторых видов (например, *S. latimanus*) имеются своеобразные постоянные "токовища". Самцы борются из-за самок и устанавливают иерархию. У *Sepiella* имеется специальная хвостовая железа, предположительно выделяющая половой феромон, у многих видов *Sepia* – чрезвычайно сильно выраженный половой диморфизм (пример: громадный "хвост" у самцов *S. confusa*). Сперматофоры переносятся гектокотилизированной рукой на ротовую мембрану самки. Яйца крупные – обычно 5–10 мм, но у *S. tullbergi* 11–14, *S. esculenta* – 15–20, *S. latimanus* 20–28, *S. lycidas* 30–35 мм. Яйца откладываются на дно, на поднимающийся над грунтом жесткий субстрат (камни, кораллы, ветки и пр.), или в укрытые места (трещины, щели, полости под кораллами), обычно небольшими кучками, реже поодиночке. Самки некоторых видов для маскировки покрывают яйца чернилами или вываливают их в песок. Яйца не охраняются. Плодовитость – несколько сотен яиц, но одновременно выметывается лишь несколько десятков, так что нерест растянут и каждая самка делает серию кладок. Продолжительность инкубации – 1–2 месяца. Из яйца выходит вполне сформировавшаяся молодая каракатица, которая через пару дней начинает охотиться за активной добычей. Пелагической стадии нет. Рост быстрый, половозрелость наступает в возрасте 6–12 мес., лишь у самок некоторых самых крупных видов – в 2 года. Максимальная продолжительность жизни 1,5–3 года.

Каракатицы – довольно спокойные, легко обучающиеся животные с хорошо развитым интеллектом. В аквариумах размножаются и достигают до половозрелости. Многие виды имеют важное промысловое значение, некоторые рассматриваются как перспективный объект марикультуры (лагунное или клеточное выращивание) (Аристович и др., 1977; Дружинин, Филиппова, 1974; Ежкова, 1979; Зуев, 1970, 1971; Иванова, Нигматуллин, 1983; Несис, 1980а; Нигматуллин, 1972а, 1975; Хромов, 1983б; Adam, Rees, 1966; Bakhayokho, 1983; Bell, 1979; Boletzky, 1973, 1975с, 1979а, 1983а; Boletzky, Hanlon, 1983; Boulet, 1964; Bouligand, 1961; Carleton, Robson, 1924; Choe, 1963, 1966; Corner, Moore, 1980; Denton, Gilpin-Brown, 1961, 1973; Garcia, 1968, 1969, 1970; Hatanaka, 1979; Holmes, 1955; Jaeckel, 1958; Lane, 1957; Lemaire, 1971; Mangold-Wirz, 1963а; Mangold, 1966; Messenger, 1968; Najai, Ktari, 1979; Neill, 1974; Neill, Cullen, 1974; Okutani, 1978; Oommen, 1977; Pascual, 1978; Pfeiffer, 1963; Richard, 1966а, б, 1967а, б, 1968, 1969, 1971, 1972, 1975, 1976; Richard, Lemaire, 1975; Roeleveld, 1972; Schröder, 1966, 1969; Tang, Khoo, 1974; Tinbergen, 1939; Tompsett, 1939; Trueman, 1969; Trueman, Packard, 1968; Voss, Williamson, 1979; Ward, Boletzky, 1984; Wells, 1958, 1962; Yagi, 1960; Yasunaga, Kajihara, 1969; Yasunaga et al., 1971; Zhang, Lu, 1965).

1.2.1.1.2. Обитатели глубин – тип *Nautilus*

Один род – *Nautilus*, единственный доживший до наших дней представитель подкласса Nautiloidea. Наутилусы имеют прочную наружную раковину, куда могут втягиваться при опасности целиком, закрывая устье

головным капюшоном. Раковина — средство пассивной защиты и аппарат поддержания нейтральной плавучести. Мантия не мускулистая, воронка не срастается в трубку, щупальца многочисленные, дифференцированные, втяжные, лишены присосок, несут множество вкусовых, хемо- и механорецепторов. Глаза примитивного устройства (типа камеры-обскуры), основные органы чувств — осязание и обоняние. Две пары жабер, предсердий и почек. Окраска — камуфлирующая, но менять цвет наutilus не может. Чернильного мешка и органов свечения нет. Довольно крупные животные — диаметр раковины до 23 см, вес до 1,8 кг.

Ареал обширный (от Андаманского моря до Самоа и Фиджи), но "островной", разорванный, у некоторых видов (*N. macromphalus*, *N. scrobiculatus*, *N. belauensis*) — крайне узкий, реликтового типа, хотя численность даже и этих видов довольно велика. Молодь и взрослые особи живут преимущественно на глубинах 100–600 м, чаще до 300–400 м, взрослые иногда ловятся по ночам на мелководьях (до 50 м). Нижний предел обитания — 750–800 м, на этих глубинах раковина раздавливается гидростатическим давлением и "взрывается". Плавучесть нейтральная, но изменения плавучести очень медленны, наutilus способен только компенсировать увеличение веса раковины по мере роста и ее уменьшение при повреждении (например, откусывании куска раковины в драке); суточных изменений плавучести нет. Обитают главным образом на ровном илистом дне у отвесных склонов островов и коралловых рифов. Активны по ночам, днем неподвижно висают у дна. Плавают на воронке, которая служит соплом и рулем; основной движитель — головные ретракторы. Плавают медленно и малоэффективно, тем не менее, очень подвижны. Короткие периоды активности перемежаются более длительными периодами покоя. Могут совершать довольно протяженные миграции вокруг островов, но некоторые особи долгое время остаются на одном месте. Суточные вертикальные миграции четко выражены. Пища — раки-отшельники, крабы, рыба, падаль. На быстро плавающую добычу нападать не способны. Активно поедают также сброшенные при линьке панцири лангустов, раков-медвежат и пр., что является для них источником кальция. В результате этого в почках наutilusов обычно содержится много почечных камней. По способу охоты — обшарщики или подкрадывающиеся охотники. Добычу находят по запаху. В ее поиске участвуют 1–2 пары вентральных щупалец. Клюв чрезвычайно мощный, легко дробит кости.

Живут небольшими стайками. В популяции преобладают самцы, доля молодых незначительна. Рост конечный, при половом созревании откладка новых септ прекращается (в среднем у взрослых особей 30–35 септ), размер предпоследней камеры уменьшается, край устья утолщается и изменяет форму, прекращается откладка цветных полос на раковине. Растут очень медленно, период между откладкой двух последовательных септ 2–4 мес. Продолжительность жизни до момента прекращения роста оценивается от 2–6 до 15–17 лет, после прекращения роста живут еще минимум 2–4 года. Спаривание предположительно на глубинах менее 200 м, нерест — менее 50–100 м. Спаривание длится более суток, сперматофоры переносятся с помощью специального органа (спадикс) в семеприемник под клювом самки. Вероятно, самцы дерутся из-за самок, пуская в ход мощный клюв. Яйца очень крупные — 3–4,5 см длины, вес 2–4 г

(рекордные размеры для яиц головоногих). Плодовитость очень низка, в среднем около 10 яиц. Яйца окружены плотной кожисто-хрящевой оболочкой, самка откладывает их на дно поодиночке с промежутками до полумесяца, так что нерест бывает растянут на несколько месяцев. Инкубация, по-видимому, протекает при более высокой температуре (25–30°), чем та, при которой обычно живут наutilusы (14–16°), и нерест, вероятно, приурочен к самому холодному сезону года. Инкубация длительная (несколько месяцев), из яйца выходит полностью сформировавшийся наutilus с раковиной диаметром 2–2,5 см, имеющей 7–8 септ. Он быстро уходит на глубины, где происходит дальнейший рост.

Умственное развитие невысокое, сложных форм поведения не известно. По-видимому, занимают реликтовую экологическую нишу. Служат объектом небольшого промысла — для сувениров и украшений из раковин, перламутр которых очень красив. Ловят ловушками с наживкой (мясо, рыба и др.). В аквариумах хорошо и подолгу живут, но не размножаются (Несис, 1978г; Шиманский, 1948; Bidder, 1962; Catala, 1964; Chamberlain, 1981; Cochran et al., 1981; Cochran, Landman, 1984; Collins et al., 1980; Cousteau, Diolé, 1973; Cowen et al., 1973; Davis, Mohorter, 1973; Denton, Gilpin-Brown, 1966, 1973; Eichler, Ristedt, 1966; Greenwald, Ward, 1982; Greenwald et al., 1980; Hamada, Mikami, 1977; Hamada et al., 1980; Haven, 1972, 1977a, b; Kanie et al., 1979, 1981; Martin et al., 1978; Mikami, Okutani, 1977, 1981; Packard et al., 1980; Saunders, 1981a, b, 1984; Saunders, Spinosa, 1978, 1979; Saunders et al., 1978; Saunders, Wehman, 1977; Stenzel, 1964; Tucker, Mapes, 1978; Ward, 1979, 1980, 1983b; Ward, Greenwald, 1981; Martin, 1978, 1980; Ward et al., 1977, 1980, 1981, 1984; Ward, Wickssten, 1980; Wells, 1962; J. Young, 1977; Zann, 1984).

1.2.1.2. Животные, не имеющие аппарата нейтральной плавучести

Виды сем. Sepiolidae (большинство), Sepiadariidae, Idiosepiidae из каракатиц и Pickfordiateuthidae из неритических кальмаров. Животные мелких и очень мелких размеров с закругленной сзади мантией и парой округлых или почковидных плавничков по бокам тела. Раковина представлена тонким хитиновым гладиусом или полностью редуцирована. Руки короткие, щупальца втяжные (кроме Pickfordiateuthis), глаза хорошо развиты. У многих видов есть органы свечения; свечение обусловлено присутствием симбиотических бактерий, развивающихся внутри фотофора.

1.2.1.2.1. Обитатели шельфа (реже верхней батии), поднимающиеся к поверхности воды, но не живущие в толще воды постоянно — тип *Sepiola*.

Sepiola, *Sepietta*, *Rondeletiola*, *Euprymna*, *Iniotheuthis*, *Sepioloidea*, *Sepiadarium*, *Idiosepius*, *Pickfordiateuthis*. Животные обычно очень мелкие. Мантия крепкая, мускулистая. Кожа гладкая, некоторые (род *Euprymna*) могут по желанию регулировать степень липкости кожи. Окраска однообразная — коричневая, красноватая, желтоватая, сероватая, только *Sepioli-*

dea lineolata имеют яркую пеструю окраску с продольными полосами. Цвет меняют далеко не так быстро, как Octopus или Sepia, и набор "масок" гораздо беднее, многие способны лишь темнеть и светлеть. Чернильный мешок хорошо развит. Светящиеся органы имеются у Eurygymna, Sepioida и Rondeletiola; свечение постоянное, но фотофор может закрываться чернильной "ширмой". Иногда выделяют из воронки светящуюся жидкость, но "стрелять огнем" не могут. Часть видов Sepioida (*S. affinis*, *S. steenstrupiana*, *S. trirostrata*), большинство Sepietta и Eurygymna, Sepioida lineolata, виды Iniotheuthis, Idiosepius, Pickfordiateuthis живут на прибрежных мелководьях, другие (*Sepioida pfefferi*, *S. rondeleti*, *S. intermedia*, *S. birostrata*, *Sepietta oweniana*, *Sepioida pacifica*) населяют весь шельф и зону перегиба к склону, а *Sepioida robusta*, *S. ligulata*, *S. aurantiaca*, *Rondeletiola* много обитают в нижней сублиторали и самой верхней батии. Живут обычно на песке и илу, Idiosepius и Pickfordiateuthis — в зарослях морских трав и водорослей. Скальных грунтов и гравия избегают. Как правило, ночные животные. Виды Sepioida и Sepietta днем закапываются в песок, вымывая струей воды из воронки небольшую ямку, а затем руками набрасывая на спину грунт, пока над поверхностью не останутся одни глаза. Виды Eurygymna утром делают кожу липкой, а затем облепляют себя песком, вечером сбрасывают песчаный "панцирь". Idiosepius имеют специальный прикрепительный орган в задней части мантии на спинной стороне, с его помощью они прикрепляются к листьям морских трав, водорослям, камням и лежат вертикально или брюхом вверх. В таком положении они также поджидают добычу. Виды этой группы питаются бокошланими, мизидами, мелкими креветками, крабами и рыбками. Питаются только подвижной добычей. Могут хватать жертв с себя величиной. По способу охоты — засадчики или скрадывающие охотники. Добычу поедают на месте.

Живут маленькими стайками или поодиночке. Очень активны, подвижны, быстро плавают с помощью плавников и воронки. В молодости, но в особенности в период размножения часто поднимаются в толщу воды, даже к поверхности, подходят на свет. Подъемы в толщу воды свойственны даже таким миниатюрным (длина мантии обычно не более 1,5 см) и относительно глубоко живущим формам, как *Rondeletiola*. Некоторые виды совершают также небольшие батические миграции. Нерест на мелководьях. Спаривание иногда задолго до нереста. У самцов резко видоизменяются одна, две или несколько рук. Сперматофоры обычно помещаются в мантийную полость самки. Яйца Idiosepius мелкие (у *I. paradoxus* — 0,9 мм, самые мелкие яйца среди каракатиц), период инкубации 2–2,5 недели, личинка пелагическая. У Sepiolinae, Sepiadariidae и Pickfordiateuthis яйца крупные, 3–10 мм, период инкубации от 3 недель до трех месяцев, молодь донная. Плодовитость — несколько десятков (до 1–2 сотен) яиц. Яйца откладываются по ночам, небольшими кучками на подводные предметы — под камни, на раковины, стволы гидroids и т.д. Самки Sepioida lineolata охраняют кладку, самки Sepiolinae и Idiosepiidae — нет. Рост очень быстрый. Половозрелость наступает в возрасте 5–12 мес. Все особи гибнут после первого нереста, так что продолжительность жизни не превышает года.

Одни виды этой группы "нервные" и пугливые, другие спокойные, но все хорошо живут и размножаются в условиях аквариума. Промысло-

вого значения практически не имеют (Arnold et al., 1972; Bergstrom, Summers, 1983; Boletzky, 1974; 1975 a,b, 1983b; Boletzky, Boletzky, 1970; Boletzky et al., 1971; Boletzky, Hanlon, 1983; Burn, 1959; Choe, 1966; Dew, 1959; Herring et al., 1981; Hochberg, Couch, 1971; Jaeckel, 1958; Kristensen, 1959; Mangold-Wirz, 1963a; Natsukari, 1970; Okutani, 1968a; Sasaki, 1928; Singley, 1982, 1983; G. Voss, 1967a).

1.2.1.2.2. Обитатели глубин (нижняя сублитораль и батияль), не поднимающиеся к поверхности, — тип *Rossia*

Rossia, *Semirossia*, *Neorossia*, *Austrorossia*, *Sepiolina*.

Животные мелкие, но в среднем крупнее представителей предыдущей группы. Мантия может быть наощупь плотной или (как у *R. mollicella*, *R. moelleri*) дряблой. Кожа обычно гладкая, лишь у *R. palpebrosa* бугорчатая. Плавники, как правило, крупные. Чернильный мешок развит, но у *Neorossia* редуцирован и не содержит чернил — единственный случай среди отряда каракатиц. *Semirossia*, *Sepiolina* и *Stoloteuthis* имеют органы свечения бактериального типа, *Sepiolina nipponensis* способны "стрелять огнем". Окраска обычно однообразная.

Основная зона обитания — нижняя сублитораль и батияль, но в высоких широтах виды *Rossia* и *Semirossia* могут подниматься в верхнюю сублитораль; эти виды обычно широко эврибатны. Живут на илу, илистом песке, песке, редко на камнях. Держатся поодиночке или небольшими группами. Плавают главным образом с помощью плавников. *Rossia* закапываются в грунт, подобно *Sepioida*. Основная пища, по-видимому, придонные ракообразные. По способу охоты — подкрадывающиеся хищники. Миграции, если и есть, невелики, в толщу воды в норме не поднимаются. Нерест на глубинах. Гектокотилизация обычно слабо выражена. Сперматофоры переносятся в мантийную полость самки. Яйца крупные (7–11 мм, в оболочке до 15–17 мм), откладываются поодиночке или небольшими кучками на раковины, камни, кораллы, губки, а *R. palpebrosa* прячет их в ткани губок, обычно *Mysale*, реже *Reniera*, *Thebea* и др. Плодовитость — несколько десятков яиц. Инкубация — несколько месяцев. Молодь донная, пелагической стадии нет. Продолжительность жизни 1–2 года. Виды *Rossia* хорошо живут в аквариумах. Некоторые виды *Rossia* имеют третестепенное промысловое значение (Boletzky, 1970, 1971, 1975a; Boletzky, Boletzky, 1973; Haneda, 1956; Jaeckel, 1958; Mangold-Wirz, 1963a,b; Shimek, 1984; G. Voss, 1967).

1.2.2. ПРИДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИЕ НЕКТОБЕНТОСНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Обитают в придонном слое и в толще воды над шельфом, но на дно обычно не опускаются, за исключением периода откладки яиц. Сюда относятся неритические кальмары сем. *Loliginidae*.

1.2.2.1. Обитатели коралловых рифов и прибрежного мелководья — тип *Sepioteuthis*

Один род *Sepioteuthis*. Внешне и отчасти экологически похожи на каракатиц-сепиид, но не имеют аппарата нейтральной плавучести и всю жизнь проводят в движении. Кальмары средних размеров с широкой, уплощенной дорсовентральной мускулистой мантией и узкими плавниками, протггивающимися от переднего до заднего края мантии. Окраска в покое полупрозрачная или желтовато-бурая сверху и почти белая снизу с многочисленными светло-голубыми круглыми пятнышками на спинной стороне; каждое окружено темным колечком и с темной точкой в середине. Кальмары легко и свободно меняют цвет, могут становиться серебряными, желтыми, бурными, почти черными, покрываться поперечными пятнами и полосами (вплоть до "зебры"); обычно имеют продольные полосы на спине, вдоль основания и (или) по краю плавников и т.д. Могут иметь разную окраску на правой и левой стороне. Изменения окраски имеют покровительственное, отпугивающее, привлекающее, сигнализирующее значение и сочетаются с разнообразными позами (движения рук и щупалец, изгибание тела и пр.). Органов свечения нет.

Живут на коралловых рифах, в зарослях морских трав, на песчаном дне в лагунах и вблизи берегов. Плавают всегда стайками по несколько или несколько десятков особей, иногда собираются в косяки, насчитывающие более сотни кальмаров. В стаи часто входят кальмары разных размеров. Активны, подвижны, исключительно маневренны, плавают в покое с помощью плавников, при испуге — на воронке. Хищники — загонщики и преследователи. Молодь поедает мизид, мелких креветок, мальков рыб, взрослые в основном некрупную стайную рыбу, иногда креветок и кальмаров. Предпочитают самую крупную добычу из тех, с которой способны справиться, но в общем размер добычи относительно невелик. Со дня пищи обычно не берут. Совершают небольшие нагульные миграции в пределах прибрежной зоны. По ночам часто подходят на свет.

Нерест у самого берега. Ему предшествует длительное ухаживание и ритуализированная борьба самцов из-за самок. Мелкие самцы обычно имеют одну самку, крупные — небольшой гарем. Самцы растут быстрее самок и скорее созревают. Спаривание очень кратковременное (секунды), самец переносит сперматофоры на ротовую мембрану самки. Яйца крупнее, чем у прочих кальмаров (в начале инкубации 5–6 мм, потом сильно увеличиваются), откладываются в капсулы, каждая содержит 2–6 яиц и похожа на стручок фасоли. Капсулы откладываются небольшими кучками в укромные места — под камни, в щели и трещины кораллов (часто туда, куда даже руку трудно просунуть), в крупные раковины, также на ветки, листья, водоросли и пр. Плодовитость — несколько сот яиц. Период инкубации — 3–6 недель. Молодь придонно-пелагическая, часто укрывается под плавающими саргассами или оторванными листьями морских трав. Рост быстрый. Половозрелость наступает в возрасте 6–12 мес. Самки погибают после нереста, часть самцов, вероятно, выживает, поэтому зрелые самцы могут быть и мельче, и крупнее самок. Предполагается, что они могут доживать до 2–3 лет.

Привычные к сложной и изменчивой обстановке рифов, эти кальмары

гораздо менее пугливы и нервны, чем другие лолигиниды, не так боятся человека. При угрозе не удирают немедленно, а выжидают, чтобы отличить действительную опасность от ложной угрозы, поэтому к их стайкам часто присоединяются *Loligo plei* (в Карибском море) и барабульки (*Mullidae*), использующие *Sepioteuthis* как "часовых". Их легко содержать в аквариуме, удавалось выращивать от яйца до половозрелости. Имеют небольшое промысловое значение, главным образом, в восточной и юго-восточной Азии (Зуев, 1971; Зуев, Несис, 1971; Arnold, 1965; Boycott, 1965; Choe, 1966; Hochberg, Couch, 1971; Larcombe, Russell, 1971; LaRoe, 1971; Moynihan, Rodaniche, 1982; Kahaman, 1968; Russell, 1974).

1.2.2.2. Обитатели внутреннего шельфа и лагун — тип *Lolliguncula*

Род *Lolliguncula* — виды *L. brevis* и *L. tydeus* (прочие виды относятся к следующей группе). Небольшие кальмары с мускулистым телом и коротким широким плавником на заднем конце. Окраска светлая с мелкими темными пятнами, репертуар окрасок и "масок" гораздо беднее, чем у видов предыдущей и последующей групп. Цветных полос и пятен, а также органов свечения нет.

Обитают на континентальных шельфах и отсутствуют у океанических островов, даже близких к шельфу. Живут на внутреннем шельфе, часто в лагунах и эстуариях при солености до 17‰. Самые эвригалинные виды среди головоногих, в лагунах являются единственными из головоногих. Однако сильного понижения солености не переносят и в период дождей или весеннего паводка покидают лагуны и эстуарии. Предпочитают песчаные и илистые грунты. Стайные животные. Активны, подвижны, совершают довольно протяженные миграции, в основном по нормали к берегу. На свет подходят редко. Хищники — загонщики и преследователи. Питаются рыбой и мелкими стайными пелагическими рачками. Активны в сумерки и по ночам. Нерест на мелководьях. Самки крупнее самцов. Яйца размером 2–2,5 мм в небольших студенистых капсулах откладываются на дне на мелководьях при нормальной океанической солености. Нерест растянут. Период инкубации 35–40 сут. Имеется кратковременная стадия пелагической личинки. Поведение молоди — как у видов группы *Loligo*. В эстуарии и лагуны входит подростя, но далекая от созревания молодь. Продолжительность жизни 1 год. В аквариумах живут хорошо. Имеют небольшое промысловое значение (Зуев, Несис, 1971; Brakončeki, 1980; Dragovich, Kelly, 1962, 1967; Hall, 1970; Hanlon et al., 1983; Hendrix et al., 1981; Hulet et al., 1980; Moynihan, Rodaniche, 1982; Verrill, 1882; G. Voss, 1956, 1971a, 1973).

1.2.2.3. Обитатели открытого шельфа — тип *Loligo*

Loligo, *Alloteuthis*, *Uroteuthis*, *Loliolus*, *Loliolopsis*, *Lolliguncula* (часть видов — *L. panamensis*, ?*L. mercatoris*, ?*L. abulati*).

Типичные неритические кальмары мелких, средних или крупных размеров с мускулистым телом и ромбическим плавником, длина которого, как правило, превышает ширину и составляет приблизительно поло-

вину длины мантии. Окраска в спокойном состоянии светлая, часто полупрозрачная с мелкими глазчатыми пятнышками (светлое кольцо с крупным темным хроматофором в центре и кольцом мелких темных хроматофоров по периферии). Цветных полос и пятен обычно нет, кроме некоторых видов (*Loligo plei*, *L. forbesi* и др.), преимущественно самцов в период размножения. Цвет меняют мгновенно, но богатый набор "масок" свойствен лишь немногим видам, преимущественно из подрода *Loligo* (*Doryteuthis*). Некоторые индоветпацифические виды *Loligo* (подроды *Loligo s. str.* и *Doryteuthis*)¹ и *Uroteuthis bartschi* имеют парный фотофор на чернильном мешке, свечение — за счет симбиотических бактерий.

Обитают на шельфе. Одни виды (*Loliolus*, *Loliolopsis*, *Lolliguncula*, *Uroteuthis*, некоторые тропические *Loligo*) живут в верхней сублиторали, до 50, реже до 100 м; другие (большинство *Loligo*, все *Alloteuthis*) — по всему шельфу от нескольких метров до 150–250 м, иногда и глубже; два вида (*L. ocula*, *L. patagonica*) — на внешнем шельфе и в верхней части склона. В умеренных широтах виды, распространенные по всему шельфу, на зиму уходят на внешний шельф и в верхнюю батиналь. Живут на песчаных, илистых, ракушечных грунтах, обычно избегают скальных грунтов и зарослей. Облигатно стайные животные, стаи обычно одноразмерные, включают от нескольких десятков до нескольких сотен (на нерестилищах — и тысяч) особей. Молодые, а иногда (особенно в период размножения) и взрослые кальмары многих видов регулярно поднимаются к поверхности и подходят на свет. Кальмары очень активны и подвижны, все время находятся в движении, плавают с помощью плавников и воронки. На дно опускаются в норме лишь для откладки яиц. Хищники—загонщики и преследователи. Питаются мелкой стайной рыбой, креветками, эвфаузидами, мизидами, гипериидами, кальмарами (в том числе своего же вида), редко — крабами, полихетами и т.п. Молодь питается зоопланктоном, личинками и молодой рыбой. Поедают только подвижную добычу, со дна пищу берут редко. Питаются в сумерки и по ночам. Кочующие животные, совершают небольшие вертикальные и, особенно в умеренных широтах, протяженные нагульные, зимовальные и нерестовые миграции. Нерестуют на мелководьях, часто у самого берега. Нересту предшествует ухаживание и, у ряда видов, установление иерархии соподчинения у самцов, сопровождающееся агрессивными демонстрациями и схватками. Обычно имеется несколько (2–3) нерестовых группировок, различающихся по размеру половозрелых особей, времени, иногда — и месту нереста. Самцы большинства видов крупнее самок. Некоторые виды *Loligo* спариваются дважды — во время нерестовой миграции и непосредственно перед выметом яиц. При первом спаривании сперматофоры переносятся на ротовую мембрану самки (это — обычный способ их переноса у видов группы), при втором — внутрь ее мантийной полости. Спаривание длится несколько секунд. Нерест дружный, часто очень массовый. Яйца довольно мелкие, обычно 1,5–2,5 мм, упакованы в сигарообразные или кашлевидные капсулы со студенистой оболочкой, в каждой капсуле — по несколько десятков или сотен яиц. Капсулы откладываются кучками на подводные предметы или непосредственно

на грунт. Часто несколько самок кладут яйца в одну общую кучу. Самцы некоторых видов *Loligo* охраняют кладку во время нереста (но не позже). Плодовитость — несколько сотен или тысяч яиц. После нереста часто отмечается массовая гибель кальмаров. Период инкубации обычно от 10 сут. до 1,5–3 мес. Из яйца выходит пелагическая личинка. Молодь опускается в придонные слои воды. Молодь видов, обитающих в умеренных широтах, по мере роста постепенно откочевывает на глубины. Половозрелость наступает, как правило, в возрасте 1 года, редко — 2 лет. Большинство кальмаров погибает после первого нереста, предполагается, что самцы некоторых крупных видов могут доживать до 3–4 лет.

Кальмары обычно "нервные", пугливые, быстро впадают в панику, однако при тщательном уходе могут быть выращены в аквариумах от яйца до половозрелости. Многие виды *Loligo* имеют большое, *Alloteuthis*, *Uroteuthis* — второстепенное промысловое значение (Вовк, 1971, 1972а, б, 1974, 1977, 1983; Вовк, Хвичия, 1977; Вовк, Нигматуллин, 1972а; Зуев, 1971; Зуев, Несис, 1971; Несис, 1980а; Несис, Нигматуллин, 1972; Несис, Шевцов, 1977а; Нигматуллин, 1975; Пинчуков, 1977; Пинчуков, Макарова, 1979; Araya, Ishii, 1974; Arnold, 1962; Boletzky, 1975; Boletzky, Hanlon, 1983; Boycott, 1965; Burgess, 1967; Burukovski et al., 1979; Castellanos, 1967; Castellanos et al., 1968; Fields, 1965; Carcía, 1969; Griswold Prezioso, 1981; Haneda, 1963; Hanlon, 1982; Hanlon et al., 1983; Hixon, 1983; Holme, 1983; Hurley, 1976, 1977, 1978; Ishii, Murata, 1976; Jaeckel, 1958; Johnson et al., 1972; Kato, 1970; Kato, Hardwick, 1976; Kore, Joshi, 1975; Kristensen, 1959; Lane, 1957; LaRoe, 1971; MacGinitie, MacGinitie, 1968; Mangold-Wirz, 1963a; Mesnil, 1976, 1977; Neill, 1974; Neill, Cullen, 1974; Okutani, 1968a; Okutani, McGowan, 1969; Oommen, 1976, 1977; Packard, 1966, 1972; Recksiek, Frey, 1978; Roper, 1965; Rost Martins, 1982; Spratt, 1979; Summers, 1968, 1969, 1971, 1983; Takechi, Kawasaki, 1981; Tardent, 1962; Tinbergen, Verwey, 1945; Trueman, Packard, 1968; G. Voss, 1971a, 1973; Voss, Williamson, 1972; Waller, Wicklund, 1968; Wells, 1962; Worms, 1983).

2. ОБИТАТЕЛИ ПЕЛАГИАЛИ

Океанические и нерито-океанические животные. Многие виды живут у дна, но не исключительно на дне или над дном.

2.1. ЭПИПЕЛАГИЧЕСКИЕ ИЛИ ЭВРИБАТНЫЕ, НО РЕГУЛЯРНО ПОДНИМАЮЩИЕСЯ К ПОВЕРХНОСТИ ЖИВОТНЫЕ

Во взрослом состоянии постоянно живут в эпипелагиали или проводят в этой зоне основную часть жизни.

2.1.1. НЕКТОННЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Сюда относятся многие виды сем. *Ommastrephidae*, некоторые *Onychoteuthidae* и *Gonatidae* и единственный вид сем. *Thysanoteuthidae* (*Thysanoteuthis rhombus*). Кальмары обычно средних и крупных размеров с плотной, мускулистой, иногда очень мощной мантией и крупными плав-

¹ Атлантические виды этих же родов лишены фотофоров.

никами сердцевидной или ромбической формы на заднем конце тела (у *Th. rhombus* вдоль всей мантии). Руки и щупальца относительно короткие, но мощные, вооружены присосками с сильно развитыми зубцами, иногда преобразующимися в крючья (у *Onychoteuthidae* на щупальцах, у *Gonatopsis* и *Berryteuthis* на руках, у *Gonatus* и там, и там). Свободно меняют окраску, но репертуар "масок" небогат. Чернильный мешок хорошо развит. Часто имеются светящиеся органы, иногда заметные только у личинок и (или) у молоди. Активные хищники.

2.1.1.1. СТАЙНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Облигатно стайные животные. Нерестовые и миграционные стаи велики, содержат сотни и даже тысячи особей. Нагульные стаи включают несколько или несколько десятков особей, их размер уменьшается по мере роста кальмара. Стаи, как правило, одноразмерные. Характер строя кальмаров в стае зависит от размеров и поведения животных.

2.1.1.1.1. Океанические животные — тип *Sthenoteuthis*

Sthenoteuthis, *Ommastrephes*, *Eucleoteuthis*, *Hyaloteuthis*, *Onychoteuthis*, *Onykia* (только молодь), *Gonatopsis* (*Boreoteuthis*).

Ареалы этих кальмаров зональны и протягиваются через весь океан или через тропические и субтропические зоны всех трех океанов. Они живут преимущественно близ поверхности (*Sthenoteuthis*, *Eucleoteuthis*, молодь *Onykia*) или широко эврибатны, но регулярно встречаются в поверхностной зоне (*Ommastrephes*, *Hyaloteuthis*, *Onychoteuthis*, *Gonatopsis borealis*). К поверхности ночью могут подниматься только молодые кальмары, тогда как взрослые держатся на глубинах (*Onychoteuthis banksi banksi*, *Onykia carriboea*), или, напротив, только взрослые особи, тогда как молодь держится у поверхности главным образом днем (*Sthenoteuthis*). Ночью в поверхностном слое держится практически вся взрослая часть популяции (*Sthenoteuthis*, *O. banksi borealijaponicus*) или лишь некоторая часть ее (*Ommastrephes*, *Hyaloteuthis*, *G. borealis*).

Кальмары мелких, средних или крупных размеров. Имеют светящиеся органы (кроме *Onykia* и *Gonatopsis*), часто разнообразного строения. Обитают преимущественно в открытом океане, над шельфом встречаются редко, как правило, лишь во время нагула, когда в погоне за добычей кальмары иногда подходят почти к самому берегу. Хищники — преследователи и активно пасущиеся хищники. Главная пища — мелкая стайная рыба: светящиеся анчоусы, летучие рыбы, полурыбы, сайра, скумбрушка, гоностоматиды и пр., мелкие кальмары, в том числе своих же видов, также макропланктонные ракообразные (эвфаузииды, гипериды, креветки), планктонные гастроподы, хетогнаты и т.п. Поедают любую доступную по размерам добычу, но по сравнению с размерами хищников средний размер жертвы невелик. Состав пищи зависит от размера кальмаров: в пище мелких особей преобладают макропланктон, мелкие полупланктонные и микронектонные рыбы, среднеразмерных — рыба и макропланктон, крупных — почти исключительно рыба и кальмары. В соответствии с этим пищевые спектры самцов и самок, особей скороспелых и позднеспелых

группировок значительно различаются. Кормятся в основном вечером и утром, а при обилии пищи — всю ночь. Хорошо подходят на свет (кроме молоди *Onykia*). Обычно затаиваются под корпусом судна и бросаются на сверкнувшую в луче света добычу. Большинство видов успешно облавливаются кальмароловными блеснами или вертикальным ярусом. Стремительно плавают с помощью воронки. Молодые кальмары днем могут вылетать из воды и пролетать некоторое расстояние по воздуху над поверхностью воды; при парении в воздухе плавники максимально расправлены, а у *Sthenoteuthis* и, вероятно, *Ommastrephes* растопырены руки и растянуты защитные мембраны рук, образующие "головной плавник". Плавники используются также при медленном плавании и маневрировании. Большинство видов совершают далекие нагульные и нерестовые миграции со скоростью 5—10 миль в сутки.

Размножаются в открытом океане. У *Sthenoteuthis*, *Ommastrephes*, *Onychoteuthis* и *Gonatopsis borealis* самцы гораздо мельче самок и соотношение полов резко неравное: в репродуктивной зоне преобладают самцы, в нагульной — самки. У *Eucleoteuthis* и *Hyaloteuthis* соотношение полов и их размеры приблизительно равны. Спаривание происходит иногда задолго до нереста. Самцы оммастрефид переносят сперматофоры гектокотилизированной рукой на ротовую мембрану самки. У *Onychoteuthidae* и *Gonatidae* сперматофоры переносятся сильно развитым penisом: у *Gonatopsis* предположительно в мантийную полость самки, у *Onychoteuthis* в разрезы, сделанные крючьями булавы (?) самца на наружной поверхности брюшной стороны мантии самки. Яйца мелкие. Плодовитость — сотни тысяч яиц. Кладки неизвестны, у *Ommastrephinae*, вероятно, пелагические. Развитие с личиночной стадией. Личинки обитают в эпипелагиали и совершают небольшие суточные вертикальные перемещения. Рост быстрый. У многих видов (*Sthenoteuthis*, *Ommastrephes*, *Onychoteuthis*, *G. borealis*) имеются по 2—4 нерестовые группировки, которые частично симпатричны, но различаются по размерам зрелых особей и времени нереста. Места нагула особей позднеспелых группировок расположены дальше от мест нереста, чем у скороспелых. Самцы созревают в возрасте 6—12 мес., самки — от 6 мес. до 2, самые крупные — 3 лет. Все кальмары гибнут после первого нереста. Поведение изучено слабо, так как в аквариумах они долго не выживают. Ряд видов имеет существенное промысловое значение, а потенциал промысла очень велик (Александронец, 1983; Буруковский и др., 1977; Вовк, Нигматуллин, 1972а, б, в; Гаевская, Нигматуллин, 1976, 1981; Зальгалин и др., 1983; Зуев, 1967, 1971, 1973, 1975а, б, 1976, 1983; Зуев, Зайка, 1977; Зуев, Несис, 1971; Зуев и др., 1975, 1976, 1979, 1980; Зуев, Нигматуллин, 1975 а, б, в, 1977; Зуев, Никольский, 1981; Зуев, Цымбал, 1982, 1983; Зуев, Шевченко, 1973; Зуев, Юсупова, 1977; Муравская, Шульман, 1982; Мурзов, Нигматуллин, 1983; Несис, 1971б, 1973а, д, 1974б, ж, 1977 б, ж, 1979 а, г; Нигматуллин, 1972б, в, 1977, 1979, 1981; Нигматуллин и др., 1977, 1983а, б, в; Нигматуллин, Пинчуков, 1976; Нигматуллин, Топорова, 1976, 1982; Никольский, Чесалин, 1983; Никольский, Шульман, 1980; Слободской, 1977, 1979; Филиппова, 1971, 1974; Шевцов, 1969, 1972; Шульман, Нигматуллин, 1981; Akabane et al., 1979; Araya, 1983; Bernard, 1980, 1981; Burukovski et al., 1979; Clarke, 1966; Filippova, 1968; Fiscus, Mercer, 1982; Girsch et al., 1976; Hartmann, 1970;

Ishii, 1977; Kubodera et al., 1983; Murakami, 1976; Murakami et al., 1981; Murata, Ishii, 1977; Murata et al., 1976, 1982, 1983; Naito et al., 1977 a, b; Nishimura, 1966; Okada, 1968, 1969; Okutani, 1968a, 1969, 1977, 1980; Okutani, McGowan, 1969; Okutani, Murata, 1983; Okutani, Tung, 1978; Okutani et al., 1976, 1981; Rancurel, 1976, 1980; Roper, 1963; Silas, 1968; Tsuji, Leisman, 1981; Tung, 1976a, b; G. Voss, 1967a, 1969, 1971a; Wormuth, 1976; Yamamoto, Okutani, 1975; R. Young, 1972a, 1975d).

2.1.1.1.2. Нерито-океанические животные — тип *Todarodes*

Todarodes (*T. sagittatus* и *T. angolensis* также 2.2.1.2.1.), *Dosidicus*, *Berryteuthis anonychus*, *Gonatus kamtschaticus*.

По внешнему виду и экологически сходны с видами предыдущей группы, но отличаются характером ареалов: их ареалы не зональны, не пересекают океан (кроме *T. angolensis*), а привязаны к ближайшим массивам суши или подводным возвышенностям. Такая ограниченность ареалов *Todarodes* обусловлена нерестом на дне, а *Dosidicus* — специализацией к обитанию в высокопродуктивных прибрежных сообществах с несбалансированными продукционными циклами (Нигматуллин, 1979).

Кальмары крупных и средних размеров. Органы свечения имеются только у *Dosidicus*. Обитают в толще воды над склоном и прибрежной абиссалью, виды *Todarodes* в нагульный период часто встречаются и над шельфом, даже у берега. Все возрастные группы *Dosidicus* и *B. anonychus* обитают в пелагиали, ночью поднимаются к поверхности, днем рассеиваются в толще воды выше термоклина. У *Todarodes* в пелагиали живет преимущественно молодь и "подростки", взрослые же особи *T. pacificus* держатся часто, а *T. sagittatus* и *T. angolensis* — преимущественно в придонных слоях, тем самым приближаясь к видам группы 2.2.1.2.1. В придонных слоях *T. pacificus* встречаются на глубинах преимущественно 50–250 м, редко до 500–700 м, *T. sagittatus* и *T. angolensis* — от 100–200 до 1000 м и глубже, чаще всего на 300–700 м. Основные районы скопления — над кромкой шельфа и мористее нее в зонах апвеллингов и гидрологических фронтов. Главная пища — мелкая стайная рыба (миктофиды, мавролики, анчоусы, сайра, скумбрушка, сельдевые), молодь крупных рыб (тресковые, морские окуни), кальмары, в том числе своего вида, макропланктон (эффаузииды, гиперииды, креветки). Размерная смена объектов питания — как у видов предыдущей группы, но *Todarodes* и *Dosidicus* предпочитают всегда самую крупную добычу из той, с которой в состоянии справиться, так что размеры добычи относительно размеров хищника у взрослых кальмаров могут быть довольно велики. Взрослые *Todarodes sagittatus* и *Dosidicus* во время нагула в прибрежной зоне пожирают множество промысловой рыбы (сельдь, сайра, сардина, мерлуза и пр.). Способы охоты — как у видов предыдущей группы. Кормятся в основном утром и вечером или всю ночь, но *T. pacificus* иногда питаются и днем в придонном слое. Некоторые виды этой группы (*T. sagittatus*, *T. pacificus*) совершают огромные по протяженности миграции — до 3500–4000 км. Велики миграции и у *D. gigas*. Дальность миграций определяется максимальным расстоянием, с которого кальмары могут успеть вернуться на нерестилища к началу

периода размножения. Скорость при миграциях 10–15, иногда (*T. pacificus*) до 35 миль в сутки. Очень активны и подвижны, но в воздух, как правило, не вылетают.

Todarodes размножаются на дне, *Dosidicus* и гонатиды предположительно в зоне материкового склона, но не известно, на дне или в толще воды. Кладка *Todarodes* донная, кладки *Dosidicus* и гонатид неизвестны. Самцы *T. sagittatus*, *T. angolensis* и *D. gigas* намного, *T. pacificus* несколько мельче самок. Созревают они значительно раньше самок. Соотношение полов резко колеблется: на нерестилищах преобладают самцы, в местах нагула самки; у *T. pacificus* в период нереста зрелые самцы преобладают в поверхностных слоях, самки — в придонных. Спаривание происходит задолго до нереста, обычно на миграционных путях и, вероятно, повторяется несколько раз. Характер спаривания — как у видов предыдущей группы. Яйца мелкие, 1–2 мм. Плодовитость — сотни или сотни тысяч яиц. Развитие с личиночной стадией. Личинки обитают в эпипелагиали.

Популяционная структура сложная. У *D. gigas* имеются три частично симпатричных группировки, различающиеся по размерам при созревании, местам обитания и дальности миграций. У *T. pacificus* таких группировок 4: весенне-, летне-, осенне- и зимнерестующая, они различаются не только по времени нереста, но и по местам размножения, путям нагула, темпу роста и динамике численности. У *T. sagittatus* различаются полуоседлые южные и мигрирующие северные группировки, среди тех и других есть весенне-летняя и осенне-зимняя группировка. У *T. angolensis* и (на части ареала) *T. sagittatus* имеются многочисленные локальные популяции, приуроченные к склонам отдельных подводных гор, хребтов, островов или материковых массивов, обмен генами между которыми поддерживается благодаря разносу личинок и миграциям пелагической молоди. Рост быстрый. *T. pacificus*, южные *T. sagittatus*, раннеспелые *D. gigas* и предположительно *B. anonychus* созревают в возрасте 1 года, позднеспелые *D. gigas*, *T. angolensis* и северные *T. sagittatus* — самцы в 1, самки предположительно в 2 года; самые крупные самки *D. gigas*, возможно, имеют возраст 3–4 года. Все кальмары гибнут после первого нереста. Поведение изучено слабо, в аквариумах живут недолго. Имеют чрезвычайно важное промысловое значение и большой промысловый потенциал (Беренбойм, Сенников, 1982; Дубинина, 1983a; Зуев, Несис, 1971; Зуев и др., 1976; Корзун и др., 1979; Корзун, Садков, 1983; Микулич, Козак, 1971; Несис, 1967a, 1970, 1973a, д, 1977ж, 1979a, г; Нигматуллин, 1972b, 1979; Нигматуллин и др., 1983a; Павлычев, Шевцов, 1977; Парфенюк и др., 1983; Сабиров, 1983; Скалкин, 1973; Филиппова, 1971, 1974; Шевцов, 1970, 1971, 1973, 1974a, 1975, 1978, 1979; Akabane, Kubota, 1972; Araya, 1976; Burukovski et al., 1979; Clarke, 1966; Doi, Kawakami, 1979; Ehrhardt et al., 1983; Filippova, 1968; Flores, 1983; Flores et al., 1976, 1977; Hamabe, 1962, 1963; Hamabe, Shimizu, 1966; Hamabe et al., 1975, 1976; Hayashi, 1970–1971; Jaeckel, 1958; Kasahara, 1978; Kasahara, Ito, 1968; Kasahara, Nazumi, 1967; Kawaguchi, Nazumi, 1972; Kitano, 1979; Kubodera, Okutani, 1981; Mangold-Wirz, 1963a; Murata, 1983; Murata, Araya, 1970; Murata et al., 1971, 1973, 1976; Nesis, 1983; Okiyama, 1965, 1969; Okutani, 1965, 1966, 1968a, 1977, 1983a; Okutani, Hasegawa, 1979; Okutani, Watanabe, 1983;

Rosenberg et al., 1980; Sato, 1976; Shojima, 1971, 1972; Studies. . ., 1972; Suzuki, 1963, 1976; Suzuki, Hamabe, 1976; Suzuki et al., 1974; Tashiro et al., 1972; Wiborg, 1972, 1978, 1979b, 1980b, 1981; Wiborg, Gjsaeter, 1981; Wiborg et al., 1982a; Yasui, 1976).

2.1.1.2. НЕСТАЙНЫЕ (ЖИВУЩИЕ ПАРАМИ) ОКЕАНИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ – ТИП THYSANOTEUTHIS

Один род *Thysanoteuthis*. Крупные кальмары (длина мантии до 1 м) с мощной мускулистой мантией, уплощенной в спинно-брюшном направлении, и длинными плавниками ромбической формы, протягивающимися вдоль всей мантии. Руки и щупальца относительно короткие, руки с сильно развитыми защитными мембранами. Предположительно имеется светящийся орган на чернильном мешке. Тропические океанические эпипелагические животные, обитают в приповерхностном слое воды, ночью – у самой поверхности, днем на глубинах нескольких десятков метров. Плавают, как правило, парами (самец и самка), редко – небольшими стаями (агрегация нескольких пар?). Очень подвижны, молодые кальмары могут выпрыгивать из воды или пролетать небольшое расстояние над водой, при быстром плавании в воде издают звуки. Однако в покое плавают медленно, неторопливо, с помощью плавников, воронку используют только при бегстве от опасности. Питаются макропланктоном и микронектоном. Способы охоты не исследованы. Размножение у поверхности. Тип спаривания не известен. Кладка – студенистый шнур длиной 1–2 м, диаметром 10–20 см. Полужидкая, прозрачная, но прочная слизь образует намотанный по спирали на поверхности шнура тяж, в который заключена длинная цепочка мелких (1,5–1,8 мм) яиц. Яйца интенсивно пигментированные, розово-фиолетового цвета. В кладке несколько десятков тысяч яиц. Плодовитость самки огромна, до нескольких миллионов яиц. Очевидно, самка откладывает несколько кладок на протяжении довольно длительного времени. Период инкубации 4–6 сут. Личинки обитают в эпипелагиали. Продолжительность жизни, по предварительным данным, несколько лет. Кальмары, совершают протяженные миграции, но они чисто пассивны – разнос с теплыми океанскими течениями. Активных горизонтальных миграций не известно. Численность невелика, промысловое значение ничтожно (Архипкин и др., 1983а, б; Зуев, Несис, 1971; Несис, 1975а; Clarke, 1966; Issel, 1920; Misaki, Okutani, 1976; Nishimura, 1966; Okutani, 1966, 1967; Sanzo, 1929; Suzuki et al., 1979; Tabeta, 1972; Taeg, 1970; Yamamoto, Okutani, 1975).

2.1.2. ПЛАНКТОННЫЕ ЖИВОТНЫЕ – ТИП ARGONAUTA

Argonauta, *Tremoctopus violaceus*, *Ocythoe*.

Эпипелагические осьминоги мелких и средних размеров. Тело довольно плотное, руки длинные, без зонтика или с зонтиком, не соединяющей все руки. Мантийное отверстие широкое, глаза, жаберы и чернильный мешок отлично развиты. Кожа *Argonauta* и *Tremoctopus* гладкая, у самок *Ocythoe* имеются кожные гребни на брюшной стороне тела. Окраска яркая и пестрая, самки *Tremoctopus* имеют цветные глазчатые пятна на оторочках рук

1-й пары и предположительно светящиеся железы по краю оторочки. В основном окраска покровительственная (темный верх – светлый низ), но осьминоги свободно меняют цвет. Однако набор "масок" скуден. Самки *Argonauta* строят тонкую известковую раковину, выделяемую дистальными лопастями 1-й пары рук. Самка сидит в раковине, засунув внутрь руки 2–4-й пар и выпростав руки 1-й пары, дистальные лопасти которых распластаны по поверхности раковины и закрывают ее всю (при опасности они сокращаются); воронка и клюв выставлены наружу. Раковина служит самке домом и выводковой камерой, самка покидает ее лишь при резком ухудшении условий обитания и при агонии. Самки *Argonauta*, *Ocythoe* и *Tremoctopus* совершают суточные вертикальные миграции с ночным подъемом к самой поверхности воды. Самкам мелких океанических видов *Argonauta* (*A. boettgeri* и *A. hians*) и предположительно молодым самкам крупных дальнееритических (или нерито-океанических) видов (*A. argo*, *A. podosa*) свойственна особая и характерная черта поведения: во время ночных подъемов к поверхности они цепляются за любой активно плавающий или пассивно дрейфующий по поверхности объект (кусочки пемзы, листья, комочки битума, пустые раковинки крылоногих моллюсков, живые медузы, молодь пиросом, личинки ротоногих раков и пр.), за первую самку цепляется другая, за нее третья, так что образуются дуговидные цепочки из нескольких (до 20–30) самок. Самки в цепочке совершенно неподвижны. При волнении моря в раковину может попасть пузырек воздуха; такая самка обычно не может избавиться от него и в результате этого "несчастного случая" вынуждена дрейфовать по поверхности. Это, однако, скорее исключение, чем правило. Самки *Tremoctopus* по ночам часто также неподвижно лежат на поверхности. Днем самки всех трех родов рассеиваются в эпи- и верхней мезопелагиали, но, видимо, не опускаются ниже термоклина. Самцы *Ocythoe*, *Tremoctopus* и *Argonauta* карликовые, в десять или несколько десятков раз мельче самок, обитают в эпипелагиали. Самцы и молодые самки *Tremoctopus* имеют оригинальный защитный механизм: обрывают кусочки жгучих щупалец физалий, с которыми обитают в одном биотопе, и носят их на руках первых двух пар, придерживая присосками. Взрослые самки защищаются иначе: широкая боковая оторочка рук 1-й пары подразделена поперечными бороздками на отрезки, каждый с 1 присоской и 1–3 крупными глазчатыми пятнами. В покое она свернута и подвернута ко рту. При опасности рука разворачивается, кусок руки отрывается по морфологически предопределенной линии, и лишенная контролируемого ЦНС нервномышечного тонуса оторочка этого оторвавшегося куса мгновенно резко расширяется, отчего глазчатые пятна как бы вспыхивают, отвлекая на себя внимание хищника. Поэтому у взрослых самок *Tremoctopus* руки 1-й пары всегда оборваны на концах и короче рук 2-й пары. Самцы *Ocythoe* часто живут в пустых домиках бочоночников или одиночных салп. Самки *Ocythoe*, самцы и самки *Argonauta* не имеют специальных защитных приспособлений (кроме раковины у самок *Argonauta*).

Самки *Argonauta* стайные (см. выше) или одиночные, взрослые самки *Ocythoe* и *Tremoctopus* одиночные. Мантийная мускулатура осьминогов хорошо развита. Крупные самки *A. podosa* способны выбрасывать на воздухе струю воды из воронки на расстояние до 2 м, мелкие самки *A. boet-*

tgeri и *A. hians* могут буксировать предмет, за который цепляются. Несмотря на это, они малоподвижны, плавают медленно. Пассивные горизонтальные миграции (разнос с течениями) очень велики, но активных горизонтальных миграций, по-видимому, нет. Единственный движитель — воронка.

Самки мелких видов *Argonauta* и молодые самки *Tremoctopus* питаются исключительно пелагическими моллюсками — килевогими и крылоногими, а также молодью осьминогов (самцы или молодь своего вида?). Кормятся, по всей видимости, преимущественно днем. Самки крупных видов *Argonauta*, молодь и взрослые самки *Tremoctopus* в неволе охотно едят мелкую рыбу и креветок, но сами поймать активную добычу не способны. Питание самок *Ocythoe* и самцов всех трех родов не изучено. Специализация на питании пелагическими моллюсками — уникальная для головоногих черта биологии.

У самцов одна рука гектокотилизируется целиком, это заметно уже при рождении. Единственный сперматофор каким-то образом перемещается внутрь гектокотилизированной руки и размещается в специальном резервуаре на ее дистальном конце. При созревании гектокотиль, ранее скрученный и скрытый в особом мешке, разворачивается и оказывается гораздо длиннее и шире прочих рук, сравнимым с размером тела самца. При спаривании он отрывается от тела и, конвульсивно изгибаясь, заползает в мантийную полость самки, где и хранится. Все зрелые самки имеют в мантийной полости один, иногда 2—3 гектокотили. Самец после спаривания сразу погибает. Самки всех родов проявляют заботу о потомстве. Самки *Ocythoe* живородящи, вынашивают яйца в яйцеводах до вылупления личинок. Самки *Tremoctopus* формируют крупную яйцекладку из сплетенных стебельками яиц (длиной до 20 см, шириной 10—13 см) и носят ее на руках 1-й пары у основания. Самки *Argonauta* вынашивают яйца в раковине. *Ocythoe* и *Tremoctopus* размножаются только достигнув крупных размеров, и спариваются, вероятно, задолго до нереста. Напротив, самки *Argonauta*, особенно *A. boettgeri* и *A. hians*, начинают размножаться очень рано, вскоре после постройки начальной раковины и спаривания, и размножаются в течение всей последующей жизни, продолжая питаться, расти и надстраивать раковину — еще одна уникальная для головоногих особенность. В раковинах самок *Argonauta* и на руках самок *Tremoctopus* содержится несколько порций яиц, находящихся на разных стадиях развития, от ранних до готовых к вылуплению, но в пределах одной порции стадии развития яиц близки. По-видимому, самки каждую ночь выметывают очередную порцию личинок и откладывают очередную порцию яиц. Число порций яиц при этом соответствует продолжительности инкубации (трое суток у *A. hians* и *A. boettgeri*, пять у *T. violaceus*). Яйца *Argonauta* очень мелкие (0,8—0,9 мм), разовая плодовитость (число яиц в яйцевом комке) крупной самки — несколько десятков тысяч. Яйца *Ocythoe* вдвое, а *Tremoctopus* вчетверо крупнее, плодовитость — 100—150 тысяч яиц. Пассивное парение самок *Argonauta* ночью у поверхности может быть адаптацией к откладке яиц и вымету личинок. Личинки всех трех родов широко распространены в толще воды — до глубины порядка 500 м, но в основном сосредоточены в верхнем 100-метровом слое. Личинки *Argonauta* стайные, одеты слизистым чехлом, совершают небольшие суточные вертикальные

миграции. В неволе живут плохо и недолго, не размножаются. Судя по аквариальным наблюдениям, эти животные "тупые", неспособны обучаться (Несис, 1973б, 1977г, 1978в, 1979б; Савилов, 1969; Allan, 1950; Boletzky, Centelles, 1981; Dell, 1952; Hamabe, 1973; Hardwick, 1970; Jones, 1963; Kramer, 1937; Lacaze-Duthiers, 1892; Naef, 1923—1928; Nishimura, 1968a, Okutani, 1960; Okutani, Suzuki, 1975; Packard, 1966, 1972; Portmann, 1952; Rancurel, 1970; Robson, 1932; Roper, Sweeney, 1976; Roper, Young, 1975; Tabeta, 1972; Tarlton, Doak, 1968; Thiel, 1971; Thomas, 1977; Torchio, 1976; G. Voss, 1967a; Voss, Williamson, 1972; J. Young, 1960; Zeiller, Compton, 1970).

2.2. СРЕДНЕГЛУБИННЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Живут в нижней эпипелагиали и мезопелагиали или (и) у дна в нижней сублиторали и верхней (или всей) батии или совершают суточные вертикальные миграции в пределах мезопелагиали и прилежащих частей эпипелагиали. Обитают в открытом океане или над склоном и подводными возвышенностями. Некоторые виды поднимаются к поверхности, но приповерхностные воды не являются их основным биотопом.

2.2.1. НЕКТОННЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Сюда относятся океанические кальмары нескольких семейств и один род отряда каракатиц (*Heteroteuthis*). Животные от очень мелких до гигантских размеров. Тело плотное, мускулистое, степень развития мышечной ткани разная, но всегда достаточная, чтобы животные сохраняли способность к активным горизонтальным миграциям. Плавники на заднем конце тела (у *Heteroteuthis* по бокам, но сдвинуты в заднюю половину мантии) мускулистые, обычно сердцевидные или ромбические. Щупальца хорошо развиты, только у *Lepidoteuthis* во взрослом состоянии редуцируются. Многие животные хорошо меняют окраску, но имеют скудный набор "масок", некоторые виды (группа 2.2.1.2.3) менять окраску неспособны. Светящиеся органы есть приблизительно у половины родов, часто чрезвычайно многочисленны, разнообразны (5—6 типов у одного животного) и очень сложно устроены, служат, в частности, для маскировки (вентральное противосвечение) и ослепления врага. Чернильный мешок хорошо развит. Как правило, стайные животные.

2.2.1.1. МИКРОНЕКТОННЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Животные мелких и очень мелких размеров — длина мантии до 10—15 см. Горизонтальные миграции неизбежно ограничены мелкими размерами особей, и некоторые океанические виды, вероятно, не совершают их, хотя и способны к горизонтальным перемещениям. Очень активны и подвижны.

2.2.1.1.1. Океанические животные — тип *Abraliopsis*

Abraliopsis, *Abralia* (часть видов: *A. anadamanica*, *A. japonica*), *Enoplo-teuthis anaspis*, *E. jonesi*, *E. higginsii*, *Pyroteuthis*, *Pterygioteuthis*, *Onykia* (только взрослые особи, молодь — в группе 2.1.1.1.1), *Brachioteuthis*.

Интерзональные мезопелагические или мезо-батипелагические животные, ночью поднимаются и в нижнюю эпипелагиаль. Окраска от светлой полупрозрачной до темно-красной. Все *Enoploteuthidae* и некоторые *Brachioteuthis* имеют фотофоры, которые у *Enoploteuthidae* устроены чрезвычайно сложно, многочисленны и разнообразны. Кожа гладкая (кроме некоторых *Brachioteuthis*). Плавники ромбические или почковидные. Ареалы обычно трансокеанические или циркумглобальные. Обитают, как правило, в открытом океане, на шельф не выходят. Совершают очень протяженные суточные вертикальные миграции. Питаются зоопланктоном (копеподы, эвфаузииды и пр.), мелкой рыбой и кальмарами. Нерест в открытом океане. Размеры самцов и самок близки, но самки обычно крупнее и численно преобладают. Гектокотилизация имеется (*Enoploteuthidae*) или отсутствует (*Onykia*, *Brachioteuthis*). У *Abralia* и *Abraliopsis* самец размещает сперматофоры на затылке самки, близ затылочного хряща, у *Enoploteuthis* — на внутренней поверхности мантии, у *Brachioteuthis* — на ротовой мембране. Способы их переноса у других родов не установлены, но у *Purroteuthis* и *Pterygioteuthis* спаривание, по-видимому, в положении "голова к голове". У *Pterygioteuthis* развит только правый, у *Purroteuthis* только левый, у остальных — оба яйцевода. Яйца мелкие, около 1–1,5 мм. *Abralia*, *Abraliopsis* и *Enoploteuthis* не имеют нидаментальных желез и выметывают в воду отдельные яйца, окруженные легким липким секретом сильно развитых яйцеводных желез. Яйца развиваются в верхних слоях воды. Кладка прочих родов не известна. Плодовитость — несколько сотен или 1–4 тыс. яиц. Развитие всегда с личиночной стадией. Личинки живут в верхних слоях воды. Продолжительность жизни, по-видимому, не более 1 года (Амелехина, 1983; Зуев, Несис, 1971; Несис, 1972в, 1973б, 1974б; Ткач, 1983; Филиппова, 1969; Филиппова, Юхов, 1979; Boucher, 1983; Burgess, 1982; Butcher et al., 1982; Clarke, 1966, 1969; Gibbs, Roper, 1971; Kubota et al., 1982; Okiyama, Kasahara, 1975; Okutani, 1974; Okutani, McGowan, 1969; Roper, 1966, 1972; Roper, Young, 1975; G. Voss, 1962, 1967a, 1969; Yamamoto, Okutani, 1975; R. Young, 1972a, 1973a, 1977, 1978; Young, Arnold, 1982; Young, Mencher, 1980; Young, Roper, 1976, 1977; Young et al., 1979b, 1980, 1982).

2.2.1.1.2. Нерито-океанические пелагические животные — тип *Watasenia*

Watasenia, *Abralia* (большинство видов), *Enoploteuthis* (большинство видов), *Enigmoteuthis*, *Selenoteuthis*, *Lampadioteuthis*, ?*Nematolampas*, *Heteroteuthis*.

Экологически сходны с видами предыдущей группы, но редко встречаются в открытом океане вдали от берегов и либо не пересекают океаны, либо представлены на противоположных берегах океана изолированными суперпопуляциями. Окраска от светлой полупрозрачной до ярко- или темно-красной. Все виды имеют фотофоры: у *Heteroteuthis* один внутримантийный с бактериальным свечением, светится сам фотофор или выбираемая через воронку светящаяся слизь ("стрельба огнем"), у *Enoploteuthidae* сотни наружных, у *Lycoteuthidae* 5–8 внутримантийных и несколько (или несколько десятков) наружных. Они служат для маскировки (вентральное противосвечение), ослепления врага, опознавания полового партнера и членов стаи.

Обитают над склоном и над океанскими глубинами недалеко от склонов или в нейтральных зонах. Некоторые виды *Abralia* и *Enoploteuthis* встречаются преимущественно у дна на склоне и над ним. Совершают протяженные суточные вертикальные миграции. Питаются зоопланктоном, мелкой рыбой и кальмарами. *Watasenia*, некоторые виды *Enoploteuthis* и *Abralia* и, вероятно, *Enigmoteuthis* размножаются вблизи берегов, *W. scintillans* и *A. veranyi* местами подходят буквально к самому берегу, совершая для этого горизонтальные миграции небольшой протяженности. Прибрежный нерест, очевидно, адаптация к сохранению личинок в прибрежных модификациях водных масс. *Heteroteuthis* и, вероятно, остальные виды группы размножаются у дна. Гектокотилизация отсутствует у *Selenoteuthis* и ?*Nematolampas*, имеющих парные мужские половые органы, и имеется у прочих родов. Сперматофоры переносятся в специальные углубления на внутренней стороне мантии самки близ затылочного хряща (*Abralia*, *Watasenia*), на внутреннюю стенку мантии или в мантийную полость самки (*Heteroteuthis*, *Enoploteuthis*). Размеры самок и самцов близки, самки немного крупнее и обычно более многочисленны. Яйца *Enoploteuthinae* мелкие (0,8–1,5 мм), выметываются прямо в воду поодиночке и развиваются (по крайней мере у *Watasenia*) в верхних слоях воды. Яйца *Heteroteuthis* крупнее (2,5 мм), откладываются на дно на склоне. Плодовитость до 2–4 тыс. яиц. Развитие со стадией пелагической личинки. Личинки *Lycoteuthidae* и *Enoploteuthinae* обитают в эпипелагиали, личинки *Heteroteuthis* всплывают со дна в толщу воды, а затем также держатся в эпипелагиали. По мере роста личинки начинают совершать суточные вертикальные миграции. Продолжительность жизни — от нескольких месяцев до года. *W. scintillans* — второстепенный промысловый вид, гл. обр. объект любительского промысла (Зуев, Несис, 1971; Несис, 1973а, б, 1974б, г, 1975а; Федотов, 1983; Adam, 1952, 1973; Berry, 1926; Boletzky, 1975а, 1978; Burgess, 1982; Clarke, 1966, 1969; Dilly, Herring, 1978; Imber, 1975; Leisman et al., 1980; Nishimura, 1968b; Okiyama, Kasahara, 1975; Okutani, 1966, 1968; 1969; Roper, 1966, 1972; Sasaki, 1929; Shimomura, Fukataki, 1957; Taki, 1964; G. Voss, 1962, 1967a; R. Young, 1964, 1977, 1978; Young, Roper, 1976, 1977; Zahl, 1971).

2.2.1.1.3. Нерито-океанические животные, обитающие у дна и в толще воды, — тип *Iridoteuthis*

Iridoteuthis, *Nectoteuthis*, *Stoloteuthis*.

Группа выделена условно, так как биология входящих в нее видов почти не изучена. Животные мелкие, мантия плотная, мускулистая, кожа гладкая. Плавники очень крупные, их длина может превосходить длину мантии. На брюшной стороне мантии имеется особый выступ — брюшной щит, закрывающий снизу всю голову или ее заднюю половину. Имеется светящийся орган. Свечение, по-видимому, бактериальное. Способны "стрелять огнем". Окраска яркая, ирризирующая. Обитают в нижней сублиторали и батнали, но регулярно ловятся также в мезопелагиали, вдали от склона не встречаются. В толщу воды поднимаются, вероятно, по ночам. К поверхности не поднимаются. Яйца, очевидно, откладываются на дно. В пределах сем. *Sepioidae* эта группа представляет собой переход от обитателей глу-

бин, в норме не отрывающихся от дна (группа 1.2.1.2.2), к пелагическим нерито-океаническим среднеглубинным животным — *Heteroteuthis* (группа 2.2.1.1.2). Три рода, включенные в эту группу, как и *Sepiolina* из группы 1.2.1.2.2 и *Heteroteuthis* из предыдущей группы, принадлежат к подсем. *Heteroteuthinae* (Dell, 1959; Roper, Young, 1975; наши данные).

2.2.1.2. НЕКТОННЫЕ (ЭВНЕКТОННЫЕ) ЖИВОТНЫЕ

Кальмары средних, крупных и гигантских размеров, длина мантии от 10–15 см до нескольких метров. Придонные, батинально-пелагические и пелагические животные. Горизонтальные миграции обычно значительные.

2.2.1.2.1. Придонно-океанические животные — тип *Illex*

Illex, *Todaropsis*, *Nototodarus*, *Martialia*, *Berryteuthis magister*, *Moroteuthis* (часть видов: *M. robusta*, *M. ingens*), *Pholidoteuthis*.

Эта группа не четко отделена, с одной стороны, от эпипелагических нерито-океанических животных (2.1.1.1.2), с другой — от батинально-пелагических животных (2.2.1.2.2), так как многие виды этой группы могут подниматься в толщу воды и даже к поверхности, например, *Moroteuthis robusta*, *Illex illecebrosus* или *Nototodarus sloani hawaiiensis*. Более того, *I. illecebrosus* и *N. sloani*, как и относящийся к группе 2.1.1.1.2 *Todarodes sagittatus*, в одних частях ареала постоянно живут у дна на глубинах свыше 100 м, в других же в основном в поверхностных водах вблизи берегов. В общем, в рассматриваемую группу включены те кальмары, основной биотоп которых — дно на глубинах от 50–100 до 500–1000 м (*Pholidoteuthis* встречаются и глубже, до 2000 м). Кальмары средних и крупных (*M. robusta* — гигантских) размеров. Мантия цилиндрическая, плавник ромбический или сердцевидный. Щупальца могут быть очень длинными или относительно короткими. Светящиеся органы отсутствуют. *Ommastrephidae* свободно меняют окраску, прочие члены группы окрашены однотонно и менять окраску неспособны. Мантия либо гладкая, либо шероховатая (*N. nipponicus*, *M. ingens*, *M. robusta*) или покрыта чешуйками (*Pholidoteuthis*). Распространены на внешних частях шельфов, на склонах, в талассобатинах. Стайные животные (кроме *M. robusta*). По степени активности сильно различаются: *Illex* и *N. sloani* очень активны и быстры, *Todaropsis*, *Martialia* и *B. magister* значительно менее подвижны, *Moroteuthis* и *Pholidoteuthis* малоподвижны, имеют нейтральную плавучесть за счет накопления в тканях раствора NH_4Cl , менее плотного, чем вода. Большинство видов совершают суточные вертикальные миграции (хорошо выражены у *Illex*, некоторых *Nototodarus* и *B. magister*). Нагульные и нерестовые миграции также хорошо выражены, у *Todaropsis* и *B. magister* они в основном батические, но у зимненерестующих иллексов северо-западной Атлантики и нототодарусов южной и восточной части Новой Зеландии горизонтальные миграции чрезвычайно велики и сравнимы с миграциями видов *Todarodes*.

Молодь питается макропланктоном (звфаузииды, гиперииды, креветки и др.), взрослые — рыбой, крупными ракообразными и кальмарами. Смена пищевого спектра с возрастом весьма существенна. По типу питания *Illex*, *Todaropsis*, *Nototodarus* — преследующие хищники, *B. magister* и, вероят-

но *Martialia*, *Moroteuthis*, *Pholidoteuthis* — активно пасущиеся или поджидающие хищники. Добыча может быть довольно велика по сравнению с хищником (равна длине мантии), но обычно значительно меньше. Кормятся обычно в сумерки или утром и после полудня, в основном в толще воды, но при обилии пищи — и у дна. Нерест, по-видимому, у дна на склоне. Самки крупнее самцов и раньше созревают. У *Illex* и некоторых форм *Nototodarus* имеются две (у иллексов) или несколько (у новозеландских нототодарусов) нерестовых группировок, различающихся по времени нереста (зима, лето), размеру половозрелых особей, местам нагула и дальности миграций. У нототодарусов крупные позднеспелые особи могут быть вдвое крупнее мелких скороспелых. Самцы позднеспелых группировок созревают намного раньше самок и спариваются с еще незрелыми самками задолго до нереста. Соотношение полов у них, особенно в сезон нереста, резко сдвинуто в сторону самок (это свойственно и *B. magister*). Самцы раннеспелых группировок созревают немного раньше самок, спариваются незадолго до нереста, соотношение полов у них почти равное. Спаривание обычно в положении "голова к голове". Сперматофоры переносятся либо в мантийную полость самки (*Illex*, *B. magister*), либо на ее ротовую мембрану (*Martialia*, *Todaropsis*, *Nototodarus*), либо на наружную поверхность ее мантии в особые разрезы (*Moroteuthis*). Переносится они одной (*Illex*, *Martialia*) или двумя гектокотилизованными руками (*Todaropsis*, *Nototodarus*) или двусом (*B. magister*, *Moroteuthis*). Яйца оммастрефид мелкие, около 1 мм, у *B. magister* — крупные, 3,5 мм. Плодовитость — около 10 тыс. (*B. magister*), несколько десятков или сотен тысяч яиц (*Illex*, *Nototodarus*). Кладки известны только для *Illex illecebrosus*: студенистые комки диаметром 0,5–1 м. Они имеют нейтральную плавучесть, выметываются у дна, реже в толще воды, но обычно парят в придонном слое. Вероятно, и у других членов группы кладки донные или придонные. Длительность инкубации у *Illex* 6–16 сут. Развитие с личиночной стадией (не известно у *Pholidoteuthis*). Личинки всплывают в верхние слои воды. Молодь *B. magister*, *Illex* и некоторых форм *Nototodarus* развивается в пелагиали, а когда подрастает, активно мигрирует на склон и шельф. Дальнейшие миграции на нагул и обратно на нерест происходят в пределах шельфа и склона. Молодь других членов группы развивается в основном биотопе взрослых особей. Продолжительность жизни *Illex*, *Todaropsis* и мелких форм *Nototodarus* — 1 год, у крупных форм *Nototodarus* и у *Martialia* предположительно 1 год у самцов и 2 года у самок, у *B. magister* — 1–2 года. *Moroteuthis*, вероятно живут несколько лет. В аквариумах иллексы живут хорошо, растут, размножаются, но полный цикл развития не получен. Многие виды группы, особенно из родов *Illex* и *Nototodarus*, имеют очень большое промысловое значение (Буруковский, Фроерман, 1977; Вовк, Нигматуллин, 1972а; Зуев, Несис, 1971; Ключник, Засыпкина, 1972; Корзун и др., 1979; Несис, 1967б, 1973а, д, 1979а, г; Несис, Нигматуллин, 1972; Нигматуллин, 1972б, 1979; Нигматуллин, Вовк, 1972; Петров, 1977, 1979; Раилко, 1979, 1983; Резник, 1982, 1983; Скалкин, 1977; Федорев, 1977, 1979, 1983; Филиппова, 1973; Филиппова, Юхов, 1979; Фроерман, 1977, 1981, 1983; Шевцов, 1974б; Шилин и др., 1983; Amaratunga et al., 1979; Boletzky et al., 1973; Boucher-Rodoni, 1975; Bradbury, Aldrich, 1969a, b; Brunetti, 1981; Burukovski et al., 1979; Castellanos, 1964; Clar-

ke, 1964, 1965, 1966, 1980; Clarke et al., 1979; Dawe et al., 1981; Durward et al., 1979, 1980; Ennis, Collins, 1978; Filippova, 1972; Froerman, 1984; Froerman et al., 1981; Hamabe et al., 1974; Hirtle, 1978; Hirtle et al., 1981; Ichikawa, Sato, 1976; Jaekel, 1958; Kasahara et al., 1978; Kawakami, 1976; Kawakami et al., 1972, 1973, 1974; Kawakami, Okutani, 1981; Koronkiewicz, 1980; Lipiński, 1981; Lu, Roper, 1979, Lux et al., 1978; Mangold-Wirz, 1963a; Mather, O'Dor, 1984; Mercer, 1971, 1973, 1975, 1976; Mesnil, 1976, 1977; Naito et al., 1977a, b; Nazumi et al., 1979; O'Dor, 1983; O'Dor, Balch, 1982; O'Dor et al., 1977a, b, 1980, 1982; O'Sullivan, Cullen, 1983; Roberts, 1979, 1983; Roper, Lu, 1969; Roper et al., 1969; Roper, Young, 1975; Rowe, Mangold, 1975; Saito, 1976; Sánchez, 1984; Schöne, 1977; Schuldt, 1979; Sissenwine, Tibbets, 1976; Smith et al., 1981; Squires, 1957, 1967; Vecchione, 1979; Vinogradov, Noskov, 1979; G. Voss, 1967a; Wallace, 1981).

2.2.1.2.2. Батипально-пелагические животные — тип *Ornithoteuthis*

Ornithoteuthis, *Lycoteuthis*, *Moroteuthis* (часть видов: *M. robsoni*, *M. loennbergi*, *M. knipovitchi*, ?*M. aequatorialis*), *Ancistroteuthis*, *Kondakovia*, *Psychroteuthis*.

Кальмары средних и крупных размеров с цилиндрической или веретеновидной мантией и ромбическим или сердцевидным, оттянутым назад плавником. Светящиеся органы хорошо развиты у *Lycoteuthidae* и *Ornithoteuthis*, имеются только у половозрелых самок *Psychroteuthis* и отсутствуют у *Moroteuthis* и *Ancistroteuthis*. Животные гетеротопные. Жизненный цикл *Ornithoteuthis*, вероятно, типичен для группы: личинки и ранняя молодь обитают в эпипелагиали преимущественно от 40–50 до 100–150 м; "подростки" — в эпи- и верхней мезопелагиали, до 400–500 м, но у поверхности редки; взрослые кальмары обитают в эпи- и мезопелагиали и придонных слоях на глубинах от 50–100 до 1000 м и глубже, на и над материковыми и островными склонами и подводными горами и вниз по течению от них в толще воды. Совершают суточные вертикальные миграции, но в любое время суток могут быть пойманы и в толще воды, и у дна. К поверхности поднимаются по ночам только в местах с очень крутыми склонами и локальными подъемами глубинных вод. Основной биотоп других видов группы тоже надсклоновая пелагиаль и дно на глубинах от 100 до 500–1000 м, многие виды иногда встречаются в поверхностном слое или, как *Ancistroteuthis*, у берега.

Виды этой группы подвижны и очень маневренны, *Ornithoteuthis* могут даже выплывать из воды. Другие виды не столь быстрые. Питаются мелкой рыбой (светящиеся анчоусы, молодь среднеглубинных хищных рыб и пр.), кальмарами, эвфаузидами, гипериидами, крупными копеподами, щетинкочелюстными, крылоногими моллюсками и пр. С возрастом пищевой спектр меняется слабо, лишь увеличивается максимальный размер жертв и доля хищных рыб в пище. Размеры добычи по сравнению с размерами хищника невелики. *Ornithoteuthis*, вероятно, и другие виды — активно пасущиеся хищники.

Самцы созревают раньше, чем самки. У *Ornithoteuthis* размеры самцов и самок различаются несильно. У *Lycoteuthis* самцы крупнее самок. Гекто-

котилизация имеется только у *Ornithoteuthis*. У *Moroteuthis*, *Ancistroteuthis* и *Kondakovia* сперматофоры переносятся с помощью пениса и помещаются в разрезы, сделанные самцом на мантии самки; у *Lycoteuthis*, имеющих парные мужские половые органы, они переносятся с помощью обоих пенисов. У *Lycoteuthis*, сильно выражен половой диморфизм в строении рук и положении фотофоров. Самки *Psychroteuthis* имеют развивающийся к моменту достижения половозрелости крупный сложный фотофор на концах рук 3-й пары. У *Ornithoteuthis* соотношение полов равное. В тропиках они созревают быстро и при малых размерах, на периферии ареала, в прохладных водах созревание замедляется и размеры половозрелых особей значительно возрастают. Перест предположительно на дне или у дна. Очевидно, имеются небольшие нерестовые миграции. Яйца *Ornithoteuthis* мелкие, *Lycoteuthis* и *Ancistroteuthis* — довольно крупные. Плодовитость *Moroteuthis* — десятки тыс. яиц. Развитие со стадией пелагической личинки. Продолжительность жизни у мелких форм (*Lycoteuthis*, *Ancistroteuthis*, *Ornithoteuthis*), вероятно, 1 год или даже меньше, крупные формы (*Moroteuthis*, *Kondakovia*, *Psychroteuthis*), вероятно, живут не менее 2–3 лет. Численность некоторых видов велика, но промыслового значения они не имеют (Зуев, Несис, 1971; Несис, 1979a; Несис, Нигматуллин, 1979; Нигматуллин, 1979; Филиппова, 1969; Филиппова, Юхов, 1979; Berdar, Cavallaro, 1975; Clarke, 1966, 1980; Filippova, 1972; Nemoto et al., 1984; Okada, 1968; Rancurel, 1970; Roper, Young, 1975; Toll, 1983; G. Voss, 1957, 1962, 1967a, b; Wormuth, 1976).

2.2.1.2.3. Пелагические животные — тип *Architeuthis*

Architeuthis, *Lepidoteuthis*, *Tetronychoteuthis*.

Название этой группы до некоторой степени условно, так как входящие в нее виды ловятся как в толще воды, так и у дна. Однако они не привязаны строго ко дну и их ареалы зональны. Обитание у дна, вероятно, обусловлено трофическими связями. К сожалению, биология этой группы изучена очень слабо.

Очень крупные и гигантские кальмары, длина мантии 0,5–5 м. Мантия слабо мускулистая, плавник округлый, овальный или ромбический. Кожа гладкая (*Architeuthis*) или покрыта чешуйками (*Lepidoteuthis* — "чешуйчатый кальмар", *Tetronychoteuthis* — кальмар — "брусчатая мостовая"). Щупальца *Architeuthis* и *Tetronychoteuthis* чрезвычайно длинные, у *Lepidoteuthis*, напротив, во взрослом состоянии отсутствуют. Фотофоров нет. Окраска красно-коричневая. Менять цвет не могут. Обитают в толще воды от эпипелагиали до батипелагиали и у дна; у поверхности в норме не встречаются. Основная зона обитания — мезопелагиаль и верхняя батиаль. В толще воды в продуктивных зонах океана распространены независимо от рельефа дна, а в малопродуктивных — преимущественно над подводными хребтами, горами и банками, т.е. в местах с повышенной биологической продуктивностью. Молодь не связана с дном, обитает в нижней эпи- и мезопелагиали, у *Architeuthis* — выше основной зоны обитания взрослых.

Виды этой группы — плохие пловцы. Имеют нейтральную плавучесть благодаря накоплению раствора NH_4Cl в вакуолях мышечного слоя, тем самым приближаясь к полупланктонным и планктонным кальмарам.

Плавники служат стабилизатором. Тем не менее они достаточно мощны, чтобы совершить бросок на добычу, а крупный размер позволяет им справиться с активной добычей. Питаются мезопелагическими и придонными рыбами и кальмарами. По-видимому, подстерегающие хищники. Одиночные, не стайные животные. *Architeuthis* имеют бисубтропическое распространение и совершают далекие миграции на нагул в продуктивные зоны умеренных широт, иногда и в приэкваториальные воды. Миграция на нагул в основном пассивная, с течениями, возвратная же, очевидно, активна. *Tetronychoteuthis* и *Lepidoteuthis* широко распространены, об их миграциях ничего не известно. Суточные вертикальные миграции имеются, по крайней мере у *Architeuthis*.

Самцы созревают значительно раньше самок. Гектокотилизация имеется у *Architeuthis*, но в переносе сперматофоров участвует и чрезвычайно длинный пенис; у двух других родов гектокотилия нет. Длина сперматофоров *Architeuthis* — до 20–22 см, они окружены снаружи слизистым чехлом. Вероятно, спаривание происходит задолго до нереста. Яйца мелкие. Плодовитость *Architeuthis* и *Lepidoteuthis* очень велика, возможно, до 1 млн. яиц. Кладка, вероятно, донная. Личинки не известны. Продолжительность жизни, видимо, несколько лет. Промыслового значения не имеют (Зуев, Несис, 1971; Несис, 1974д; Несис и др., 1985; Нигматуллин, 1976; Шевцов, 1982; Юхов, 1974; Aldrich, 1968; Clarke, 1964, 1966, 1980; Clarke, Maul, 1962; Clarke et al., 1979; Lane, 1957; Nishimura, 1968b; Pérez-Gándaras, Guerra, 1978b; Roper, Boss, 1982; Roper, Young, 1972; Toll, Hess, 1981).

2.2.2. ПОЛУПЛАНКТОННЫЕ И ПЛАНКТОННЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Животные со слабо мускулистой мантией, мягким, часто студенистым телом и, как правило, нейтральной плавучестью, которая достигается накоплением в теле раствора NH_4Cl . Неспособны к длительному активному плаванию и погоне за добычей. Размеры мелкие и средние, редко крупные. Плавники, если имеются, — на заднем конце тела, реже — вдоль всей мантии. Окраска обычно красно-коричневая, красно-фиолетовая, пурпурная или почти отсутствует — животные полупрозрачны или совершенно прозрачны. Менять окраску неспособны или почти неспособны. Светящиеся органы имеются у большинства родов, часто многочисленные и дифференцированные. Стайные, реже одиночные животные. Макропланктофаги, пассивно ожидающие или приманивающие добычу.

Особое положение занимают кальмары семейства *Cranchiidae* — промежуточное между среднеглубинными и глубинными животными. Личинки и молодь кранхиид развиваются в эпи- и мезопелагиали и потому принадлежат к среднеглубинному комплексу, а взрослые особи обитают в батипелагиали и, следовательно, принадлежат к глубинному комплексу. Но опускание в репродуктивный биотоп у одних видов (*Leachia* spp., *Liocranchia reinhardti*) происходит в период созревания, быстро, так что в среднеглубинных слоях воды животные проводят основную часть жизни, а у других (*Bekonella*, *Galiteuthis*, *Liocranchia valdiviae*) — постепенно, начиная с ранней юности, так что основную часть жизни они проводят в глубинных слоях. Сильно различаются и горизонты обитания взрослых особей. У одних взрос-

лые или близкие к половозрелости особи встречаются в нижней эпи- и мезопелагиали (*Helicocranchia*, *Egea*), у других — глубже 1000 м (*Bathothauma*, *Mesonychoteuthis*). Существенных морфологических различий между теми и другими, достаточных для отнесения их к разным жизненным формам, нет. Поэтому мы выделяем в всех кранхиид в особую группу и условно относим ее к среднеглубинным животным, поскольку именно для средних глубин характерно изобилие кранхиид.

2.2.2.1. ОКЕАНИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ

Обитают в открытом океане. Ареалы зональны¹.

2.2.2.1.1. Основной движитель — плавник

Среднеглубинные океанические кальмары от мелких (*Stenopteryx*) до крупных и гигантских (*Taningia*, *Mesonychoteuthis*) размеров. Основной пропульсивный орган — плавник, вороночный аппарат создает дыхательный ток воды, но при плавании играет подсобную роль, работая в основном при бегстве.

2.2.2.1.1.1. Животные без расширенного целома, играющего роль поплава, — тип *Chiroteuthis*

Ancistrocheirus, *Octopoteuthis*, *Taningia*, *Gonatus* (большинство видов), *Gonatopsis* (*Gonatopsis*), *Chaunoteuthis*, *Stenopteryx*, *Histioteuthis*, *Alluroteuthis*, *Neoteuthis*, *Cyclotheuthis*, *Discoteuthis*, *Chiroteuthis*, *Asperoteuthis*, ?*Chiropsis*, ?*Chiroteuthoides*, ?*Tankaia*, *Mastigoteuthis cordiformis*, *M. latipinna*.

Мезопелагические или мезо-батипелагические животные. Молодь многих видов поднимается в эпипелагиаль. Большинство видов (*Ancistrocheirus*, *Gonatidae*, *Octopoteuthidae*, *Histioteuthis*, *Discoteuthis*, *Chiroteuthis*) встречаются также у дна на склоне или, как виды *Mastigoteuthis*, постоянно держатся у дна. Малоактивные животные. Как правило, имеется аппарат нейтральной плавучести: вакуоли, заполненные раствором NH_4Cl , в редуцированном мышечном слое мантии, головы и рук (но не плавников и не щупалец). Такого аппарата нет у *Gonatidae*, *Chaunoteuthis* и *Neoteuthis*. У гонатид нейтральная плавучесть достигается за счет накопления жира в громадной печени, у *Chaunoteuthis* и ряда гонатид (*Gonatus madokai* и др.) в результате крайнего оводнения тканей. Мантия *Neoteuthis* плотная и она похожа на нектонных кальмаров, но площадь его плавника очень мала, так что пловец он плохой. Большинство видов группы имеют толстую, но слабо мускулистую мантию. Мантийно-вороночный замыкательный аппарат хорошо развит, простой или сложный. Плавники либо маленькие и слабые (*Stenopteryx*, *Histioteuthis*, *Alluroteuthis*, *Neoteuthis*), либо, напротив, гипертрофированных размеров (*Ancistrocheirus*, *Octopoteuthis*,

¹ Некоторые виды *Octopoteuthis*, *Histioteuthis*, *Chiroteuthis* и *Mastigoteuthis* имеют ареалы нерито-океанического типа, однако (по скудным данным, имеющимся в нашем распоряжении), экологически не отличаются от других видов тех же родов, ареалы которых — океанического типа.

Taningia, Discoteuthis, Mastigoteuthis). Глаза хорошо развиты, у Histioteuthis асимметричны: левый значительно крупнее правого. Голова иногда (Histioteuthis, Chiroteuthis) непропорционально велика. Кожа обычно гладкая (кроме некоторых Histioteuthis). Окраска от светлой, полупрозрачной до темной, преобладают красные, коричневые, пурпурные, фиолетовые тона. Обычны мелкие глазчатые пятна. Большинство видов имеют фотофоры, у Ancistrocheirus, Histioteuthis, Chiroteuthis они очень многочисленны. Фотофоры часто располагаются на концах рук (Octopoteuthis, Taningia, часть Histioteuthis) или щупалец (Chiroteuthis, Chiropsis). У самцов Stenopteryx ко времени полового созревания развивается особый очень крупный фотофор на спинной стороне мантии, светом которого они, видимо, привлекают самок.

Положение тела в воде определяется соотношением частей с положительной (вакуоли с раствором NH_4Cl) и отрицательной (мышечная ткань) плавучестью. Обычно кальмары парят горизонтально или в наклонном положении — слегка вверх (Histioteuthis, Gonatus) или вниз хвостом (Chiroteuthidae), но легко могут поворачиваться вокруг продольной или поперечной оси тела. Очень многие виды группы совершают суточные вертикальные миграции. Горизонтальные миграции, если и наблюдаются (например, у Taningia), то только пассивные. Питаются макропланктоном (эвфаузииды, гиперииды, креветки, крупные копеподы, хетогнаты и пр.), мелкой рыбой и кальмарами. Добычу пассивно поджидают на месте и либо подманивают ее фотофорами (Chiroteuthis — фотофорами на чрезвычайно удлинённых руках 4-й пары и на конце булавки еще более длинных — во много раз длиннее мантии — щупалец), либо бросаются на нее коротким рывком в момент, когда она проплывает мимо. Для удержания крупной добычи служат крючья на руках (Ancistrocheirus, Gonatus, Gonatopsis, Octopoteuthis, Taningia, Alluroteuthis), булаве (Gonatus, Ancistrocheirus) или чрезвычайно увеличенные присоски на булаве (некоторые Histioteuthis, Alluroteuthis, Discoteuthis, новый род Neoteuthidae). Впрочем, у многих видов группы щупальца автотомируются или редуцируются в молодости, при переходе от стадии личинки к мальку (Octopoteuthidae, Gonatopsis) или при половом созревании (Gonatus, некоторые Histioteuthis, предположительно Chaunoteuthis).

По-видимому, все виды группы размножаются на глубинах, в толще воды или на дне на склоне. Гектокотиль обычно отсутствует (имеется у Ancistrocheirus и Histioteuthis). У самцов *N. hoylei* — двойной набор половых органов. Сперматофоры переносятся сильно развитым penisом (Gonatidae, Octopoteuthidae, Chiroteuthidae, Mastigoteuthis). У Gonatus, Gonatopsis и Histioteuthis они размещаются на ротовой мембране, у Chaunoteuthis — в разрезах, сделанных самцом по бокам брюшной стороны мантии, у Octopoteuthis и Taningia внедряются в кожу головы, рук и передней части мантии самки. Яйца крупные, у Ancistrocheirus, Gonatidae и Histioteuthis 2–5 мм, у Stenopteryx около 1,5 мм. Плодовитость — несколько тысяч или десятков тысяч, а у крупных видов, таких, как *T. danae*, — сотни тысяч яиц. Нидаментальные железы очень крупны, очевидно, кладка весьма объемистая. Инкубация, по-видимому, длительная, возможно, несколько месяцев. Самки в период созревания или размножения ис-

пытывают полное перерождение тканей, теряют щупальца, присоски, крючья и после нереста всплывают к поверхности (Ancistrocheirus, Chaunoteuthis, Gonatus, Gonatopsis s. str., Histioteuthis). Все кальмары гибнут после первого нереста. Продолжительность жизни 1–3 года (у *T. danae*, вероятно, несколько лет). Личинки абсолютного большинства видов развиваются в эпипелагиали и верхней мезопелагиали. Виды группы очень многочисленны и играют важную роль в питании хищных морских млекопитающих и крупных рыб. Промыслового значения не имеют (Битюкова, Зуев, 1976; Зуев, Несис, 1971; Несис, 1965б, 1971а, 1972б, 1973а,д, 1979б; Филиппова, Юхов, 1982; Belman, 1978; Clarke, 1966, 1967, 1977, 1980; Clarke et al., 1969, 1979; Denton, Warren, 1968; Dilly, Herring, 1981; Gibbs, Roper, 1971; Kristensen, 1977, 1980а, б, 1981б, 1982, 1983, 1984; Kubota et al., 1981; Muntz, 1976; Nesis, 1970; Okutani, 1966, 1969, 1976; Okutani, McGowan, 1969; Roper, 1972; Roper, Young, 1975; Wiborg, 1979а, 1980а, 1982; Wiborg, et al., 1982б, 1984; G.Voss, 1967а; N. Voss, 1969; R. Young, 1972а, 1973б, 1975б, 1977, 1978; Young, Roper, 1969а).

2.2.2.1.1.2. Животные с расширенным целомом, заполненным легкой жидкостью, — тип Cranchia

Cranchia, Liocranchia, Leachia, Drechselia, Helicocranchia, Liguriella, Teuthowenia, Taonius, Belonella, Galiteuthis, Mesonychoteuthis, Egea, Megalocranchia, Sandalops, Bathothauma.

Кальмары с тонкой, кожистой мантией, большая часть внутреннего объема которой занята чрезвычайно расширенным целомом, который заполнен раствором NH_4Cl , — своего рода поплавок батискафа. Мантия обычно веретеновидная, но иногда шаровидная (особенно у молодежи ряда видов) или цилиндрическая. Мантия сростается с головой и воронкой. Кожа гладкая, иногда покрыта слизистым чехлом, у некоторых видов — кожными шипиками. Плавники от очень маленьких до очень больших. Руки относительно короткие, но мощные. Щупальца длинные (у взрослых иногда — *Leachia* s. str., *Taonius*, *Sandalops* — автотомируются). У *Belonella*, *Galiteuthis* и *Mesonychoteuthis* на щупальцах (а у *Mesonychoteuthis* и на руках) имеются крючья. Глаза у молодежи, как правило, стебельчатые, у взрослых сидячие. Фотофоры всегда имеются на глазах, иногда на чернильном мешке (*Megalocranchia*) и на концах рук (некоторых или всех) взрослых самок. Личинки и молодежь многих видов почти прозрачны, с возрастом окраска интенсифицируется и взрослые особи темно-красные, оранжевые, коричневые или фиолетовые. Имеют нейтральную плавучесть и обычно неподвижно висят в воде косо или вертикально, головой вниз. Малоподвижные макропланктофаги, пассивно поджидающие добычу. Крупные виды питаются мелкой стайной рыбой (миктофиды, паралипидиды и пр.) и кальмарами, мелкие и средние — копеподами, эвфаузиидами, гипериидами, хетогнатами и др. Добыча мала по сравнению с хищником.

Все виды размножаются в толще воды на глубинах. Гектокотилизация имеется (*Cranchiinae*) или отсутствует (*Taoniinae*), но у зрелых самцов резко изменяются концы некоторых или всех пар рук. Спаривание перед самым нерестом. Сперматофоры (у гигантских — длина мантии до 225 см у *Mesonychoteuthis hamiltoni* они тоже гигантские — до 27 см) переносятся

на голову и переднюю часть мантии и проникают через всю стенку мантии до ее внутренней поверхности. Яйца крупные (у *Galiteuthis glacialis* до 4 мм). Плодовитость — десятки тысяч яиц. Нидаментальные железы велики. Самки в период размножения испытывают перерождение тканей, становятся студенистыми, обычно теряют щупальца. Все кальмары гибнут после нереста. Развитие с личиночной стадией. Личинки развиваются в верхних слоях воды (только у *Mesonychoteuthis* в глубинах). Постепенно по мере роста или быстро, в период созревания, они опускаются в глубины. Основная зона обитания взрослых — мезо- или, чаще, батипелагиаль. Суточных вертикальных миграций не совершают или они заключаются лишь в подъеме ночью части особей выше обычной верхней границы обитания. Продолжительность жизни крупных видов не менее нескольких лет. Численность очень велика, играют важную роль в питании хищных морских рыб и млекопитающих (Зуев, Несис, 1971; Клумов, Юхов, 1975; Несис, 1972а, 1974в; Aldred, 1974; Clarke, 1962, 1966, 1980; Denton et al., 1969; Denton, Gilpin-Brown, 1973; Dilly, Herring, 1974; Dilly, Nixon, 1976; McSweeney, 1970, 1978; Muus, 1956; Nixon, 1983; Okutani, 1974, 1975а; Roper, Young, 1975; G. Voss, 1967а; N. Voss, 1974, 1980; J. Young, 1975; R. Young, 1975а, с, 1977, 1978).

2.2.2.1.2. Основной движитель — умбрелла — тип *Amphitretus*

Amphitretus, ?*Tremoctopus gelatus*. Средних размеров пелагические осьминоги со студенистым почти прозрачным телом. Тело *Amphitretus* покрыто толстым слизистым чехлом (крайне оводненной подкожной соединительной тканью). Вороночное отверстие редуцировано до двух овальных отверстий по бокам головы, так что вороночный аппарат может обеспечивать лишь создание дыхательного тока воды, а пропульсивную силу создает умбрелла, доходящая почти до концов рук. Глаза телескопические, сближены и сидят "на макушке", смотрят вверх. Чернильный мешок имеется. Фотофоров нет. Радула гребенчатая. Питаются, вероятно, мелким планктоном. Одноночные животные. Живут в мезо- и батипелагиали. Суточных вертикальных миграций не совершают. Размножаются на глубинах. Гектокотиль отличается от такового донных осьминогов *Octopodidae* тем, что модифицированные лигула и каламус расположены не на конце руки, а значительно проксимальнее конца с вентральной стороны руки (сбоку от присосок). Яичник лежит не сзади, как обычно, а над печенью, желудок — впереди печени. Яйца крупные, около 5 мм. Молодь похожа на взрослых, обитает в эпипелагиали. По мере роста *Amphitretus* погружаются на глубину.

Недавно описанный осьминог *Tremoctopus gelatus* отнесен к этой группе условно, так как горизонт его обитания не установлен. Крупные животные оранжево-красного цвета с широким мантийным отверстием и очень крупными глазами. Чернильный мешок уменьшен в размерах. Мантия настолько оводнена, что сквозь тело живого осьминога можно читать газету. Основной движитель, вероятно, воронка, но возможно, что умбрелла, соединяющая руки 1-й и 2-й пар, помогает при плавании. Самцы карликовые, по биологии не отличаются от самцов *T. violaceus* (группа 2.1.2.) (Robson, 1932; Sasaki, 1929; Thomas, 1977; Thore, 1949; G. Voss, 1967а).

2.2.2.2. НЕРИТО-ОКЕАНИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ

Обитают в толще воды над склоном и подводными возвышенностями или вблизи них. Ни над шельфом, ни в открытом океане вдали от склонов не встречаются. Ареалы не зональны.

2.2.2.2.1. Животные, имеющие аппарат нейтральной плавучести жесткого типа, — тип *Spirula*

Один род *Spirula*. Маленькие животные со скрученной "в бараний рог" известковой раковиной, помещающейся внутри тела на заднем конце. Раковина разделена септами на камеры, соединенные сифоном. Она достаточно прочна, чтобы выдержать гидростатическое давление, соответствующее глубинам 1300—2300, в среднем 1700—1750 м. Сифонный механизм создает сверхосмотические концентрации, достаточные для откачки из камерной жидкости одновалентных катионов против градиента гидростатического давления на глубине обитания спидулы, что обеспечивает поддержание нейтральной плавучести во всем глубинном диапазоне. Мантия плотная, мускулистая, шероховатая. Плавники крохотные, лепестковидные, сидят на самом конце тела под углом к продольной оси. Спирула плавает в вертикальном положении вниз головой и хорошо приспособлена к вертикальным перемещениям (пассивное всплытие или погружение плюс работа плавников и воронки), но не к горизонтальным миграциям. При опасности втягивает голову и значительную часть конечностей в мантию. На заднем конце тела между плавниками — крупный фотофор с постоянным небактериальным свечением, по строению резко отличающийся как от фотофоров каракатиц с бактериальным, так и от фотофоров кальмаров с собственным свечением. Функция свечения загадочна.

Мезопелагические животные, основную часть жизни проводят на глубинах 100—1000 м. Совершают суточные вертикальные миграции: днем преимущественно на 600—700, ночью на 100—300 м. Стайные животные, днем стаи плотнее, чем ночью. Радулы нет. Питаются зоопланктоном. Кормятся по ночам. Размножаются на дне на глубинах от 500 до 1500—1750 м. Взрослые особи опускаются в батипелагиаль незадолго до нереста. Самцы несколько крупнее самок. Гектокотилизируются обе брюшные руки, сперматофоры переносятся на ротовую мембрану самки. Яйца довольно мелкие (1,7 мм), донные. Инкубация длительная (несколько месяцев). Развитие прямое. Молодые спидулы вскоре после вылупления всплывают в мезопелагиаль. Донный нерест и неспособность к сколько-нибудь значительным горизонтальным миграциям приводят к тому, что ареал спидулы дизъюнктивный, и она обитает только в районах с замкнутыми циркуляциями промежуточных вод, обеспечивающими возможность пассивного возврата самцов и самок к склону. Растут медленно. Половозрелость наступает в возрасте 12—15 мес. Максимальная продолжительность жизни, по-видимому, не превышает 18—20 мес. Раковины после смерти моллюска всплывают и разносятся течениями далеко за пределы мест обитания спидул (Bruun, 1955; Clarke, 1966, 1969, 1970; Denton, Gilpin-Brown, 1971, 1973; Denton et al., 1967; Herring et al., 1981; Nixon, Dilly, 1977; J. Young, 1977).

2.2.2.2.2. Животные, не имеющие аппарата нейтральной плавучести жесткого типа, — тип *Allorposus*

Allorposus,? *Idioteuthis*,? *Dorsopsis*

Крупные, средних размеров или мелкие осьминоги со студенистым телом. Воронка полностью или на большей части длины срастается с головой. Мантйное отверстие у *Allorposus* и *Dorsopsis* широкое, у *Idioteuthis* редуцировано до двух узких щелей по бокам головы. Умбрелла у *Allorposus* очень глубокая, у *Dorsopsis* неглубокая, у *Idioteuthis* слабо развита. Радуга *Idioteuthis* и *Dorsopsis* гребенчатая, у *Allorposus* негребенчатая; желудок у *Idioteuthis* впереди печени, у *Allorposus* и *Dorsopsis* в нормальном положении. Окраска обычно светло-пурпурная, тело полупрозрачное. Глаза большие, у *Dorsopsis* сидят на затылке, смотрят вверх. Обитают у дна на склоне (гл. обр. 500–1000 м) и в толще воды над склоном и подводными возвышенностями. Вертикальные миграции у *Allorposus*, если имеются, невелики, горизонтальные — очень велики, но исключительно пассивны. Питаются, вероятно, зоопланктоном. У *Allorposus* и *Idioteuthis* гектокотилизируется 3-я правая рука. У *Allorposus*, как и у всех *Argonautoida*, она видоизменяется целиком, развивается в особом мешке перед глазом, при созревании выворачивается, при спаривании отделяется от тела. Но, в отличие от других *Argonautoida*, самцы *Allorposus* не карликовые, большой разницы в размерах между ними и самками нет. Гектокотиль *Idioteuthis* тоже очень длинен, но занимает лишь часть руки и при спаривании не отрывается от тела; по строению он близок к гектокотиллю *Amphitretus* и отличается от такового других осьминогов. Размножение, видимо, на дне. Яйца не описаны. Личинки *Allorposus* живут в эпипелагиали, они одеты слизистым чехлом, облегаящим парение в воде. Молодь обитает в очень широком вертикальном диапазоне — от поверхности до батипелагиали, главным образом над склоном, но иногда очень далеко в открытом океане (Несис, 1979б; Alvarillo, Hunter, 1981; Lu, Roper, 1979; Robson, 1932; Taki, 1963; Thore, 1949; G. Voss, 1967a).

2.3. ГЛУБИННЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Бати- и абиссопелагические кальмары и осьминоги. Многие виды на ранних стадиях развития, а некоторые — и на поздних иногда встречаются и в мезопелагиали (по крайней мере в нижних горизонтах), но основной биотоп — глубже 700–800 м. Полупланктонные и планктонные океанические животные. Активных нектонных животных, как и нерито-океанических видов, среди глубинных животных нет. Значительных суточных вертикальных миграций не совершают.

Занимающие промежуточное положение между среднеглубинными и глубинными животными кранхииды описаны выше (группа 2.2.2.1.1.2.).

2.3.1. ОСНОВНОЙ ДВИЖИТЕЛЬ — ПЛАВНИК — ТИП *BATHYTEUTHIS*.

Bathyteuthis (*B. bacidifera* также 2.2.2.1.1.1.), *Batoteuthis*, *Mastigoteuthis* (большинство видов), *Echinoteuthis*, *Valbyteuthis*, *Joubiniteuthis*, *Grimalditeuthis*, *Promachoteuthis*.

Мелкие или средних размеров кальмары с мягкими, студенистыми, иногда почти прозрачными (*Grimalditeuthis*) тканями. Мантйно-вороночный аппарат простой или модифицированный либо мантия срастается с воронкой (*Grimalditeuthis*) или с головой на затылке (*Promachoteuthis*). Плавники могут быть маленькими (*Bathyteuthis*, *Batoteuthis*, *Joubiniteuthis*, некоторые *Valbyteuthis*) или очень крупными (*Mastigoteuthis*, особенно *M. hjorti*, *Promachoteuthis megaptera*). У *Grimalditeuthis* два плавника — один за другим, второй в молодости обламывается. У *Joubiniteuthis*, *Echinoteuthis* и *Grimalditeuthis* гладиус сзади вытянут в длинную тонкую острую иглу, у *Batoteuthis* — в очень длинный хвост, у *Promachoteuthis* гладиус редуцирован. Щупальца обычно очень длинные со множеством мельчайших присосочек (*Mastigoteuthis* — "кальмар-хлыст", *Echinoteuthis*, *Batoteuthis*, *Promachoteuthis*, молодые *Joubiniteuthis*). Но у *Grimalditeuthis* щупальца полностью редуцированы, у *Joubiniteuthis* они редуцируются перед половым созреванием, а у *Mastigoteuthis* автотомизируются при опасности. Фотофоры есть у *Bathyteuthis* (заметны лишь у молоди), *Mastigoteuthis* (часть видов), *Echinoteuthis* и *Grimalditeuthis*, они простые и однотипные. Глаза обычно нормально развиты, но у *Promachoteuthis* очень маленькие, у *M. flammea* небольшие; у *Bathyteuthis* они полутелескопические, при обычном положении тела (вниз головой) смотрят вперед и вниз. Все виды имеют аппарат нейтральной плавучести, обусловленный накоплением в тканях вакуолей с раствором NH_4Cl . Нормальное положение тела — вниз головой (*Bathyteuthis*) или коное с приподнятым или опущенным (*Mastigoteuthis*) хвостом. Окраска обычно красная, пурпурная, фиолетовая или светлая. Цвет не меняют. *Promachoteuthis* не имеют чернильного мешка. Живут поодиночке или небольшими стайками. Питаются, по-видимому, мезо- или также макропланктоном. Добычу пассивно поджидают. К активным движениям неспособны. Суточных вертикальных миграций не совершают, лишь молодь некоторых видов по ночам поднимается выше основной зоны обитания. Размножение на глубинах, вероятно, в толще воды. Самки обычно крупнее самцов. Гектокотиль отсутствует у всех видов. У *Valbyteuthis*, *Mastigoteuthis* и *Joubiniteuthis* сперматофоры переносятся с помощью длинного пениса, у *V. oligobessa* они обнаружены в яичнике самки. Диаметр яиц у этого вида 1,5 мм. Развитие без личиночной стадии или со стадией личинки (*Valbyteuthis*, *Batoteuthis*), но изменения при переходе от личинки к мальку меньше, чем у родственных среднеглубинных видов. Молодь живет там же, где взрослые, имеет лишь несколько более широкий диапазон вертикального распространения (Несис, 1977в; Clarke, 1966; Clarke et al., 1979; Dilly et al., 1977; Nixon, Dilly, 1977; Okutani, 1983с; Rancurel, 1971; Roper, 1969; Roper, Young, 1967, 1968, 1975; G. Voss, 1967a; J. Young, 1977; R. Young, 1972a, 1978; Young, Roper, 1968, 1969b).

2.3.2. ОСНОВНОЙ ДВИЖИТЕЛЬ — УМБРЕЛЛА — ТИП *JAPETELLA*

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

Мелкие и средних размеров осьминоги со студенистыми, иногда (*Vitreledonella*) медузообразной консистенции тканями. Умбрелла очень хорошо развита. *Vampyroteuthis* и *Cirrothauma* имеют плавники, играющие важ-

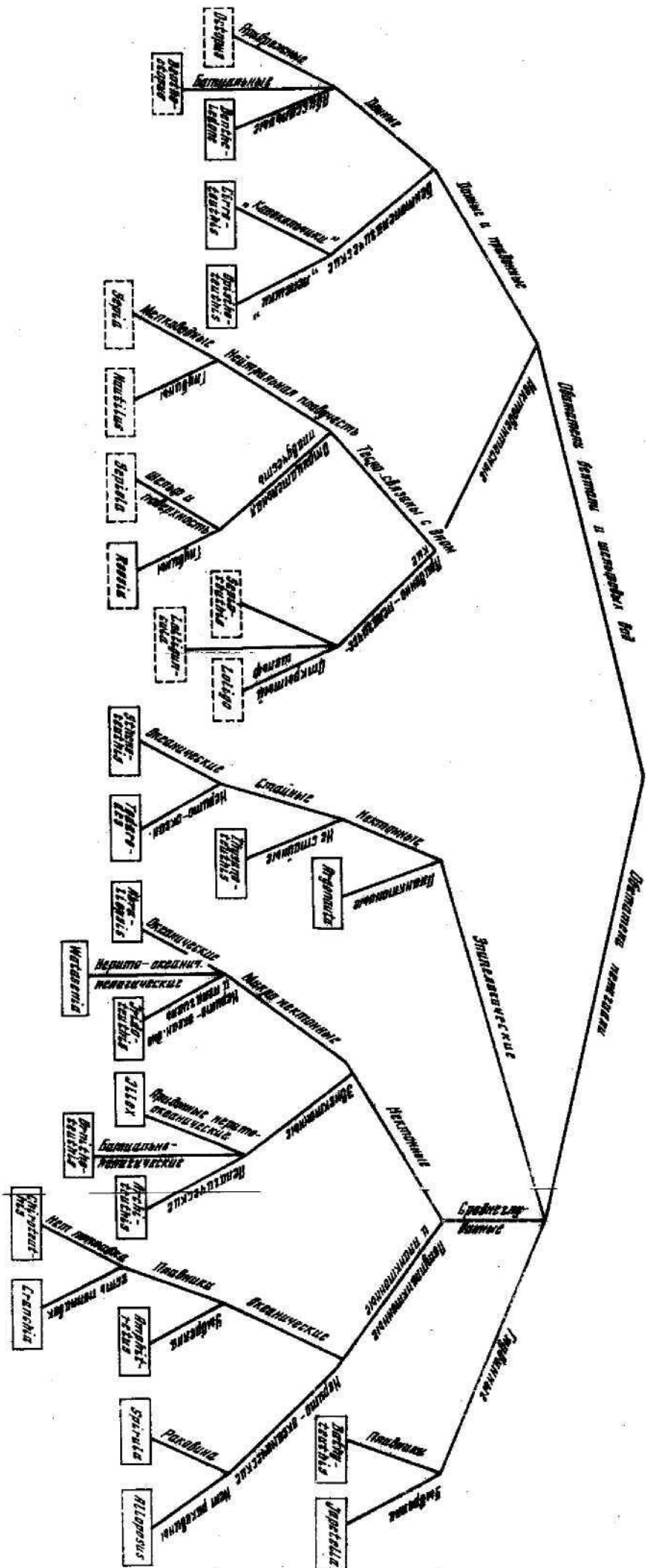


Рис. 30. Иерархическая классификация жизненных форм современных головоногих

ную роль в локомоции (бегство от опасности). Мантийное отверстие у всех, кроме *Cirrothauma*, широкое, но мантийно-вороночный движитель слаб из-за оводненности тканей. Почти все виды группы имеют фотофоры. У *Vampyroteuthis* они просты по устройству, но многочисленны и неоднотипны. У *Bolitaenidae* светится кольцо вокруг рта у взрослых самок (образуется в период полового созревания). *Cirrothauma* — единственный слепой головоногий моллюск, глаза редуцированы и могут только отличать свет от тьмы; глаза *Eledonella* и *Vitreledonella* маленькие, у прочих родов хорошо развиты. Чернильный мешок отсутствует (*Vampyroteuthis*, *Cirrothauma*) или уменьшен в размерах (*Bolitaenidae*). Окраска *Vampyroteuthis* темно-пурпурная на внешней стороне тела, и глубокая бархатно-черная (уникальная среди головоногих) на внутренней стороне зонтика и рук; в окраске *Cirrothauma* и *Bolitaena* преобладают красно-бурые или пурпурные, *Japetella* — коричневые, *Eledonella* — светло-красные тона, *Vitreledonella* и молодь *Cirrothauma* прозрачны. Менять цвет неспособны.

Животные малоподвижны, лишь при испуге совершают короткие броски. Специального аппарата нейтральной плавучести нет, она достигается за счет оводнения тканей и (у *Vampyroteuthis*) крупных жировых клеток. Личинки и ранняя молодь *Japetella* и *Eledonella* имеют слизистый чехол, облегчающий парение в воде. Радула *Vampyroteuthis* и *Vitreledonella* обычного для головоногих строения, у *Bolitaenidae* гребенчатая, у *Cirrothauma* отсутствует. Желудок у *Vitreledonella* лежит впереди печени. Питаются, по-видимому, мезопланктоном. Крупную добычу захватывать не способны. *Cirrothauma* и *Vampyroteuthis* имеют по ряду чувствительных усиков вдоль присосок (тактильные рецепторы), у *Vampyroteuthis* есть, кроме того, дополнительный орган поиска добычи — пара длинных тонких втяжных филламентов с наружной стороны зонтика между руками 1-й и 2-й пар. Это — органы дальнего осязания (гомолог щупалец кальмаров). Живут поодиночке или стайками, состоящими из особей разного размера. Суточных вертикальных миграций не совершают. Основная зона обитания — батипелагиаль, но в районах с малыми вертикальными градиентами температуры воды (например, северная и юго-восточная Пацифика) также нижняя мезопелагиаль. *Vampyroteuthis*, *Japetella* и *Eledonella* опускаются также по крайней мере в верхнюю часть абиссопелагиали, а *Cirrothauma* преимущественно абиссопелагический род. Только *C. murrayi* может жить и вблизи дна; другие виды ко дну в норме не опускаются.

Размножение на глубинах. Самки *Vampyroteuthis*, *Bolitaenidae* и *Vitreledonella* крупнее самцов, но разница в размерах невелика. Гектокотилизация имеется у *Vitreledonella* и *Eledonella* (и *Bolitaena*?), а у самцов *Japetella* увеличены присоски на 3-й правой руке. Семяприемники помещаются на голове перед глазами (*Vampyroteuthis*) или между руками 2-й и 3-й пар (*Japetella*). Спаривание у *Bolitaenidae* происходит в нижних горизонтах батипелагиали, у *Vampyroteuthis*, по-видимому, по всей батипелагиали. Самки *Bolitaenidae* привлекают самцов светящимся кольцом вокруг рта. Размер яиц у *Vampyroteuthis* и *Bolitaenidae* 2–4 мм, у *Cirrothauma* 14 мм. Плодовитость низкая (десятки и сотни яиц). Самки *Vampyroteuthis* выметывают яйца прямо в воду поодиночке. *Bolitaenidae* сцепляют яйца стебельками в гроздь и самка носит гроздь на руках, придерживая присосками, по

крайней мере до вылупления личинок (*Bolitaena*, вероятно, и дольше). В период вынашивания яиц самки *Bolitaenidae* меняют окраску (темнеют, утрачивают иридофоры), становятся совершенно студенистыми и хрупкими и, естественно, ничего не едят. На этот период они поднимаются в верхние горизонты батипелагиали. *Vitreledonella* живородящи, вынашивают яйца в яйцеводах до рождения личинок, для вымета их поднимаются в мезопелагиаль. *Cirrothauma*, как все *Cirrata*, откладывает на дно крупные яйца в кожистой оболочке. Вероятно, все особи гибнут после нереста. Личиночное развитие сокращенное. Молодые *Bolitaenidae* и *Vitreledonella* похожи на взрослых, за исключением того, что некоторые из них имеют слизистый чехол; молодь *Cirrothauma* также — миниатюрные взрослые животные. *Vampyroteuthis* проходит длительное развитие, в ходе которого ларвальные плавники сменяются дефинитивными, расположенными ближе к голове, так что на определенной стадии личинка имеет 2 пары плавников; в остальном и они похожи на взрослых. Молодь имеет более широкий диапазон вертикального распространения, чем взрослые, — от эпипелагиали (*Bolitaenidae*, *Vitreledonella*) или мезопелагиали (*Vampyroteuthis*) до абиссопелагиали. По мере роста они покидают эпи- и мезопелагиаль. Молодь *Cirrothauma* обитает в абиссали (Несис, 1972в, 1973а,б, 1979б; Aldred et al., 1978, 1983; Clarke, 1969; Clarke, Lu, 1975; Lu, Clarke, 1975b; Nixon, Dilly, 1977; Pickford, 1946, 1949а,б, 1959; Robison, Young, 1981; Roper, Brundage, 1972; Thore, 1949; G. Voss, 1967а; J. Young, 1977; R. Young, 1972а, с, 1978; Young et al., 1979а).

в. МЕСТО ОКЕАНИЧЕСКИХ ВИДОВ В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

На рис. 30 (см. вкл.) в сокращенной форме представлена та экологическая классификация головоногих моллюсков, которая была изложена в предыдущем разделе. Рассмотрение рисунка еще раз подтверждает зыбкость и текучесть классификации, о которых уже говорилось выше. Нет четкой границы между обитателями бентали и шельфа, с одной стороны, и пелагиали с другой: среди первых достаточно много видов, поднимающихся в толщу воды и к поверхности (в группах *Sepioida*, *Sepioteuthis*, *Loligo*), среди вторых — живущих преимущественно у дна (в группах *Iridoteuthis*, *Illex*, *Ornithoteuthis*, *Chiroteuthis*, *Alloposus*). Более того, даже в "типично донной" группе *Octopus* есть виды, молодые особи которых по ночам поднимаются к поверхности (некоторые виды рода *Octopus*), а в типично бентопелагической группе *Cirroteuthis* — виды, поднимающиеся в мезопелагиаль (*Cirroteuthis muelleri*). Нет резких границ между эпипелагическими, среднеглубинными и глубинными видами, о чем уже говорилось при описании групп *Todarodes* и *Cranchia*. Достаточно искусственны границы между нектонными, полупланктонными и планктонными, между микронектонными и эвнектонными видами. Эти недостатки классификации обусловлены не только и не столько неполнотой наших знаний, сколько естественным процессом экологической эволюции. Неоднократно в разных эволюционных ветвях головоногих наблюдался переход от нектонного образа жизни через полупланктонные формы к планктону, от донных животных через нерито-океанических и бентопелагических к чисто пелаги-

ческим и от них обратно к донным. Не раз в эволюции наблюдался длительный тренд увеличения размеров животных, затем сменявшийся противоположным. Сменялась в ходе эволюции относительная роль разных типов движителей — мантийно-вороночного аппарата, плавников и умбреллы. Три экологические группы, характеризующиеся существованием механизма регуляции плавучести жесткого типа — *Seria*, *Spirula* и *Nautilus*, представляют собой три принципиально разных конструктивных решения одной и той же задачи. Имеются разные решения задачи поддержания нейтральной плавучести без жесткой раковины, причем сходные решения выработались независимо. Поэтому в экологической классификации головоногих моллюсков можно видеть все переходные стадии по крайней мере некоторых из этих эволюционных путей. Подробнее о них будет рассказано в следующей главе.

В принятой нами классификационной схеме 29 типов: 12 для обитателей бентали и шельфа и 17 для обитателей пелагиали. Среди первых 3 типа включают только океанические виды, 2 (*Benthoctopus* и *Rossia*) и океанические, и неритические виды; среди вторых имеются только океанические виды. Океанические виды представлены, таким образом, в 22 типах, неритические — в 9. Океанические виды не только таксономически, но и экологически разнообразнее неритических. Из 29 типов 5 включают донных и придонных животных, 7 — нектобентосных (из них 4 тесно связаны с дном), 7 нерито-океанических и батидально-пелагических, в той или иной степени связанных с дном, и 10 включают лишь пелагических животных, в норме с дном не связанных (хотя и в них входят животные, встречающиеся и в придонных слоях). Ясно, что группы, в той или иной степени связанные с дном, экологически разнообразнее чисто пелагических.

Все экологические группы головоногих представлены в тропиках. По направлению к полюсам число групп снижается. В Арктике представлены виды 4 или 5 типов (включая "гостей"), в Антарктике — 9. Наиболее экологически разнообразна группа среднеглубинных животных: 11 типов, включая 1 переходный между среднеглубинными и глубинными животными; к ним надо прибавить еще 3 типа из группы обитателей бентали и шельфа, обитающих на средних глубинах (2 из них включают океанические виды). На мелководье представлены 6 типов, в верхних слоях воды открытого океана — 4, в глубинах 3 на дне и 2 в толще воды. Фауна головоногих средних глубин столь разнообразна потому, что в ней представлены как древние, реликтовые типы (*Nautilus*, *Spirula*), так и молодые, интенсивно эволюционирующие (из *Octopodidae*, *Sepiolidae*, *Cranchiidae*). Лишь немногие формы сумели приспособиться к условиям жизни в глубинах. Вероятно, главным препятствием для этого был хищный образ жизни. Среди обитателей глубин также представлены как древние, реликтовые (*Cirrata*), так и высоко специализированные современные формы (из *Octopodidae* и наиболее продвинутых семейств *Oegopsida*). Но прогрессивных форм среди них нет. Напротив, наиболее прогрессивные формы из океанических кальмаров — высшие *Ommastrephidae*, как и наиболее высокоспециализированные (но отнюдь не наиболее прогрессивные!) из осьминогов — высшие *Argonautoidae* принадлежат к пелагическим формам. Они решили задачу отказа от необходимости откладывать яйца на дно. Общий вывод из анализа жизненных форм головоногих моллюсков таков: в процессе эво-

люционного развития головоногие успешно решили проблемы приспособления к донному, придонно-пелагическому и чисто пелагическому образу жизни, хуже справились с задачей освоения глубин и совсем не смогли преодолеть солевой барьер и выйти за пределы исходной морской среды обитания. Лишь пара видов из рода *Lolliguncula* сумела подойти к этому барьеру, но и они оказались неспособными преодолеть границу между поли- и мезогалинной зонами, 17–18‰. Океанические головоногие моллюски участвовали в решении всех этих проблем, разумеется, за исключением последней, и если в решении задачи приспособления к донному и придонно-пелагическому образу жизни они конкурировали (не всегда успешно) с неритическими, то освоение пелагиали и глубин — была только их задача.

8. ЭВОЛЮЦИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ. ЕЕ ПУТИ, ФОРМЫ И ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ

а. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

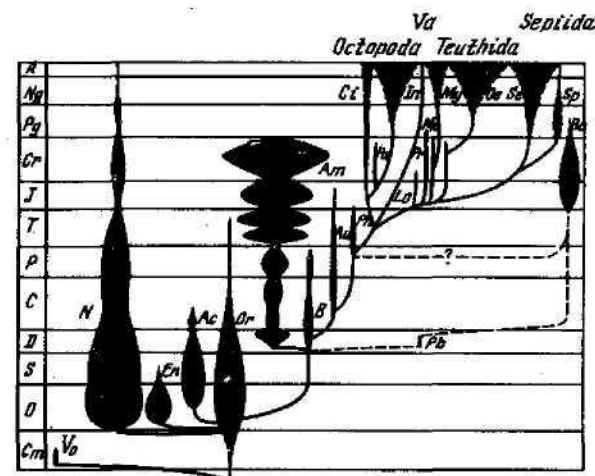
Класс головоногих моллюсков имеет долгую и богатую событиями эволюционную историю. Количество вымерших видов головоногих намного превышает 10 000 и примерно в 20 раз превосходит число ныне живущих видов. Однако среди современных головоногих, как показано выше, имеются и остатки древних, персистирующих, и представители новых, современных, бурно прогрессирующих групп. В эволюции головоногих можно найти примеры всех основных направлений эволюции — ароморфоза, аллогенеза и специализации (Ливанов, 1955; Федотов, 1966), нет разве что лишь примеров общей дегенерации. За последние годы стало общепризнанным, что детальное изучение таких "живых ископаемых", как *наutilus* и *спирула*, может дать палеонтологам ключ к познанию биологии вымерших групп головоногих, и не случайно, что значительная часть статей по биологии и физиологии современного *наутилуса* публикуется в палеонтологических журналах. Ведь актуалистический метод — один из важнейших методов восстановления условий жизни, функционального значения признаков строения и хода эволюции ископаемых групп (Schäfer, 1962). До недавнего времени биология современных моллюсков была изучена настолько плохо, что исследователям приходилось в значительной степени домысливать образ жизни рецентных головоногих, и уже эти гипотетические реконструкции переносить на ископаемые виды (Dollo, 1912; Abel, 1916; и др.), допуская подчас существенные ошибки.

Прогресс в изучении головоногих за последний период привел к тому, что мы в общих чертах знаем образ жизни всех основных таксономических и экологических групп современной фауны. Это дает возможность представить себе основные пути, формы и движущие силы эволюции отдельных таксонов и всего класса головоногих моллюсков (Зуев и др., 1975; Несис, 1973г, 1974з, 1975б, г, 1978а, д, 1980а; Нигматуллин, 1977, 1979) и состыковать эти представления с представлениями об экологической эволюции ископаемых форм (Барсков, 1979, 1983). В данной главе не будет рассматриваться филогения современных головоногих и эволюция

филов. В этом вопросе еще слишком много неясного, спорного (Друшиц, 1974; Друшиц, Шиманский, 1982; Основы палеонтологии..., 1958, 1962; Федотов, 1966; Шиманский, 1961, 1962; Donovan, 1977; Müller, 1965; и др.). Взгляды автора на филогению современных групп колеоидей изложены в: Несис, 1975б, 1982г, повторять их здесь нет нужды. Наша задача — представить себе экологическую эволюцию головоногих моллюсков, т. е. возникновение, расцвет и упадок разных жизненных форм и прежде всего — развитие пяти основных типов жизненных форм современных головоногих: нектонной, бентосной, нектобентосной, планктонной и бентопелагической (Несис, 1973в, 1975б, 1978а). Только такое рассмотрение может дать нам материал для познания главных направлений и движущих сил эволюционного прогресса, адаптивной радиации и специализации головоногих моллюсков.

ЭВОЛЮЦИЯ ГОЛОВОНОГИХ В ПАЛЕОЗОЕ И МЕЗОЗОЕ

Головоногие моллюски возникли во второй половине кембрия, свыше полумиллиарда лет назад. Анализ планов строения разных групп моллюсков (Миничев, Старобогатов, 1975; Старобогатов, 1974, 1983; Pojeta, 1980; Runnegar, Pojeta, 1974; Salvini-Plawen, 1972, 1980; Yochelson, 1978), при всем различии точек зрения разных исследователей, приводит к мнению, что головоногие — наиболее продвинутый класс моллюсков — выводятся из моноплакофор, группы, стоящей близко к исходной форме моллюсков и исходной для конхифер. Это были ползавшие по дну моллюски с колпачковидной раковиной высококонической формы. Эволюция (рис. 31) палеозойских головоногих была определена важнейшим ароморфозом, который положил начало классу Cephalopoda, отделив его от моноплакофор: возникновением механизма регуляции плавучести жесткого жидкостного типа (тип "подводная лодка"). Первой стадией на пути превращения моноплакофор с высококонической раковиной в примитивных головоногих было появление в верхней части раковины серии как бы вставленных друг в друга колпачковидных перегородок, пронзенных отверстием, сквозь которое проходила верхняя часть внутренностного мешка. Через покровы мешка из камер между перегородками с помощью обычного мембранного механизма неселективного транспорта одновалентных ионов $Na^+ - K^+$ -активируемой АТФазой откачивались ионы Na^+ , а с ними и ионы Cl^- . При этом между камерной жидкостью и кровью создавался осмотический градиент, под действием которого вода выходила из камеры в кровь и в камере возникало относительное (относительно гидростатического давления на глубине обитания моллюска) разрежение. На первом этапе этого процесса, после откачки одновалентных ионов, в камере остается жидкость с меньшей соленостью, чем кровь, которая у этих моллюсков практически не отличалась по солености от морской воды. На втором этапе — выход воды по осмотическому градиенту — в создавшийся в камерах "плохой вакуум" пассивно диффундировали растворенные в крови газы, в основном азот (диффундировавший кислород быстро поглощался тканями), и возникал газовый пузырек. При этом возникла подъемная сила, приподнимавшая моллюска над грунтом и спасавшая его от врагов, ибо активно плававших хищников тогда еще не существовало.



Р и с. 31. Схема филогении головоногих моллюсков (по: Несис, 1975б с изменениями)

Сокращения, слева направо: *Vo* — отряд Volborthellida (класс Xeniconchia); надотряды: *N* — Nautiloidea, *En* — Endoceratoidea, *Ac* — Actinoceratoidea, *Or* — Orthoceratoidea, *Am* — Ammonoidea, *B* — Bacritoidea; отряды: *Au* — Aulacocerida, *Ph* — Phragmoteuthida; подотряды: *Ci* — Cirrata, *Pa* — Palaeostopoda, *In* — Incirrata; отряды: *Va* — Vampyromorpha, *Pb* — Prebelemnitida; подотряды: *Lo* — Loligosepiina, *Pr* — Prototeuthina, *Me* — Mesoteuthina, *My* — Myopsida, *Oe* — Oegopsida, *Se* — Sepiina, *Sp* — Spirulina, *Be* — отряд Belemnitida. По оси ординат — шкала геологического времени

Такой механизм возник, вероятно, в нижнем или среднем кембрии. Он позволил развиваться другому, независимому, но имеющему смысл только для животного, уже способного подвсплывать над грунтом, ароморфозу — преобразованию ползательной ноги в трубку-воронку, которая стала соплом реактивного движителя. Основным источником пропульсивной силы были мускулы-ретракторы головы. Быстро втягивая голову моллюска в раковину, они выжимали воду из мантийной полости через воронку, создавая реактивный толчок вниз или назад (в зависимости от того, куда направлено устье воронки), а эластически расправляясь, возвращали голову в первоначальное положение, после чего вода пассивно заполнила освободившееся пространство мантийной полости (холостой ход) и создавала условие для нового толчка. Эти два существенно разных, но взаимосвязанных механизма и были тем важнейшим рывком, тем выдающимся эволюционным достижением, который отделил первых головоногих от их ползавших по дну предков и создал сам класс головоногих моллюсков. За ними последовали и другие скоррелированные с ними достижения: возникли щупальца-руки, вероятно, еще не дифференцированные, но давшие новому классу животных возможность более совершенного, чем у предков, захвата добычи. (Старобогатов, 1976а, б), развились более усовершенствованные органы дыхания, циркуляции, пищеварения. Эти ароморфозы обеспечили первым головоногим и их разнообразным потомкам эволюционный успех на протяжении более чем трети миллиарда лет, с кембрия до середины мезозоя (Миничев, Старобогатов, 1975; Старобогатов, 1974; Yochelson et al., 1973; Yochelson, 1978).

Первые головоногие — отряды Ellesmeroceratida, Plectronoceratida —

имели прямую или слабо изогнутую раковину с широкой сифональной трубкой, в которую входила вся верхняя часть внутренностного мешка. Настоящего сифона еще не было (Миничев, Старобогатов, 1975). Это имело два существенных неудобства. Во-первых, центр плавучести, создаваемой механизмом откачки одновалентных ионов, находился где-то в середине длинной раковины, значительно позади центра тяжести, приближенного к мягкому телу (голова, воронка, щупальца). Раковина торчала косо вверх под углом к оси тела, что увеличивало сопротивление воды и уменьшало и без того плохую маневренность. Для компенсации этого неудобства развились многочисленные типы внутрикамерных и внутрисифонных отложений, свойственных большинству групп примитивного подкласса Actinosecataea, кроме наиболее примитивных его представителей (Балашов, 1968; Старобогатов, 19766; Шиманский, Журавлева, 1961). Загрузка заднего конца раковины отложениями CaCO_3 смещала центр тяжести раковины назад, к центру плавучести, восстанавливая горизонтальное положение и горизонтальную стабильность раковины, которая могла становиться сколь угодно длинной. Однако это существенно снижало выгоды от облегчения раковины, так как увеличивало инертную массу. Кроме того, легкое содержимое камер непосредственно соприкасалось с покровами внутренностного мешка, гидростатическое давление постоянно стремилось вогнать более соленую жидкость из крови обратно в камеры, чтобы уравновесить разницу осмотических давлений. Для поддержания постоянной разницы плотностей между кровью и внутрикамерной жидкостью животным приходилось непрерывно откачивать ионы Na^+ , т. е. постоянно затрачивать энергию. Головоногие подкласса Actinoceratea могли самое большее "перепархивать" над дном моря. Активное плавание и быстрое маневрирование были им недоступны. Не могли они и освоить глубины океана. Осмотический механизм, обеспечивающий регуляцию плавучести посредством откачки одновалентных ионов, работает только до глубины 240–250 м (Denton et al., 1961; Denton, Gilpin-Brown, 1973). Глубже гидростатическое давление перевешивает максимальное давление, создаваемое осмотическим механизмом, откачка солей и воды из камер становится невозможной. Существуют, правда, иные механизмы, позволяющие создавать сверхосмотические концентрации ионов в крови (Greenwald et al., 1980; Ward et al., 1980), но они требуют высокосовершенного сифонного механизма, на этой стадии эволюции отсутствовавшего. По-видимому, древние головоногие жили не глубже или немногим глубже чем 200–250 м (Westermann, 1973).

Эти древние головоногие были придонно-пелагическими животными, неспособными к быстрым перемещениям, т. е. принадлежали к бентопелагическому типу жизненных форм. Этот тип жизненных форм был исходным для всего класса головоногих и по времени становления, и по механизмам плавучести. Этап приобретения адаптаций к придонно-пелагическому существованию, выработки бентопелагической жизненной формы длился от возникновения головоногих до среднего ордовика (Барсков, 1979).

Уже в начале ордовика появились головоногие, более удачно решившие проблемы стабилизации раковины и экономии энергии при поддержании нейтральной плавучести – первые представители подкласса Nautilia. Их раковина свернута экзогастрически (брюшной стороной наружу) в спи-

раль с сомкнутыми оборотами. Центр плавучести стал находиться над центром тяжести, раковина стала устойчивой, нужда в загрузке заднего конца внутрикамерными и внутрисифонными отложениями отпала. Переход от ортоконов и ширтоконов к гироконам и наутилоконам (Шиманский, 1962; Donovan, 1964; Teichert, 1967) обеспечивал моллюску гораздо большую подвижность и маневренность. Одновременно отпала нужда в том, чтобы внутренностный мешок проникал в канал сифона, следовательно, возникла возможность формирования настоящего сифона и механизма изоляции содержимого камер от сифонального эпителия. Камеры стали полностью замкнутыми, отделились от мягких тканей пористой полупроницаемой перегородкой, сифонной трубкой, сквозь которую могут проходить только неорганические молекулы и ионы. Внутри трубки помещается собственно сифон, специализированное образование для откачки ионов и воды из камер и транспорта их в кровеносную систему животного при необходимости облегчить тело – и обратно из крови в камеры при необходимости его утяжелить. Сифон может проходить либо вентрально, в самой нижней части камер, либо по центру камер или выше. Откачка внутрикамерной жидкости через стенку сифонной трубки происходит до того момента, пока уровень жидкости в камере не упадет ниже уровня трубки. Стенки камер и (или) межкамерных перегородок смачиваемы, так что после этого жидкость может подниматься по ним, как по фитилю керосиновой лампы, но скорость обмена жидкости при этом, естественно, резко понижается. Поэтому поддержание установившейся плавучести, т. е. стабилизировавшегося уровня внутрикамерной жидкости, обеспечивающего нейтральную плавучесть животного, уже не требует постоянного расхода энергии. Энергию нужно тратить лишь для того, чтобы дополнительно облегчить или загрузить раковину, т. е. подвсплывать или заглубиться. Пример такого решения проблемы – современный наutilus *Nautilus pompilius*. Он сохраняет нейтральную плавучесть в течение всей жизни (Denton, 1974; Denton, Gilpin-Brown, 1966, 1973; Ward et al., 1980). Он может сохранять ее и глубже осмотического порога, вплоть до 500–750 м. Но его сифональный механизм недостаточно совершенен, чтобы обеспечить активные изменения плавучести два раза в сутки. Такой способностью обладает лишь спидула с ее чрезвычайно узким изогнутым сифональным каналом – макроанитовым сифоном (Mutvei, 1964). Только у самых поздних наутилоидей – палеоген-миоценовых *Aturia* – строение сифона приближается к тому, что наблюдается у спидулы (Шиманский, Журавлева, 1961). Возможно, с "изобретением" такого сифона была связана последняя – палеогеновая – вспышка эволюционной радиации наутилоидей (Шиманский, 1975, 1979). Наutilus же способен только компенсировать снижение плавучести по мере роста и утяжеления раковины и мягкого тела и ее увеличение при повреждении раковины (отламывании куска в результате нападения хищника или драки между самцами), на что требуется несколько дней; это, правда, не мешает ему совершать ежесуточные вертикальные миграции (Greenwald et al., 1982; Greenwald, Ward, 1982; Ward, 1979, 1982; Ward et al., 1980, 1984).

Свертывание раковины в спираль и усовершенствование сифонного механизма означали большой прогресс наутилоидей. Они получили возможность совершать достаточно протяженные горизонтальные и верти-

кальные миграции. Однако возможности этих новых усовершенствований были неизбежно ограничены. Крупная раковина, достаточно тяжелая и прочная, чтобы защитить моллюска от хищников и противостоять гидростатическому давлению, была неудачной с гидродинамической точки зрения — плохо обтекаемой, с высоким коэффициентом сопротивления, большой инерцией (Chamberlain, 1976; Westermann, 1971). Чтобы быстро двигать и разворачивать ее, необходимо иметь мощный мантийно-вороночный аппарат, а его не могло иметь животное, целиком вытягивающееся в раковину. Не могло оно иметь и крепких рук, способных захватывать и удерживать подвижную добычу, и мускулистых плавников. Воронка должна была выполнять функции и толкающего винта, и руля поворота — если продолжить аналогию с подводной лодкой, а функцию рулей высоты мог выполнять лишь осмотический механизм регуляции плавучести, действующий эффективно, но очень медленно. Все это не давало наutilusоидеям возможности ни освоить пелагиаль, ни стать nektonными животными. Их ароморфозы — свернутая раковина и сифон — вместе или порознь возникали у древних головоногих, вероятно, неоднократно. Они позволили создать усовершенствованную модель бентопелагического животного и освоить шельф и самую верхнюю часть склона. Этого оказалось достаточно, чтобы головоногие стали доминировать в этой адаптивной зоне. Они обеспечили бурное развитие и процветание наutilusоидей и родственных им групп в течение трех геологических периодов, от среднего ордовика до девона (Барсков, 1979, 1983).

В нижнем девоне появилась новая, еще более совершенная модель наружнораковинного головоногo — аммоноидей: (подкласс *Ammonoidea*). Они развились от бактригов, группы, которая существовала долго, но не испытала особого расцвета, однако дала начало трем мощнейшим стволам филогенетического древа головоногих — аммоноидеям, белемниоидеям и современным дибранкиатам (Друшиц, 1974; Старобогатов, 1983; Donovan, 1964; Erben, 1966). Преимущество аммоноидей перед наutilusоидеями заключались прежде всего в "изобретении" сложной перегородочной линии, что позволило при той же прочности раковины сделать ее более легкой, менее массивной, улучшить гидродинамические характеристики. Возросла подвижность моллюска, а это дало предпосылки для выработки олигомерной радулы "хищного" типа, диверсификации аппарата захвата добычи (в первую очередь клюва). Изменился характер питания. Число щупалец уменьшилось предположительно до 5 пар, но они дифференцировались. Изменился характер размножения: крупные яйца и прямое развитие — признаки, очевидно, исходные для класса — сменились мелкими яйцами и развитием с пелагической стадией (Друшиц и др., 1973; Друшиц, 1974; Иванов, 1979; House, Senior, 1981; Kanie, 1982; Kulicki, 1974; Lehmann, 1967a, b, 1971, 1976, 1981; Ward, 1983a; Westermann, 1971). Вероятно, еще у бактригов произошла олигомеризация мантийного комплекса, четырехжаберные головоногие стали двужаберными (Миничев, Старобогатов, 1975; Zeiss, 1969). Это интенсифицировало метаболизм. Олигомеризация мантийного комплекса и конечностей, появление хищной радулы и — у части аммоноидей — клюва, близкого по форме к клюву колеоидей, все эти черты строения эффективны только, если животное способно к быстрым перемещениям, охоте вдогон или подкрадыванию с после-

дующим броском на добычу с минимальной дистанции. Очевидно, они были к этому способны. Аммоноидей процветали в течение 330 млн. лет, с девона до самого конца мела. В первой половине своей истории (девон-пермь) они конкурировали с другими головоногими "на равных", это был этап стабильных соотношений разных жизненных форм наружнораковинных головоногих (Барсков, 1979, 1983). Во второй половине, в мезозое, они пережили или оттеснили прочих наружнораковинных и испытали несколько периодов процветания и упадка (Руженцев, 1957). Аммоноидей освоили самые разнообразные экологические ниши в пределах шельфа и верхней части склона (проникнуть значительно глубже осмотического порога они не смогли), заселили пелагиаль неритических, а может быть, и прибрежной части океанических вод, начали переходить от исходной бентопелагической к нектобентосной, а также планктонной (многие агониатины, церагиты, филлоцератиды) и, как считают, даже, бентосной (некоторые гетероморфы — *Turrillites*, *Nipponites* и др.) жизненной форме (Барсков, 1979; Друшиц и др., 1973; Друшиц, 1974; Какабадзе, 1981; Руженцев, 1962; Closs, 1967; Kennedy, Cobban, 1976; Klinger, 1981; Kulicki, 1974, 1979; Lehmann, 1976; Mutvei, 1975; Mutvei, Reyment, 1973; Ward, 1983a; Ward, Westermann, 1977; Westermann, 1971, 1975; Zeiss, 1969). И по строению, и по биологии аммоноидей приблизились к современным головоногим.

С точки зрения морфофизиологического прогресса, однако, все их достижения были лишь полумерами. Аммоноидей смогли успешно существовать и процветать в морях, населенных эвриптеридами, остракодермами, плакодермами, но бок о бок с ихтиозаврами, плезиозаврами, мозазаврами, костистыми рыбами тактика пассивной защиты не могла быть успешной (Давиташвили, 1969; Несис, 1975b, 1978a; Packard, 1972; Ward, 1983a). Аммоноидей, со своей раковиной, в которую целиком вытягивалось длинное, тонкое, иногда червеобразное тело, со слабомускулистой мантией, слабыми конечностями, малой скоростью (Chamberlain, 1976), не смогли полностью освоить даже адаптивную зону нектобентосных животных. Эволюция мезозойских аммоитов шла главным образом по пути идиоадаптаций и специализаций. Успешно пережив четыре крупных кризиса, они полностью исчезли на грани мезозоя и кайнозоя, одновременно с динозаврами (Найдин, 1976; Руженцев, 1957, 1962; Шиманский, Соловьев, 1982; Wiedmann, 1973).

Чтобы полностью освоить адаптивную зону нектобентосных хищников шельфа, необходимо было отказаться от раковины как средства пассивной защиты. Только это давало возможность выработать мощный мантийно-вороночный движитель и плавники, т. е. резко увеличить скорость и маневренность. Эту задачу решили белемниты, и это был четвертый крупный ароморфоз в эволюционной истории головоногих. Как и аммоноидей, белемниты произошли, по-видимому, от бактригов, но точное их происхождение, а соответственно, и их таксономический статус, пока не вполне ясны. Если белемнитиды и белемнотейтиды (Engeser, Reitner, 1981) возникли в конце триаса — начале юры от аулакоцерид (Гусомесов, 1976, 1978; Старобогатов, 1983; Dauphin, Cuif, 1980) или если аулакоцериды — независимое ответвление от исходного бактригоидного ствола, а белемноидей выводятся от общего корня с фрагмотейтидами и современными ко-

леоидеями (Jeletzky, 1966), то Belemnitida, как и Aulacocerida, — отряды Coleoidea (Jeletzky, 1966). Если же нижнедевонский отряд Psephelminitida — промежуточная группа между бактриоидеями и белемнитами (Tegmier, Tegmier, 1971), а нижнекарбонные Eobelemites — настоящие белемноидеи, то Belemnitida и прочие колеоидеи — сестринские группы, независимо произошедшие от бактриоидей. В этом случае белемноидеи — самостоятельный подкласс Belemnina (Belemninea), как сами бактриоидеи (Bactritea) и аммоноидеи Ammonoidea (Ammonitea), а положение аулакоцерид и форм типа Jeletzkyia (Donovan, 1977) остается неясным (Несис, 1975б, 1982г)¹.

Хотя предистория белемнитов, возможно, была очень длительной, их расцвет был относительно коротким: юра — мел, 130 млн. лет. Главное их достижение, обеспечившее им процветание, — перемещение раковины внутрь тела. С перемещением раковины внутрь мантии, в замкнутый мешок, она, естественно, выпрямилась (это произошло еще на стадии бактриотов, закручивание раковины в спираль у аммоноидей — вторичное, независимое от наутилоидей приобретение). Поэтому белемноидеям вновь пришлось решать проблему продольной стабильности тела, тем более, что плавники создавали дополнительную подъемную силу, также приложенную к заднему концу тела. Они решили ее тем же способом, что и Actinosepata, — загрузкой заднего конца тела, но не изнутри, так как у них был хорошо развитый сифон, а снаружи: возник более или менее длинный жесткий ростр, обычно пулевидной формы ("чертов палец"), — надставка на заднем конце погружившейся внутрь тела раковины. Исходный для головоногих осмотический механизм регуляции плавучести жесткого типа сохранился, но, поскольку раковина потеряла защитную функцию, а необходимости выдерживать высокое гидростатическое давление не было, — белемниты жили на глубинах менее 200 м (Зуев, Махлин, 1969; Westermann, 1973), то камерная часть раковины, фрагмокон, стала легкой и короткой. Ростр служил противовесом подъемной силе фрагмокона и одновременно опорой плавников, впервые возникших именно у белемноидей (Густомесов, 1974; Несис, 1975б).

Отказ от наружной раковины дал белемноидеям, кроме плавников и совершенного мантийно-вороночного движителя, массу дополнительных выгод. Их руки стали длиннее и мощнее, на них развивались крепкие крючья (Kulicki, Szaniawski, 1972; Reitner, Urlich, 1983; Riegraf, Hauff, 1983). Мускулистая мантия позволила интенсифицировать дыхательные движения: если у наружнораковинных дыхание осуществляется по принципу першица, то у внутреннераковинных — по принципу мехов. Чернильный механизм камуфляжа ("дымовая завеса", псевдоморфа) дополнился высокоэффективным камуфляжем с помощью хроматофоров, которые могли возникнуть только у внутреннераковинных. Быстрые и подвижные, белемниты успешно освоили адаптивную зону нектобентосных стайных преследующих хищников шельфа и неритической пелагиали. Экологически они, видимо, были сходны с нынешними полигинидами (Найдин, 1969), хотя,

разумеется, далеко уступали им в скорости и маневренности, так как ростр, несомненно, в какой-то степени сковывал их движения, а опирающиеся на него плавники, возможно не были еще дополнительным движителем для экономичного режима плавания на малых скоростях, а служили только продольным стабилизатором и рулями высоты.

Именно в период расцвета белемноидей, в мелу началась бурная адаптивная радиация костистых рыб, и выдержать конкуренцию с ними белемноидеи, как и аммоноидеи, не смогли (Packard, 1972; Несис, 1975б, 1978а, д). Для этого необходимо было либо стать еще более быстрыми и поворотливыми, либо освоить пелагиаль открытого океана и уйти в глубины. Но это возможно только при полном отказе от механизма нейтральной плавучести жесткого типа или резкой его перестройке. Справиться с этой задачей белемноидеи оказались неспособны. Последние Belemnitellidae вымирают почти одновременно с последними аммонитами — в конце маастрихта (Руженцев, 1962; Teichert, 1967). В кайнозое существовали лишь Baputoeuthidae, вымершие в эоцене.

Полный отказ от раковины не только как средства пассивной защиты, но и от связанного с ней механизма регуляции плавучести жесткого типа либо решительная перестройка этого механизма и возникновение нового, бессифонного аппарата регуляции плавучести — пятый крупный ароморфоз в истории головоногих. С ним связано появление и развитие всех современных колеоидей — кальмаров, каракатиц и осьминогов. По существующим представлениям, все современные колеоидеи ведут начало от триасовых Phragmoteuthida, которые, вероятно, как и белемноидеи, были шельфовыми нектобентосными животными (Несис, 1975б; Donovan, 1977; Jeletzky, 1966; Zeiss, 1969). Этот ароморфоз наметился, по-видимому, в перми или триасе, радиация ветвей, ведущих к современным головоногим, произошла в триасе или самом начале юры; но подлинный расцвет современных групп головоногих начался лишь в третичном периоде (и в основном в неогене), после вымирания оказавшихся неудачными "первых образцов" современных групп — юрских и меловых подотрядов Palaeoctopoda, Loligosepiina, Prototeuthina и Mesoteuthina.

ЭВОЛЮЦИЯ СОВРЕМЕННЫХ ГРУПП ГОЛОВОНОГИХ

Современные головоногие относятся к пяти типам жизненных форм: нектонной, бентосной, нектобентосной, планктонной и бентопелагической (Несис, 1973г, 1975б). Нектонная, бентосная и нектобентосная формы выработались в результате эволюционного прогресса. Каждая из них в ходе эволюции неоднократно давала независимо и конвергентно выработавшиеся полупланктонные и планктонные формы. Выработка планктонного типа жизненных форм в разнообразных модификациях — планктонных животных верхних, промежуточных и глубинных слоев воды, нерито-океанической и океанической зон — один из основных путей специализации головоногих. Бентопелагический тип жизненных форм представлен в современной фауне лишь древними, осколочными формами (Nautilus, Cirrata), что, однако, не означает отсутствия у них разнообразных форм адаптации и хорошей приспособленности к условиям обитания.

¹ Я не касаюсь здесь положения недавно описанного девонского отряда Boletzkyida с 2 семействами, выделенного в самостоятельный надотряд Paleoteuthomorpha (Bandel et al., 1983).

НЕКТОННЫЙ ТИП ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Нектонные виды имеются только в подотряде океанических кальмаров Oegopsida и в подсемействе Heteroteuthinae семейства Sepiolidae отряда Sepiida. Три из четырех нектонных родов Heteroteuthinae и некоторые роды Oegopsida (например, *Todaropsis*, *Martialia*, некоторые *Berryteuthis*, *Nototodarus*, *Pholidoteuthis*) по образу жизни приближаются к нектобентосным, среди же нектобентосных неритических кальмаров-лолигинид есть виды (*Loligo plei*, *Uroteuthis bartschi* и др.), приближающиеся к нектонным.

Нектонные виды имеются в 10 семействах океанических кальмаров из 24 и представлены, насколько можно судить при современном уровне наших знаний об их экологии, 36–37 родами (из приблизительно 80) и 83–94 видами (из 200–220): *Lycoteuthidae* – 4 рода, 5 видов; *Enoploteuthidae* – подсем. *Enoploteuthinae* и *Pyroteuthinae*, 7 родов, 37–40 видов; *Onychoteuthidae* – 5 родов, 12 видов (все, кроме *Chaunoteuthis*); *Gonatidae* – род *Berryteuthis* с 2 видами, 1–2 вида рода *Gonatopsis* и, возможно, 1 вид *Gonatus*; *Psychroteuthidae* – 1 род, 1–2 вида; *Architeuthidae* – 1 род, 1–3 вида; *Brachioteuthidae* – 1 род, 2–4 вида; *Ommastrephidae* – 11 родов, 17–18 видов; *Thysanoteuthidae* – 1 род и вид; *Lepidoteuthidae* – 3 рода, 4 вида. В семействах *Lycoteuthidae*, *Psychroteuthidae*, *Architeuthidae*, *Brachioteuthidae*, *Ommastrephidae*, *Thysanoteuthidae* и *Lepidoteuthidae* все или предположительно все виды нектонные, в *Enoploteuthidae* и *Onychoteuthidae* – большинство (по 1–2 не нектонных вида), в *Gonatidae* – меньшинство (20–25%). В *Sepiolidae* к числу нектонных принадлежат 4 из 14 родов и 7–9 из 50–56 видов.

Океанические кальмары представляют собой не единую линию эволюции, а несколько отчасти параллельных линий, корни которых теряются в дали геологического прошлого. Одни линии сильно ветвятся, другие – прямые, поэтому не удается выстроить кальмаров в ряд соответственно степени их эволюционной продвинутости. Но если спроецировать разные линии развития на одну горизонталь и установить некий, в достаточной степени условный порядок семейств от наиболее близких к гипотетической исходной генерализованной форме (архетипу) до наиболее специализированных (Несис, 1974а, 1982а), то получится, что из 8 первых по порядку, наиболее генерализованных семейств, нектонные виды имеются в 4 и только одно из них, ближайшее к гипотетической исходной форме *Lycoteuthidae*, представлено, да и то предположительно, только нектонными видами. Из 8 следующих семейств нектонные виды имеются в 6, причем все их виды – нектонные. Наконец, в 8 наиболее специализированных семействах нектонных видов нет вовсе. Таким образом, нектонный тип жизненных форм был достигнут в эволюции океанических кальмаров далеко не сразу и отнюдь не был завершением эволюционного процесса. В сем. *Sepiolidae* нектонные роды – самые продвинутые, но само это семейство стоит в середине расположенных по степени продвинутости семейств каракатиц.

Жизненные формы, к которым принадлежат нектонные кальмары и каракатицы, довольно разнообразны. Среди нектонных форм есть и микронектонные "карлики" вроде *Pterygoteuthis* (длина мантии взрослых кальмаров 2–3 см), и гиганты вроде *Architeuthis* (длина мантии 2–3 м

и более), и обитатели придонных слоев воды (группа Шех), и голопелагические формы (*Thysanoteuthis*), и чрезвычайно крепкие, мускулистые кальмары, как *Dosidicus*, *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*, *Thysanoteuthis*, и кальмары с дрябловатой, мягковатой мантией и слабоватой мускулатурой (*Berryteuthis*, *Moroteuthis*, *Kondakovia*, *Architeuthis*, *Lepidoteuthidae*). Эти слабоватые, не совсем нектонные кальмары могут быть как "еще не нектонными", так и "уже не нектонными", т. е. либо промежуточными стадиями на пути выработки "настоящего нектонного животного" (прогрессивный нектогенез, по: Ю.Г. Алеев, 1976), либо первыми стадиями на пути превращения нектонного животного в полупланктонное и затем в планктонное (регрессивный нектогенез) (Зуев и др., 1975; Несис, 1973д; Несис, Нигматуллин, 1979; Нигматуллин, 1977, 1979).

Анализ хода эволюции в пределах семейств, включающих нектонные виды, показывает, что океанические нектонные кальмары – обитатели пелагиали открытого океана – развились из нерито-океанических видов, приуроченных либо ко дну (виды, имеющие донные кладки), либо к неритическим модификациям океанических водных масс (виды, размножающиеся в пелагиали, но вблизи берегов). На примере нескольких семейств кальмаров можно видеть, что более примитивные виды – нерито-океанические, эволюционно более продвинутые – океанические. Семейство *Lycoteuthidae* включает только нерито-океанические или батинально-пелагические виды. Из *Enoploteuthidae* более примитивные *Enoploteuthinae* (кроме *Abraliopsis*) – преимущественно нерито-океанические, более продвинутые *Abraliopsis* и *Pyroteuthinae* – океанические; из *Onychoteuthidae* – *Ancistroteuthis*, *Moroteuthis*, *Kondakovia* нерито-океанические или батинально-пелагические, *Onychoteuthis* – океанические; из *Gonatidae* примитивные *Berryteuthis* нерито-океанические, более продвинутые *Gonatopsis* (*Boeoteuthis*) – океанические. В сем. *Ommastrephidae* два более примитивных подсемейства, *Illicinae* и *Todarodinae*, – нерито-океанические, занимающие промежуточное положение *Ornithoteuthinae* – батинально-пелагические, самый примитивный род наиболее продвинутого подсем. *Ommastrephinae* – *Dosidicus* – переходный от нерито-океанического к океаническому, а высшие *Ommastrephinae* (*Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*, *Eucleoteuthis*, *Hyaloteuthis*) – чисто океанические (Зуев и др., 1975; Несис, 1970, 1973д, 1975б; Несис, Нигматуллин, 1979; Нигматуллин, 1977, 1979).

Настоящие нектонные кальмары – быстрые, стремительные не связанные с дном океанические животные с мощной мускулистой мантией, выший результат эволюционного прогресса среди кальмаров. Такие виды имеются только в 4 семействах и представлены 6 родами, каждый из которых насчитывает лишь 1–2 вида: *Onychoteuthidae* (род *Onychoteuthis*), *Gonatidae* (род *Gonatopsis*, подрод *Boeoteuthis*), *Ommastrephidae* (подсем. *Ommastrephinae* – роды *Dosidicus*, *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*) и *Thysanoteuthidae* (*Thysanoteuthis*). Все они, кроме *Thysanoteuthis*, занимают одну экологическую нишу и принадлежат к одной жизненной форме (о других родах, принадлежащих к этой же жизненной форме, – стайных океанических нектонных животных верхних слоев воды *Eucleoteuthis* и *Hyaloteuthis* – речь будет идти ниже). Виды *Dosidicus*, *Ommastrephes* и *Sthenoteuthis* расходятся в пространстве и встречаются совместно лишь

на нагуле в наиболее продуктивных участках ареалов (Александронец и др., 1983; Зуев и др., 1975, 1976; Несис, 1970, 1973б, 1974б, 1979г; Филипова, 1971). *Gonatopsis (Boreoteuthis) borealis* обитает в прохладных водах boreальной Пацифики, где *Ommastrephinae* почти не встречаются; там же нагуливаются *Onychoteuthis banksi borealijaponicus* (Несис, 1973а, д; Шевцов, 1971; Murata, Araya, 1970; Murata, Ishii, 1977; Murata et al., 1976). В тропиках *O.banksi banksi* обитают совместно с *Ommastrephinae*, но места их скопления часто не совпадают (Несис, 1975б и более поздние данные), кроме того, взрослые *O.banksi*, в отличие от *Ommastrephinae*, у поверхности не встречаются. Хорошо выраженное пространственное расхождение разных видов океанических нектонных кальмаров верхних слоев воды позволяет предполагать, что оно развилось как следствие конкурентного расхождения видов, занимающих одну и ту же экологическую нишу (Зуев и др., 1975; Несис, 1975б). *Thysanoteuthis rhombus* обитает совместно с *O.banksi*, *Sthenoteuthis* и отчасти *Dosidicus* и *Ommastrephes*, но занимают особую экологическую нишу и принадлежат к самостоятельной жизненной форме, видимо не конкурируя с другими родами. К тому же численность *Th.rhombus* невелика (Архипкин и др., 1983).

Таким образом, океаническая нектонная жизненная форма головоногих возникла из нектобентосной через посредство нерито-океанической и (или) батинально-пелагической формы, причем эта цепь форм дошла до завершающей стадии только у океанических кальмаров. Судя по тому, сколь малым числом родов и видов представлены в современной фауне настоящие океанические кальмары поверхностных вод, и по тому, что расхождение по географическим зонам обитания у них превалирует над расхождением по экологическим нишам, можно полагать, что эта наиболее прогрессивная жизненная форма кальмаров возникла в геологически недавнее время — несколько миллионов лет назад (Зуев и др., 1975; Несис, 1975б), столь недавнее, что кальмары просто еще не успели разойтись экологически и дивергировать таксономически. К аналогичному выводу относительно ихтиофауны эпипелагиали пришел Н.В. Парин (1968). Формирование нектонной жизненной формы шло независимо в разных семействах и привело к конвергентно сходному результату.

НЕКТОБЕНТОСНЫЙ ТИП ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Нектобентосные головоногие, если исключить виды, занимающие промежуточное положение между нектонными и нектобентосными, относятся к двум эволюционным линиям: линии неритических кальмаров *Myopsida* и линии каракатиц *Sepiina*. Нектобентосный тип жизненных форм выработался у них независимо на разной морфофизиологической и экологической основе. Как сказано выше, каракатицы — одиночные засадчики и подкрадывающиеся хищники, имеют, как правило, прямое, непелагическое развитие, а неритические кальмары — активные стайные хищники, охотящиеся вдогон, имеют пелагическую личиночную стадию.

Настоящие каракатицы — сепииды имеют механизм регуляции плавучести жесткого типа, но принципиально иной, чем у наutilusоидей, аммонитоидей и белемитоидей, бессионоидной модели. Их раковина, сепион — это фраг-

мента, как бы разрезанный вдоль сифона и развернутый. Активная регуляция плотности и количества внутрикамерной жидкости происходит только в самых молодых, ближайших к голове камерах, задние, хвостовые в регуляции плавучести не участвуют (Denton et al., 1961). Механизм регуляции плавучести более совершенен, чем у наutilusа, удельный вес животного меняется быстро, с суточным ритмом. Центр плавучести находится над центром тяжести, и проблемы продольной стабилизации, столь важной для прямых наружнораковинных головоногих и белемитоидей, не возникает. В росте нет необходимости, он сохраняется лишь у части видов подрода *Sepia s.str.* (у *S.arapa*, например, имеется только в молодости). Сочетание мощной мускулистой мантии с узкими лентовидными плавниками, протягивающимися вдоль всей мантии, обеспечивает каракатицам высокую скорость, позволяющую даже выпрыгивать из воды, и чрезвычайную маневренность, допускающую развороты "на пятке". Каракатицы — это не просто очередная модификация раковинного механизма плавучести, а "новая усовершенствованная модель", не связанная непосредственным родством с белемитоидеями (Donovan, 1977). Семейство *Sepiidae* безусловно переживает биологический прогресс, что видно хотя бы из огромного числа видов (свыше 90) и высокой численности (годовой вылов 150–200 тыс. т, в среднем за 1977–81 гг. около 180 тыс. т). Структурные, экологические и в особенности эволюционные особенности сепиид позволили им выйти из острой конкурентной борьбы не только с неритическими кальмарами и шельфовыми осьминогами, но до определенной степени и с рыбами (Несис, 1980а; Хромов, 1983а). Основные пути эволюции каракатиц определяются преобладанием внутрigrуппового отбора и в частности связаны с выходом из исходной тропической зоны в субтропики и с лучшим приспособлением к жизни на мелководьях. В целом это — эволюция по пути аллогенеза, биологического прогресса. Но чрезвычайно интересно, что одно из основных направлений адаптивной радиации сепиид — освоение внешнего шельфа и зоны перегиба к склону. Этот процесс привел к выработке особой группы "глубоководных" каракатиц (см. выше). "Глубоководные" каракатицы живут вблизи осмотического порога и глубже него и, насколько известно, не имеют морфофизиологических адаптаций к созданию сверхосмотических концентраций солей в крови. Процесс освоения каракатицами глубин неизбежно должен был сопровождаться перестройкой морфологии сепиона и уменьшением его функциональной роли как регулятора плавучести и вести к некоторой редукции раковины. Такую редукцию мы наблюдаем в группе *Dogatepion* подрода *Sepia s.str.* и отчасти в подрode *Hemisepius* рода *Sepia* (Несис, 1980а; Хромов, 1983а, б; Ward, Boletzky, 1984). Эволюция в направлении утраты раковины, приспособления, обеспечивавшего каракатицам первичный эволюционный успех, может показаться парадоксальной, но тем не менее это — путь эволюции всего подотряда *Sepiina*, особенно хорошо прослеживаемый на сем. *Sepiolidae* (Несис, 1975б).

Сем. *Sepiolidae* включает 3 подсемейства. Примитивное подсем. *Rossiinae* характеризуется наличием гладиуса, хотя он и не обызвествлен и по строению близок к гладиусам кальмаров. Виды *Rossiinae* обитают на дне в нижней сублиторали и батии и в норме не поднимаются в толщу воды. Более продвинутые сепиолиды — подсем. *Sepiolinae* лишены гла-

диуса. Они распространены по всему шельфу и (реже) верхней батииали, ведут донный образ жизни, но часто – в молодости, а особенно в период размножения – поднимаются в толщу воды и даже к поверхности. Самое продвинутое подсемейство – *Heteroteuthidae*. У них тоже нет гладиуса. В отличие от *Rossiinae* и *Sepiolinae* они не способны закапываться в грунт. Приурочены преимущественно к склону. Более примитивный род *Sepiolina* – донный, экологически (но не морфологически) близок к *Rossiinae*. Роды *Stoloteuthis*, *Nectoteuthis* и *Iridoteuthis*, занимающие промежуточное положение, обитают и у дна, и в толще воды. Наиболее продвинутый род *Heteroteuthis* перешел к настоящему нектонному образу жизни и экологически близок к среднеглубинным микронектонным кальмарам. Ко дну *Heteroteuthis* опускаются только для откладки яиц. Из-за этого ареалы видов *Heteroteuthis* нерито-океанические, очень широкие, но дизъюнктивные.

Эволюция сепиолид шла по пути редукции и полного исчезновения внутренней раковины, некоторого уменьшения размеров тела, резкого увеличения размера плавников, усиления мускулатуры, усложнения и усовершенствования адаптаций к спариванию (у некоторых *Rossiinae* гектокотилизация почти не выражена, а у *Heteroteuthis* она захватывает почти все руки самца, видоизменяются также некоторые руки взрослых самок, чего не бывает у других сепиолид) и развития органов свечения, достигших своего высшего выражения у *Heteroteuthis*, у которых они стали высокоэффективным органом камуфляжа, дезориентации и отпугивания хищника (R. Young, 1977, 1978; Young, Roper, 1976, 1977). Значительная часть этих приобретений – адаптации к ослаблению связи с дном, к "нектонизации". Сепиолиды "приняли эстафетную палочку" там, где сепииды остановились, но их эволюция – продолжение основного направления эволюции сепиид.

Два других семейства каракатиц – *Sepiariidae* и *Idiosepiidae* тоже не имеют гладиуса. По образу жизни *Sepiariidae* близки к *Sepiolinae*, а сильно специализированные аберрантные *Idiosepiidae* уклонились в сторону бентосной жизненной формы: у них имеется особый присасывательный орган на спинной стороне мантии, с помощью которого они прикрепляются к водорослям, листьям морских трав и др., поджидая добычу. Взрослые особи в толщу воды поднимаются редко, но их слабые расселительные способности компенсируются наличием пелагической личинки; молодь *Idiosepiidae* также может встречаться в пелагиали.

Сем. *Loliginidae* – главное семейство *Myopsida* – наилучший пример нектобентосного образа жизни. Оно не столь богато видами, как *Sepiidae*, но численность лолигинид выше: годовой вылов 300–400 тыс. т. Если бы все виды лолигинид и сепиид имели одинаковую численность и улов соответствовал бы реальному обилию, то численность среднего вида лолигинид была бы вчетверо больше, чем среднего вида сепиид (Несис, 1980а). Лолигиниды, видимо, не конкурируют с каракатицами, но остро конкурируют с рыбами. Замечено, что улов лолигинид повышался там, где запасы донных рыб были подорваны промыслом, например, в северо-западной Атлантике, у северо-западной Африки, в Сиамском заливе (Caddy, 1983; Garcia, 1968; Lange, Sissenwine, 1980; Sakurai, 1974). Основные направления эволюции и адаптивной радиации лолигинид опре-

деляются преобладанием в их эволюционной судьбе межгрупповой конкуренции с рыбами. Главные направления адаптивной радиации лолигинид – освоение широких платформенных шельфов в основной эволюционной линии *Lolololus* – *Lolliguncula* – *Loligo* s.str., отрыв от дна и переход (не заверченный) к нектонному образу жизни в эволюционно наиболее продвинутых группах – *Loligo* (*Doryteuthis*), *Alloteuthis*, *Uroteuthis* – и усиление связи с дном в специализированной "сепиеподобной" линии *Sepioteuthis*. Освоение глубин, в отличие от сепиид, еще только началось. Общее направление эволюции лолигинид соответствует направлению эволюционного (морфофизиологического) прогресса, арогенеза.

Нектобентосные кальмары и каракатицы успешно освоили шельфы тропических, субтропических, а лолигиниды – и умеренных широт, образовали множество видов (оба подотряда включают около трети всех видов головоногих) и стали на путь выработки прогрессивных нектонных форм. Они не продвинулись далеко по этому пути главным образом потому, что не сумели избавиться от необходимости класть яйца на дно. Но направления их эволюции в целом различны. Пользуясь знаменитым выражением В.О. Ковалевского, можно сказать, что эволюция лолигинид "адаптивна", потому что они "напали на новую дорогу", а эволюция сепиид "инадаптивна", так как они "упорно удерживают старую организацию". И лишь отказ от сепиона, от самого принципа регуляции плавучести жесткого типа в линии, ведущей к сепиолидам, позволил самым продвинутым представителям сепиолид перейти с пути аллогенеза на путь арогенеза (Несис, 1975б, 1978а, 1980а).

БЕНТОСНЫЙ ТИП ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Настоящие бентосные головоногие имеются только среди донных осьминогов семейства *Octopodidae*, в котором представлены прибрежные, батияльные, абиссальные и эврибатные виды. *Octopodidae* принадлежат к подотряду *Incirrata*, развившемуся от общего корня с бентопелагическими *Cirrata* (Несис, 1975б, 1982г). Донный образ жизни *Octopodidae* развился, вероятно, из бентопелагического образа жизни праосьминогов, сходных с *Cirrata*. Современные плавниковые осьминоги сохранили много архаических черт строения – плавники, плавниковый хрящ (дериват гладиуса), глубокая умбрелла, однорядное расположение присосок, усики на руках, элементы системы гигантских аксонов, отсутствие перекреста оптических нервов и др. (Aldred et al., 1983; Robson, 1932; J. Young, 1977). Часть этих признаков была, вероятно, свойственна общим предкам *Octopoda* и *Vampyromorpha*, существовавшим в триасе–юре и обитавшим на мелководьях. Ныне *Cirrata*, как и *Vampyromorpha*, обитают только в глубинах, преимущественно в нижней батииали и абиссали. Уход в глубины наложил на плавниковых осьминогов сильный отпечаток. Обводнение, желатинизация тканей, утрата чернильного мешка, упрощение хроматофорной системы, редукция или, напротив, гипертрофия глаз, редукция мантийного отверстия, жабер, переход к питанию мезопланктоном и связанная с этим утрата радулы, зоба и перестройка слюнных желез – все это вторичные признаки, черты глубокой специализации к условиям океанских глубин, граничащие с общей дегенерацией (Несис, 1975б, 1983в;

Aldred et al., 1983; Robson, 1926, 1932; Roper, Brundage, 1972; J. Young, 1977). Видимо, связь с дном в эволюции плавниковых осьминогов становилась более тесной. "Осьминоги-лепешки" *Opisthoteuthidae* более специализированы и теснее связаны с дном, чем парящие над дном "осьминоги-колокольчики" *Cirrotheuthidae*, среди которых есть и пелагические формы (*Cirrothauma*) (Pereyra, 1965; Roper, Brundage, 1972). Утрата умбреллы у донной *Groekenia* тоже, видимо, вторичное явление.

Среднеюрский (желловей) *Proteroctopus ribeti* и верхнемеловой (сантон) *Palaeoctopus newboldi* — единственные известные виды подотряда *Palaeoctopoda*, морфологически, а может быть, и экологически переходные формы от бентопелагических *Cirrata* к бентосным *Octopodidae*. Это были мелководные осьминоги с плавниками кальмарьего типа, с неглубокой умбреллой, с чернильным мешком и без усиков на руках (Fischer, Riou, 1982; Robson, 1930; Roger, 1944). Сравнение онтогенезов показывает, что резкие различия морфологии обыкновенных и плавниковых осьминогов — относительно недавнее явление. В онтогенезе обыкновенных осьминогов закладываются плавники, раковинная железа и некоторые другие органы, которые у взрослых осьминогов отсутствуют (Boletzky, 1979 г, 1982; Sacarção, 1951, 1952, 1961). Считается, что формирование плана строения *Octopodidae* — результат ценогенетических (отклоняющихся от традиционного рекапитуляционного пути онтогенеза) преобразований онтогенеза путем фетализации. Это могло быть обусловлено переходом от бентопелагического образа жизни к бентосному и связанному с ним изменению характера размножения (Несис, 1982 г; Boletzky, 1979 г).

Осьминоги *Octopodidae* достигли совершенства в приспособлении к бентосному образу жизни. Отсутствие скелета позволяет им протискиваться в самые узкие щели и отверстия, недоступные хищникам. Гибкость тела сочетается с исключительной физической силой. Они способны справляться с крупной и сильной добычей. Могут ловить не только подвижную, но и неподвижную добычу. Вооружены мощным клювом, ядовитыми слюнными железами, способны просверливать толстые раковины моллюсков. По способности менять окраску и скульптуру поверхности тела, богатству и разнообразию "масок" не имеют себе равных в животном мире (Packard, Sanders, 1972; Packard, Hochberg, 1977). В отличие от *Cirrata*, охраняют яйца, насыживая их или вынашивая на руках до вылупления личинок или молоди. Умеют строить норы, обладают прекрасной памятью и высокоразвитым чувством дома. Судя по чрезвычайно быстрому росту осьминогов в природе, они не испытывают недостатка в пище (Nixon, 1971; Van Heukelem, 1973). Имеют высокоразвитые адаптации для избегания межвидовой конкуренции (Houck, 1982) и быстрой смены поколений, позволяющей резко снизить риск внутривидовой конкуренции (Wodinsky, 1977). Хотя осьминоги тяжелее воды и лишены плавников, многие из них способны совершать длительные горизонтальные миграции (Hatanaka, 1979; Kanamaru, Yamashita, 1969). Семейство *Octopodidae* включает четверть видов современных головоногих, населяет все океаны от Высокой Арктики до побережья Антарктиды и от литорали до абиссали. Годовой вылов осьминогов 150–200 тыс. т, в среднем за 1977–1981 гг. 179 тыс. т.

Эволюционные тенденции в пределах семейства выражены слабо и ог-

раничены частными адаптациями к определенным биотопам. Например, глубоководным донным осьминогам свойственны обводнение тканей, редукция или утрата чернильного мешка, упрощение окраски, сужение мантийного отверстия, укорочение жабер, иногда — частичная редукция радулы (Robson, 1926; Несис, 1973в). Для них и для обитателей высоких широт типично увеличение размеров яиц, переход к прямому развитию (оно наблюдается и на мелководьях тропиков, но в высоких широтах и глубинах это — правило, почти не имеющее исключений), изменение характера питания — переход к бентофагии (Кондаков и др., 1981; Несис, 1979б; Несис, Пропп, 1968; O'Dor, Macalaster, 1983). Наиболее примитивные роды *Octopodidae* — мелководные или эврибатные, наиболее продвинутые — преимущественно глубоководные.

ПЛАНКТОННЫЙ ТИП ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Каждый тип экологических форм головоногих — нектобентосный, бентосный, нектонный и даже бентопелагический — давал и дает начало формам, частично или полностью перешедшим к планктонному образу жизни. Переход в планктон наблюдался неоднократно, и в древних, и в современных эволюционных линиях. Это — одно из главнейших направлений специализации у головоногих (Несис, 1973г, д, 1974в, 1975б, г, 1978а, б).

Чтобы перейти к планктонному образу жизни, надо решить две основных проблемы: во-первых, обеспечить нейтральную плавучесть с минимальными затратами энергии, во-вторых, избавиться от необходимости откладывать яйца на дно (донный нерест исходен для головоногих). Чаще всего переход в планктон связан с освоением глубин. Для этого необходимо решить третью задачу — изменить тип питания или стратегию охоты так, чтобы выжить при скудости источников пищи. Пути решения этих задач были разнообразными.

Спирула — единственный планктонный головоногий моллюск, сохранивший аппарат нейтральной плавучести жесткого типа. Предки спирулы рано отошли от сепидной или общей "декаподной" линии развития. Известно немало видов ископаемых (мел — кайнозой) каракатиц. Некоторые из них принадлежат к сепидной линии развития, другие возможно, большинство — к спирулидной (Donovan, 1977; Jeletzky, 1966, 1969). Несомненно, предки спирулы были донными не глубоководными животными. Спирула же обитает в мезопелагиали, а размножается в батии. Она способна регулировать плавучесть на глубинах, недоступных не только сепидам, но и наутилусам, что обусловлено высокой прочностью раковины и особым строением сифона, дающим возможность работать на сверхосмотических концентрациях ионов с высокой скоростью (Denton et al., 1967; Denton, Gilpin-Brown, 1971, 1973). В отличие от других среднеглубинных и глубинных планктонных головоногих, спирула имеет плотную мускулистую мантию, но возможности активного плавания сильно ограничены малыми размерами плавников и положением центра плавучести близ заднего конца тела, так что спирула плавает вниз головой. Однако проблему питания она, видимо, решила путем перехода от хищничества к планктофагии, с чем связана утрата радулы (Clarke, 1966,

1970; Nixon, Dilly, 1977; J. Young, 1977): Спирула лучше, чем какие бы то ни было древние или современные раковинные головоногие, освоила глубины океана, но не смогла справиться с проблемой размножения в толще воды. Донный нерест неизбежно ограничивает распространение спирул, привязывая их к районам океана с замкнутыми циркуляциями промежуточных вод; ареал спирулы широкий, но дизъюнктивный.

Спирула и прочие каракатицы отражают два разных направления эволюции. В подотряде *Seriina* попыток перехода к планктонному образу жизни не известно (Несис, 1973г, 1975б, 1978а). Среди неритических кальмаров их тоже не было. Зато среди океанических кальмаров такой переход наблюдался неоднократно. У *Oegopsida* можно видеть все переходные стадии, от видов, имеющих вполне нектонную форму тела и лишь несколько ослабленную мускулатуру (*Gonatus*, *Moroteuthis*, *Kondakovia*), через полупланктонные-полунектонные формы (*Ancistrocheirus*, *Chaunoteuthis*, *Neoteuthis*) до настоящих планктонных кальмаров со студенистым, почти прозрачным телом и крайне редуцированной мускулатурой (*Grimalditeuthis*, *Leachia*). Такой же процесс можно наблюдать и в пределах отдельных семейств, стоящих в начале эволюционной серии океанических кальмаров, например, у *Gonatidae* в ряду *Berryteuthis anonychus* – *B. magister* – *Gonatus kamtschaticus* – *G. fabricii* – *G. madokai* (Несис, 1973д), у *Onychoteuthidae* в ряду *Onychoteuthis* – *Moroteuthis* – *Kondakovia* – *Chaunoteuthis*. Такие ряды не отражают точную филогению родов и видов, впереди стоящие формы – не предки последующих, но они отражают последовательность стадий процесса планктонизации, подобно тому как одновременно увиденные ребенок, юноша, взрослый и старик дают представление о последовательных стадиях жизни одного человека.

Полупланктонные, "почти планктонные" и настоящие планктонные виды имеются в 17 семействах *Oegopsida*: *Enoploteuthidae* (*Ancistrocheirus*), *Octopoteuthidae* (все виды), *Onychoteuthidae* (*Chaunoteuthis*), *Gonatidae* (подрод *Gonatopsis* s.str. и все или почти все виды рода *Gonatus*), *Stenopterygidae*, *Bathyteuthidae*, *Histioteuthidae*, *Neoteuthidae*, *Batoteuthidae*, новое семейство, *Cycloteuthidae*, *Chiroteuthidae*, *Mastigoteuthidae*, *Joubiniteuthidae*, *Grimalditeuthidae*, *Promachoteuthidae* и *Cranchiidae* (все виды). Из 8 первых по порядку семейств эгопсид (Несис, 1974а, 1982а) такие виды есть в 7, в том числе в 4 – все виды, из 8 последующих – в двух, в 8 наиболее продвинутых – все виды полупланктонные или планктонные. Настоящими планктонными формами я считаю *Chaunoteuthis*, *Gonatus madokai*, *Bathyteuthis*, *Batoteuthis*, *Valbyteuthis*, *Joubiniteuthis*, *Grimalditeuthis* и всех *Cranchiidae*, кроме "длиннохвостых" *Taoniinae*, о которых речь пойдет ниже. Такие виды есть в 9 семействах, причем в 5 – только планктонные виды, а в 4 – также полупланктонные. Восемь семейств включают лишь полупланктонные-полунектонные формы. Полупланктонные и нектонные формы преобладают в наименее продвинутых семействах эгопсид (*Enoploteuthidae*, *Octopoteuthidae*, *Gonatidae*, *Stenopterygidae*), в середине эволюционной линии доминируют, как мы видели, нектонные виды, а среди самых специализированных семейств – чисто планктонные. Таким образом, для океанических кальмаров уход в планктон – основной путь специализации.

Полупланктонные и планктонные кальмары – либо среднеглубинные,

либо глубинные животные. Среди приповерхностных кальмаров ни полу-планктонных, ни планктонных видов нет. В эпипелагиали встречается лишь молодь среднеглубинных и промежуточных между среднеглубинными и глубинными видами. Для всех полупланктонных и планктонных кальмаров характерна дегенерация мышечной ткани и замена ее сильно оводненной и вакуолизированной соединительной тканью, пронизанной отдельными мышечными и нервными волокнами. Снижение объема метаболически активных тканей не только уменьшает удельный вес тела, но и понижает уровень основного обмена, т.е. потребности в пище. Мускулистыми остаются лишь щупальца и плавники, но и плавники у многих кальмаров значительно уменьшаются в размерах (*Bathyteuthidae*, *Histioteuthidae*, *Neoteuthidae*, *Valbyteuthis*, *Cranchia*, *Helicocranchia*, *Bathothauma*).

У некоторых полупланктонных-полунектонных кальмаров оводнение тканей – единственное средство снижения удельного веса, у других оно дополняется накоплением большого количества легкого жира в печени (*Gonatus*) или задней части мантии (планктонные *Bathyteuthis*). Но основной механизм достижения нейтральной плавучести полупланктонных и планктонных кальмаров – накопление в теле больших количеств раствора NH_4Cl : механизм регуляции плавучести жидкостного типа, известный, кроме кальмаров, лишь у ночесветки (*Noctiluca*) и некоторых макропланктонных ракообразных (Clarke, 1966; Clarke et al., 1969, 1979; Denton, 1974; Denton, Gilpin-Brown, 1973; Denton et al., 1958, 1969; Dilly, Nixon, 1976; Dilly et al., 1977; Lipinski, Turoboyski, 1983). В теле кальмаров имеется обширный поплавок – расширенный целом ("кальмары-батискафы" *Cranchiidae*) или множество мелких вакуолей, разбросанных в тканях мантии, головы и рук. Они заполнены изотоничной морской воде раствором NH_4Cl с плотностью около 1,010, что значительно ниже плотности морской воды – 1,026–1,027. Окружающая полость или вакуоли мембрана активно транспортирует ионы и пассивно пропускает молекулы электролитов. Внутри полости кислая среда, pH около 5, так что молекулы электролитов там ионизованы и наружу выйти не могут. Мембранный АТФазный механизм транспорта переносит ионы Na^+ из внутриполостной жидкости в кровь, а ионы NH_4^+ из крови внутрь полости. При установившемся равновесии Na^+ -ионы внутри полости почти нацело (на 80%) замещены NH_4^+ -ионами. Кальмар постоянно находится в состоянии нейтральной плавучести. Чтобы подвсплыть или загрузиться, ему надо изменить соотношение Na^+ - и NH_4^+ -ионов во внутриполостной жидкости. Делать это дважды в сутки невозможно – процесс слишком медленный, да и нет нужды, так как большинство "кальмаров-батискафов" не мигрируют, а мигрирующие могут пользоваться плавниками или (как некоторые *Histioteuthis*) – умбреллой. Но увеличение размеров и веса кальмара по мере роста полностью компенсируется увеличением плавучести.

Однако за удобство нейтральной плавучести приходится расплачиваться. Во-первых, необходима перестройка выделительной системы и азотного обмена. Основной продукт белкового метаболизма головоногих – ионы аммония, NH_4^+ . Молекулы NH_3 диффундируют из крови в первичную мочу, в кислой среде которой идет реакция $\text{NH}_3 + \text{H}^+ \rightarrow \text{NH}_4^+$. Аммоний выделяется в воду, частью с мочой, частью – через жабры. Кальмары с механизмом регуляции плавучести жидкостного типа не могут позволить

себе такую роскошь, они должны всю жизнь экономить ионы аммония и перекачивать их из крови в "поплавок". Содержание азота в "поплавке" может превышать его содержание в тканях тела. У кранхий в расширенном целоме содержится до 40% аммония, выделенного за всю жизнь животного (Clarke et al., 1979; Denton et al., 1969). Во-вторых, высокая концентрация NH_4Cl , а она достигает 500 ммоль/л, препятствует проведению нервно-мышечного импульса. Необходима специальная защита нервных и мышечных волокон. В-третьих, и это самое главное, подъемная сила жидкостного механизма невелика. Разница между плотностями мышц (белков) и морской воды превышает разницу между плотностями морской воды и раствора NH_4Cl . Мускулистые нектонные и бентосные головоногие имеют отрицательную плавучесть около 0,03 (Зуев, 1966), в то время как положительная плавучесть раствора NH_4Cl в "поплавке" около 0,015. Следовательно, "кальмары-батискафы" не могут быть мускулистыми, но и при этом суммарный объем "плавника" составляет до 2/3 объема животного (Clarke et al., 1979; Denton et al., 1969). Механизм регуляции плавучести жидкостного типа пригоден только для малоподвижных животных.

У большинства полупланктонных и планктонных кальмаров (*Ancistroleptus*, *Octopoteuthidae*, *Histioteuthidae*, *Architeuthidae*, *Chroteuthidae*, *Mastigoteuthidae* и др.) поплавок — огромное число тонкостенных или толстостенных вакуолей. Плавучесть разных частей тела, а следовательно, и нормальное положение тела кальмара в воде зависит от распределения плотных и легких частей тела. Кальмары держатся обычно в горизонтальном положении или косо — головой или хвостом вверх, щупальца свисают книзу. Они могут плавать с помощью плавников и воронки, но мантийно-вороночный аппарат слаб и не позволяет совершать сколько-нибудь значительных горизонтальных перемещений. У кранхий вся легкая жидкость сосредоточена в одном поплавке, поэтому мантия тонкая, кожистая или пленочная, центр плавучести находится каудальнее центра тяжести, кальмары плавают вертикально или почти вертикально головой вниз. В таком же положении плавают *Bathyteuthis*. Маленькие плавники позволяют им двигаться только очень медленно, мантийно-вороночный аппарат допускает лишь короткие броски. У кранхий выработался специальный механизм создания дыхательного тока воды, поскольку огромный наполненный жидкостью целом мешает им дышать обычным для кальмаров способом (Clarke, 1966; Clarke et al., 1969, 1979; Denton, Gilpin-Brown, 1973; Roper, 1969; R. Young, 1975a, 1977).

Естественно, такие кальмары не могут активно преследовать и ловить подвижную добычу. Изменение способа охоты и характера пищи вызвало необходимость появления разнообразных приспособлений, специфических для каждого семейства и разных родов кальмаров (Бирштейн, Виноградов, 1971). В частности, резко видоизменяются руки 4-й пары (многие *Chroteuthidae*, *Mastigoteuthidae*), щупальца крайне модифицируются (*Batoteuthis*, *Chroteuthis*, *Mastigoteuthis*, *Echinoteuthis*, *Promachoteuthis*) или, напротив, частично (новое семейство) или полностью редуцируются (*Gonatopsis* s.str., *Octopoteuthidae*, *Grimalditeuthis*, взрослые *Chaunoteuthis*, *Joubiniteuthis*, *Leachia* s.str., *Sandalops*, *Taonius*). У нектонных кальмаров утрата щупалец — редкое исключение (*Gonatopsis* (*Boreoteuthis*), *Lepidoteuthis*), но у них, как и у полупланктонных кальмаров (*Gona-*

topsis s.str., *Octopoteuthidae*), она компенсируется мощным развитием рук, обычно вооруженных крючьями, тогда как у чисто планктонных кальмаров не компенсируется ничем.

Глубоководный *Vampyroteuthis infernalis* — тоже планктонное животное с полустуденистыми тканями. Основной пропульсивный орган, вероятно, умбрелла. Кроме кальмаров подсем. *Euploteuthinae*, *Vampyroteuthis* — единственный пелагический головоногий моллюск, выметывающий яйца прямо в воду поодиночке, т.е. вполне решивший проблему нереста в толще воды. *Vampyroteuthis* принадлежит к особому отряду *Vampyromorpha* (Pickford, 1940), но филогения vampиromорф неясна. *Vampyroteuthis* сочетает признаки, общие с *Decapoda*, в частности, с кальмарами, признаки, общие с осьминогами, и специфические, своеобразные черты строения (Несис, 1982а, г; Donovan, 1977; Fioroni, 1981; Jeletzky, 1966; J. Young, 1977). Одни авторы считают, что "декаподные" черты строения *Vampyroteuthis* филогенетически исходны, а "октоподные" — вторичное упрощение, другие придерживаются прямо противоположной точки зрения. Наиболее вероятно, что *Vampyroteuthis* — стадия на пути эволюции осьминогов от "декаподных" предков, непосредственно следующая за началом дивергенции осьминогов и декапод (J. Young, 1977). Если это так, то предки *Vampyroteuthis* не были ни глубоководными, ни планктонными (Несис, 1975б, 1982 г).

Среди плавниковых осьминогов (*Cirrata*) есть один преимущественно планктонный род (*Cirrothauma*) и один факультативно планктонный вид (*Cirroteuthis muelleri*). Предполагают, что *Opisthoteuthis medusoides* и *Grimpoteuthis bruuni* — тоже планктонные животные, хотя твердых доказательств этому нет (G. Voss, 1982). Бентопелагические глубоководные плавниковые осьминоги преадаптированы к переходу в планктон. Для этого им не надо существенно менять организацию. И действительно, планктонные *Cirrata* практически не отличаются от бентопелагических. Крайнее оводнение тканей, редукция мантийного отверстия и жабер, сильное развитие умбреллы и усиков и т.п. — все это в равной мере приспособлено к жизни и в планктоне, и над дном на глубинах. Своеобразные черты строения *Cirrothauma murrayi* — редукция глаз и соответствующее упрощение мозговых центров зрительной памяти — адаптация к обитанию в глубинах, а не в планктоне. Но не подлежит сомнению, что *Cirrothauma* — один из наиболее специализированных родов *Cirrata* (Несис, 1975а, 1982а, 1983в; Aldred et al., 1978, 1983; Chun, 1913, 1915; Roper, Brundage, 1972; J. Young, 1977).

В эволюционном ряду подотряда обыкновенных осьминогов *Incirrata* планктонные формы возникли трижды, во всех трех надсемействах: *Bolitaenoidea* — два семейства, *Bolitaenidae* и *Amphitretidae*; *Octopodoidea* — сем. *Vitreledonellidae*; *Argonautaidea* — все 4 семейства, *Alloposidae*, *Ocythoidea*, *Tremoctopodidae* и *Argonautidae*. Планктонные осьминоги таксономически мало разнообразны: 7 семейств включают лишь 10 родов и около 15 видов. *Amphitretidae* — среднеглубинные, *Bolitaenidae* и *Vitreledonellidae* — глубинные макропланктонные осьминоги с чрезвычайно оводненными тканями, иногда почти прозрачные. Дополнительную плавучесть некоторым из них (*Amphitretus*, личинки *Japetella* и *Eledonella*) придает чехол из легкой и липкой слизи, специальные механизмы регуля-

ции плавучести отсутствуют (Denton, Gilpin-Brown, 1973). Движители — умбрелла и воронка — слабо развиты, так что эти животные малоподвижны и не совершают миграций. Яйца *Bolitaenidae* соединены между собой стельками и самка носит их на руках, у *Bolitaena* даже после выплывания личинок; *Vitreledonella* живородящи.

Ocythoe, *Tremoctopus violaceus* и *Argonauta* резко отличаются от всех остальных осьминогов по строению и биологии. Это преимущественно, а самки *Ocythoe* — строго эпипелагические животные с мускулистым телом, не оводненными тканями, слабо развитой умбреллой, рядом оригинальных поведенческих адаптаций и особым типом питания — не свойственной большинству головоногих стенофагией (см. гл. 7). Плавают они медленно, специальных механизмов регуляции плавучести не имеют, за исключением способности самок *Argonauta* хвататься за плавающие предметы и образовывать цепочки, а самцов *Ocythoe* — обитать в пустых оболочках сальп и бочоночников. В популяциях репродуктивно преобладают самки. Самцы карликовые, созревают очень рано и гибнут сразу же после спаривания. Самки *Ocythoe* живородящи, *Tremoctopus* — вынашивают яйца на руках 1-й пары, *Argonauta* — в специально построенной раковине, не гомологичной раковине прочих моллюсков и служащей выводковой камерой. Последнее наряду со способностью *Argonauta* размножаться с очень молодого возраста и в течение длительного времени позволяет рассматривать *Argonauta* как наиболее специализированный род осьминогов (Несис, 1972б, 1973б, г, 1975б, г, 1977г, 1978в; Boletzky, 1979с; Packard, 1972; Sacargo, 1951; Voss, Williamson, 1972).

Планктонные осьминоги произошли от донных предков. Этот процесс можно проиллюстрировать на примере *Alloposus* — самого примитивного рода *Argonautoidea*. *Alloposus* — животные не океанические, а нерито-океанические, широко эврибатные, но преимущественно мезопелагические и батимальные. Консистенция их тканей полустуденистая, основной движитель, по-видимому, сильно развитая умбрелла. Их гектокотиль — того же типа, как у остальных *Argonautoidea*, но самцы не карликовые, существенной разницы в размерах между полами нет. Кладка, видимо, донная. Личинка имеет слизистый чехол (Несис, 1973б, 1979б; Alvario, Hunter, 1981; Thore, 1949). Морфологически и экологически *Alloposus* — переходная стадия между полуглубоководными (склоновыми) донными осьминогами типа *Danoctopus* и приповерхностными планктонными осьминогами типа *Ocythoe*, *Tremoctopus violaceus* и *Argonauta*. *Idioctopus gracilipes*, известный, правда, по единичной находке, морфологически близок к *Amphitretus pelagicus* (особенно сходны гектокотили), но пойман у дна в верхней батии (Taki, 1963). Вероятно, планктонные *Bolitaenoidea* и *Octopodoidea* также произошли от полуглубоководных донных предков.

Tremoctopus violaceus, *Ocythoe* и *Argonauta* — единственные эпипелагические планктонные головоногие. Несмотря на своеобразие и оригинальность их адаптаций к жизни в верхних слоях воды, они ни по численности, ни по величине ареала, ни по видовому разнообразию не могут идти ни в какое сравнение не только с нектонными, бентосными и нектобентосными, но даже со среднеглубинными планктонными головоногими. Они не удовлетворяют ни одному из критериев биологического прогресса (Северцов, 1934, 1939). Эта попытка современных головоногих приспособиться к

пассивному образу жизни в верхних слоях воды открытого океана оказалась мало успешной.

Очень показателен в этом отношении второй вид рода *Tremoctopus* — *T. gelatus*. Это студенистый почти прозрачный осьминог с огромными глазами, уменьшенным в размерах чернильным мешком и укороченными жабрами — черты строения, типичные для полуглубоководных планктонных животных. В то же время, он по основным чертам строения, а самцы — и по поведению сходен с *T. violaceus* (Thomas, 1977). Поэтому *T. gelatus* нельзя рассматривать как промежуточную стадию на пути эволюции от среднеглубинных животных к приповерхностным. Это — пример ухода из поверхностных слоев обратно в глубины, вторичной планктонизации, пример глубокой специализации, связанной с частичной редукцией.

Мы видели, что планктонные формы происходили: от шельфовых и склоновых бентопелагических (планктонные аммоноилеи, вероятно — вампироморфы), глубоководных бентопелагических (*Cirrothauma*), шельфовых и склоновых бентосных форм (*Alloposus* — приповерхностные *Argonautoidea*; вероятно, *Idioctopus* — *Amphitretus*), нектонных (разнообразные полупланктонные и планктонные океанические кальмары) и от планктонных же форм (*Tremoctopus gelatus*). Что же заставляет их менять жизненные формы и адаптивную зону, в которой они сформировались и к которой приспособлены, на другую, планктонную? Самые начальные стадии, точнее, лишь предпосылки к "планктонизации", начало регрессивного нектогенеза (Алеев, 1976) можно проследить на семействе *Ommastrephidae*, в котором все виды — нектонные.

Основная эволюционная линия семейства шла от неспециализированных нектобентосных форм, обитавших у дна в зоне перехода от шельфа к материковому склону, через завоевание вод шельфа (*Illicinae*), вод над склоном и открытого океана недалеко от склона и подводных возвышенностей (*Todagodinae*) к полному освоению океанической пелагиали и выработке жизненной формы стайных океанических нектонных кальмаров приповерхностных вод в подсем. *Ommastrephinae* (Зуев и др., 1975; Несис, 1975б, 1978а; Нигматуллин, 1977, 1979). В процессе эволюции уменьшалась связь с дном, увеличивались размеры животных, совершенствовались приспособления для захвата добычи, расширялись ареалы видов, возникали и совершенствовались фотофоры. Но в подсемействе *Ommastrephinae* направление биологического прогресса, в смысле А.Н. Северцова (1934, 1939), оказалось противоположным направлению эволюции светящихся органов. Различия между видами *Ommastrephinae* по строению светящихся органов сильнее, чем по другим морфологическим признакам (Зуев и др., 1975). Очевидно, система органов свечения у них эволюционировала быстрее других систем. По строению фотофоров подсем. *Ommastrephinae* разделяется на 2 группы. В первую входят роды *Dosidicus*, *Ommastrephes* и *Sthenoteuthis*, во вторую — *Eucleoteuthis* и *Hyaloteuthis* (Зуев и др., 1975; Несис, 1979а; Нигматуллин, 1979; Wormuth, 1976). Последние два рода значительно более продвинутые, чем первые три. Но *Dosidicus gigas* — самый крупный, многочисленный и наиболее конкурентоспособный вид подсемейства, вытесняющий из основной зоны своего обитания всех прочих оммастрепид (Несис, 1970, 1973б). *Sth. pteropus* и *Sth. oualaniensis* имеют обширный ареал, но не достигают столь крупных размеров

и столь высокой численности. *Ommastrephinae* превосходит виды *Sthenoteuthis* по максимальному размеру, но уступает им по численности, плотности популяций, его внутривидовая структура проще, ареал разорван, и в области распространения видов *Sthenoteuthis* он проникает только в местах нагула, в основном в наиболее продуктивных районах мористее апвеллингов, да и то лишь на относительно малую часть года (Зуев и др., 1975, 1976; Корзун и др., 1979; Несис, 1979г; Нигматуллин, 1979). Размеры и численность наиболее продвинутых видов *Ommastrephinae* несравненно ниже, чем более примитивных. Длина мантии *D.gigas* до 120 см, североатлантических *O.bartrami* до 86 см, *S.pteropus* до 65 см, *S.oualaniensis* до 40–46 см, а у *E.luminosa* — лишь до 22 см, *H.pelagica* — до 9 см. Виды первых трех родов служат предметом промысла, их запасы очень велики (см. выше), виды последних двух родов до недавнего времени были известны лишь по единичным экземплярам. *E.luminosa* — эпипелагический вид, ареал которого зажат между ареалами *Sthenoteuthis* и *Ommastrephes*. Места повышенной численности *E.luminosa* тяготеют к островам (Зуев и др., 1975). Ареал *H.pelagica* совпадает с ареалом *Sthenoteuthis*, но если *Sthenoteuthis* обитают только в эпипелагиали, то *H.pelagica* населяют и по крайней мере верхнюю мезопелагиаль, а иногда ловятся и на глубине 2000 м (Зуев, Цымбал, 1982; Несис, Нигматуллин, 1979; R. Young, 1978). *H.pelagica* — самый мелкий, раньше всех созревающий и имеющий наименьшую плодовитость вид *Ommastrephidae* (Несис, Нигматуллин, 1979). Таким образом, эволюция высших *Ommastrephinae* шла по линии уменьшения размеров, ускорения созревания, понижения численности и смены стадий. Можно полагать, что эти кальмары не выдержали конкуренции со стороны менее продвинутых *Ommastrephinae*. Поскольку основная функция фотофоров нектонных животных — внутривидовое опознавание товарищей по стае и половых партнеров (Dennell, 1955; Marshall, 1957; McAllister, 1967), можно полагать, что последовательное усложнение и дифференциация органов свечения были полезным приспособлением при разделе "зон влияния" разных видов, относящихся к одной жизненной форме, и механизмом поддержания видовой структуры в первую очередь для менее конкурентоспособных видов. При этом она и должна была эволюировать быстрее других систем. Именно малая конкурентоспособность, видимо, заставила *Eucleoteuthis* уйти в экотон периферической полосы, а *Hyaloteuthis* — расширить вертикальный ареал. Малые размеры и быстрое созревание — тоже полезные адаптации для видов, страдающих от конкуренции.

Виды *Ornithoteuthis* относятся к самостоятельному подсем. *Ornithoteuthinae* и представляют особую линию эволюции *Ommastrephidae* (Зуев и др., 1975; Нигматуллин, 1979). Это — тоже мелкие и рано созревающие кальмары, в особенности атлантический *O.antillarum* (длина мантии до 25 см, в тропической Атлантике самцы созревают при 8–10, самки при 10–11 см), с высоко дифференцированной системой светящихся органов. Они рано отошли от общего направления "нектонизации" и выработали жизненную форму батинально-пелагических микронектонных хищников. Они не могут сравниться с *Dosidicus*, *Ommastrephes* или *Sthenoteuthis*, но значительно более эврибатны, эвритопны и многочисленны, чем *Eucleoteuthis* и *Hyaloteuthis* (Несис, Нигматуллин, 1979).

Понятно, что уменьшение размеров, снижение численности и отыскание

особенных экологических ниш как компенсация пониженной конкурентоспособности имеют свои пределы, это — полумеры. Напротив, переход в планктон и уход в глубины (эти два процесса, как мы видели, тесно связаны) сразу избавлял животных от конкуренции со стороны нектонных видов. Уход в планктон и в глубины требовал коренного изменения типов питания и способов охоты, резкого понижения активности, но позволял расширить вертикальное и горизонтальное распространение, сохранять достаточно высокую численность (биомасса мезопелагических, преимущественно полупланктонных и планктонных кальмаров, как мы видели, на порядок выше, чем нектонных) и достаточно крупные размеры.

В семействе *Cranchiidae* — самом специализированном семействе кальмаров — приспособления к планктонному образу жизни достигли своего высшего совершенства. Но удивительно, что именно в этом семействе мы встречаемся с, пожалуй, единственной среди головоногих попыткой вернуться назад, к нектонному образу жизни. Эта попытка наблюдается в так называемой линии "длиннохвостых *Taoniinae*" (Несис, 1974д, 1975б), к которой принадлежат *Teuthowenia*, *Belonella*, *Galiteuthis* и *Mesonychoteuthis*¹. Это — основная линия эволюции подсем. *Taoniinae*; кроме нее, есть боковые линии, ведущие к глубокой специализации (*Bathothauma*, *Egea*). Для "длиннохвостых *Taoniinae*" характерно увеличение размеров, удлинение плавника, утолщение стенки мантии, укрепление мускулатуры конечностей, развитие крючьев. Длина мантии взрослых особей наиболее примитивного (*N. Voss*, 1980) рода *Taoniinae* — *Helicocranchia* до 8 см, в ряду "длиннохвостых *Taoniinae*" она возрастает так: *Teuthowenia* до 38 см, *Belonella* — 54 (60?) см, *Galiteuthis* 66 см (но возможно, свыше 2,5 м) *Mesonychoteuthis* — 200–225 см (Несис, 1982а). Плавники *Helicocranchia* — крохотные лепестковидные, у *Teuthowenia* и *Belonella* плавник длинный, но узкий, скорее плавниковая кайма, у *Galiteuthis* он ланцетовидный, его ширина примерно равна ширине мантии, у *Mesonychoteuthis* — очень крупный, овальный или широко-ланцетовидный, значительно шире мантии. Руки *Mesonychoteuthis* очень мощные, толстые и мускулистые. На щупальцах *Teuthowenia*, как типично для *Cranchiidae*, только присоски. У *Belonella* дистальные зубы нескольких присосок в центральной части булавы удлинняются и превращаются в одно- или двузубые крючья, причем просвет кольца сохраняется (как у *Alluroteuthis*). У *Galiteuthis* на булаве уже два ряда типичных однозубых крючьев, с полностью заросшим и превратившимся в крепкое основание крюка кольцом, как у *Enoploteuthidae* и *Gonatidae*. Наконец, у *Mesonychoteuthis* такие крючья развиваются и в средних частях рук.

Одновременно в этой эволюционной линии проходил процесс освоения высоких широт. Исходные *Taoniinae* — тропические. *Teuthowenia* и *Liguriella* — антитропические роды, обитают в boreальной и северной субтропической Атлантике и умеренных широтах Южного океана, но отсутствуют

¹ По мнению Н. Восс, Р. Восса (*N. Voss*, 1980; *N. Voss*, *R. Voss*, 1983; *R. Voss et al.*, 1983), род *Teuthowenia* стоит ближе к *Megalocranchia* и *Egea*, чем к группе *Belonella-Galiteuthis-Mesonychoteuthis*. Данные, приводимые этими авторами в двух последних работах, допускают, однако, и иное, близкое к нашему, толкование. По строению статочистов (*J. Young*, 1984) *Teuthowenia* также близка к *Galiteuthis*, а не к *Megalocranchia-Egea*.

в бореальной Пацифике и Антарктике. *Belonella* и *Galiteuthis* распространены от бореальной до антарктической зоны, но в тропиках не так многочисленны, как в бореальной Пацифике и (виды *Galiteuthis*) Субантарктике и Антарктике. *Mesonychoteuthis hamiltoni* – обитатель Антарктики и прилегающих районов южной зоны наряду с *G. glacialis* один из наиболее массовых антарктических кальмаров. В Арктику *Taoniinae* проникнуть не смогли. Линия “длиннохвостых *Taoniinae*” – своеобразная попытка возврата с пути специализации на путь эволюционного прогресса. А.Н. Северцов (1934, 1939) и И.И. Шмальгаузен (1940) отрицали возможность возврата от телеморфоза к ароморфозу, но Н.А. Ливанов (1955) обосновал существование и такого направления эволюционного процесса. Однако эта замечательная эволюционная линия наглядно демонстрирует справедливость принципа необратимости эволюции. Крупные *Belonella*, *Galiteuthis* и гигантские *Mesonychoteuthis* способны справиться с крупной и активной добычей, но неспособны ее настичь. Огромный целом – “поплавок батискафа” – мешает им достаточно долго работать в режиме активного плавания, да и мантийные мышцы к этому плохо приспособлены. Они могут только совершать быстрые броски на неосторожно приблизившуюся добычу (Жлумов, Юхов, 1975; Несис, 1972а, 1974в; Dilly, Nixon, 1976). Основной их биотоп – мезо- и батипелагиаль, а у *Mesonychoteuthis* – преимущественно батипелагиаль. Это – хищники-засадчики глубин. Они, в частности, успешно освоили богатые пищевые ресурсы умеренных и высоких широт. Но конкурировать с настоящими нектонными кальмарами неспособны. Именно поэтому они и обитают в глубинах, куда настоящим нектонным животным путь закрыт, и достигают наибольшего количественного развития в высоких широтах, где океанические нектонные кальмары отсутствуют и их место занимают эврибатные представители среднеглубинного и отчасти глубинного комплекса.

Мы приходим к следующей схеме экологической эволюции головоногих моллюсков (рис. 32). Исходная бентопелагическая форма дала начало трем эволюционно прогрессивным формам: нектобентосной, бентосной и нектонной. Наиболее прогрессивные нектонные формы – океанические нектобентосных форм через нерито-океаническую (надслоновую) стадию эволюции. Каждая из трех прогрессивных форм неоднократно давала начало специализированным планктонным формам через полупланктонную стадию. Поверхностная планктонная жизненная форма возникла через посредство полуглубоководных бентосных животных и сама давала начало среднеглубинным планктонным формам. Линии регрессивного нектогенеза и возврата от специализации к планктонному образу жизни к прогрессивному нектогенезу также были связаны с адаптацией к глубинам.

Линии прогрессивного развития, арогенеза, у кальмаров, каракатиц и осьминогов характеризуются утратой систем пассивной защиты и редукцией аппарата нейтральной плавучести, выработкой мощной мускулатуры, увеличением интенсивности обмена, активным хищным образом жизни, усовершенствованием органов чувств и развитием сложных форм поведения (стайность, хоминг, коммуникация, ухаживание и т.п.). Линии специализации, телегенеза как в древних (*Nautilida*, *Spirulina*, *Vampyromorpha*,

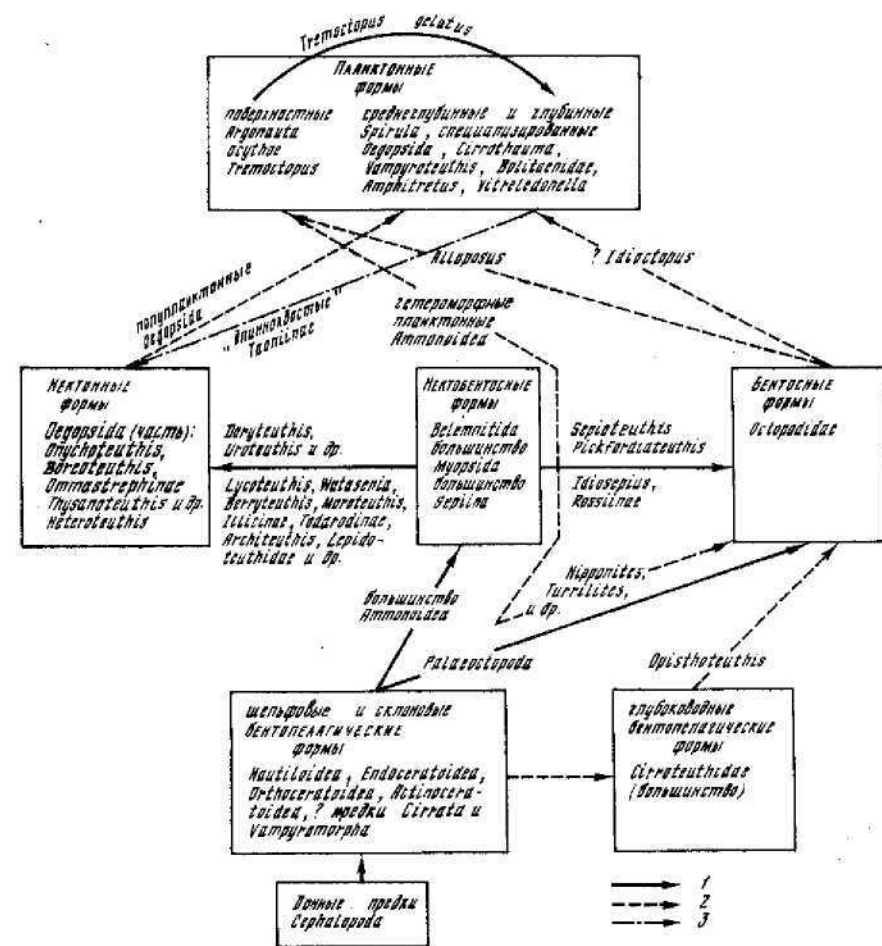


Рис. 32. Схема эволюции жизненных форм головоногих моллюсков
1 – линии ароморфоза; 2 – линии специализации; 3 – возврат от специализации на путь прогрессивной эволюции (по: Несис, 1975б с изменениями)

Cirrata), так и в современных группах (планктонные кальмары и осьминоги, особенно среднеглубинные и глубоководные) характеризуются либо сохранением и усовершенствованием аппарата нейтральной плавучести (спирула), либо выработкой его заново (жидкостный механизм), дегенерацией мускулатуры, переходом к пассивной охоте, часто полной сменой пищевых объектов (переход к питанию мезопланктоном, бентопелагическим планктоном, планктонными моллюсками), снижением интенсивности обмена, слабым развитием сложных форм поведения.

Эволюционно прогрессивные группы головоногих обитают преимущественно на шельфе и в приповерхностных слоях воды, где пищи много, но конкуренция – меж- и внутривидовая – сильна и биотические отношения напряжены. Специализированные группы обитают преимущественно

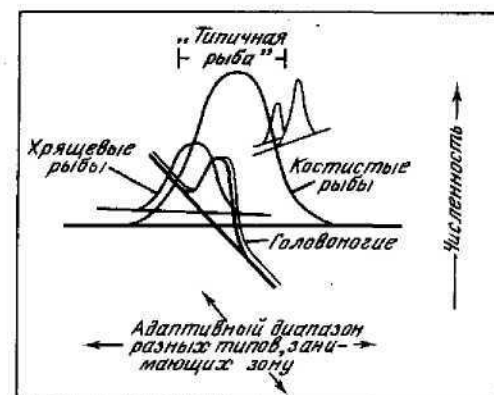
в глубинах океана — мезо- и батипелагиаль, батраль, абиссаль, где пища меньше, но конкурентные отношения ослаблены и активные хищники играют не столь большую роль, как на шельфе и в эпипелагиали (Несис, 1973г, 1974д, 1975б, 1978а). Таксономическая радиация свойственна как эволюционно прогрессивным, так и новым (но не древним) специализированным группам, но по числу родов и экологическому разнообразию (числу жизненных форм) эволюционно прогрессивные группы далеко уступают специализированным. Уход в глубины и специализация вели к выработке новых морфологических особенностей и к таксономическому обособлению специализировавшихся групп.

6. КОНВЕРГЕНЦИЯ ГОЛОВОНОГИХ И РЫБ. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ НЕКТОНА

Большое стимулирующее влияние на исследование головоногих моллюсков в последние годы оказала плодотворная идея Э. Паккарда (Packard, 1966, 1972; см. также: Несис, 1973г, 1974з, 1975б) о далеко зашедшей конвергенции между головоногими и рыбами как результате сходно направленной эволюции, конвергенции не только в строении, но и в функциональной роли этих двух групп в общей биологии океана (операциональная конвергенция). Черты сходства между головоногими и рыбами обнаруживаются (Packard, 1972) на всех уровнях анализа: в форме тела, локомоции, регуляции плавучести, питании, кровообращении, дыхании, организации ЦНС, органов чувств (в особенности органов зрения и равновесия), в системах органов свечения, способах камуфлирования (покровительственная окраска), поведении, типах размножения и т.п. Последующие работы еще увеличили количество доказательных примеров (см.: Несис, 1979б, 1982а). Глубокие черты сходства обнаруживаются также в вертикальном и горизонтальном распространении головоногих и рыб (см. выше). Следует сразу подчеркнуть, что число видов головоногих в 20 раз меньше, чем рыб, и в 100 раз меньше, чем брюхоногих моллюсков, и что головоногие оказались неспособными заселить не только пресные воды и сушу, но даже солоноватые воды, т.е. оказались менее эврипотными, чем, например, иглокожие. Число семейств, родов и видов шельфовых и неритических рыб в несколько раз превосходит число океанических. У головоногих наблюдается другая картина: число неритических видов лишь немногим более числа океанических, тогда как число неритических родов втрое меньше числа океанических, число семейств — почти вчетверо меньше. Иными словами, таксономическая радиация шельфовых форм у головоногих не зашла так далеко, как у рыб, и не привела к формированию большого числа специфически шельфовых родов и семейств. Это подтверждается и сравнением среднего числа видов (лабильная, эволюционно молодая таксономическая категория) на одно семейство (более древняя и стабильная категория). У головоногих в среднем на семейство приходится около 14 видов, в том числе для преимущественно неритических *Myopsida* — 20–25, *Sepiina* — 40–45, *Octopodoidea* — 75–80. У рыб (подсчеты по: Расс, 1971; Линдберг, 1971; Расс, Линдберг, 1971) на семейство приходится в среднем 40–45 видов, в том числе среди низших групп (хрящевые, кистеперые, двоякодышащие, ганойды) 13, среди выс-

ших морских животных, показывающая несовпадение "филогенетических плоскостей" головоногих, хрящевых и костистых рыб и их положение относительно адаптивной зоны "типичной рыбы"

Морские млекопитающие и пресмыкающиеся показаны малыми пиками, частично накладывающимися на адаптивный диапазон костистых рыб. Высота и ширина пиков условна (по: Packard, 1972)

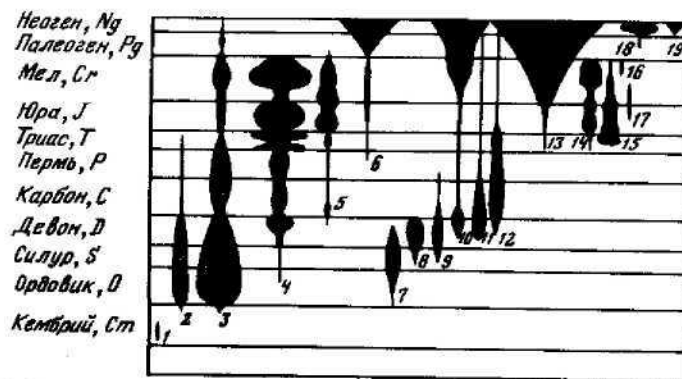


ших (все костистые рыбы) 45–50 (Несис, 1974а). Таким образом, среднее число видов на семейство у головоногих в целом такое же, как у древних рыб, а у доминирующих на шельфе головоногих — такое же, как у высших рыб в целом. Следовательно, современная фауна неритических головоногих эволюционно очень молода. Это следует иметь в виду при сравнении головоногих с рыбами.

В пределах доступных им биотопов адаптивная зона головоногих во многом совпадает с адаптивной зоной рыб, хотя принципиальные различия в особенностях движения, свойствах дыхательных пигментов крови, наборе рецепторов (в частности, в существовании у головоногих внеглазных фоторецепторов и отсутствии системы боковой линии), темпах роста, способах размножения, типах развития и жизненных циклах свидетельствуют, что эти группы занимают разные участки общей адаптивной зоны. Это сходство и различие хорошо видны на паккардовской схеме адаптивных зон высших водных животных (рис. 33). На этой схеме особыми малыми пиками отмечены адаптивные зоны морских пресмыкающихся и млекопитающих. Главный "перекрест" адаптивных зон головоногих, хрящевых и костистых рыб, пресмыкающихся и млекопитающих находится в области океанического нектона. Океанический нектон — тот тип жизненных форм, в пределах которого ярче всего выражаются отношения между лидирующими группами морской фауны и лучше всего заметен процесс смены доминирующих морфотипов, экотипов и макротаксонов в ходе исторического развития организмов. Предпосылки, пути и особенности процесса "нектонизации" у головоногих уже рассмотрены, перейдем к рассмотрению этого процесса у рыб, пресмыкающихся и млекопитающих (Несис, 1978а).

РЫБЫ

Эволюция хрящевых и костистых нектонных рыб в самых общих чертах сходна с эволюцией нектонных головоногих. Рыбы вышли на эволюционную арену позже головоногих (рис. 34), но темпы их эволюции были выше. Первые рыбоподобные существа, гетеростраки, они же первые круглоротые и первые черепные позвоночные, появились в нижнем ордовике, около 500 млн. лет назад (Bockelie, Fortey, 1976). Это были морские донные



Р и с. 34. Геохронология основных групп морского и океанского нектона и их предшественников

Горизонтальный масштаб условный. 1 – Volborthellida; 2 – Orthoceratoida + Actinoceratoida + Endoceratoida; 3 – Nautilida; 4 – Ammonoida + Bacritoida; 5 – Aulacoceratida + Belemnitida; 6 – Teuthida + Sepiida + Octopoda; 7 – Heterostraci; 8 – Placodermi; 9 – Acanthodii; 10 – Elasmobranchii; 11 – Sarcopterygii; 12 – Palaeonisci + Chondrostei; 13 – Teleostei; 14 – Plesiosauria; 15 – Ichthyopterygia; 16 – Mosasauridae; 17 – Metriothynchidae; 18 – Cetacea; 19 – Pinnipedia (по: Несис, 1978а)

мелководные животные. Их расцвет относится к силуру и девону. Вероятно, в верхнем ордовике от исходного ствола бесчелюстных отделились челюстноротые – первые рыбы. Древнейшие рыбы – плакодермы, акантодии – известны с нижнего силура, их расцвет – в верхнем силуре и девоне (Thomson, 1977). Почти сразу же, в начале силура, рыбы выработали нектобентосную жизненную форму (артродиры и др.) и освоили весь шельф.

Первые нектонные рыбы, примитивные акулые (Cladoselachii) возникли в среднем девоне, т.е. значительно раньше нектонных головоногих, приблизительно одновременно с первыми аммоноидеями. Вероятно, исходно они также были нектобентосными. Их расцвет относится к карбону, но он был непродолжительным. Настоящее процветание морских нектонных хрящевых рыб началось лишь с поздней юры и в основном приурочено к мелу и палеогену (Гликман, 1964а, б). Оно происходило одновременно с радиацией и началом расцвета современных групп головоногих. В ходе эволюции акул господствующие роды сменялись неоднократно. По мнению Л.С. Гликмана (Сочава, Гликман, 1973), во всех случаях такой смены лидеров сначала вымирали крупные быстро плавающие хищники, или склерофаги ("мясоеды"), затем на смену им приходили мелкие малоподвижные формы, а потом они эволюционировали в сторону увеличения размеров тела, приспособления к активному хищничеству и перехода из неритической зоны в океаническую.

Основная масса морского и океанского нектона – костистые рыбы. Этот самый молодой из крупных таксонов рыб возник в среднем триасе предположительно в пресных водах. Уже в конце триаса костистые рыбы освоили море. В юре они были малочисленны, в раннем мелу представлены значительным числом форм, а в конце мела началась их бурная экспансия, позволившая костистым рыбам в палеогене занять господствующее положение в морских экосистемах (Суворов, 1948; Данильченко, 1964, 1978;

Thomson, 1977). Начав эволюцию приблизительно синхронно с основными группами современных головоногих, костистые рыбы достигли к началу неогена несравненно большего количественного развития и таксономического разнообразия, чем головоногие.

Первые костистые рыбы были прибрежными нектонными формами. Океанические нектонные рыбы, подобно океаническим нектонным кальмарам, произошли от неритических предков через нерито-океаническую стадию (Парин, 1967, 1968). Неритичность хорошо выражена у сельдевидных (подотр. Clupeoidei) – самых примитивных из современных костистых рыб, известных с нижнего мела (Берг, 1955; Линдберг, 1971). Семейства Megalopidae, Elopidae, Albulidae – неритические, частично эстуарные рыбы, Clupeidae, Engraulidae – неритические и нерито-океанические. Среди океанических нектонных рыб доминируют представители филогенетически молодых высоко организованных групп, возникших в верхнем мелу или кайнозое. Эпипелагический океанический нектон – геологически молодое образование. Н.В. Парин (1967, 1968) полагает, что господство высокоорганизованных колючеперых рыб в океаническом нектоне эпипелагиали – результат вытеснения ими древних мягкоперых рыб. Современная эпипелагическая нектонная ихтиофауна ведет свое начало от прибрежных, главным образом неритических видов через нерито-океанические (надсклоновые, склоновые) формы. Это хорошо видно в семействах Exocoetidae, Scombridae, Trichiuridae и др. (Парин, 1967, 1968; Шубников, 1974). Специфические голоэпипелагические нектонные семейства рыб принадлежат к отрядам, в состав которых входят и неритические семейства, как правило, более генерализованные, чем голоэпипелагические; голоэпипелагические роды в широко распространенных семействах также, как правило, наиболее специализированы. Колонизация океанской эпипелагиали нектонными рыбами – процесс, растянутый по времени и продолжающийся с палеогена до настоящего времени. Многочисленные случаи проникновения в эпипелагиаль открытого океана стайных неритических пелагических рыб – анчоусов, сардин, скумбрий, ставрид, которые даже приводят к сформированию самостоятельных "псевдонеритических" (термин Н.В. Парина) популяций, могут рассматриваться как внедрение очередных "разведывательных групп", ведущих освоение открытого океана (Парин, 1982). В итоге для океанской нектонной ихтиофауны в целом и населения каждого основного биотопа нектона характерна разновозрастная фауна, в разной степени обособленная от родственных исходных прибрежных форм. В современном нектоне морей и океанов представлены рыбы как из древних, так и из современных отрядов: Clupeiformes, Salmoniformes, Beloniformes, Gadiformes, Beryciformes, Perciformes и др.

Океанические нектонные рыбы значительно уступают прибрежным бентосным, неритическим пелагическим и нектобентосным рыбам по разнообразию и степени таксономической обособленности, но далеко превосходят нектонных головоногих. Нектонные рыбы океанской эпипелагиали, в отличие от океанических приповерхностных кальмаров, хорошо расходятся по экологическим нишам. Даже если взять только тех рыб, которые ловятся на пелагические яруса, т.е. обладают сходным типом питания и обитают в одной и той же вертикальной зоне, то мы увидим,

что акулы, меч-рыбы, марлины, парусники, океанические пелагиды, разные виды тунцов, корифены, алепизавры сильно различаются по набору пищевых объектов, горизонтам нагула, времени суток, в которое они кормятся, и т.д. (Бородулина, 1974; Парин, 1967, 1968; Шубников, 1974; Roger, Grandprettin, 1976; Watanabe, 1958; и др.).

Нектонные рыбы, как и головоногие, возникали в эволюции неоднократно. Точно так же неоднократно и в разное время происходили от нектонных рыб планктонные, преимущественно глубоководные рыбы. Источником фауны планктонных рыб, как и головоногих, были не только нектонные формы. Основным источником формирования мезопелагической ихтиофауны Н.В. Парин (1982) считает батинально-пелагическую и придонную батинальную фауны, батипелагической — придонную фауну нижней батиналы и выходцев из среднеглубинных горизонтов пелагиали.

ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ И МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Ластоногие и китообразные играют чрезвычайно важную роль в нектоне современных морей и океанов. Роль пресмыкающихся ныне третьестепенна, но в мезозое их значение было очень большим.

Четвероногие животные пришли в море с суши, и естественно, первые морские пресмыкающиеся и млекопитающие были тесно привязаны ко дну и к берегам водоемов. Биологически они, вероятно, были подобны современным морским игуанам, дюгоню и калану, т.е. были неритическими нектобентосными животными (ксеронектон Ю.Г. Алеева, 1976). Бентопелагическая стадия в их эволюции отсутствовала.

Первые морские пресмыкающиеся возникли, по-видимому, в конце палеозоя, но по-настоящему освоили море в триасе, а их расцвет наблюдался в юре и мелу (Рождественский, 1964). Нектонные пресмыкающиеся возникали в разных эволюционных ветвях: ихтиозавры (Ichthyopterygia), завроптеригии (плезиозавры и др.), ящерницы (близкие к варанам мозазавры), крокодилы (Metriohynchidae) и др. В большинстве своем они всегда оставались приуроченными к прибрежной полосе моря, морские крокодилы и плезиозавры осваивали, по-видимому, всю неритическую зону, и только некоторые ихтиозавры были настоящими нектонными животными, завоевавшими открытый океан и проникавшими в мезопелагиаль (Татаринов, 1964). Благодаря выработке способности к живорождению они полностью утратили связь с сушей и дном. Расцвет ихтиозавров следовал за угасанием плезиозавров: плезиозавры господствовали в море в конце триаса и юре, ихтиозавры — в юре и мелу. Однако последняя "вспышка" плезиозавров приходилась на середину позднего мела — уже после вымирания ихтиозавров (Вулых и др., 1978).

Головоногие моллюски были основной пищей ихтиозавров (Pollard, 1968; Keller, 1976). Пожирали их мозазавры и другие морские пресмыкающиеся, и, естественно, рыбы. Периоды господства морских пресмыкающихся (верхний триас—мел) и роста разнообразия костистых рыб (юра—мел) были временем нескольких кризисов в эволюции наутилоидей и аммоноидей (границы перми и триаса, нижнего и верхнего триаса, триаса и юры) и окончательного вымирания ортоцератоидей (верхний триас). В самом конце мезозоя (маастрихт) вымирают последние аммоноидей

(отряды Lytoceratida, Phylloceratida, Ammonitida), белемноидей (кроме Bayanoteuthis), сокращается разнообразие наутилоид (Найдин, 1976; Шиманский, 1975, 1979; Шиманский, Соловьев, 1982). Вполне вероятно, именно бурное развитие костистых рыб и морских пресмыкающихся в верхнем мелу было основной причиной гибели бентопелагических и нектобентосных головоногих с аппаратом регуляции плавучести жесткого, фрагмоконного типа (Давиташвили, 1969; Paskard, 1972; Несис, 1975б). Но и многие их враги не сумели пережить исчезновение привычной пищи: в маастрихте же вымирают все нектонные морские пресмыкающиеся, ряд крупных пелагических акул и др. (Гликман, 1980; Шиманский, Соловьев, 1982). Современные головоногие начали эволюцию в кайнозое практически заново. Именно поэтому они эволюционно моложе рыб.

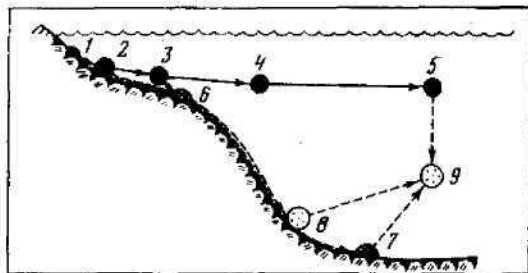
Морские млекопитающие гораздо моложе морских пресмыкающихся. Их появление на эволюционной арене совпало с периодом бурного развития современных групп головоногих и высших костистых рыб. Китообразные появились в начале эоцена (Archaeoceti, Agorophilidae), современные усатые и зубатые киты — в верхнем олигоцене, расцвет китообразных — в миоцене. В миоцене же появились ластоногие (Трофимов, Громова, 1962). Первые китообразные возникли в мелководных эпиконтинентальных краевых морях — остатках Тетиса (Gingerich et al., 1983). Согласно трофической гипотезе адаптивной радиации ластоногих и китообразных (Lipps, Mitchell, 1976), переход прибрежных предков этих животных к жизни в открытом океане был обусловлен изменениями системы океанской циркуляции, приведшими к резкой интенсификации пассатных прибрежных апвеллингов. В районах прибрежных апвеллингов, где сконцентрированы крупнейшие скопления зоопланктона и рыб, а на мористой периферии — кальмаров, происходили первичные процессы адаптивной радиации морских млекопитающих. Можно полагать, что именно там сформировались трофические группы фильтраторов и хватателей, после чего стало возможным развитие и океанических форм — полосатики, кашалоты, дельфины.

Таким образом, и здесь намечается тот же путь развития — от нектобентосных через "прибрежные" нектонные к океаническим нектонным формам. Выработка нектонных форм у Mysticeti, Odontoceti и Pinnipedia шла независимо, однако китообразные сумели полностью освоить океанскую пелагиаль, ластоногие же остановились на стадии нерито-океанических форм, что было жестко обусловлено необходимостью цениться на суше или морских льдах. Расхождение по экологическим нишам в пределах всех трех групп морских млекопитающих шло весьма эффективно и было обусловлено не только различием механизмов захвата пищи, но и выработкой адаптаций к глубокому заныряванию, позволившей некоторым океаническим дельфинам, кляваторьям, бутылконосам и тюленям освоить мезопелагиаль, а кашалотам — проникать даже в батипелагиаль. По типам питания среди усатых китов выделяются микро-, макропланктофаги, бентофаги, среди зубатых китов — ихтиофаги, бентоихтиофаги, тейтоихтиофаги, тейтофаги, саркофаги; четко расходятся также ластоногие, лишь немногие из которых (морские слоны, морские львы, котики) приспособились питаться головоногими (Томилини, 1954; Ивашин и др., 1972; Clarke, 1977, 1983). Разумеется, для животных, дышащих воздухом, постоянный уход в глубины океана и связанная с этим "планктонизация" были запрещены.

Океанический нектон — эволюционно молодая группировка. В окончательном виде она сформировалась только в неогене. Эволюционная история нектона проходила (рис. 35) через 4 стадии: прибрежный (шельфовый) бентос — неритический нектобентос — нерито-океанический нектон — океанический нектон. Эти 4 стадии суть ступени (градусы) организации, которых разные группы животных достигали независимо и неодновременно. В пределах каждой крупной группы животных разные эволюционные линии приходили к нектонному образу жизни также независимо и в разное время. Головоногие моллюски начали эволюционный путь становления нектонной формы с первой стадии (формирование плана строения головоногого моллюска), рыбы, морские пресмыкающиеся и, видимо, ластоногие — со второй, китообразные, судя по далеко зашедшей редукции задних конечностей, прошли вторую стадию очень быстро и практически начали "нектонизацию" с третьей.

У головоногих и рыб от регрессивной эволюционной линии развития нектонных форм неоднократно и независимо отходили линии специализации, ведущие к формированию полупланктонных и планктонных форм. Завоевание океанических глубин неизбежно требовало "планктонизации". Обратный путь, в частности постулируемая Ю.Г. Алеевым (1976) возможность происхождения "эунктона" из "планктонектона", видимо, никогда не осуществлялась; эволюционную бесперспективность этого пути мы видели на примере "длиннохвостых *Taopiidae*".

Рассмотренный путь эволюции оказывается характерным даже для некоторых групп, в которых нектонная форма не выработалась, в частности, для щетинкочелюстных. Ю.Г. Алеев (1976) относит большинство их к "эупланктону", а некоторые особенно крупные формы, как *Flaccisagitta*, — к "планктонектону". А.П. Касаткина (1976, 1982) следующим образом представляет эволюцию щетинкочелюстных; от сублиторальных бентосных *Phragmophora* (*Spadella*) через неритических бентопелагических *Phragmophora* (*Abettopadella*) к неритическим, дальненеритическим (ана-



Р и с. 35. Схема эволюционного развития нектона

Формы: 1 — прибрежные (шельфовые) бентосные, 2 — неритические бентопелагические (придонно-планктонные), 3 — неритические нектобентосные, 4 — нерито-океанические (надсклоновые) нектонные, 5 — океанические нектонные, 6 — вторично-бентосные шельфовые и склоновые, 7 — глубоководные бентосные, 8 — глубоководные бентопелагические, 9 — среднеглубинные и глубинные планктонные. Сплошные линии — пути эволюционного прогресса, пунктирные — пути адиоадаптации и специализации (по: Неске, 1978а)

лог нерито-океанических форм нектона) и океаническим планктонным *Sagittidae*, а от них в сторону "нектонизации" в ряду *Aidanosagitta* → *Ferosagitta* → *Parasagitta* → *Sagitta* → *Flaccisagitta*. Уход в глубины также наблюдался неоднократно среди *Phragmophora* от сублиторальных бентосных к глубоководным (*Bathyspadella*), от неритических к батипелагическим (*Heterokrohnia*, *Eukrohnia*), в семействе *Sagittidae* от неритического эпипелагического рода *Omittosagitta* к мезо-батипелагическому *Caecosagitta*, от эпипелагического рода *Mesosagitta*, включающего и неритические, и океанические виды, к мезо-батипелагическому *Solidosagitta*. Самый "нектоноподобный" род щетинкочелюстных *Flaccisagitta* — преимущественно эпипелагический, но включает и глубинные виды, как *F. maxima*.

В. РОЛЬ КОЭВОЛЮЦИИ ПРОГРЕССИВНЫХ ГРУПП В АРОГЕНЕЗЕ И ПРОБЛЕМА ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОГРЕССА

Описанный выше путь эволюции нектона отражает направление эволюционного прогресса, арогенеза и может служить его моделью. Мы видели, что эволюция нектона была направленным процессом и проходила на фоне закономерной смены лидирующих групп, относившихся к разным крупным таксонам. Она сопровождалась интенсивной таксономической радиацией, что типично для групп, осваивавших новые адаптивные зоны. Для завершающей стадии эволюции любой группы характерно падение разнообразия видов и более высоких таксонов, биологический регресс (Thompson, 1976). Однако признаков этого мы не наблюдали ни в одной из современных групп, включающих нектонные виды. Напротив, эволюционный расцвет в равной мере свойствен представителям нектона и в тех группах, в которых нектонные формы возникли уже давно (акулы, костистые рыбы), и в тех, которые вошли в состав нектона в геологически недавнее время (океанические кальмары, китообразные, ластоногие).

Какие особенности отличают процесс "нектонизации" как типичный процесс арогенеза от процесса "планктонизации" как типичного процесса телегенеза? Мы видели, что различия между прогрессивными, ароморфными, и специализирующимися телеморфными группами не связаны ни с большей экологической валентностью первых, ни с приобретением признаков, которые были бы полезны в разных адаптивных зонах, ни с увеличением независимости от окружающей среды — этим головоногие вообще не могут похвастаться. Следовательно, в применении к эволюции головоногих моллюсков и рыб как "экологический" (Давиташвили, 1972), так и "гомеостатический" (Яблоков, 1968) критерий ароморфоза оказываются непригодными. Главное, что отличает ароморфные группы головоногих и рыб от телеморфных, — это общая высота организации, уровень энергии жизнедеятельности, т.е. морфологический, "энергетический" критерий ароморфоза (Северцов, 1934, 1939). Те особенности, которые характерны для процесса выработки нектонных форм, — брадителическая эволюция, интенсивная таксономическая радиация, преобладание движущей формы

¹ Данные о вертикальном и горизонтальном распределении щетинкочелюстных взяты из работы А. Альвариньо (Alvarinho, 1965).

отбора над стабилизирующей, господство отбора на повышение общего уровня организации, энергии жизнедеятельности, "эволюционные новшества" — над отбором на частные адаптации и наилучшее приспособление к конкретному биотопу, к конкретным условиям существования — это и есть отличия арогенеза от аллогенеза. Процесс "нектонизации" — пример макроэволюционного (мегаэволюционного по: Красилов, 1977) процесса, эволюции на уровне выше вида (Stanley, 1975). В чем же состоят отличия механизмов такого отбора от обычного отбора на уровне популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Шмальгаузен, 1968а), который является движущей силой микроэволюционного процесса? Попытаемся рассмотреть этот вопрос и показать, что различия движущих сил арогенеза и аллогенеза принципиальны.

Эволюция — цепь элементарных эволюционных явлений, происходящих в элементарных эволюирующих единицах — популяциях (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Элементарное эволюционное явление — длительное и векторизованное изменение генофонда популяции. Эти явления происходят постоянно, но они не превосходят свойственных виду норм реакции, благодаря чему новые популяции с измененным генофондом сохраняют по крайней мере потенциальную способность скрещиваться со старыми. На страже единства вида стоит стабилизирующий отбор (Шмальгаузен, 1946, 1968а). Каждый вид приспособлен к биотической и абиотической среде обитания, потому-то он и существует. Стабилизирующий отбор допускает существование лишь таких изменений генофонда популяций, которые не ухудшают приспособленности вида в данных конкретных условиях среды. Если условия среды меняются настолько сильно, что существующий генофонд перестает обеспечивать поддержание приспособленности вида в новых условиях, вступает в действие движущий отбор, начинают отбираться генотипы, фенотипическое проявление которых выходит за рамки видовой нормы реакции, старый вид превращается в новый. Но приспособленность каждого вида обусловлена прежде всего многообразными системами корреляций органов, функций, биохимических систем, структурных и регулирующих генов (Шмальгаузен, 1968б, 1969). В новом, только что возникшем виде все корреляции нарушены. Поэтому вслед за возникновением нового вида в дело вступает стабилизирующий отбор, который и приводит все системы, внутренние и внешние связи организмов вида к новому равновесию. Это длительный процесс. Среди видовых характеристик есть полиморфные, варьирующие в пределах вида (например, частоты изоцимов ферментов, изменчивые пластические и меристические признаки и т.п.), и мономорфные, постоянные в пределах вида и служащие видовыми константами (Алтухов, Рычков, 1972). У некоторых популяций значения мономорфных признаков (например, теплоустойчивости клеток) — промежуточные между характерными для двух близких видов (Ушаков, 1959, 1963а,б). Есть и таксономические единицы, по морфологическим признакам занимающие промежуточное положение между видами — больше, чем подвиды, но меньше, чем виды: полувиды, виды *in statu nascenti* (Воронцов, 1960; Левонтин, 1978; Майр, 1974). Из головоногих примером зарождающегося вида может служить карликовая форма *Sthenoteuthis oualaniensis* без спинного фотофора (Несис, 1977б; Нигматуллин и др., 1983). Такие популяции и таксоны есть в каждой достаточно крупной

группе и хорошо известно, что они редки. Частота этих промежуточных форм в среднем соответствует частоте видов, находящихся под действием движущего отбора. Поэтому можно утверждать, что под действием движущего отбора становящийся вид находится малую долю всего времени своего существования, а основную — более 90% — под действием стабилизирующего отбора. Эволюция — прерывистый, квантованный процесс (Симпсон, 1948). "Представление о постепенной и непрерывной эволюции несовместимо с таким свойством биологических систем, как гомеостаз" (Красилов, 1977, с. 223). В современном понимании эволюция — это прерывистое равновесие (Eldredge, Gould, 1972; Gould, 1982; Williamson, 1981)¹.

Когда условия снова меняются, меняется и вид. Но к этому времени его генофонд стабилизировался, и в эволюционной памяти вида стерлось то эволюционное событие, которое привело к его рождению. В эволюционной памяти любого вида его история — история филогенеза — хранится лишь в самой обобщенной, генерализованной форме. На определенной стадии эмбриогенеза зародыш млекопитающего имеет некоторые признаки рыбы, но это — признаки рыбы вообще, а не той конкретной рыбы, которая была отдаленным предком наземных четвероногих и, следовательно, млекопитающих. В онтогенезе прослеживается филогенез, но не конкретные его стадии, а последовательные признаки таксонов сначала самого высокого, а потом все уменьшающегося ранга, к которым принадлежит изучаемый вид ("закон зародышевого сходства" К. Бэра).

В основе дарвиновской, а затем и современной синтетической теории эволюции лежит принцип случайности, непредсказуемости элементарных эволюционных событий. Из этого с неизбежностью следует, что элементарные эволюционные события, приведшие к зарождению нового вида и его предшественника, должны быть независимы друг от друга. Каждая последующая стадия эволюционного процесса независима от предыдущей, поскольку стабилизирующий отбор, процесс "пригонки" систем и структур нового вида друг к другу стирает из эволюционной памяти вида детали предшествующего эволюционного шага.

Разумеется, эта независимость относительна, так как эволюция не всемогуща и ей не "все дозволено". Возможности эволюции ограничены, во-первых, неравной вероятностью как мутирования разных генов, так и фенотипического проявления мутации², а во-вторых, существующими морфофизиологическими и биохимическими структурами организма. Мутации многих генов летальны на ранних стадиях эмбриогенеза, и потому их фенотипические проявления мономорфны (мутации представляются запрещенными, как если бы locus вообще не мутировал), мутации же других генов не только не вредны, но даже полезны, например, преимуществом гетерозигот, что приводит к полиморфизму популяции по соответствующим аллелям (Левонтин, 1978; Майр, 1968). Для выполнения новой функции эво-

¹ Дискуссия: "Nature", 1982, vol. 296, N 5858, p. 608–612; также Schopf, 1982; Grant, 1982; Fryer et al., 1983.

² Термин "мутация" употребляется для обозначения как процесса возникновения мутантной формы, так и носителей конкретного мутантного признака и, наконец, иногда — группы мутантных индивидов в популяции" (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, с. 72).

людям легче видоизменить существующий орган, нежели создать новый (принципы смены функций А. Дорна, субституции органов Н. Кляйненберга, субституции функций А.Н. Северцова, компенсации функций Н.Н. Воронцова и др.) (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). "Природа щедра на разнообразие, но скупа на нововведения" (Дарвин, 1865, с. 372). Эволюция может как угодно видоизменять переднюю и заднюю конечности четвероногого животного, превратить его в ногу, руку, крыло, ласт, довести до редукции и полного исчезновения, но она не может удвоить ее, создать третью пару конечностей. Орел и птеродактиль, страус и пингвин, лошадь и крот, дельфин и тюлень, веретенница и змея — возможны, но ангел и кентавр невозможны. "Тщетно: природа запрет на развитие их наложила" (Лукреций Кар). То же свойственно насекомым и паукообразным. Не существует четырехкрылых птиц, но существуют бескрылые, двукрылые и четырехкрылые насекомые, в том числе и четырехкрылые двукрылые (мутация *tetraptera* у дрозофилы), а шестикрылых насекомых опять нет. Но среди морских пауков наряду с обычными восьминогими формами есть и десяти-, и двенадцатиногие, причем увеличение числа конечностей возникало в разных группах независимо и некоторые десятиногие формы очень мало отличаются от исходных восьминогих. Такие ограничения лежат в основе кювьеровского принципа единства плана строения.

Однако в пределах единого плана строения одни и те же эволюционные задачи могут быть решены самыми разными путями, и организмы с разными планами строения могут независимо решать сходные задачи сходными путями. Сходная форма клешни вырабатывалась неоднократно у изопод, анизопод, амфипод, стоматопод, декапод, пинкогонид, пауков, насекомых — клопов, жуков, вшей, пухоедов (Асс, 1963). Присоски крылоногого моллюска *Spongiobalanus* внешне вполне сходны с присосками головоногих, хотя у других крылоногих присосок нет. Гемоглобин возникал неоднократно в разных группах беспозвоночных, в том числе и тех, большинство представителей которых лишены гемоглобина (Проссер, Браун, 1967). Генетические, эпигенетические, общеморфологические ограничения "свободы" эволюционного процесса недостаточны для жесткой его канализации, для предопределения его направленности. Каждая последующая стадия эволюционного процесса определяется только состоянием организма и популяции на данной стадии и не обусловлена всей предысторией вида. Эволюция — это марковский процесс. И тот хорошо известный факт, что каждое живое существо — это существо историческое, факт, лежащий в основе биогенетического закона Мюллера-Геккеля, не делает эволюцию немарковским процессом.

Но эволюционный прогресс, в отличие от других модусов эволюции, — процесс направленный и жестко канализованный. Его направленность вытекает, в частности, из описанного выше хода "нектонизации". Каким образом может быть достигнута такая канализация, направленность процесса, каждая стадия которого не зависит от предыдущей?

Исторически исходными были представления о том, что прогрессивная эволюция либо постоянно направляется некоей внешней по отношению к эволюции силой, либо что стремление к постоянному повышению организации — внутреннее, сущностное свойство живого, либо, наконец, что процесс изменения организации целенаправлен, "целестремителен" (термин

К. Бэра), что имеется некоторый "образ желаемого", на приближение к которому проверяется каждый последующий шаг эволюционного процесса.

Идея силы, направляющей развитие по пути усовершенствования, будь то нематериальная сила, внешняя по отношению к живому миру, или некое внутреннее элементарное и неразложимое свойство живого, известна с древних времен и появляется в истории биологии вновь и вновь: энтелехия Аристотеля, стремление к совершенству Ламарка, номогенез Берга (1922), аристокенез Осборна, учение Тейяра де Шардена (1965) о восхождении к сознанию и т.д. (см.: Давиташвили, 1956, 1972; Завадский, 1973). Откровенная идеалистичность этой идеи отталкивала и отталкивает от нее материалистически мыслящих биологов. Идея цели в развитии тоже не нова. Под ее знаменем боролись после появления "Происхождения видов" противники дарвинизма (К. Бэр, Н.Я. Данилевский, Н.Н. Страхов в России, Р. Оуэн, Э. Рей Ланкастер, С. Майварт в Англии, Л. Агассис в США, А. Кёлликер в Германии и др.) с его защитниками (Ф. Мюллер, А.Р. Уоллес, Э. Геккель, Т. Гексли и др.). В плане философском главная заслуга Дарвина — в том, что он изгнал из биологии телеологию, само понятие цели. В "Происхождении видов", — писал К. Маркс, — "впервые не только нанесен смертельный удар "телеологии" в естествознании, но и эмпирически объяснен ее рациональный смысл". (Маркс К., Энгельс Ф. Соч., 2-е изд., т. 30, с. 475).

Безусловно материалистична другая неоднократно высказывавшаяся идея, призванная объяснить направленность эволюционного прогресса: направленность — результат направленного изменения внешних условий (ортоселекция Платэ). Такая направленность должна поддерживаться на протяжении геологически длительного времени (Будыко, 1982). Виды наземных позвоночных существуют сотни тысяч или до нескольких миллионов лет, виды морских беспозвоночных — миллионы лет (Симпсон, 1948; Stanley, 1982). Малакофауны полносоленых морей севера и Дальнего Востока СССР в среднем и раннем плейстоцене почти нацело состояли из современных видов и даже в период плиоценовой Берингийской трансгрессии подавляющее большинство видов было теми же, что существуют и по сейчас (Гладенков, 1978; Гладенков и др., 1980). Нормальное время существования вида у эвкариот -10^5-10^7 поколений (Stanley, 1982). Еще больше время существования родов морских беспозвоночных — десятки миллионов лет. Прогрессивная эволюция — это эволюция на уровне таксонов, более высоких, чем вид. Следовательно, если бы она была обусловлена ортоселекцией, то направленные изменения внешних условий должны были бы продолжаться в течение целых геологических периодов. Мы знаем, однако, что климатические и тектонические процессы цикличны, а направленные геофизические тренды столь медленны (миллиарды лет), что эволюция вряд ли способна их заметить (Сорохтин, 1974). Но еще важнее, что эволюционный прогресс — это не просто направленный процесс, но процесс, направленный на постоянное повышение уровня организации ("направленное прибавление" Тейяра де Шардена). Непрерывное охлаждение вод, омывающих берега Антарктиды или северной части Тихого океана, происходило в течение десятков миллионов лет и приводило к направленной выработке из тропических предков видов, все более и более

устойчивых к низкой температуре (Голиков, 1980; Golikov, Tzvetkova, 1972), но этот действительно направленный, ортоселекционный процесс не привел к выработке форм, отличающихся от предков существенным повышением уровня организации или какими-либо "эволюционными новшествами".

Альтернатива этим идеям — представление о макроэволюции как о процессе, аддитивном по отношению к микроэволюции и отличающемся лишь масштабами времени. Такое представление, пожалуй, господствует в современной теории эволюции и литературе по философским основаниям биологии (Майр, 1968; Парамонов, 1978; Рьюз, 1977; Шмальгаузен, 1969; Эрлих, Холм, 1966; Яблоков, Юсуфов, 1976; и др.). Это представление кажется бесспорно справедливым, пока мы рассматриваем процесс эволюции на примере ныне живущих видов и лабораторных популяций. Но геологическая история, палеонтология и стратиграфия показывают, что процесс эволюции — это процесс постоянного (но не непрерывного!) появления новых, более совершенных форм жизни на Земле, процесс смены господствующих в экосистемах форм все более высоко организованных (Huxley, 1942). Новые, более совершенные формы не всегда и не обязательно вытесняют старые, подобно тому, как появление огнестрельного, а затем еще более современного оружия не вытеснило из арсенала человечества кастета, дубинки и кудака. Но последовательное усложнение типов организации живых существ в ходе развития биосферы Земли — факт, очевидный для каждого, изучающего историю жизни на Земле. Поэтому-то палеонтология была и остается источником идей, противоречащих господствующей в эволюционном учении парадигме (обзоры: Давиташвили, 1966; Завадский, 1973; Татарин, 1985).

Признавать идентичность механизмов арогенеза и аллогенеза — значит закрыть путь к познанию эволюционного прогресса. Без признания существенной разницы механизмов арогенеза и аллогенеза невозможно понять, какая сила заставляет организмы прогрессивной эволюционной линии постоянно развиваться в сторону повышения организации, если каждый из них и так приспособлен к своей среде обитания и прекрасно в ней существует, если на каждом этапе эволюционная линия может сойти на путь частных адаптаций или специализации и все равно достичь биологического прогресса.

Резкое ускорение эволюции в ходе эволюционного прогресса (брадигетическая эволюция Симпсона, 1948) и появление на этом пути "эволюционных новшеств" (Майр, 1968), ранние фазы развития которых не могли бы дать их владельцам столь большие адаптивные преимущества, чтобы они могли оправдать длительное сохранение одного направления развития, издавна были камнем преткновения для селекционизма (Уоллэс, 1911; Любищев, 1982). Чтобы примирить материалистический дух селекционизма с фактами эволюционного прогресса, были предложены разнообразные сальтационистские гипотезы: макромутации ("перспективные уроды") Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940), конструктивные мутации Б. Ренша, дивергентные мутации Дж. Уиллиса, взрывная эволюция О. Шиндewolfа и т.д. (см.: Давиташвили, 1956, 1966; Майр, 1968; Грант, 1980). С точки зрения представлений современной эволюционной теории о координации функций отдельных генов как основе гомеостаза организма (Шмальгаузен,

1968б; Майр, 1968) эти гипотезы представляются довольно наивными (противоположная аргументация: Тахтаджян, 1983).

Если отбросить идеалистические теории внешней силы, направляющей эволюцию в сторону совершенства, и сомнительные сальтационистские идеи, то у нас есть только два выбора. Либо мы признаем, что цель жизни — в ней самой ("жить чтобы жить"), и тогда мы должны признать, что биологический прогресс в смысле А.Н. Северцова (1934, 1939) вполне и достаточно соответствует понятию "цель жизни". Это значит, что туберкулезная бактерия, палочка Коха, ничуть не менее совершенна и прогрессивна, чем человек (Huxley, 1942), хотя бы уже потому, что человек, как он ни старается, истребить туберкулезную бактерию не может. Фактически этот взгляд означает отрицание эволюционного прогресса. Если же мы признаем существование эволюционного прогресса, мы должны признать, что между эволюционным, морфофизиологическим прогрессом и биологическим прогрессом есть принципиальная разница и она заключается в цели.

Из биологов нового времени, пожалуй, лишь Н.А. Бернштейн убедительно показал, что само понятие эволюционного прогресса неизбежно требует понятия цели. Разрабатывая понятие цели в проблеме физиологии двигательной активности как "модели потребного организму будущего", Н.А. Бернштейн (1966) применил его к процессам развития — и в онтогенетическом аспекте, и в аспекте прогрессивной эволюции ("мегаэволюции" — термин Н.А. Бернштейна). Он писал: «Многочисленные наблюдения и факты во всех областях биологии уже давно указывали на неоспоримую целесообразность устройств и процессов, присущих живым организмам. Эта целесообразность... — резкое, может быть даже решающее отличие живых систем от каких бы то ни было объектов неживой природы. ... И все отчетливее стала откristаллизовываться мысль: а не потому ли и постигает биолога неудача или неудовлетворенность при попытке выяснения вставшей перед ним закономерности, что в применении к биологическим объектам к вопросам "как" и "почему", исчерпывающе достаточным в физике и химии, необходимо добавить еще третий равноправный с ними вопрос "для чего"» (1966, с. 326). В понимании Н.А. Бернштейна существует заранее разрабатываемая живым организмом кодовая модель цели и программа действия для прокладки пути к требуемой цели, причем речь идет не о предвидении предстоящего события, а об его описании чертами соответствующего кода.

Иными словами, в прогрессирующей линии организмов существует нечто аналогичное автопилоту, запрограммированному на достижение некоего желаемого результата и подавляющего отклонения от приближения к этому результату.

Н.А. Бернштейн подчеркивал, что дарвиновская концепция переживания наиболее приспособленных — один из немногих случаев, когда биологам удавалось «путем поистине гениального хода мысли» обосновывать и объяснять закономерности жизненных явлений, не выходя за пределы вопросов "как" и "почему", но механизм переживания наиболее приспособленных « не может обладать творческой силой для негэнтропического развития каких бы то ни было органических форм, кроме разве что одноклеточных» (там же, с. 327–328). Отмечая, что представление о цели в развитии "отпугивало механицистов прошлого века своей видимостью идеалистической",

тического финализма и телеологизма", он совершенно справедливо утверждал, что "только введенные биокрибернетикой понятия кода и кодированной превосходящей модели будущего указали на безупречно материалистический выход из этого кажущегося тупика" (с. 327).

Таким образом, эволюционный прогресс отличается от других модусов эволюции тем, что каждая последующая стадия процесса проверяется дважды: на соответствие нынешним, сегодняшним требованиям, предъявляемым средой обитания, на приспособленность к данным условиям существования — и на степень приближения к образу цели, которая есть повышение общего уровня организации и энергии жизнедеятельности¹. Первую проверку осуществляет обычный дарвиновский механизм естественно-го отбора, выживания наиболее приспособленных. К обсуждению механизма, осуществляющего вторую проверку, контроль степени приближения к цели, мы и переходим.

Общий вывод из изложенных выше сведений об эволюции нектона состоит в том, что основной движущей силой в прогрессивной эволюции головоногих была конкуренция с рыбами (Naef, 1922; Packard, 1972; Несис, 1974з, 1975б, 1978а). Основная эволюция головоногих моллюсков шла на шельфах тропической зоны. Там же протекала основная эволюция и рыб. С конца палеозоя эти две группы боролись за господство на шельфах. Именно на шельфе, в верхних горизонтах склона и в эпипелагиали, в зонах наиболее острой конкуренции сложились все прогрессивные типы жизненных форм головоногих. Специализированные же формы головоногих, как и рыб, развивались и сохранялись преимущественно в глубинах океана, т.е. на периферии зоны прогрессивной эволюции. Глубины океана, во-первых, стадия переживания древних форм, вытесненных с мелководий и сброшенных со столбовой дороги эволюционного прогресса (*Nautilus*, *Spirula*, *Vampyroteuthis*, *Chlamydoselachus*, *Latimeria*), во-вторых, адаптивная зона групп, не выдержавших конкуренции более прогрессивных соперников и вынужденных сменить образ жизни и среду обитания. Уход в глубины не выдержавших конкуренции и вынужденных перейти к специализации представителей прогрессивных линий — переход от ароморфо-за к алломорфозу и далее к телеморфозу — был равносителен завоеванию новой адаптивной зоны и вел к быстрой адаптивной радиации, возникновению многочисленных новых таксонов (Бирштейн, Виноградов, 1971). Это характерно для полупланктонных и планктонных *Oegopsida*, глубоководных *Incirrata*, примитивных костистых рыб — отр. *Salmoniformes* (подотряды *Argentinoidei*, *Stomiatoidei*, *Alepocephaloidei*, *Astronestoidei*), *Mystophiformes*, *Cetomimiformes* и др. Ароморфоз, алломорфоз и телеморфоз — последовательные стадии эволюции любого достаточно крупного таксона (Северцов, 1934; Шмальгаузен, 1940, 1946, 1968а), но на примере взаимоотношений головоногих и рыб видно, что начальные и заключительные стадии этого процесса проходят в разной экологической обстановке. Прогрессивная эволюция, арогенез идет в "основном экологическом центре", в условиях обостренной конкуренции, специализация, телеморфоз — на "экологической периферии". Дж. Бриггс (Briggs, 1966,

1974, 1984) развил идею о двух типах эволюции — "филогенетически успешной", идущей в географических центрах происхождения или основных центрах расселения группы, медленной, но дающей конкурентоспособные доминантные формы, и "филогенетически безуспешной", идущей на географической периферии основных центров, быстрой, дающей сразу пучки радирующих линий ("букетный тип видообразования" Е.Ф. Гурьяновой, 1951), но не приводящей к возникновению доминантных форм. Очевидно, эта идея применима не только к географическим, но и к экологическим закономерностям эволюции. Она представляет собой один из частных случаев различия между арогенезом и аллогенезом и восходит в принципе к классическим идеям В.О. Ковалевского об "адаптивной" (филогенетически успешной) и "инадаптивной" (экологически полезной, но филогенетически безуспешной) эволюции. Пример такого различия был показан выше: эволюция кальмаров *лолигинид* и *каракатиц селипид* (Несис, 1980а).

Эти положения применимы отнюдь не только к головоногим и не только к нектону. Анализ эволюции доминирующих трофических группировок в морских донных сообществах кембрия—ордовика и верхнего мела привел Д. Яблонского с соавторами (Jablonski et al., 1983) к выводу, что основные "экологические новшества" и в прошлом впервые возникали в прибрежных районах, в биотопах, подверженных стрессу, и лишь затем распространялись на более "спокойные" сообщества внешнего шельфа и материкового склона.

Сущность предлагаемой нами гипотезы о различии механизмов арогенеза и аллогенеза, эволюции в сторону морфофизиологического прогресса и эволюции в сторону биологического прогресса — в том, что такое различие определяется способностью или неспособностью формирующегося вида к активной конкурентной борьбе за место в зоне, наиболее богатой пищей и наиболее благоприятной для жизни, а потому характеризующейся наиболее сильной конкуренцией. Если вид "в состоянии противостоят врагу активной защитой" (Северцов, 1934, с. 140), если он "активно борется с агрессорами и имеет притом известные шансы на успех" (Шмальгаузен, 1968а, с. 382), то для него открывается путь эволюционного прогресса, "адаптивной", "филогенетически успешной" эволюции. При относительном равновесии сил соперников прогресс будет обеспечен коэволюцией этого вида (точнее, фила, эволюционной линии) и его основных врагов и конкурентов¹. Биотические отношения фила с его главными врагами и конкурентами на длительное время станут главным эволюционным противоречием и главным движущим фактором его эволюции. Каждая новая адаптация развивающегося фила, сколь бы малой она ни была и сколь малую пользу она ни приносила бы, будет немедленно вызывать соответствующую — аналогичную или противодействующую — адаптацию у фила-конкурента: эволюция снаряда и брони, ракеты и антиракеты. Эволюция будет направленной, линейной, ортогенетической; механизм такой эволюции разобран

¹ Относительное равенство сил тоже поддерживается коэволюцией. Кальмар неспособен активно противостоят кашалоту, но, истребив кальмаров, кашалоты погибнут от голода. Это "противоречие межвидового преимущества" (Серебровский, 1973) коэволюция разрешает, например, выработкой стратегии "предусмотрительного хищника" (Slobodkin, 1962). Гибель аммонитов и белемнитов означала и гибель ихтиозавров, но аммонитов и белемнитов истребили не ихтиозавры.

¹ В том числе и развития высшей нервной деятельности, "мозговитости" (Тейяр де Шарден, 1965).

А.С. Серебровским (1973). Высокое давление отбора будет направлено не на выработку частных адаптаций, а на общее повышение организации и энергии жизнедеятельности. На этом пути могут и должны будут возникнуть, в том числе конвергентно у обеих коэволюирующих групп, сложные морфофизиологические усовершенствования, "эволюционные новшества". Именно такова была коэволюция головоногих и рыб с конца палеозоя поныне (Pascard, 1972; Несис, 1974з, 1975б, 1978а).

Я не касаюсь здесь вопроса о том, достаточно ли для быстрой направленной прогрессивной эволюции и возникновения "эволюционных новшеств" материала, доставляемого обычным мутационным механизмом, или необходим принос экзогенной генетической информации от иных членов сообщества в виде, например, транспорта перемещающихся генетических элементов плазмидами, вирусами и пр. (Кордьюм, 1982; Хесин, 1984). Для наших рассуждений это несущественно. Важно, что в естественных условиях особи популяций насыщены рецессивными мутациями и другой "нестандартной" генетической информацией, которая в условиях господства стабилизирующего отбора сохраняется, покуда не экспрессируется, "молчит", но элиминируется отбором, если проявляет себя в генотипе. "Вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации, сам оставаясь при этом все время внешне (фенотипически) однородным" (Четвериков, 1926/1983, с. 189). Но как только стабилизирующая форма отбора сменится движущей, налагаемые отбором запреты снимаются, молчащая генетическая информация "получает право голоса", любые генетические изменения, кроме, конечно, летальных и резко понижающих жизнеспособность, могут экспрессироваться, и отбор получает возможность экспериментировать с великим множеством генетических вариантов, "дорабатывая" их через фенотипические проявления на соответствие новым требованиям.

Идея коэволюции конкурирующих групп в активной борьбе за господство в наиболее благоприятной для жизни зоне может объяснить факты резкого увеличения скорости эволюции в некоторые моменты геологической истории, быстрого развития крупных таксонов на пути "филетической эволюции" (Симпсон, 1948), не прибегая к малообоснованным сальтационистским гипотезам. Механизм арогенеза, макроэволюции (мегаэволюции) — тот же дарвиновский естественный отбор, что и в аллогенезе, микроэволюции (см. также: Stanley, 1975, 1982), но по-иному направленный, на иное нацеленный. Таким образом, эта идея не требует признания каких-либо нематериальных факторов или не записанных в генофонде целей. Цель вида одна — победить в конкуренции. Направленность развития, высокая скорость эволюции, общее повышение организации — следуют из нее. Цель не впереди, она не образ желаемого, она проявляется на каждом эволюционном шаге и контролирует каждый эволюционный шаг.

Естественно, борьба двух конкурирующих групп в конце концов может привести к решительной победе одной из них. Другая группа вымрет или будет оттеснена на "эволюционную периферию". Вполне вероятно, что резкие изменения физико-географической обстановки (тектонические события и связанные с ними изменения уровня океана, климата, состава атмосферы, биологической продуктивности) сыграют роль катализатора победы (Красилов, 1977; Huxley, 1942; Wiedmann, 1973). Но победа группы несет в самой себе зачаток поражения. Оказавшись вне конкуренции, группа

потеряет стимул дальнейшего совершенствования организации, ведущая форма отбора сменится стабилизирующей, победившая группа хотя и сможет продолжать дивергировать и радиировать, неизбежно скатится на путь специализации или гиперморфоза (пример: эволюция перегородочной линии у аммоноидей) и станет легкой жертвой новой группы, вступающей в активную борьбу за "место под солнцем".

Смена одной доминирующей группы другой влечет за собой изменение целых экосистем, это всегда крупный переворот в истории биосферы. Виды сменяют друг друга постоянно, вымирание видов — столь же естественный процесс, как и их возникновение. Но для крупных переворотов в истории биосферы типично вымирание крупных таксонов (Давиташвили, 1969). Одно дело, если таксон длительное время клонился к упадку и в конце концов от него сохранился лишь один или несколько видов с узким реликтовым ареалом (латимерия, гаттерия); для вымирания такого вида, а с ним — таксона достаточно лишь локальных колебаний условий среды. Но когда за относительно короткий в геологическом смысле срок — максимум немногие миллионы лет — вымирает крупный таксон, еще в начале этого срока представленный многими родами и видами, как аммоноидей или белемноидей в маастрихте (соответственно 11 и 2 семейства и свыше 30 родов — Шиманский, Соловьев, 1982), терпит крах не просто вид, адаптированный к конкретным условиям существования и неспособный пережить изменения этих условий. Вымирание таксона — это почти синхронное вымирание многих видов, приспособленных к разным условиям существования и распространенных в разных географических областях. Загадка гибели крупных таксонов — один из важных и нерешенных вопросов палеонтологии.

Здесь мы, очевидно, сталкиваемся со случаем, когда план строения таксона оказывается причиной, препятствующей видам таксона уйти от конкуренции. Можно предполагать, что именно этим объясняется вымирание многих групп раковинных головоногих в конце мела, когда конкуренция с бурно прогрессирующими костистыми рыбами достигла решающей стадии. Аммоноидей и белемноидей оказались не в состоянии ни выдержать конкуренцию, ни уйти от нее в глубины, этого не допускал их план строения — и они погибли. Они давно клонились к упадку. Общее число семейств аммоноидей уменьшилось от 21–22 в сеномане–туроне (начало верхнего мела) до 11 в маастрихте, число семейств белемноидей — от 4–5 в сеномане до 2 в маастрихте. В сеномане и туроне вымерло больше семейств аммоноидей и белемноидей, чем в маастрихте, соответственно 14–15 и 13. То же касается и числа родов (Давиташвили, 1969; Руженцев, 1957; Шиманский, Соловьев, 1982; Ward, 1983а). Гибель аммоноидей и белемноидей была предreshена. Нужен был лишь толчок. Таким толчком могли стать резкие изменения условий жизни в океане в маастрихте, в период ларамийского тектогенеза: сильная регрессия, аридизация климата, катастрофически быстрое вымирание нескольких крупных групп нанопланктона (фораминиферы, радиолярии, кокколитофориды), повлекшее за собой кратковременное, но сильное падение биологической продуктивности океана, накопление CO₂ в атмосфере и опять-таки кратковременное, но значительное потепление (Лисицын и др., 1980; Найдин и др., 1982; Шиманский, Соловьев, 1982; Hsü et al., 1982; Officer, Drake, 1983). В неизменных

условиях смена фаун могла бы растянуться на десятки миллионов лет, тут же основные события произошли в геологическом смысле почти мгновенно, может быть, за время порядка 10–100 тыс. лет.

Такая схема событий повторялась в истории биосферы не раз. Великие вымирания морских организмов отмечались в конце ордовика, девона, перми, триаса и мела, причем пермское вымирание намного превосходило все остальные и было катастрофическим, если не по кратковременности, то по размаху: вымерло свыше половины семейств морских животных (Raup, Sepkoski, 1982; Sepkoski et al., 1981). Многие группы организмов вымирали синхронно — и синхронно же развивались новые группы после периода массового вымирания (Thomson, 1976). Именно эти периоды одновременной смены крупных, доминантных групп организмов отмечают границы стратиграфических периодов и даже эр.

Если фил не способен к активной борьбе или настолько уступает противнику по размерам или силам, что не имеет шансов на победу, но план строения не привязывает его жестко к одной адаптивной зоне, то ему остается возможность уйти в такую жизненную зону или экологическую нишу, где конкуренция ослаблена, например, в глубины океана, интерстициаль, подземные воды, на литораль и т.п. Там он может дать новую вспышку таксономической радиации, но это уже будет аллогенез или телегенез, и результатом будет биологический, но не морфофизиологический прогресс. В частности, наутилоидеи не только не вымерли в конце мела, но оказались в состоянии выработать новую модификацию сифона, которая дала им возможность уйти от конкуренции, пережить расцвет и дать вспышку видообразования в палеогене—миоцене (упомянутый выше род *Aturia*, насчитывавший около 50 видов и заселивший почти весь Мировой океан), с тем, чтобы почти полностью вымереть в конце миоцена (Шиманский, 1979; Шиманский, Соловьев, 1982).

Таким образом, высокая или низкая конкурентоспособностьфила определяет выбор между активной борьбой за место в основных эволюционных центрах и уходом от борьбы на "эволюционную периферию", между путями ароморфоза и специализации, между эволюционным прогрессом и другими направлениями биологического прогресса. Основной движущей силой прогрессивной эволюции головоногих моллюсков, и в частности процесса выработки нектонного типа жизненных форм, была конкурентная борьба консументов высших трофических уровней за господство в наиболее богатых пищей зонах океана (шельф и эпипелагиаль тропической зоны) и обусловленная ею коэволюция хищников, их конкурентов и жертв. Последняя "смена лидера" произошла в самом конце мезозоя, когда старые типы головоногих, имевшие раковинный механизм регуляции плавучести, потерпели поражение от костистых рыб. Головоногие сумели найти "выход из эволюционного тупика", смогли создать совершенно новые жизненные формы, олицетворенные в экологических группах *Ommastrephes*, *Loligo* и *Octopus*, и "новый усовершенствованный вариант" старой модели (*Sepiidae*) и доказали способность успешно существовать и процветать на мелководьях и в эпипелагиали тропических вод в условиях жесточайшей конкуренции с рыбами, но их таксономическая радиация дошла еще только до родового ранга. У них еще все впереди.

Среди тех особенностей современных головоногих моллюсков, которые

обеспечили им возможность успешно выдерживать конкуренцию с рыбами, следует отметить своеобразное сочетание черт г- и К-отбора. г-Отбор — это отбор на скорость размножения. Для видов, находящихся под влиянием г-отбора, типичны высокая скорость размножения, растянутость периода размножения, отсутствие заботы о потомстве, высокая смертность и изменчивость размера популяций, быстрый темп роста, малые размеры, высокий Р/В-коэффициент, короткий жизненный цикл, моноциклия (семельпария), оппортунистическая жизненная стратегия, способность быстро осваивать разнообразные биотопы, оказавшиеся на ранних стадиях сукцессии, в короткие сроки завершать в них свой жизненный цикл, но неспособность противостоять медленно размножающимся доминирующим в конкуренции видам. Для видов, находящихся под воздействием К-отбора, или отбора на эффективность использования ресурсов, типичны низкая скорость размножения, часто — кратковременность сезона нереста, забота о потомстве, низкая смертность, высокая стабильность популяций, большая продолжительность жизни, длительные жизненные циклы, низкий темп роста, крупные дефинитивные размеры, полициклия (итеропария), низкий Р/В-коэффициент, специализация к определенным биотопам, высокая конкурентоспособность, способность колонизировать пространство и вытеснять ранее развившихся поселенцев (MacArthur, Wilson, 1967; Одум, 1975; Несис, 1977e; Пианка, 1981; Уиттекер, 1980). Эти два типа отбора не разделены непроходимым барьером, скорее, это — концы одного континуума (Пианка, 1981). Примеры того и другого типа отбора можно найти в каждой группе животных. Например, в сем. *Sepiidae* виды подсем. *Rossiinae* характеризуются сдвигом в К-сторону, подсем. *Sepiolineae* — в г-сторону (Boletzky, 1981a). Но в целом для головоногих характерно сочетание черт г-отбора: высокая скорость размножения, видовая растянутость сезона нереста, быстрый темп роста, короткий жизненный цикл, полное преобладание моноциклии, высокие значения Р/В-коэффициента — с чертами К-отбора: забота о потомстве на стадии яйца, крупные размеры, высокая конкурентоспособность, высокая эффективность использования ресурсов. Такое сочетание обусловлено способностью очень быстро набирать вес, совершенством пищеварительной, дыхательной и кровеносной систем, быстрым пищеварением, интенсивным дыханием и метаболизмом, высоким кровяным давлением, чрезвычайно высокими значениями коэффициентов усвояемости и использования усвоенной пищи на рост, прекрасным развитием органов чувств и ЦНС и многообразными поведенческими адаптациями, в частности, при охоте и обороне (Несис, 1980a, 1982a; Нигматуллин, 1979; Boletzky, 1981a; Mangold, 1983c; Mangold-Wirz, Fioroni, 1970; Packard, 1972).

Стратегия г-отбора свойственна видам, находящимся под мощным давлением неизбирательной элиминации, чаще всего под давлением неблагоприятных для жизни абиотических условий, сильных, непериодических и непредсказуемых пертурбаций среды, реже — давлением хищника или конкурента, столь превосходящего по силам, что с ним невозможно бороться даже путем выработки каких-либо хитроумных адаптаций, можно лишь увеличивать скорость размножения (параметр г, отсюда г-отбор). Численность вида колеблется столь резко и в среднем поддерживается на столь низком уровне, что факторы, зависящие от плотности, неощутимы. Сооб-

щество контролируется абиотическими ("физическими") факторами, внутривидовая конкуренция пренебрежимо мала и не является движущим фактором эволюции. Стратегия К-отбора свойственна видам, живущим в стабильных, неизменных или предсказуемо изменяющихся условиях среды, в "биологически пригнанных" сообществах, где достигнут некоторый баланс хищников, конкурентов и жертв, основанный на многообразных системах взаимных адаптаций, коадаптаций (подобных коадаптациям энтомофильных растений и их опылителей, опасных или ядовитых видов и раздражающих им съедобных, дневных хищников и их активных ночью и спящих в норах днем жертв и т.д.). В этих условиях численность К-видов близка к предельной емкости местообитаний (параметр К, отсюда — К-отбор). Внутривидовая борьба становится решающим фактором эволюции. Но она не приводит к коренному изменению организации. К-отбор — это отбор на все более хитроумные, но частные адаптации, идиоадаптации, в основном — на раздел и более плотную упаковку экологических ниш и на половой отбор.

Введение фактора межгрупповой конкуренции из-за "наилучшего места в жизни" сразу меняет направление отбора. Межвидовой отбор становится господствующим, но, поскольку борьба не бессмысленна и победа возможна, становится эволюционно выгодным именно отбор "на победу", т.е. соревнование широких адаптаций, отбор на "изобретение новшеств", на повышение организации.

Идея о том, что взаимные отношения между организмами суть важнейшие из всех факторов эволюции, принадлежит Ч. Дарвину. Со времени выхода в свет "Происхождения видов" она обсуждалась многократно (см. обзоры: Камшилов, 1961; Милославская, 1961, 1964). Но обычно она рассматривалась в плане выработки коадаптаций, "биологической пригонки" видов в сообществах. Мысль о коэволюции активно конкурирующих филов как ведущем факторе прогрессивной эволюции и причине, обуславливающей коренное отличие арогенеза от аллогенеза, стала обсуждаться лишь в недавнее время (Серебровский, 1973; Несис, 1974з, 1975б; Stanley, 1975, 1979).

Одно из следствий развитых выше представлений о различии механизмов арогенеза и аллогенеза состоит в том, что эволюционный прогресс, как и все формы биологического прогресса, может быть только групповым прогрессом таксономической группы. Морфофизиологический прогресс, будучи групповым, одновременно является и "биотехническим" (Franz, 1935; Яблоков, 1966, 1968) прогрессом, т.е. прогрессом "технических средств" живого организма. Заканчивается ли конкурентная борьба победой эволюционной линии с последующим переходом ее на путь идиоадаптации или ее поражением с последующим изгнанием на "эволюционную периферию" и переходом к специализации, в том и другом случае эволюционный прогресс данной группы прекращается. Общая картина смены доминирующих морфологических типов в эволюции биосферы Земли представляется серией независимых линий повышения уровня организации. Средняя высота этих линий в ходе эволюции от архея до голоцена повышается, как если бы мы наблюдали смену травяного луга кустарником, подростом и маховым лесом, но каждая линия тянется вверх не сама по себе, а в соревновании с соседями. Никакой "магистральной линии"

неограниченного эволюционного прогресса от прокариот до человека (Huxley, 1942; Завадский, 1958; Зубов, 1978; Тейяр де Шарден, 1965; Яблоков, 1966, 1968; Яф оков, Юсуфов, 1976) нет. Можно согласиться с А.Г. Пономаренко (1972), что линия, ведущая к человеку, на дочеловеческой стадии была не более прогрессивной, чем линии, ведущие к головоногим, насекомым или дельфинам.

Эволюцию самого человека как биологического вида, пожалуй, тоже можно рассматривать с позиции высказанной выше гипотезы. Когда в верхнем миоцене, около 6 млн. лет назад (Кларк, 1977), отдаленный предок человека — преимущественно брахиатор (Юровская, 1976) — спустился с деревьев, чтобы начать жить на земле, это, вероятно, было вызвано прогрессирующей аридизацией климата, связанной с оледенением Антарктиды.

Но другие представители той же эволюционной линии — предки гориллы, шимпанзе, орангутана (Le Gros Clark, 1978) — остались в лесах, хотя гориллы и спустились на землю. Очевидно, уже в этот момент проявилось расхождение линии, ведущей в сторону активной конкуренции, которая в саванне, разумеется, выше, чем в тропическом дождевом лесу, и линии, ведущей к специализации. Эволюция предков человека в саванне в последующие миллионы лет шла очень быстро, но только в сторону развития мозга (Pilbeam, Gould, 1974) и приспособлений к манипуляции и прямохождению; эволюция биохимических систем шла обычным темпом, и генетико-биохимическая дистанция между человеком, гориллой и шимпанзе не превышает различий между видами одного рода или даже видами близнецами, чего и следовало ожидать при столь небольшой продолжительности дивергенции, как 5–8 млн. лет (Cronin et al., 1981; King, Wilson, 1975; Wilson, Sarich, 1969).

В конце плиоцена, 2, 0–2, 2 млн. лет назад одна из эволюционных линий австралопитеков — некрупных преимущественно растительноядных жителей саванн — дала начало роду Homo, более крупному, более прогрессивному, в пице которого наряду с корнями, клубнями, семенами значительную роль играло мясо (Pilbeam, Gould, 1974). Эволюция Homo шла чрезвычайно быстро. Очень быстро шло и его расселение по лику Земли — яванский *H. mojokertensis* ненамного моложе восточноафриканского (олдовайского) *H. habilis* (Cronin et al., 1981). Что же обусловило столь интенсивное развитие грацильных австралопитеков и архантропов (питекантропов и предшествующих им форм Homo)? Кажется наиболее вероятным, что это была коэволюция в борьбе за господство в адаптивной зоне среднеразмерного стадного хищника-эврифага саванн, и соперниками архантропа в этой борьбе были павианы и гиеновые собаки.

В этой борьбе развивался не только человек. У павианов и гиеновых собак также возникли своеобразные, в первую очередь поведенческие адаптации, — в структуре стада, охране потомства, поисках пищи, появлении (у павианов) и развитии (у гиеновых собак) хищничества, выгодно отличающие их от родственников — павианов от других узконосых обезьян, а гиеновых собак — от других псовых (Дембовский, 1963; Иди, 1977; Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Г., 1977; Меннинг, 1982; Фридман, 1979). По мере развития первых гоминид наряду с межгрупповой конкуренцией все большее значение стала получать внутривидовая конкуренция

среди гоминид — Homo с Australopithecus и "Meganthropus" и между разными эволюционными линиями рода Homo. Необходимо подчеркнуть, что господствующая сейчас в теории эволюции концепция прогрессивного видообразования в периферических популяциях (Грант, 1980; Майр, 1968, 1974) и широко распространенная в отечественной антропологии гипотеза широкого моноцентризма (Рогинский, 1977; Яблоков, Юсуфов, 1976) могут быть совмещены только, если полагать, что каждая последующая стадияльная форма в эволюции человека возникала на части ареала предшествующей формы и, постепенно распространяясь по ареалу, вытесняла ее. Таким образом, в пределах одной линии стадияльного развития предыдущая и последующая формы сосуществовали на обширном пространстве в течение длительного (но, возможно, в каждом данном месте короткого) времени в условиях острой конкуренции, обусловленной экологической несовместимостью.

Борьба между разными эволюционными линиями шла на протяжении верхнего плейстоцена, эоплейстоцена и нижнего плейстоцена (Грант, 1980; Кларк, 1977; Майр, 1968; Cronin et al., 1981), до тех пор пока появившийся в среднем плейстоцене (около 0,3 млн. лет назад — граница раннего и позднего археолита по: История..., 1983) палеантроп (Homo sapiens s.l.) не научился активной загонной охоте на крупных стадных травоядных животных. Этот способ охоты требовал высокого развития речи, включения в группу на равноправных основах молодых половозрелых самцов (а, следовательно, перехода от стадной структуры к семейной — Алексеева, 1977), перехода от преимущественно растительной к преимущественно мясной диете, освоения огня. Загонная охота невиданно расширила начавшие развиваться еще на предыдущей стадии — архантропа, Homo erectus — возможности человека. Это была полная победа над конкурентами. Но в период между появлением палеантропа (миндель-рисс) и появлением неандертальца (рисс-вюрм, начало мустье, приблизительно 100—125 тыс. лет назад — Борисковский, 1980), т.е. в среднем палеолите биологический прогресс человека, увеличение размера мозга, усовершенствование руки и ноги — постепенно прекратился (Szarski, 1981). Вытеснение, вероятно, истребление последних неандертальцев людьми современного типа в Юго-Западной Европе во время межстадиала вюрм I—II, около 35000 лет назад (конец мустье — Борисковский, 1980) было последним, завершающим этапом эволюционной борьбы, этапом, который сам по себе уже ничего не решал. Эволюция человека после рисса — эволюция не биологическая, а социальная. В смысле биологическом неантроп, человек современного типа (Homo sapiens sapiens), ничуть не прогрессивнее неандертальца (Homo sapiens neandertalensis). В смысле социальном между ними — пропасть (История..., 1983). "Ничтожный морфологический скачок и вместе с тем невероятное потрясение сфер жизни — в этом весь парадокс человека... Несмотря на незначительность морфологического скачка с гоминизации начинается новая эра. Земля "меняет кожу" (Тейяр де Шарден, 1965, с. 163, 182). Ибо "чем более люди отдаляются от животных, тем более их воздействие на природу принимает характер преднамеренных, планомерных действий, направленных на достижение определенных, заранее известных целей". (Маркс К., Энгельс Ф. Соч., 2-е изд., т. 20, с. 494).

Г. КОНВЕРГЕНЦИИ И ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ В ЭВОЛЮЦИИ ГОЛОВОНОГИХ

Конвергенцией называют независимое появление сходных признаков или органов у филогенетически не родственными организмами, параллелизмом — появление сходных признаков, черт строения у организмов одного крупного таксона, ближайшие общие предки которых не имели этих признаков (черт строения). Конвергенция развивается у форм, планы строения которых различны, параллелизм — у тех, планы строения которых сходны.

Где проводить границу между родственными и не родственными организмами, между разными и сходными планами строения и, следовательно, между конвергенциями и параллелизмами — решается в каждом конкретном случае. Разумеется, планы строения моллюсков и позвоночных, а следовательно, головоногих и рыб столь различны, что любое сходство между ними будет конвергентным, хотя история биологии знает попытки доказательства идентичности плана строения головоногого и позвоночного — такую идею выдвинули в конце 1820-х годов Лорансе и Мейран, ее защищали Э. Жоффруа Сент-Илер и много позже Р. Оуэн, с ней боролся Ж. Кювье (см.: Russell, 1916; Амлинский, 1955).

О конвергенции головоногих и рыб уже говорилось. На пути конвергенции у головоногих возникли такие замечательные структуры, как глаза (их сходство и различие у головоногих и позвоночных обсуждал еще Ч. Дарвин), органы равновесия и восприятия угловых ускорений позвоночного типа, визуостатический центр мозга, структурно и функционально сходный с мозжечком, нервно-гормональная система регуляции активности гонад, сходная с гипоталамо-гипофизарной системой и т.п. (Budelmann, 1979; Hobbs, Young, 1973; Maddock, Young, 1984; Packard, 1972; Sanders, 1975; Stephens, Young, 1978; Wells, 1966, 1976; Wells, 1969; J. Young, 1971, 1976). Это черты функционального, а во многих случаях и структурного сходства, возникшие на основе полностью различных планов строения.

Здесь мы будем говорить о конвергенциях и параллелизмах среди головоногих. Как конвергенции будут рассматриваться признаки, отсутствовавшие у архетипа обеих эволюционных ветвей, в которых возникло сходство признака (Naef, 1921—1923), как параллелизмы — признаки, имевшиеся у архетипа, но в последствии утраченные в обеих дивергировавших ветвях, или такие, к развитию которых предрасположено строение соответствующего органа, свойственное архетипу.

Следует различать внешнюю конвергенцию, не имеющую гомологичной основы, и внутреннюю, истинную конвергенцию. Раковина аргонавтов внешне сходна с раковиной некоторых аммоноидей, на основании чего неоднократно высказывались предположения о происхождении осьминогов (или только аргонавтов) от аммонитов (Schwarz, 1894; Steinmann, 1925; Naef, 1921—1923, 1922; и др.), хотя они абсолютно не гомологичны и функционально не сходны. Кальмары рода Gonatopsis не имеют щупалец (утрачивают их в конце личиночной стадии) и часто ловятся в донных тралах, отчего возникали предположения об их экологическом сходстве с осьминогами (Sasaki, 1929; Okiyama, 1970), которого в действитель-

ности нет ни у них, ни у многочисленных других кальмаров, утрачивающих щупальца в юности или взрослом состоянии (см. выше).

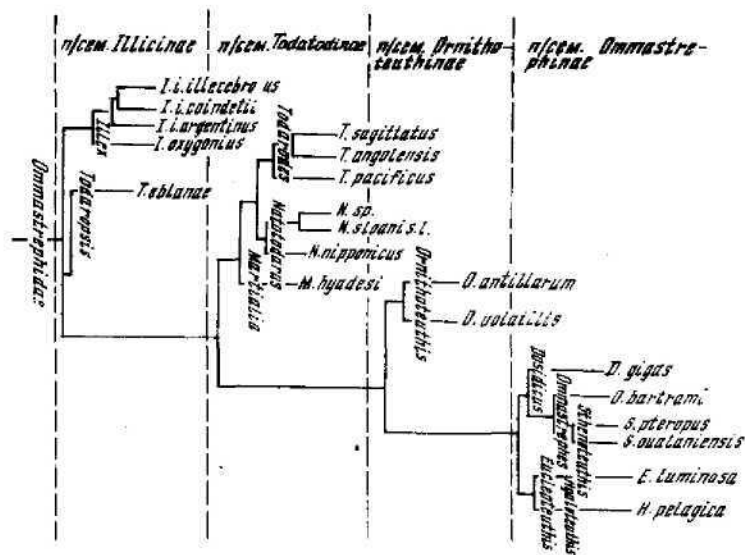
Примеры истинной конвергенции среди головоногих таковы. Миопсидный глаз с замкнутой роговицей выработался у каракатиц подотряда *Sepiina* и кальмаров подотряда *Myopsida*, тогда как для спирул (подотряд *Spirulina*) и океанических кальмаров (подотряд *Oegopsida*) типичен эгопсидный глаз, внешняя камера которого открыта. Миопсидный глаз, вероятно, — адаптация к обитанию на шельфах, эгопсидный — в открытом океане и в глубинах (Naef, 1921—1923; J. Young, 1977). Мантийная сетка независимо выработалась у осьминогов и *Sepiolidae*, вероятно, как приспособление к донному образу жизни — первичному у осьминогов и вторичному у сепиолид (Fioroni, 1981; Несис, 1982г). Независимо выработались органы свечения, заселенные светящимися бактериями и расположенные на чернильном мешке у нескольких родов сепиолид и нескольких видов (из 2 родов) лолигинид — они сходны по положению, но различны по строению (Haneda, 1956, 1963; Herring, 1977). Независимо возникли присоски на ротовой мембране у многих видов лолигинид и некоторых видов *Oegopsida* (сем. *Stenopterygidae* и *Bathyteuthidae*), их число сильно варьирует и они могут даже отсутствовать у некоторых особей. Часты конвергенции в строении гладиуса — сходство ростра *Moroteuthis robusta* и белемнитов, гладиусов *Thysanoteuthis* и ископаемых *Loliginites*, *Histioteuthis* и *Loligo s. str.*, *Rossia* и *Loligo (Doryteuthis)*, нового семейства и *Onychia*, независимая утрата гладиуса в разных группах каракатиц и кальмаров (Несис, 1982г). Независимо формируются крючья на руках и щупальцах (причем на руках независимо от щупалец) у белемнитов и в разных семействах эгопсид (Kulicki, Szaniawski, 1972), происходит срастание мантии с головой и (или) воронкой у *Sepiolidae* (часть), *Sepiariidae*, *Grimalditeuthidae*, *Promachoteuthidae*, *Cranchiidae*, формируются сходные типы фотофоров у эгопсид (Herring, 1977), возникают сходные особенности половой системы. Независимое возникновение крючьев или фотофоров может рассматриваться как конвергенция, но роговое кольцо присоски с острыми зубцами преадаптировано к превращению в крюк, и механизм этого превращения не может быть разнообразным, а биохимический механизм люциферин-люциферазной биолюминесценции сходен у всех океанических кальмаров и, вероятно, у спирулы и осьминогов, сколь бы разнообразным ни было строение световодов, рефлекторов, фильтров и ширм хроматофоров (Несис, 1976а, 1982а; Herring, 1977; McCapra, Hart, 1980; R. Young et al., 1979). В этом смысле образование крючьев и фотофоров может рассматриваться и как параллелизм.

Приведенные примеры касаются конвергенции органов. Есть и примеры конвергенции организмов: каракатицевидный кальмар *Sepioteuthis* сходен с каракатицами *Sepiidae* по форме тела, строению плавников, многим чертам экологии и в особенности этологии (Boycott, 1965; Moynihan, Rodaniche, 1982). Неритический кальмар *Pickfordiateuthis pulchella* по форме тела, строению плавников и образу жизни чрезвычайно сходен с сепиолидами (G. Voss, 1953; Несис, 1975а, б).

То, что конвергенции и параллелизмы в эволюции чрезвычайно часты, хорошо известно (Майр, 1968; Шмальгаузен, 1969). "Параллелизм, проявляющийся в самых различных признаках — не исключение, а правило (быть

может, лучше сказать — "закон")" (Светлов, 1962, с. 219). Но специалисты по филогении и таксономии по-прежнему рассматривают дивергенцию как основу своей философии, эти дисциплины — дивергентны *par excellence*, их парадигма не допускает возможности существования таксона, произошедшего не от одного предка. Предельный случай такого использования парадигмы — называть монофилетическим лишь таксон, произошедший от одной особи (Ивановский, 1976). Филогенетическая систематика отличается от нумерической систематики взвешиванием признаков, приданием разным признакам неравного веса. Филогенетически важными признаками считаются те, конвергентное или параллельное происхождение которых в высокой степени маловероятно (дискуссию см.: Löfgren, 1977). Практически это — редкие события, независимое возникновение которых статистически маловероятно. Мы приведем два примера независимого появления статистически маловероятных событий в параллельных эволюционных рядах, которые заставляют принять нетрадиционный взгляд на систему.

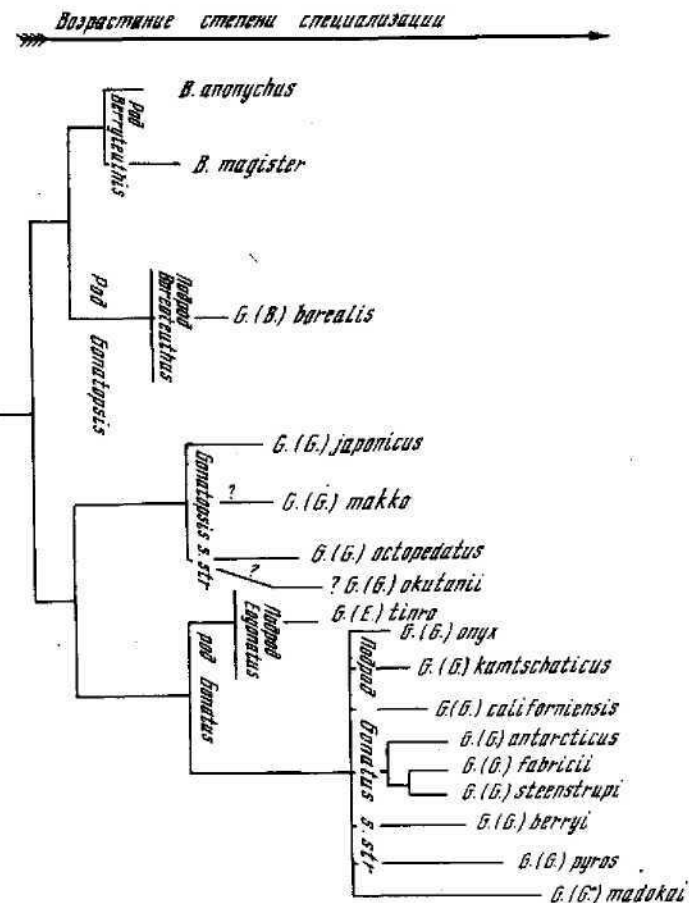
Первый пример относится к сем. *Ommastrephidae*. Для двух его видов, которых ранее обозначали как *Symplectoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1830) и *S. luminosa* (Sasaki, 1915), характерно срастание мантийного и вороночного хряща. Хрящи срастаются на одной или, чаще, обеих сторонах тела на послеличиночной стадии: у *S. oualaniensis* при длине мантии 9—12 мм, у *S. luminosa* — 8—11 мм (Несис, 1979а), причем до сращения они имеют типичную для оммастрепид форму и сохраняют ее после сращения. Ни у каких других головоногих нет ничего похожего, если уж мантия срастается с воронкой (*Grimalditeuthidae*, *Cranchiidae*, *Octopodidae*), то это происходит в эмбриогенезе и хрящи вовсе не формируются. Естественно, этот уникальный признак был признан достаточным для создания самостоятельного рода *Symplectoteuthis* Pfeffer, 1900 (Pfeffer, 1912; Sasaki, 1929; Thiele, 1934). Однако анализ системы светящихся органов (см. выше) показал, что у *S. oualaniensis* они идентичны с *Ommastrephes pteropus* и резко отличны от *S. luminosa*, у которого они близки к *Hyaloteuthis pelagica*. Включение в анализ нескольких других важных морфологических и экологических признаков показало (Зуев и др., 1975), что *S. oualaniensis* и *S. luminosa* нельзя объединять в одном роде: они различны по 6 из 8 рассмотренных признаков. *S. oualaniensis* нужно объединить с *O. pteropus* (сходны по 7 признакам из 8), причем оба вида родственны *O. bartrami*, но отличаются от него на родовом уровне. *S. luminosa*, напротив, близок к *H. pelagica* — 5 общих признаков из 8. Следовательно, род *Symplectoteuthis* гетерогенен и должен быть ликвидирован. Г.В. Зуев и др. (1975) включили *S. oualaniensis* вместе с *O. pteropus* в род *Sthenoteuthis* Verrill, 1880, близкий к монотипическому роду *Ommastrephes* d'Orbigny, 1839 (вид *O. bartrami*), а *S. luminosa* выделили в монотипический род *Eucleoteuthis* Okada, 1916, близкий к монотипическому же *Hyaloteuthis* Gray, 1849 (вид *H. pelagica*). *Sth. pteropus*, *Sth. oualaniensis*, *O. bartrami* и *Dosidicus gigas* представляют (рис. 36) одну линию развития, *E. luminosa* и *H. pelagica* — другую (Зуев и др., 1975; Несис, 1979а; Нигматуллин, 1979). Следовательно, уникальный признак — срастание хрящей на послеличиночной стадии — появился дважды, независимо, но в параллельных линиях развития подсем. *Ommastrephinae*. Такое предположение может показаться не-



Р и с. 36. Схема филогенетических отношений подсемейств, родов и видов семейства Ommastrephidae (по: Нигматуллин, 1979 с изменениями)

вероятным, но было бы еще менее вероятным предположить, что многочисленные признаки, сближающие *Sth. oualaniensis* с *Sth. pteropus*, а *E. luminosa* — с *H. pelagica* и отличающие *Sth. oualaniensis* от *E. luminosa*, возникли бы независимо. Нумерический анализ, проведенный Уэрматом (Wormuth, 1976), привел его, независимо от Зуева и др. (1975), к такому же выводу. Уэрмат даже включает *E. luminosa* и *H. pelagica* в один род (см. также: Roeleveld, 1982).

Второй случай еще сложнее. Он относится к сем Gonatidae. Часть видов этого семейства лишена щупалец — они утрачиваются на стадии личинки или молоди (Несис, 1973д, 1979б). Виды, лишённые щупалец, выделялись в род *Gonatopsis* Sasaki, 1920. Из видов, имеющих щупальца, часть характеризуется наличием крючков на булаве и радулой из 5 продольных рядов зубов (род *Gonatus* Gray, 1849), часть — отсутствием крючков на булаве и радулой из 7 продольных рядов зубов (род *Berryteuthis* Naef, 1921) (Okutani, 1968b; Roper et al., 1969). Нами (Несис, 1971б, 1972б, 1973д) был описан новый вид *Gonatus tinro* с пятирядной радулой, но без крючков на булаве щупалец, и показано, что *Gonatopsis borealis* имеет семирядную радулу, а остальные виды этого рода — пятирядную. Анализ строения и эволюции признаков в пределах семейства показал, что утрата щупалец у *Gonatopsis* происходит не вследствие их ослабления и постепенной редукции, а за короткое и характерное для каждого вида время, возможно, в результате автотомии. Щупальца личинок и молоди *Gonatopsis* — нормально функционирующий орган, так что их утрата — эволюционно вторичное явление. Строение булавы щупалец у *Berryteuthis* соответствует первичной, у *Gonatus tinro* — промежуточной, у прочих видов *Gonatus* — завершающей стадии эволюции признака. Семирядная радула гонатид типична для *Angustereadulata* (Lehmann, 1967a), т.е. всех *Coleoidea* (кроме тех, у которых ра-



Р и с. 37. Схема филогенетических отношений родов и видов семейства Gonatidae (по: Несис, 1973д с изменениями)

дула совсем отсутствует) и аммоноидей; ее строение у гонатид сходно с таковым у родственных семейств кальмаров. Пятирядная радула *Gonatus* и части *Gonatopsis* — обычная семирядная радула, в которой полностью исчез первый латеральный (маргинальный) зуб (Grimpe, 1927). Этот зуб редуцируется у некоторых осьминогов, но никогда не исчезает. У всех видов с пятирядной радулой она сходна, следов постепенной редукции одного зуба не заметно. Это позволяет предположить, что утрата зуба произошла "одномоментно", в результате единичной мутации. Кальмары откусывают пищу большими кусками и не растирают ее, их зубы слабо специализированы, и утрата одного ряда зубов могла быть безразличной для эволюции и закрепиться в потомстве. Получается, таким образом, что распределение у видов семейства продвинутых состояний двух уникальных признаков — утрата щупалец и утрата 1-го латерального зуба — не совпадает. Одно из этих событий явно произошло дважды в параллельных эволюционных линиях, но установить, какое именно, априори нельзя, а в ископаемом

состоянии эти кальмары не сохраняются. Можно объединить виды с пятирядной радулой независимо от наличия или отсутствия щупалец во взрослом состоянии, но это решение не лучше и не хуже, чем объединить виды, не имеющие щупалец, независимо от строения радулы. Анализ строения других признаков позволил построить гипотетическую схему (рис. 37) филогенетических отношений гонатид (Несис, 1973д), из которой следует, что утрата щупалец произошла в двух филетических ветвях — с семирядной (менее продвинутой) и пятирядной (более продвинутой) радулой, но тогда, когда эти две линии еще не успели далеко разойтись и их генотип и образ жизни были во многом сходны. Была принята (Несис, 1971г, 1973д) следующая система семейства: род *Berryteuthis* (щупальца без крючьев, семирядная радула), род *Gonatopsis* (нет щупалец) с под родами *Boreoteuthis* Nesis, 1971 (семирядная радула) и *Gonatopsis* s. str. (пятирядная радула), род *Gonatus* (пятирядная радула) с под родами *Eogonatus* Nesis, 1971 (щупальца без крючьев) и *Gonatus* s. str. (щупальца с крючьями). С точки зрения ортодоксального филогенетика род *Gonatopsis* дифилетичен, но морфологически виды *Boreoteuthis* и *Gonatopsis* s. str. ближе друг к другу, чем к видам *Berryteuthis* и *Gonatus*, и это оправдывает объединение их в одном роде.

Аналогичная ситуация возникла в ихтиологии. Р.К. Джонсон (Johnson, 1974, 1982), ревизуя семейство *Scopelarchidae* (отряд *Mystophiformes*), пришел к следующей филогенетической схеме. Семейство включает 4 рода: *Rosenblattichthys* (3 вида), *Scopelarchus* (4), *Scopelarchoides* (5) и *Benthalbella* (5 видов). Род *Rosenblattichthys* отщепился рано, а основная эволюционная линия семейства распадается на две ветви: с одной стороны, *Scopelarchus* и два вида *Scopelarchoides* (*S. nicholsi* и *S. danae*), с другой — остальные три вида *Scopelarchoides* (*S. signifer*, *S. climax*, *S. kreffti*) и *Benthalbella*. Род *Scopelarchoides*, строго говоря, дифилетичен, но обе группы его видов произошли от одного корня, а разбиение его на два рода привело бы к ликвидации таксона, четко определяемого по морфологическим признакам.

Эти два примера показывают, что реальный ход эволюции может быть значительно сложнее, чем обычно принимают; что и при дивергентной эволюции таксонов необходимо считаться с сетчатой (ретикулярной) эволюцией признаков, эти таксоны определяющих; что выражение К. Линнея "не признаки определяют род, а род определяет признаки" (Linnaeus, 1737) отражает лишь идеальное, желаемое для систематика состояние; наконец, что практическому систематику очень важно не быть слишком ортодоксальным, ибо нет пользы выделять таксоны, не имеющие четкой морфологической характеристики, таксоны, идентифицировать которые в полевой обстановке может разве что лишь их автор.

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Головоногие моллюски — высшее организационное достижение типа моллюсков, вершина эволюции моллюсков. Наряду с десятиногими ракообразными, костистыми рыбами и морскими млекопитающими, это одна из вершин организации морских животных. Организации морфологической и физиологической, но не в меньшей мере и экологической. Современные головоногие моллюски сформировались и завоевали свое место в мире в результате упорной и успешной конкуренции с костистыми рыбами повсюду в Мировом океане. Особенность головоногих моллюсков в том, что, уступая рыбам в "устройстве движителя" (отсутствие гемоглобина, малая кислородная емкость крови), они не уступают им в "устройстве двигателя" ("живые ракеты") и опережают "среднюю рыбу" по темпам роста, скорости оборота генераций, эффективности использования пищи на рост, продукционным возможностям. Стремительно мчащийся в воде нектонный кальмар — сочетание мощи и элегантности. Огромная роль головоногих моллюсков в экологической структуре океана состоит и в том, что они эффективно переносят огромные массы вещества и энергии из продуцирующих зон в потребляющие — из эпипелагиали и с шельфа в олиготрофные субтропические.

Головоногие моллюски — планетарных масштабов система производства белка, мяса. Но не только это. И не столько это. Ибо они — животные умные, "мозговитые". Достаточно взглянуть в глаза осьминогу, чтобы в этом убедиться. Недаром популярная книга И.И. Акимущкина о головоногих названа "Приматы моря", а известная книга Ж.-И. Кусто и Ф. Диоле (Cousteau, Diole, 1973) носит — в английском издании — название "Осьминог и кальмар — мягкотелая интеллигенция". Оба титула отражают, пожалуй, главную особенность головоногих моллюсков — высоту нервной организации, высшей нервной деятельности. В этом — удивительное своеобразие и неповторимость древнего и вечно юного класса *Cephalopoda*.

ЛИТЕРАТУРА

- Айзатуллин Т.А., Лукьянова Т.С., Суегова И.А., Хайлов К.М. — В кн.: Физическая география Мирового океана. М.: Наука, 1980, с. 247—282.
- Акимушкин И.И. — ДАН СССР, 1954, т. 94, № 6, с. 1181—1184.
- Акимушкин И.И. — ДАН СССР, 1955, т. 105, № 2, с. 367—369.
- Акимушкин И.И. — В кн.: Исследования дальневосточных морей, 1957, т. 4, с. 127—148.
- Акимушкин И.И. Головоногие моллюски морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 236 с.
- Акимушкин И.И. — В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды: Биогеоценозы морей и океанов. М.: Наука, 1970, с. 137—149.
- Алеев Ю.Г. Нектон. Киев: Наук. думка, 1976. 392 с.
- Александронец Ю.А., Магарас Ю.И., Нигматуллин Ч.М. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 99—102.
- Алексеева Л.В. Полицикличность размножения у приматов и антропогенез. М.: Наука, 1977. 196 с.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. — Журн. общ. биологии, 1972, т. 33, № 3, с. 281—300.
- Амелехина А.М. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 108—109.
- Амлинский И.Е. Жюффруа Сент-Илера и его борьба против Кювье. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 424 с.
- Андряшев А.П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ, 1939. 185 с.
- Андряшев А.П. — В кн.: Памяти академика Л.С. Берга. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 116—126.
- Андряшев А.П. — В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974, с. 6—7.
- Андряшев А.П. — В кн.: Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979, с. 117—138.
- Аристович С.В., Ежкова Н.С., Нигматуллин Ч.М., Остапенко А.А. — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 4—5.
- Архипкин А.И., Зуев Г.В., Несис К.Н. и др. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 130—131.
- Асс М.Я. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 9, с. 1346—1362.
- Астафьев Ю.А. С глазу на глаз с осьминогом. М.: Мысль, 1981. 160 с.
- Афанасьев В.П., Кишневская Л.И., Селивановский Д.А. — В кн.: Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением. М., 1980, с. 163—171.
- Балашов З.Г. Эндоцератоидей ордовика СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1968. 277 с.
- Бараи М.С. — Тр. ИОАН СССР, 1973, т. 95, с. 282—301.
- Бараи М.С. — Океанология, 1974а, т. 14, вып. 5, с. 846—851.
- Бараи М.С. — ДАН СССР, 1974б, т. 216, № 5, с. 1158—1160.
- Бараи М.С. Четвертичная палеоокеанология Атлантического океана: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. М.: ИОАН СССР, 1983. 40 с.
- Бараи М.С., Булатов Р.П., Девдариани А.С. — Океанология, 1974, т. 14, вып. 1, с. 112—117.
- Бараи М.С., Оськина Н.С. — Океанология, 1979, т. 19, вып. 1, с. 93—101.
- Барсков И.С. Палеозойские цефалоподы. Структура скелета, морфогенез, экогенез: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ПИН АН СССР, 1979. 34 с.
- Барсков И.С. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 18—21.
- Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 292 с.
- Беклемишев К.В., Нейман А.А., Парин Н.В., Семина Г.И. — Тр. ВНИРО, 1973, т. 84, с. 7—32.
- Беклемишев К.В., Парин Н.В., Семина Г.И. — В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 219—261. (Океанология. Биология океана; Т. 1).
- Беллев Г.М. — Океанология, 1962, т. 2, вып. 2, с. 311—326.
- Беллев Г.М. — Тр. ИОАН СССР, 1970, т. 88, с. 236—251.
- Беллев Г.М., Бириштейн Я.А., Богоров В.Г. и др. — ДАН СССР, 1959, т. 129, № 3, с. 658—661.
- Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Пг.: Госиздат, 1922. 306 с.
- Берг Л.С. — Изв. Геогр. о-ва, 1934, т. 66, вып. 1, с. 69—78.
- Берг Л.С. — Тр. ЗИН АН СССР, 1955, т. 20, 287 с.
- Беренбойм Б.И., Сенников А.М. — Рыб. хоз-во, 1982, № 10, с. 37—38.
- Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. 570 с.
- Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений в физиологии активности. М.: Медицина, 1966. 349 с.
- Бириштейн Я.А., Виноградов М.Е. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1971, т. 76, вып. 3, с. 59—92.
- Бириштейн Я.А., Виноградов М.Е., Чинднова Ю.Г. — ДАН СССР, 1954, т. 95, № 2, с. 389—392.
- Битюкова Ю.Е., Зуев Г.В. — Биология моря (Киев), 1976, вып. 38, с. 63—67.
- Богоров В.Г. — ДАН СССР, 1959, т. 128, № 4, с. 819—822.
- Богоров В.Г. В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды: Биогеоценозы морей и океанов. М.: Наука, 1970, с. 28—46.
- Богоров В.Г. Планктон Мирового океана. М.: Наука, 1974. 320 с.
- Богоров В.Г., Зенкевич Л.А. — В кн.: Экология водных организмов. М.: Наука, 1966 с. 3—14.
- Богоров В.Г., Виноградов М.Е., Воронина Н.М. и др. — ДАН СССР, 1968, т. 182, № 5, с. 1205—1207.
- Борисковский П.И. Древнейшее прошлое человечества. М.: Наука, 1980. 240 с.
- Бородулина О.Д. Большеглазый и желтоперый тунцы (*Thunnus obesus*, *T. albacares*) в трофической системе океанской эпипелагиали: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1974. 26 с.
- Бродский К.А. Фауна веслоногих рачков (*Calanoida*) и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 223 с.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. — Тр. ВНИРО, 1939, т. 4, с. 5—126.
- Будыко М.И. Изменения окружающей среды и смены последовательных фаун. Л.: Гидрометеониздат, 1982. 78 с.
- Булгакова Г.П. — В кн.: Экология морских организмов. М.: Изд-во МГУ, 1971, с. 14—15.
- Бурков В.А. Общая циркуляция вод Тихого океана. М.: Наука, 1972. 1976 с. (Тихий океан).
- Бурков В.А. Общая циркуляция вод Мирового океана. Л.: Гидрометеониздат, 1980. 254 с.
- Бурков В.А., Нейман В.Г. — В кн.: Гидрология Индийского океана. М.: Наука, 1977, с. 3—90.
- Буруковский Р.Н., Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Цымбал М.А. — Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 12, с. 1781—1791.
- Буруковский Р.Н., Фроерман Ю.М. — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 15—16.
- Василенко С.В. Капреллиды (морские козочки) морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1974. 288 с.
- Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.
- Виноградов М.Е. — В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977а, с. 132—151. (Океанология. Биология океана; Т. 1).
- Виноградов М.Е. — В кн.: Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977б, с. 104—110. (Океанология. Биология океана; Т. 2).
- Виноградов М.Е., Воронина Н.М. — Океанология, 1961, т. 1, вып. 4, с. 670—678.
- Виноградов М.Е., Парин Н.В. — Океанология, 1973, т. 13, вып. 1, с. 137—148.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. — ДАН СССР, 1983, т. 274, № 2, с. 410—412.
- Виноградова Н.Г. — В кн.: Итоги науки.

- Достижения океанологии. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 148–165.
- Виноградова Н.Г.* – В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 281–298. (Океанология. Биология океана; Т. 1).
- Виноградова Н.Г., Бириштейн Я.А., Виноградов М.Е.* – В кн.: Итоги науки. Достижения океанологии. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 166–187.
- Вокс А.Н.* – Тр. Упр. кадров и учеб. заведений МРХ СССР, 1971, с. 49–59. (Гидробиология; Вып. 25).
- Вокс А.Н.* – Тр. АтлантНИРО, 1972а, вып. 42, с. 133–140.
- Вокс А.Н.* – Тр. АтлантНИРО, 1972б, вып. 42, с. 141–151.
- Вокс А.Н.* Биология и промысел североамериканского длинноперого кальмара *Loligo pealei* LeSueur, 1821: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков: ХГУ, 1974. 20 с.
- Вокс А.Н.* – В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 17–18.
- Вокс А.Н.* – В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН СССР, 1983, с. 117.
- Вокс А.Н., Нигматуллин Ч.М.* – Тр. АтлантНИРО, 1972а, вып. 42, с. 22–56.
- Вокс А.Н., Нигматуллин Ч.М.* – Тр. АтлантНИРО, 1972б, вып. 42, с. 198–200.
- Вокс А.Н., Нигматуллин Ч.М.* – В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок: ИБВВ АН СССР, 1972в, с. 38–43.
- Вокс А.Н., Хвичия Л.А.* – В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 18–19.
- Воронцов Н.Н.* – ДАН СССР, 1960, т. 132, № 6, с. 1448–1451.
- Вулых П.Е., Ефимов М.Б., Рождественский А.К., Суханов В.Б.* – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя: Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 45–102.
- Гавская А.В., Нигматуллин Ч.М.* – Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 12, с. 1800–1810.
- Гавская А.В., Нигматуллин Ч.М.* – Биол. науки, 1981, № 1, с. 52–57.
- Гептнер В.Г.* – Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 9, с. 1291–1308.
- Гладенков Ю.Б.* Морской верхний плейстоцен северных районов. М.: Наука, 1978, 194 с.
- Гладенков Ю.Б., Нортон П., Спайнк Г.* Верхний кайнозой Исландии. М.: Наука, 1980. 116 с.
- Гликман Л.С.* – В кн.: Рыбы. М.: Наука, 1964а, с. 195–237. (Основы палеонтологии).
- Гликман Л.С.* Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. М.; Л.: Наука, 1964б. 229 с.
- Гликман Л.С.* Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М.: Наука, 1980. 248 с.
- Голиков А.Н.* Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Volten. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 219 с. (Фауна СССР. Моллюски; Т. 5; Вып. 1).
- Голиков А.Н.* Моллюски *Vaccininae* Мирового океана. Л.: Наука, 1980. 508 с. (Фауна СССР; Моллюски; Т. 5; Вып. 2).
- Голиков А.Н.* – В кн.: Морская биогеография. М.: Наука, 1982, с. 94–99.
- Голиков А.Н., Гульбин В.В.* – В кн.: Фауна прибрежных зон Курильских островов. М.: Наука, 1977, с. 172–268.
- Голиков А.Н., Кусакин О.Г.* – В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. 1962, т. 8, с. 248–346.
- Головань Г.А., Несис К.Н.* – Природа, 1975, № 5, с. 112–113.
- Городничий А.М., Зоненшайн Л.П., Мирлин Е.Г.* Реконструкция положения материков в фанерозое (по палеомагнитным данным). М.: Наука, 1978. 124 с.
- Горячев В.Н.* Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Röding Берингова моря. М.: Наука, 1978. 92 с.
- Грант В.* Эволюция организмов: Пер. с англ. М.: Мир, 1980. 408 с.
- Гурьянова Е.Ф.* – Науч. бюл. ЛГУ, 1945, № 4, с. 15–16.
- Гурьянова Е.Ф.* Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda, Gammaridea). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 1032 с.
- Гурьянова Е.Ф.* – В кн.: Вопросы палео-биогеографии и биостратиграфии. М.: Гостеолтехиздат, 1957, с. 15–24.
- Гурьянова Е.Ф.* – В кн.: Сб. докл. на 2-м пленуме Комис. по рыбохоз. исслед. зап. части Тихого океана. М.: Пищепромиздат, 1962, с. 92–102.
- Гурьянова Е.Ф.* – В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоздат, 1970, с. 126–161.
- Гурьянова Е.Ф.* – В кн.: Исследования фауны морей. Л.: Наука, 1972, т. 10 (18), с. 8–21.
- Густомесов В.А.* – Палеонтол. журн., 1974, № 4, с. 45–52.
- Густомесов В.А.* – Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 64–75.
- Густомесов В.А.* – Палеонтол. журн., 1978, № 3, с. 3–13.
- Давиташвили Л.Ш.* Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 228 с.
- Давиташвили Л.Ш.* Современное состояние эволюционного учения на Западе. М.: Наука, 1966. 244 с.
- Давиташвили Л.Ш.* Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 440 с.
- Давиташвили Л.Ш.* Учение об эволюционном прогрессе (теория ароморфоза). Тбилиси: Мецниереба, 1972. 324 с.
- Дамильченко Г.П.* – В кн.: Беспчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964, с. 396–484. (Основы палеонтологии).
- Дамильченко Г.П.* – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя: Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 17–44.
- Дарвин Ч.* О происхождении видов путем естественного отбора: Пер. с англ. М.: Тип. А.И. Глазунова, 1865. 2-е изд. 400 с.
- Дембовский Я.* Психология обезьян: Пер. с пол. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 332 с.
- Дерюжин К.М.* – В кн.: Сборник, посвященный научной деятельности Н.М. Книповича. М.; Л.: Пищепромиздат, 1939, с. 115–142.
- Доманевский А.Н.* – В кн.: Проблемы морской биогеографии. Владивосток: ДВНИИ АН СССР, 1980, с. 35–36.
- Дружинин А.Д., Филиппова Ю.А.* – Тр. ВНИРО, 1974, т. 99, с. 117–122.
- Друщиц В.В.* Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1974. 528 с.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Михайлова И.А.* – В кн.: Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. Л.: Наука, 1973, с. 16–18.
- Друщиц В.В., Шиманский В.Н.* – Бюл. МОИП. Отд. геол., 1982, т. 57, вып. 6, с. 94–107.
- Дубинина Т.С.* – В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983а, с. 87–88.
- Дубинина Т.С.* – В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983б, с. 89–90.
- Дубинина Т.С., Ибрагимов Н.Х.* – В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 88–89.
- Дьяконов А.М.* – Журн. общ. биологии, 1945, т. 6, вып. 2, с. 125–155.
- Ежкова Н.С.* – В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1979, сб. 6, с. 120–121.
- Завадский К.М.* – В кн.: Проблемы развития в природе и обществе. Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 79–120.
- Завадский К.М.* – Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л.: Наука, 1973. 424 с.
- Заика В.Е.* Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наук. думка, 1972. 148 с.
- Заика В.Е.* Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Наук. думка, 1983. 207 с.
- Залыгалов В.П., Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М.* – В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 62–64.
- Зевина Г.Б.* Усоногие раки подотряда *Leradamorpha* (Cirripedia, Thoracica) Мирового океана. Л.: Наука, 1982. Ч. 2. 223 с.
- Зезина О.Н.* – Тр. ВНИРО, 1973, т. 84, с. 166–180.
- Зезина О.Н.* Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука, 1976. 140 с.
- Зезина О.Н.* – В кн.: Морская биогеография. М.: Наука, 1982, с. 18–26.
- Зенкевич Л.А.* Фауна и биологическая продуктивность моря: Моря СССР. М.; Л.: Сов. наука, 1947. Т. 2. 588 с.
- Зенкевич Л.А.* – Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 2, с. 113–124.
- Зенкевич Л.А.* Фауна и биологическая продуктивность моря: Мировой океан. М.; Л.: Сов. наука, 1951. Т. 1. 507 с.
- Зенкевич Л.А.* Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 740 с.
- Зернов С.А.* Общая гидробиология. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 2-е изд. 588 с.
- Зинова А.Д.* К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана. Л.: ЗИН АН СССР, 1962. 10 с.
- Зоненшайн Л.П., Савостин Л.А.* Введение в геодинамику. М.: Недра, 1979. 310 с.
- Зубов А.А.* – В кн.: Биологические предпосылки гоминизации. М.: Наука, 1978, с. 7–19.
- Зуев Г.В.* Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. Киев: Наук. думка, 1966. 140 с.

- Зуев Г.В. — Гидробиол. журн., 1967, т. 3., вып. 1, с. 40—46.
- Зуев Г.В. — В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. Киев: Наук. думка, 1970, с. 113—121.
- Зуев Г.В. Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана. Киев: Наук. думка, 1971. 223 с.
- Зуев Г.В. — Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 2, с. 180—184.
- Зуев Г.В. — В кн.: Биологические исследования в тропической зоне океана. Киев: Наук. думка, 1975а, с. 48—55.
- Зуев Г.В. — В кн.: Биологические исследования в тропической зоне океана. Киев: Наук. думка, 1975б, с. 68—76.
- Зуев Г.В. — Биол. моря, 1976, вып. 38, с. 55—62.
- Зуев Г.В. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 79—82.
- Зуев Г.В., Заика В.Е. — Зоол. журн., 1977, т. 36, вып. 8, с. 1161—1167.
- Зуев Г.В., Латыш Г.С. — В кн.: Некоторые результаты исследований III Красноморской экспедиции. Киев: Наук. думка, 1967, с. 43—45.
- Зуев Г.В., Махлин В.З. — Биология моря (Киев), 1969, вып. 16, с. 134—144.
- Зуев Г.В., Несис К.Н. Кальмары (биология и промысел). М.: Пищ. пром-сть, 1971. 360 с.
- Зуев Г.В., Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М. — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 10, с. 1468—1479.
- Зуев Г.В., Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1976, т. 81, вып. 4, с. 53—63.
- Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М. — ЦНИИТЭИРХ. Рефер. информ., сер. 1, 1974, № 6, с. 4.
- Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М. — В кн.: Биологические исследования в тропической зоне океана. Киев: Наук. думка, 1975а, с. 56—67.
- Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М. — Тр. АтлантНИРО, 1975б, вып. 58, с. 187—192.
- Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М. — В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок: ИБВВ АН СССР, 1975в, с. 32—33.
- Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М. — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по исполз. промысл. беспозвоночных. М., 1977, с. 38—40.
- Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н. — Зоол. журн., 1979а, т. 58, вып. 11, с. 1632—1641.
- Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н. — В кн.: Количественные методы в экологии животных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980, с. 57—59.
- Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Очаров О.П. — В кн.: Вопр. промысловой океанологии Мирового океана. Калининград: АтлантНИРО, 1979б, с. 113—114.
- Зуев Г.В., Никольский В.Н. — В кн.: Тез. докл. IV съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев: Наук. думка, 1981, ч. 1, с. 15—17.
- Зуев Г.В., Цымбал М.А. — Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 5, с. 683—689.
- Зуев Г.В., Цымбал М.А. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 83—84.
- Зуев Г.В., Шевченко М.М. — Гидробиол. журн., 1973, т. 9, вып. 6, с. 15—21.
- Зуев Г.В., Юсупова Т.А. — Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 9, с. 1294—1299.
- Иваненков В.Н., Винтовкин В.Р., Шацков К.З. — Тр. ИОАН СССР, 1964, т. 65, с. 115—127.
- Иваненков В.Н., Чернякова А.М., Виноградов В.Н. — В кн.: Химия океана. М.: Наука, 1979, с. 133—163.
- Иванов А.Н. — В кн.: Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. Л.: Наука, 1979, с. 127—136.
- Иванова Е.В. Позднечетвертичная палеоокеанология Индийского океана и Красного моря: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. М.: ИОАН СССР, 1984. 23 с.
- Иванова И.С., Нигматуллин Ч.М. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 117—119.
- Ивановский А.Б. Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск: Наука, 1976. 79 с.
- Ивашин М.В., Попов Л.А., Цапко А.С. Морские млекопитающие: (Справочник). М.: Пищ. пром-сть, 1972. 304 с.
- Иди М. Недостаточное звено: Пер. с англ. М.: Мир, 1977. 160 с.
- История первобытного общества: Общие вопросы. Проблемы антропогенеза. М.: Наука, 1983. 432 с.
- Какабадзе М.В. Анцилоцератиды юга СССР и их стратиграфическое значение. Тбилиси: Мешниереба, 1981. 220 с.
- Камшилов М.М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 136 с.
- Канаев В.Ф., Нейман В.Г., Парин Н.В. Индийский океан. М.: Мысль, 1975. 286 с.
- Касаткина А.П. Шетинкочельюстные дальневосточных морей СССР и сопредельных вод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. 24 с.
- Касаткина А.П. Шетинкочельюстные морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1982. 136 с.
- Кафанов А.И. — В кн.: Морская биогеография. М.: Наука, 1982, с. 134—176.
- Кафанов А.И., Кусакин О.Г., Несис К.Н. и др. Проект кодекса терминологии и номенклатуры единиц районирования в морской биогеографии. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1980. 24 с.
- Кафанов А.И., Суханов В.В. Почему так мало крупных родов? Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1981. 17 с.
- Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. М.; Л.: Медгиз, 1938. 602 с.
- Кларк Дж.Д. Доисторическая Африка: Пер. с англ. М.: Наука, 1977. 264 с.
- Клумов С.К., Юхов В.Л. — В кн.: Антарктика. М.: Наука, 1975, вып. 14, с. 159—189.
- Ключник Т.С., Засыпкина В.А. — Тр. АтлантНИРО, 1972, вып. 42, с. 190—192.
- Кобленц-Мишке О.И. — В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 62—64. (Океанология. Биология океана; Т. 1).
- Кобленц-Мишке О.И., Волковинский В.В., Кабанова Ю.Г. — В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды: Биогеоценозы морей и океанов. М.: Наука, 1970, с. 66—83.
- Кондаков Н.Н. — В кн.: Руководство по зоологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. 2, с. 548—609.
- Кондаков Н.Н. — В кн.: Исследования дальневосточных морей. 1941, т. 1, с. 216—255.
- Кондаков Н.Н., Москалев Л.И., Несис К.Н. — В кн.: Экологические исследования шельфа. М.: ИОАН СССР, 1981, с. 42—56.
- Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка, 1982. 262 с.
- Корзун Ю.В., Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М. и др. — Океанология, 1979, т. 19, вып. 4, с. 729—733.
- Корзун Ю.В., Садков А.Н. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 125—126.
- Красилов В.Н. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Кривоулицкий Д.А. — Журн. общ. биологии, 1967, т. 28, № 2, с. 153—162.
- Кривоулицкий Д.А. — Экология, 1971, № 3, с. 19—25.
- Кузнецов А.П. Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 272 с.
- Кусакин О.Г. — В кн.: Исследования фауны морей. 1967, т. 4 (12), с. 220—380.
- Кусакин О.Г. Распространение и некоторые особенности вертикального распределения равноногих ракообразных холодных и умеренных вод Мирового океана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1971. 37 с.
- Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария: Подотряд Flabellifera. Л.: Наука, 1979, т. 1. 472 с.
- Кусакин О.Г., Несис К.Н., Старобогатов Я.И. — В кн.: Биология шельфа. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 93—96.
- Кусакин О.Г., Ростомов С.А. — В кн.: Морская биогеография. М.: Наука, 1982, с. 176—184.
- Лавик-Гудолл Дж. ван, Лавик-Гудолл Г. ван. Невинные убийцы. — М.: Мир, 1977. 176 с.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции: Пер. с англ. М.: Мир, 1978. 352 с.
- Ливанов Н.А. Пути эволюции животного мира. М.: Сов. наука, 1955. 400 с.
- Линдберг Г.У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л.: Наука, 1971. 472 с.
- Лисицын А.П., Петрушевская М.Г., Жузе А.П. и др. Геологическая история океана. М.: Наука, 1980. 464 с.
- Лосовская Г.В. Экология полихет Черного моря. Киев: Наук. думка, 1977. 92 с.
- Любимова Т.Г., Шуст К.В. — В кн.:

- Биологические ресурсы антарктического криля. М.: ВНИРО, 1981, с. 203–224.
- Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 279 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция: Пер. с англ. М.: Мир, 1968. 598 с.
- Майр Э. Популяция, виды и эволюция: Пер. с англ. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Макфедьен Э. Экология животных: Пер. с англ. М.: Мир, 1965. 376 с.
- Мартинсен Г.В. Современный мировой промысел рыбы и нерыбных объектов. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 126 с.
- Меннинг О. Поведение животных: Вводный курс. Пер. с англ. М.: Мир, 1982. 360 с.
- Микулич Л.В., Козак Л.П. — Экология, 1971, № 3, с. 94–96.
- Милославская Н.М. — Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР, 1961, вып. 3 (7), с. 131–146.
- Милославская Н.М. — Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР, 1964, вып. 5 (9), с. 63–124.
- Мишнев Ю.С., Старобогатов Я.И. — В кн.: Состояние изученности групп органического мира: Двусторчатые моллюски. М.: ПИН АН СССР, 1975, т. 1, с. 205–276.
- Моисеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Пищ. Пром-сть, 1969. 340 с.
- Моисеев П.А. — В кн.: Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977, с. 289–313. (Океанология. Биология океана; Т. 2).
- Моисеев П.А. — В кн.: Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979, с. 13–26.
- Монин А.С. История Земли. Л.: Наука, 1977. 228 с.
- Муравская З.А., Шульман Г.Е. — Экология моря, 1982, вып. 9, с. 101–104.
- Мурзов С.А., Нигматуллин Ч.М. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 54–56.
- Найдин Д.П. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. М.: Изд-во МГУ, 1969. 302 с.
- Найдин Д.П. — В кн.: Границы геологических систем. М.: Наука, 1976, с. 225–257.
- Найдин Д.П., Алексеев А.С., Беньямовская В.Н., Колаевич Л.Ф. — ДАН СССР, 1982, т. 267, № 1, с. 177–181.
- Нейман А.А. — Тр. ВНИРО, 1963, т. 48, с. 145–205.
- Нейман А.А., Блинова Е.И., Иванов Б.Г. и др. — В кн.: Тез. докл. IV съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев: Наук. думка, 1981, ч. 1, с. 28–29.
- Несис К.Н. — ДАН СССР, 1958, т. 122, № 6, с. 1011–1013.
- Несис К.Н. — ДАН СССР, 1959, т. 127, № 3, с. 677–680.
- Несис К.Н. — Науч.-техн. бюл. ПИНРО, 1960, № 3 (13), с. 34–36.
- Несис К.Н. — Океанология, 1961а, т. 1, вып. 3, с. 498–503.
- Несис К.Н. — Там же, 1961б, т. 1, вып. 5, с. 893–903.
- Несис К.Н. — В кн.: Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М.: Рыб. хоз-во, 1962а, с. 83–98.
- Несис К.Н. — Океанология, 1962б, т. 2, вып. 4, с. 705–714.
- Несис К.Н. — Тр. ВНИРО, 1965а, т. 57, с. 453–489.
- Несис К.Н. — Океанология, 1965б, т. 5, вып. 1, с. 137–141.
- Несис К.Н. — Сб. науч.-техн. информ. ВНИРО, 1967а, № 5, с. 8–20.
- Несис К.Н. — Сб. науч.-техн. информ. ВНИРО, 1967б, № 6, с. 3–13.
- Несис К.Н. — Океанология, 1970, т. 10, вып. 1, с. 140–152.
- Несис К.Н. — Гидробиол. журн., 1971а, т. 7, вып. 1, с. 93–96.
- Несис К.Н. — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1971б, сб. 4, с. 63–65.
- Несис К.Н. — Зоол. журн., 1971в, т. 50, вып. 10, с. 1463–1471.
- Несис К.Н. — Природа, 1971г, № 9, с. 120–121.
- Несис К.Н. — Зоол. журн., 1972а, т. 51, вып. 3, с. 341–350.
- Несис К.Н. — Зоол. журн., 1972б, т. 51, вып. 9, с. 1300–1307.
- Несис К.Н. — Океанология, 1972в, т. 12, вып. 3, с. 506–519.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН СССР, 1973а, т. 91, с. 213–239.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН СССР, 1973б, т. 94, с. 187–242.
- Несис К.Н. — Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1973в, с. 8–59. Сер. зоол. беспозв.: Т. 2.
- Несис К.Н. — В кн.: Всесоюз. совещ. по макропланктону морей и океанов: Тез. докл. М., 1973г, с. 41–44.
- Несис К.Н. — Зоол. журн., 1973д, т. 52, вып. 11, с. 1626–1638.
- Несис К.Н. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974а, т. 79, вып. 5, с. 81–93.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН СССР, 1974б, т. 98, с. 51–75.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН СССР, 1974в, т. 96, с. 5–22.
- Несис К.Н. — Океанология, 1974г, т. 14, вып. 3, с. 533–537.
- Несис К.Н. — Природа, 1974д, № 6, с. 54–60.
- Несис К.Н. — В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974е, с. 16–18.
- Несис К.Н. — В кн.: Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974ж, с. 114–117.
- Несис К.Н. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1974з, т. 49, вып. 3, с. 123.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН СССР, 1975а, т. 100, с. 259–288.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН СССР, 1975б, т. 101, с. 124–142.
- Несис К.Н. — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1975в, Сб. 5, с. 156–158.
- Несис К.Н. — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1975г, Сб. 5, с. 152–155.
- Несис К.Н. — Океанология, 1976а, т. 16, вып. 1, с. 150–154.
- Несис К.Н. Средиземноморско-Лузитанская область. — БСЭ, 1976б, т. 24 (I), 3-е изд., с. 363.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН, 1977а, т. 107, с. 7–14.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН СССР, 1977б, с. 15–29.
- Несис К.Н. — Зоол. журн., 1977в, т. 56, вып. 6, с. 835–841.
- Несис К.Н. — Зоол. журн., 1977г, т. 56, вып. 7, с. 1004–1014.
- Несис К.Н. — Журн. общ. биологии, 1977д, т. 38, вып. 4, с. 547–558.
- Несис К.Н. — В кн.: Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977е, с. 5–13. (Океанология, Биология океана; Т. 2).
- Несис К.Н. — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977ж, с. 53–54.
- Несис К.Н. — Журн. общ. биологии, 1978а, т. 39, № 1, с. 53–65.
- Несис К.Н. — Зоол. журн., 1978б, т. 57, вып. 3, с. 446–450.
- Несис К.Н. — В кн.: Изучение поведения водных беспозвоночных в естественных условиях. Борок: ИБВВ АН СССР, 1978в, с. 29–31.
- Несис К.Н. — Природа, 1978г, № 7, с. 43–50.
- Несис К.Н. — В кн.: Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1978д, с. 18–20.
- Несис К.Н. — Зоол. журн., 1979а, т. 58, вып. 1, с. 17–30.
- Несис К.Н. — Биология моря, 1979б, № 4, с. 24–35.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН СССР, 1979в, т. 106, с. 125–139.
- Несис К.Н. — Тр. ИОАН СССР, 1979г, т. 106, с. 140–146.
- Несис К.Н. — В кн.: XIV Тихоокеан. науч. конгр.: Тез. докл. "Биология шельфа". М., 1979д, с. 39–40.
- Несис К.Н. — Зоол. журн., 1980а, т. 59, вып. 5, с. 677–688.
- Несис К.Н. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980б, т. 85, вып. 4, с. 59–66.
- Несис К.Н. — В кн.: Проблемы морской биогеографии. Владивосток: ДВНЦ СССР, 1980в, с. 75–77.
- Несис К.Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982а. 360 с.
- Несис К.Н. — В кн.: Морская биогеография: Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука, 1982б, с. 114–134.
- Несис К.Н. — В кн.: Морская биогеография: Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука, 1982в, с. 270–299.
- Несис К.Н. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1982г, т. 57, вып. 4, с. 99–112.
- Несис К.Н. — В кн.: II Всесоюз. съезд океанологов. Севастополь, 1982д, вып. 5, ч. 1, с. 5–7.
- Несис К.Н. — В кн.: Фауна и гидробиология шельфовых зон Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР (1982), 1983а, с. 102–111.
- Несис К.Н. — В кн.: Всесоюз. конф. "Сырьевые ресурсы Антарктической зоны и проблемы их рационального использования". — Керчь, 1983б, с. 46–47.
- Несис К.Н. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. — Л.: ЗИН АН СССР, 1983в, с. 46–48.
- Несис К.Н. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. — Л.: ЗИН АН СССР, 1983г, с. 66–70.
- Несис К.Н. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. — Л.: ЗИН АН СССР, 1983д, с. 70–72.

- Несис К.Н.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. — Л.: ЗИН АН СССР, 1983е, с. 76–78.
- Несис К.Н.* — В кн.: Океан и его биологические ресурсы. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1984, с. 145–153.
- Несис К.Н.* — В кн.: Морские моллюски Дальнего Востока: Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985а, б.
- Несис К.Н.* — Океанология, 1985в, т. 25, вып. 6, с. 1041–1046.
- Несис К.Н., Амелехина А.М., Болтачев А.Р., Шевцов Г.А.* — Зоол. журн., 1985, т. 64, вып. 4, с. 518–528.
- Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М.* — Тр. АтлантНИРО, 1972, вып. 42, с. 170–175.
- Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М.* — Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 9, с. 1324–1329.
- Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М.* — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, вып. 1, с. 50–63.
- Несис К.Н., Никитина И.В.* — Зоол. журн., 1981, т. 60, вып. 6, с. 835–847.
- Несис К.Н., Никитина И.В.* — Тр. ИОАН СССР, 1984, т. 119, с. 145–153.
- Несис К.Н., Пропп М.В.* — Природа, 1968, № 12, с. 66–68.
- Несис К.Н., Сагалевич А.М.* — Природа, 1983, № 11, с. 196–198.
- Несис К.Н., Шевцов Г.А.* — Биология моря, 1977а, № 3, с. 70–71.
- Несис К.Н., Шевцов Г.А.* — Биология моря, 1977б, № 5, с. 76–77.
- Нигматуллин Ч.М.* — Тр. АтлантНИРО, 1972а, вып. 42, с. 57–85.
- Нигматуллин Ч.М.* — Тр. АтлантНИРО, 1972б, вып. 42, с. 152–155.
- Нигматуллин Ч.М.* — В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок: ИБВВ АН СССР, 1972в, с. 86–92.
- Нигматуллин Ч.М.* — Тр. АтлантНИРО, 1975, вып. 58, с. 177–186.
- Нигматуллин Ч.М.* — Биология моря, 1976, № 4, с. 29–31.
- Нигматуллин Ч.М.* — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 55–56.
- Нигматуллин Ч.М.* — В кн.: Вопр. эволюционной морфологии животных. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979, с. 210–219.
- Нигматуллин Ч.М.* — В кн.: IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1981, ч. 1, с. 29–30.
- Нигматуллин Ч.М., Вовк А.Н.* — Тр. АтлантНИРО, 1972, вып. 42, с. 162–166.
- Нигматуллин Ч.М., Остапенко А.А.* — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 56–58.
- Нигматуллин Ч.М., Пинчуков М.А.* — В кн.: Тез. докл. конф. молодых ученых "Проблемы исследования пелагических рыб и беспозвоночных Атлантического океана". Калининград: АтлантНИРО, 1976, с. 20.
- Нигматуллин Ч.М., Пинчуков М.А., Топорова Н.М.* — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 58–59.
- Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М., Цыганков В.Ю., Щетинников А.С.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983а, с. 122–124.
- Нигматуллин Ч.М., Топорова Н.М.* — В кн.: Тез. докл. конф. молодых ученых "Проблемы исследования пелагических рыб и беспозвоночных Атлантического океана". Калининград: АтлантНИРО, 1976, с. 20–21.
- Нигматуллин Ч.М., Топорова Н.М.* — В кн.: Питание и пищевые отношения рыб и беспозвоночных Атлантического океана. Калининград: АтлантНИРО, 1982, с. 3–8.
- Нигматуллин Ч.М., Цыганков В.Ю., Сабиров Р.М.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983б, с. 94–96.
- Нигматуллин Ч.М., Щетинников А.С., Базанов С.И., Пинчуков М.А.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983в, с. 111–113.
- Никольский В.Н., Чесалин М.В.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 109–111.
- Никольский В.Н., Шульман Г.Е.* — Биол. моря, 1980, № 5, с. 62–65.
- Овчинников И.М., Плахин Е.А., Москаленко Л.В.* и др. Гидрология Средиземного моря. Л.: Гидрометеоздат, 1976. 376 с.
- Одум Ю.* Основы экологии: Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Основы палеонтологии: Моллюски — головоногие. М.: Госгеолтехиздат, 1958, т. 2. 360 с.
- Основы палеонтологии: Моллюски — головоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 1, с. 439 с.
- Павлычев В.П., Шевцов Г.А.* — Изв. ТИНРО, 1977, т. 101, с. 13–17.
- Парамонов А.А.* Дарвинизм. М.: Просвещение, 1978. 335 с.
- Парин Н.В.* — В кн.: Рыбы открытых вод. М.: Наука, 1967, с. 26–42. (Тихий океан).
- Парин Н.В.* Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М.: Наука, 1968. 186 с.
- Парин Н.В.* — В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука, 1971, с. 102–114.
- Парин Н.В.* — В кн.: Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979, с. 102–112.
- Парин Н.В.* — В кн.: II Всесоюз. съезд океанологов: Тез. докл. Севастополь, 1982, вып. 5, ч. 1, с. 3–4.
- Парин Н.В., Беккер В.Э., Бородулина О.Д.* и др. — Тр. ИОАН СССР, 1977, т. 107, с. 68–188.
- Парин Н.В., Голован Г.А.* — Тр. ИОАН СССР, 1976, т. 104, с. 250–276.
- Парин Н.В., Несис К.Н.* — В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 69–77. (Океанология. Биология океана; Т. 1).
- Парин Н.В., Несис К.Н., Виноградов М.Е.* — Вопр. ихтиологии, 1969, т. 9, № 3 (56), с. 526–538.
- Парин Н.В., Несис К.Н., Кашкин Н.И.* — В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 159–173. (Океанология. Биология океана; Т. 1).
- Парсонс Т.Р., Тахахаши М., Харгрейв Б.* Биологическая океанография: Пер. с англ. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. 432 с.
- Парфенюк А.В., Филиппов А.Е., Щетинников А.С.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 113–114.
- Пастернак Ф.А.* — Тр. ИОАН СССР, 1982, т. 117, с. 163–177.
- Петров О.А.* — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 63–64.
- Петров О.А.* — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1979, сб. 6, с. 123–124.
- Петров О.А.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 106–107.
- Пианка Э.* Эволюционная экология: Пер. с англ. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Пинчуков М.А.* — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 65–66.
- Пинчуков М.А.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 91–92.
- Пинчуков М.А., Макарова Л.М.* — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1979. Сб. 6, с. 119–120.
- Пономаренко А.Г.* — В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л.: ИИЕТ АН СССР, 1972, с. 294–301.
- Проссер Л., Браун Ф.* Сравнительная физиология животных: Пер. с англ. М.: Мир, 1967. 767 с.
- Раилко П.П.* — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1979, сб. 6, с. 128–129.
- Раилко П.П.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 97–98.
- Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана: Фитопланктон: Пер. с англ. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983, т. 1. 568 с.
- Расс Т.С.* — В кн.: Рыбы открытых вод. М.: Наука, 1976, с. 139–144. (Тихий океан).
- Расс Т.С.* и др. Рыбы. М.: Просвещение, 1971. 656 с. (Жизнь животных. Т. 4; Ч. 1).
- Расс Т.С.* — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 100, с. 7–24.
- Расс Т.С., Линдберг Г.У.* — Вопр. ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 3, с. 381–407.
- Резник Я.И.* — Изв. ТИНРО, 1982, т. 106, с. 62–69.
- Резник Я.И.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 64–66.
- Розинский Я.Я.* Проблемы антропогенеза. М.: Высш. шк., 1977. 264 с.
- Рождественский А.К.* — В кн.: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука, 1964, с. 191–213. (Основы палеонтологии).
- Рудяков Ю.А.* Динамика вертикального распределения пелагических животных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1983. 33 с.
- Руженцев В.Е.* — ДАН СССР, 1957, т. 115, № 4, с. 791–794.
- Руженцев В.Е.* — В кн.: Моллюски — головоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 1, с. 243–334. (Основы палеонтологии).
- Рьюз М.* Философия биологии: Пер. с англ. М.: Прогресс, 1977. 320 с.
- Сабиров Р.М.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 127–128.
- Савилов А.И.* — В кн.: Глубоководная

- донная фауна: Плейстон. М.: Наука, 1969, с. 264–353. (Тихий океан).
- Светлов Г.П. — В кн.: Проблемы общей зоологии и медицинской паразитологии. М.: Медгиз, 1962, с. 215–228.
- Свециников В.А. — ДАН СССР, 1982а, т. 264, № 1, с. 253–256.
- Свециников В.А. — ДАН СССР, 1982б, т. 264, № 3, с. 759–763.
- Свециников В.А. — ДАН СССР, 1983, т. 270, № 6, с. 1509–1511.
- Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. М.; Л.: Биомедгиз, 1934, 2-е изд. 151 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Семенов В.Н. — Тр. ВНИРО, 1972, т. 77, с. 120–152.
- Семенов В.Н. — Океанология, 1977, т. 17, вып. 1, с. 142–152.
- Семенов В.Н. — Океанология, 1978, т. 18, вып. 1, с. 118–136.
- Семенов В.Н. — В кн.: Тез. докл. XIV Тихоокеан. науч. конгр. "Биология шельфа". М.; 1979, с. 43–44.
- Семенов В.Н. — В кн.: Морская биогеография. М.: Наука, 1982, с. 184–269.
- Семенов В.Н., Берман И.С. — Океанология, 1977, т. 17, вып. 6, с. 1073–1084.
- Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 168 с.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции: Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Симпсон Дж. Г. Великошпелная изоляция: История млекопитающих Южной Америки: Пер. с англ. М.: Мир, 1983. 256 с.
- Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983. 149 с.
- Скалкин В.А. — Изв. ТИНРО, 1973, т. 91, с. 100–105.
- Скалкин В.А. — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 87–88.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1974. 36 с.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с.
- Слободской Е.В. — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 90–91.
- Слободской Е.В. — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1979, сб. 6, с. 127–128.
- Соболевский Е.И. — Биология моря, 1983, № 5, с. 13–20.
- Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. 280 с.
- Сорокин Ю.И. — В кн.: Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977, с. 209–233. (Океанология. Биология океана; Т. 2).
- Сорохтин О.Г. — Глобальная эволюция Земли. М.: Наука, 1974. 184 с.
- Сочава А.В., Гликман Л.С. — В кн.: Материалы эволюционного семинара. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973, вып. 1, с. 68–87.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Старобогатов Я.И. — Палеонтол. журн., 1974, № 1, с. 3–19.
- Старобогатов Я.И. — В кн.: Тез. докл. совещ. по пробл. "Основные проблемы систематики животных". М.: ПИН АН СССР, 1976а, с. 17–22.
- Старобогатов Я.И. — В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л.: ЗИН АН СССР, 1976б, с. 50–51.
- Старобогатов Я.И. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 4–12.
- Суворов Е.К. Основы ихтиологии. Л.: Наука, 1948. 2-е изд. 580 с.
- Суцены Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 260 с.
- Татаринов Л.П. — В кн.: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука, 1964, с. 338–354. (Основы палеонтологии).
- Татаринов Л.П. — Журн. общ. биологии, 1985, т. 46, № 1, с. 3–19.
- Тахтаджян А.Л. — Ботан. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1593–1603.
- Тейяр де Шарден П. Феномен человека: Пер. с фр. М.: Прогресс, 1965. 296 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 409 с.
- Ткач А.В. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 116–117.
- Томилини А.Г. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 3, с. 677–692.
- Томилини А.Г. — В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды: Биогеоценозы морей и океанов. М.: Наука, 1970, с. 169–193.
- Трофимов Б.А., Громова В.И. — В кн.: Млекопитающие. М.: Госгеолтехиздат, 1962, с. 171–182, 230–234. (Основы палеонтологии).
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы: Пер. с англ. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Уоллс А.Р. Дарвинизм: Пер. с англ. М.: Тип. М. и С. Сабашниковых, 1911. 577 с.
- Ушаков Б.П. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 9, с. 1292–1302.
- Ушаков Б.П. — В кн.: Проблемы цитоэкологии животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963а, с. 21–42.
- Ушаков Б.П. — В кн.: Проблемы цитоэкологии животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963б, с. 145–157.
- Ушаков П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 460 с.
- Федорец Ю.А. — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 97–98.
- Федорец Ю.А. — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1979, сб. 6, с. 122–123.
- Федорец Ю.А. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 129–130.
- Федотов А.Н. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 105–106.
- Федотов Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966. 404 с.
- Филатова З.А. — Тр. ИОАН СССР, 1957а, т. 20, с. 3–59.
- Филатова З.А. — Тр. ИОАН СССР, 1957б, т. 23, с. 195–215.
- Филатова Ю.А. — Зоол. журн., 48, вып. 1, с. 51–63.
- Филатова Ю.А. — В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука, 1971, с. 89–101.
- Филатова Ю.А. Методика изучения головоногих моллюсков. М.: ВНИРО, 1972. 34 с.
- Филатова Ю.А. — Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1973, с. 60–101. Зоология беспозвоночных; Т. 2.
- Филатова Ю.А. — Тр. ВНИРО, 1974, т. 99, с. 123–132.
- Филлипова Ю.А. — В кн.: Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979, с. 195–201.
- Филлипова Ю.А. Рекомендации по изучению головоногих моллюсков. М.: ВНИРО, 1984. 28 с.
- Филлипова Ю.А., Юхов В.Л. — В кн.: Антарктика. М.: Наука, 1979, вып. 18, с. 175–187.
- Филлипова Ю.А., Юхов В.Л. — В кн.: Антарктика. М.: Наука, 1982, вып. 21, с. 157–168.
- Фридман Э.П. Приматы. М.: Наука, 1979. 209 с.
- Фроерман Ю.М. — В кн.: Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоночных. М., 1977, с. 98–99.
- Фроерман Ю.М. — В кн.: Состояние запасов и основы рационального рыболовства в Атлант. океане. Калининград: АтлантНИРО, 1981, с. 60–69.
- Фроерман Ю.М. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 84–86.
- Фэйрбридж Р.У. — В кн.: Солнечная активность и изменения климата: Пер. с англ. Л.: Гидрометеоздат, 1966, с. 270–315.
- Фэйрбридж Р.У. — В кн.: Проблемы палеоклиматологии: Пер. с англ. М.: Мир, 1968, с. 224–228.
- Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1984. 472 с.
- Хромов Д.Н. — Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 1, с. 137–140.
- Хромов Д.Н. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983а, с. 49–51.
- Хромов Д.Н. — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983б, с. 51–53.
- Цейтлин В.Б. — Океанология, 1977, т. 17, вып. 1, с. 132–138.
- Цейтлин В.Б. — ДАН СССР, 1982, т. 264, № 4, с. 1018–1021.
- Цейтлин В.Б. — ДАН СССР, 1983, т. 269, № 1, с. 247–250.
- Четвериков С.С. — В кн.: Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск: Наука, 1983, с. 170–226.
- Численко Л.Л. — В кн.: II Всесоюз. съезд океанологов: Тез. докл. Севастополь, 1982, вып. 6, с. 94–95.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жулиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Шевцов Г.А. — Изв. ТИНРО, 1969, т. 68, с. 186–192.

- Шевцов Г.А.* — Изв. ТИНРО, 1970, т. 69, с. 90–93.
- Шевцов Г.А.* — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1971, сб. 4, с. 65–68.
- Шевцов Г.А.* Инструкция по сбору и определению видов промысловых кальмаров в Тихом океане. Владивосток: ТИНРО, 1972а. 10 с.
- Шевцов Г.А.* — Гидробиол. журн., 1972б, т. 8, вып. 3, с. 97–101.
- Шевцов Г.А.* — Изв. ТИНРО, 1973а, т. 87, с. 120–126.
- Шевцов Г.А.* — В кн.: Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы. М.: Наука, 1973б, с. 225–230.
- Шевцов Г.А.* — В кн.: Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974а, с. 161–162.
- Шевцов Г.А.* — В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974б, с. 68–69.
- Шевцов Г.А.* — Изв. ТИНРО, 1975, т. 96, с. 121–127.
- Шевцов Г.А.* Тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus* Steenstrup, 1880 северо-западной части Тихого океана (биология, распределение, состояние запасов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. 25 с.
- Шевцов Г.А.* — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1979, сб. 6, с. 125–127.
- Шевцов Г.А.* — В кн.: II Всесоюз. съезд океанологов: Тез. докл. Севастополь, 1982, вып. 6, с. 101–102.
- Шевцов Г.А.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 103–105.
- Шевцова С.П.* — В кн.: Комплексные исследования в Мировом океане. М.: ИОАН СССР, 1975, с. 351–352.
- Шевцова С.П., Бресткин А.П., Несис К.Н., Розенгарт Е.В.* — Океанология, 1977, т. 17, вып. 6, с. 1102–1106.
- Шевцова С.П., Бресткин А.П., Несис К.Н., Розенгарт Е.В.* — Океанология, 1979, т. 19, вып. 3, с. 481–486.
- Шилин К.Д., Хвичия Л.А., Нигматуллин Ч.М., Знаменский В.А.* — В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1983, с. 124–125.
- Шиманский В.Н.* — Учен. зап. МГПИ им. Ленина, 1948, т. 52, вып. 3, с. 77–151.
- Шиманский В.Н.* — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1961, т. 90, с. 5–31.
- Шиманский В.Н.* — В кн.: Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1962, с. 210–229, 254–261.
- Шиманский В.Н.* — В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1975, сб. 5, с. 183–185.
- Шиманский В.Н.* — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1979, т. 170, с. 1–68.
- Шиманский В.Н., Журвалева Ф.А.* — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1961, т. 90, с. 1–177.
- Шиманский В.Н., Соловьев А.Н.* Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М.: Наука, 1982, 40 с.
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 232 с.
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. М.: Сов. наука, 1946. 528 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции: (теория стабилизирующего отбора). Л.: Наука, 1968а, 2-е изд. 452 с.
- Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968б. 224 с.
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 2-е изд. 494 с.
- Шубников Д.И.* — Вopr. ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 5(88), с. 731–748.
- Шульман Г.Е., Нигматуллин Ч.М.* — Экология моря, 1981, вып. 5, с. 95–103.
- Шунтов В.П.* Морские птицы и биологическая структура океана. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1972а. 378 с.
- Шунтов В.П.* — Зоол. журн., 1972б, т. 51, вып. 10, с. 1535–1546.
- Эрлих П., Холм Р.* Процесс эволюции: Пер. с англ. М.: Мир, 1966. 330 с.
- Юровская В.З.* — В кн.: Биологические предпосылки гоминизации. М.: Наука, 1976, с. 32–43.
- Юхов В.Л.* — Природа, 1974, № 6, с. 60–63.
- Яблоков А.В.* Актуальные проблемы эволюционной теории. М.: Знание, 1966. 32 с.
- Яблоков А.В.* — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968, т. 1, с. 98–115.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.* Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1976. 336 с.
- Abel O.* Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. Jena: G. Fischer, 1916. 281 S.
- Adam W.* — Siboga-Exped., 1939, Monogr. 55, Livr. 134, p. 1–34; Livr. 135, p. 35–122.
- Adam W.* — Res. Sci. Exped. Océanogr. Belge eaux côtières afric. Atlant. sud (1948–49), v. 3, N 3, 1952, p. 1–142.
- Adam W.* — Siboga-Exped., 1954, Monogr. 55, Liv. 144, p. 123–198.
- Adam W.* — Zool. meded., 1964, vol. 39, p. 263–278.
- Adam W.* — Contr. Knowledge Red Sea, 1973, N 47, p. 9–47.
- Adam W.* — Rec. W. Austral. Mus., 1979, vol. 7, N 2, p. 109–212.
- Adam W., Rees W.J.* — Sci. Rep. J. Murray Exped. 1933–1934, 1966, vol. 11, N 1, p. 1–165.
- Aizawa Y.* — Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo, 1974, vol. 6, p. 1–84.
- Akabane M., Kubota S.* — Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Labor., 1972, N 32, p. 47–58.
- Akabane M., Kubota S., Takanashi K., Suzuki F.* — Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Labor., 1979, N 41, p. 103–116.
- Aldred R.G.* — J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1974, vol. 54, N 4, p. 995–1006.
- Aldred R.G., Nixon M., Young J.Z.* — Nature, 1978, vol. 275, N 5680, p. 547–549.
- Aldred R.G., Nixon M., Young J.Z.* — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1983, vol. 301, p. 1–54.
- Aldrich F.A.* — Sarsia, 1968, vol. 34, p. 393–398.
- Allan J.* Australian shells. Melbourne: Georgian House, 1950. 487 p.
- Altman J.S.* — Underwater Assoc. Rep. for 1966–1967, 1967, p. 77–83.
- Altman J.S., Nixon M.* — J. Zool., 1970, vol. 161, N 1, p. 25–38.
- Alvarinho A.* — Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 1965, vol. 3, p. 115–194.
- Alvarinho A., Hunter J.R.* — Pacif. Sci., 1981, vol. 91, N 1, p. 26–32.
- Amaratunga T.* — NAFO SCR Doc. 81/V1/36, Ser. N 318, 1981, p. 1–10.
- Amaratunga T., Neilson J.D., Gillis D.J., Valdron L.G.* — ICNAD Res. Doc., 79/V1/11, Ser. N 5336, 1979, p. 1–24.
- Ambrose R.F.* — Veliger., 1981, vol. 24, N 2, p. 139–146.
- Ambrose R.F.* — Mar. Ecol. Progr. Ser., 1982, vol. 7, N 1, p. 67–73.
- Ambrose R.F.* — Mar. Behav. and Physiol., 1983, vol. 10, N 2, p. 137–144.
- Ambrose R.T.* — J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1984, vol. 77, N 1/2, p. 29–44.
- Aravindakshan P.N., Sakthivel M.* — Handb. Intern. Zool. Collect. Indian Ocean Biol. Centre, 1973, vol. 5, p. 70–75.
- Araya H.* — Rep. Fish. Resour. Invest. Sci. Fish. Agency Jap. Gov., 1974, vol. 16, p. 71–78.
- Araya H.* — Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1976, N 41, p. 119–129.
- Araya H.* — Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 269–283.
- Araya H., Ishii M.* — Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1974, N 40, p. 1–13.
- Arnold J.M.* — Biol. Bull., 1962, vol. 123, N 1, p. 53–57.
- Arnold J.M.* — Bull. Mar. Sci., 1965, vol. 15, N 1, p. 216–222.
- Arnold J.M., Arnold K.O.* — Amer. Zool., 1969, vol. 9, N 3, p. 991–996.
- Arnold J.M., Singley C.T., Williams-Arnold L.D.* — Veliger, 1972, vol. 14, N 4, p. 361–364.
- Backus R.H., Craddock J.E., Haedrich R.L., Robinson B.H.* — In: Fishes of the Western North Atlantic, pt. 7. — Mem. Sears Found. Mar. Res., 1977, vol. 1, pt 7, p. 266–287.
- Baker A.C.* — Deep-Sea Res., 1957, vol. 4, N 2, p. 126–129.
- Baker A.C.* — Deep-Sea Res., 1960, vol. 6, N 3, p. 206–210.
- Bakhayokho M.* — FAO Fish. Techn. Pap., 1983, N 231, p. 204–263.
- Bandel K., Reitner J., Stürmer W.* — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1983, Bd. 165, N 3, S. 397–417.
- Bas C.* — Invest. pesq., 1979, vol. 43, N 1, p. 141–148.
- Bell K.N.* — Victorian Natur., 1979, vol. 96, N 1, p. 19–20.
- Bell K.N., Plant R.J.* — Victorian Natur., 1977, vol. 94, N 3, p. 115–118.
- Belman B.W.* — Limnol. and Oceanogr., 1979, vol. 23, N 4, p. 735–739.
- Berdar A., Cavallaro G.* — Mem. Biol. Mar. Oceanogr., 1975, vol. 5, N 5, p. 121–138.
- Berggren W.A.* — Micropaleontology, 1978, vol. 24, N 4, p. 337–370.
- Berggren W.A., Hollister C.D.* — Spec. Publ. Soc. Econ. Paleontol. Miner., 1974, vol. 20, p. 126–186.
- Bergstrom B., Summers W.C.* — In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 75–91.
- The Bering land bridge. Stanford: Univ. press, 1967. 495 p.
- Bernard F.R.* — Canad. Techn. Rep. Fish. Aquat. Sci., 1980, N 942, p. 1–51.
- Bernard F.R.* — Canad. Industr. Rep. Fish. Aquat. Sci., 1981, N 122, p. 1–23.
- Berry S.S.* — Biol. Bull., 1926, vol. 51, N 4, p. 257–268.
- Berry S.S.* — Philipp. J. Sci., 1932, vol. 47, N 1, p. 39–55.

- Berry S.S. - Cal. Fish. Game, 1952, vol. 38, N 2, p. 183-188.
- Berry S.S. - Cal. Fish. Game, 1955, vol. 41, N 3, p. 219-224.
- Bidder A.M. - Nature, 1962, vol. 196, N 4853, p. 451-454.
- Bockelle T., Forrey R.A. - Nature, 1976, vol. 260, N 5546, p. 36-38.
- Boletzky S.von. - Rev. suisse zool., 1969, vol. 76, N 3, p. 716-726.
- Boletzky S.von. - Bull. Mar. Sci., 1970, vol. 20, N 2, p. 374-388.
- Boletzky S.von. - Bull. Mar. Sci., 1971, vol. 21, N 4, p. 964-969.
- Boletzky S.von. - Vie et milieu A, 1973, vol. 23, N 1, p. 133-140.
- Boletzky S.von. - Vie et milieu A, 1974, vol. 24, N 2, p. 309-340.
- Boletzky S.von. - Pubbl. Staz. zool. Napoli, 1975a, suppl. 39, p. 84-95.
- Boletzky S.von. - Bull. Soc. zool. France, 1975b, vol. 100, N 3, p. 361-367.
- Boletzky S.von. - Veliger, 1975c, vol. 17, N 3, p. 247-249.
- Boletzky S.von. - Thalassia jugosl., 1976a, vol. 10, N 1/2, p. 45-76.
- Boletzky S.von. - Rapp. et proc. verb. réun. Commis. intern. explor. Mer méditerr., 1976b, vol. 23, N 8, p. 95-102.
- Boletzky S.von. - Symp. Zool. Soc. London, 1977, vol. 38, p. 557-567.
- Boletzky S.von. - Haliotis, 1978, vol. 9, N 1, p. 81-84.
- Boletzky S.von. - Rapp. et proc. verb. réun. Commis. intern. explor. Mer méditerr., 1979a, vol. 25/26, N 10, p. 159-168.
- Boletzky S.von. - Rapp. et proc. verb. réun. Commis. intern. explor. Mer méditerr., 1979b, vol. 25/26, N 10, p. 155-158.
- Boletzky S.von. - Viet et milieu AB, 1979c, vol. 28/29, N 1, p. 85-120.
- Boletzky S.von. - Haliotis, 1980, vol. 10, N 2, p. 23-24.
- Boletzky S.von. - Bull. Soc. zool. France, 1981a, vol. 106, N 3, p. 293-304.
- Boletzky S.von. - Vie et milieu, 1981b, vol. 31, N 3/4, p. 255-259.
- Boletzky S.von. - Malacologia, 1982, vol. 22, N 1/2, p. 197-204.
- Boletzky S.von. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983a, vol. 1, p. 31-52.
- Boletzky S.von. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983b, vol. 1, p. 53-67.
- Boletzky S.von., Boletzky M.V. von. - Rev. suisse zool., 1970, vol. 77, N 3, p. 536-548.
- Boletzky S. von., Boletzky M.V. von. - Helgoland. wiss. Meeresuntersuch., 1973, Bd. 25, N 1, S. 135-161.
- Boletzky S. von., Boletzky M.V. von., Frösch D., Gätzi V. - Mar. Biol., 1971, vol. 8, N 1, p. 82-87.
- Boletzky S. von., Centelles J. - Vie et milieu AB, 1981, vol. 28/29, N 4, p. 659-660.
- Boletzky S. von., Hanlon R.T. - Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 147-187.
- Boletzky S. von., Rowe L., Aroles L. - Veliger, 1973, vol. 15, N 3, p. 257-258.
- Boltovskoy E. - Publ. Serv. Hidrogr. Nav. Argent., H. 640, 1966, p. 1-74.
- Boltovskoy E. - Publ. Serv. Hidrogr. Nav. Argent., H. 643, 1970, p. 1-99.
- Borer K.T. - J. Comp. and Physiol. Psychol., 1971, vol. 75, N 2, p. 171-185.
- Boucher L.M. - Veliger, 1983, vol. 26, N 2, p. 106-112.
- Boucher-Rodoni R. - Cah. biol. mar., 1975, vol. 16, N 2, p. 159-175.
- Boulet P. - Actual. mar., 1964, vol. 8, N 2, p. 26-32.
- Bouligand Y. - Vie et milieu, 1961, vol. 12, N 4, p. 589-594.
- Boycott B.B. - J. Zool., 1965, vol. 147, N 3, p. 344-351.
- Boyle P.R. - Anim. Behav., 1980, vol. 28, N 4, p. 1123-1126.
- Boyle P.R. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 365-386.
- Boyle P.R., Dubas F. - Mar. Behav. and Physiol., 1981, vol. 8, N 2, p. 135-148.
- Boyle P.R., Knobloch D. - J. Zool., 1981, vol. 193, N 1, p. 1-10.
- Boyle P.R., Knobloch D. - Malacologia, 1982a, vol. 22, N 1/2, p. 189-196.
- Boyle P.R., Knobloch D. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1982b, vol. 62, N 2, p. 277-296.
- Boyle P.R., Knobloch D. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1983, vol. 63, N 1, p. 71-83.
- Bradbury H.E., Aldrich F.A. - Canad. J. Zool., 1969a, vol. 47, N 5, p. 741-744.
- Bradbury H.E., Aldrich F.A. - Canad. J. Zool., 1969b, vol. 47, N 5, p. 913-915.
- Bradley E.A. - J. Zool., 1974, vol. 173, N 3, p. 355-368.
- Brakoniecki T.F. - Bull. Mar. Sci., 1980, vol. 30, N 2, p. 424-430.
- Briggs J.C. - Evolution, 1966, vol. 20, N 3, p. 282-289.
- Briggs J.C. - Syst. Zool., 1970, vol. 19, N 1, p. 19-34.
- Briggs J.C. Marine zoogeography. N.Y.: McGraw-Hill, 1974. 475 p.
- Briggs J.C. Centres of origin in biogeography. Leeds: Biogeogr. Study Group Univ., 1984. 106 p. (Biogeogr. Monogr.; Vol. 1).
- Brinton E. - Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Cal., 1962, vol. 8, N 2, p. 51-270.
- Brinton E. - NAGA Rep., 1975, vol. 4, pt 5, p. 1-287.
- Brough E.J. - Trans. Roy. Soc. N.Z. Zool., 1965, vol. 6, N 2, p. 7-19.
- Brunetti N.E. - Contrib. Inst. nac. invest. Desarr. pesq. Mar del Plata, 1981, N 383, p. 119-127.
- Bruun A.F. - Dana-Rep., 1943, N 24, p. 1-46.
- Bruun A.F. - In: Essays in the natural sciences in honour of Captain Allan Hancock. Los Angeles: Univ. S. Cal. press, 1955, p. 61-72.
- Buchan P.R., Smale M.J. - Invest. Rep. Oceanogr. Res. Inst. Durban, 1981, N 50, p. 1-9.
- Burgess L.A. - Bull. Mar. Sci., 1966, vol. 16, N 4, p. 762-813.
- Burgess L.A. - Bull. Mar. Sci., 1967, vol. 17, N 2, p. 319-329.
- Burgess L.A. - Fish. Bull. US, 1982, vol. 80, N 4, p. 703-734.
- Burn R. - Victorian Natur., 1959, vol. 75, N 11, p. 179-181.
- Burukovsky R.N., Froerman Yu.M. - ICNAF Res. Doc. 78/II/11, Ser. N 5163, 1978, p. 1-5.
- Burukovsky R.N., Gaevskaya A.V., Domanevski L.N. et al. - ICES, C.M., 1979/K:11, 1979, p. 1-24.
- Butcher S., Dilly P.N., Herring P.J. - J. Zool., 1982, vol. 196, N 1, p. 133-150.
- Caddy J.F. - FAO Fish. Techn. Pap., 1983, N 231, p. 416-452.
- Cairns S.D. - Bull. Mar. Sci., 1976, vol. 26, N 2, p. 233-272.
- Carleton H.M., Robson G.C. - Proc. Roy. Soc. London B, 1924, vol. 96, N 676, p. 259-271.
- Castellanos Z.J.A. de. - Bol. Inst. biol. mar. Mar del Plata, 1964, N 8, p. 1-37.
- Castellanos Z.J.A. de. - Bol. Inst. biol. mar. Mar del Plata, 1967, N 14, p. 1-36.
- Castellanos Z.J.A. de, Cazzaniga N. - Neotropica, 1980, vol. 26, N 75, p. 23-27.
- Castellanos Z.J.A. de, Morris M., Corgnati A.M., Cela A.M. - Notas Comis. invest. cient. Prov. Buenos Aires, 1968, vol. 5, N 9, p. 1-13.
- Catala R.A. Carnaval sous la mer. P.: Sicard, 1964. 143 p.
- Chamberlain J.A. - Palaeontology, 1976, vol. 19, N 3, p. 539-563.
- Chamberlain J.A. - In: The Ammonoidea. L.: Acad. press, 1981, p. 289-336.
- Choe S. - Nature, 1963, vol. 197, N 4864, p. 306-307.
- Choe S. - Bull. Mar. Sci., 1966, vol. 16, N 2, p. 330-348.
- Chun K. - Rep. Sci. Res. "M. Sars" North Atlant. Deep-Sea Exped. 1910. 1913, vol. 3, N 1, p. 1-21.
- Chun K. - Wiss. Ergeb. Dt. Tiefsee-Exped. "Valdivia", 1898-1899. 1915, Bd. 18, T. 2, S. 403-552.
- Clarke M.R. - Nature, 1962, vol. 196, N 4852, p. 351-352.
- Clarke M.R. - Proc. Malacol. Soc. London, 1964, vol. 36, N 2, p. 69-78.
- Clarke M.R. - Malacologia, 1965, vol. 3, N 2, p. 287-307.
- Clarke M.R. - Adv. Mar. Biol., 1966, vol. 4, p. 91-300.
- Clarke M.R. - Symp. Zool. Soc. London, 1967, vol. 19, p. 127-143.
- Clarke M.R. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1969, vol. 49, N 4, p. 961-976.
- Clarke M.R. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1970, vol. 50, N 1, p. 53-64.
- Clarke M.R. - Symp. Zool. Soc. London, 1977, vol. 38, p. 89-126.
- Clarke M.R. - Discovery-Rept, 1980, vol. 37, 324 p.
- Clarke M.R. - Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 95-107.
- Clarke M.R., Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. - J. Physiol. (Gr. Brit.), 1969, vol. 203, p. 49-50P.
- Clarke M.R., Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1979, vol. 59, N 2, p. 259-276.
- Clarke M.R., Fitch J.E. - Nature, 1975, vol. 257, N 5525, p. 380-381.
- Clarke M.R., Fitch J.E. - Palaeontology, 1979, vol. 22, N 2, p. 479-511.
- Clarke M.R., Fitch E.J., Kristensen T. et al. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1980, vol. 60, N 2, p. 329-347.
- Clarke M.R., Lu C.C. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1974, vol. 54, N 4, p. 969-984.
- Clarke M.R., Lu C.C. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1975, vol. 55, N 1, p. 165-182.
- Clarke M.R., Maul G.E. - Proc. Zool. Soc. London, 1962, vol. 139, N 1, p. 97-118.
- CLIMAP Project members. - Science, 1976, vol. 191, N 4232, p. 1131-1137.
- Closs D. - Palaeontol. Ztschr., 1967, Bd. 41, N 1/2, S. 19-37.
- Cochran J.K., Landman N.H. - Nature, 1984, vol. 308, N 5961, p. 725-727.
- Cohen A.C. - Malacologia, 1976, vol. 15, N 2, p. 299-367.

- Collins D., Ward P., Westermann G.E.G. - *Paleobiology*, 1980, vol. 6, N 2, p. 168-172.
- Coomans H.E. - *Beaufortia*, 1962, vol. 9, N 98, p. 83-104.
- Corner B.D., Moore H.T. - *Micronesica*, 1980, vol. 16, N 2, p. 235-260.
- Cousteau J.-Y., Diolé P. *Octopus and squid, the soft intelligence*. L.: Cassell, 1973, 304 p.
- Cowen R., Gertman R., Wiggert G. - *Lethaia*, 1973, vol. 6, N 2, p. 201-213.
- Croizat L., Nelson G.J., Rosen D.E. - *Syst. Zool.*, 1974, vol. 23, N 2, p. 265-287.
- Cronin J.E., Boaz N.T., Stringer C.B., Rak Y. - *Nature*, 1981, vol. 292, N 5819, p. 113-122.
- Cuvier G. *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. P., 1798. 710 p.
- Dartnall A.J. - In: *Biogeography and ecology in Tasmania*. The Hague: W. Junk, 1974, p. 171-194.
- Dauphin Y., Cuif J.P. - *Palaeontographica A*, 1980, vol. 169, N 1/3, p. 28-50.
- Davis R.A., Mohorter W. - *J. Paleontol.*, 1973, vol. 47, N 5, p. 925-928.
- Dawe E.G., Beck P.C., Drew H.J., Winters G.H. - *J. Northwest. Atlant. Fish. Sci.*, 1981, vol. 2, p. 75-76.
- Dawson E.W. - *Proc. N.Z. Ecol. Soc.*, 1965, vol. 12, p. 44-57.
- Dawson E.W. - *N.Z. J. Mar. and Freshwater Res.*, 1970, vol. 4, N 2, p. 126-140.
- Day J.H. *A monograph on the Polychaeta of Southern Africa*. Pt 1, 2. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1967, Vol. 1, 2. 878 p.
- Dell R.K. - *Bull. Dominion Mus.*, 1952, Vol. 16, p. 1-157.
- Dell R.K. - *Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington*, 1959, N 25, p. 1-12.
- Dell R.K. - *Tuatara*, 1962, vol. 10, N 1, p. 43-52.
- Dennell R. - *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 1955, vol. 42, p. 393-406.
- Denton E.J. - *Proc. Roy. Soc. London B*, 1974, vol. 185, p. 273-299.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. - *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1961, vol. 41, N 2, p. 319-342, 343-350, 365-381.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. - *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1966, vol. 46, N 3, p. 723-759.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. - *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1971, vol. 51, N 2, p. 363-373.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. - *Adv. Mar. Biol.*, 1973, vol. 11, p. 197-268.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., Howarth J.V. - *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1961, vol. 41, N 2, p. 351-364.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., Howarth J.V. - *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1967, vol. 47, N 1, p. 181-191.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., Shaw T.I. - *Proc. Roy. Soc. London B*, 1969, vol. 174, N 1036, p. 271-279.
- Denton E.J., Shaw T.I., Gilpin-Brown J.B. - *Nature*, 1958, vol. 182, N 4652, p. 1810-1811.
- Denton E.J., Warren F.J. - *Nature*, 1968, vol. 219, N 5152, p. 400-401.
- Dew B. - *Proc. Roy. Soc. N.S. Wales for 1957-1958, 1959*, p. 44-52.
- Dilly P.N., Herring P.J. - *J. Zool.*, 1974, vol. 172, N 1, p. 81-100.
- Dilly P.N., Herring P.J. - *J. Zool.*, 1978, vol. 186, N 1, p. 47-59.
- Dilly P.N., Herring P.J. - *J. Zool.*, 1981, vol. 195, N 2, p. 255-266.
- Dilly P.N., Nixon J. - *J. Zool.*, 1976, vol. 179, N 1, p. 19-83.
- Dilly P.N., Nixon M., Young J.Z. - *J. Zool.*, 1977, vol. 181, N 4, p. 527-559.
- Dodimead A.J., Favorite F., Hirano T. - *Bull. Intern. North Pacif. Fish. Commis.*, 1963, vol. 13, p. 1-196.
- Doi T., Kawakami T. - *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor.*, 1979, N 99, p. 65-83.
- Dollo L. - *Zool. Jb.*, 1912, Bd. 1, N 15, S. 105-140.
- Donovan D.T. - *Biol. Revs*, 1964, vol. 39, N 3, p. 259-287.
- Donovan D.T. - *Symp. Zool. Soc. London*, 1977, vol. 38, p. 15-48.
- Dragovich A., Kelly J.A., jun. - In: *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.*, 15th Annu. Sess., 1962, p. 87-103.
- Dragovich A., Kelly J.A., jun. - *Bull. Mar. Sci.*, 1967, vol. 17, N 4, p. 840-844.
- Durham J.W., MacNeil F.S. - In: *The Bering land bridge*. Stanford: Univ. press, 1967, p. 326-349.
- Durward R.D., Amaratunga T., O'Dor R.K. - *ICNAF Res. Bull.*, 1979, N 14, p. 67-72.
- Durward R.D., Vessey E., O'Dor R.K., Amaratunga T. - *ICNAF Sel. Pap.*, 1980, N 6, p. 7-13.
- Efanov V.N., Puzhakov N.P. - *ICNAF Res. Doc. 75/78, Ser. N 3540, 1975*, p. 1-7.
- Ehrhardt N.M., Jacquemin P.S., Garcia F. et al. - *Mem. Nat. Mus. Victoria*, 1983, N 44, p. 305-311.
- Eibl-Eibesfeldt I., Scheer G. - *Ztschr. Tierpsychol.*, 1962, Bd. 19, N 3, S. 257-261.
- Eichler R., Ristedt H. - *Science*, 1966, vol. 153, N 3757, p. 734-736.
- Ekman S. *Zoogeography of the sea*. L.: Sidgwick, Jackson, 1953. 417 p.
- Eldredge N., Gould S.J. - In: *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper, 1972, p. 85-115.
- El-Sayed S. *Biological investigations of marine Antarctic systems and stocks (BIOMASS)*. Vol. 1. Research proposals. S.L.: SCAR-SCOR, 1977. 79 p.
- Emilliani C. - *Science*, 1970, vol. 168, N 3933, p. 822-825.
- Engeser T., Reitner J. - *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1981, N 9, S. 527-545.
- Ennis G.P., Collins P.W. - *ICNAF Sel. Pap.*, 1979, N 5, p. 25-29.
- Erben H.K. - *Biol. Revs*, 1966, vol. 41, N 4, p. 641-658.
- Everson I. *The living resources of the Southern Ocean*. South Ocean Fish. Surv. Progr. Rome: FAO, 1977. 156 p.
- Fields W.G. - *Fish. Bull. Cal.*, 1965, N 131, p. 1-108.
- Filippova J.A. - In: *Proc. symp. Mollusca. Ernakulam, 1968*, pt 1, p. 257-264.
- Filippova J.A. - *Malacologia*, 1972, vol. 11, N 2, p. 391-406.
- Fioroni P. - *Zool. Jb. Syst.*, 1981, Bd. 108, N 2, S. 178-228.
- Fischer J.-C., Riou B. - *C. r. Acad. sci. C*, 1982, vol. 295, N 2, p. 49-52.
- Fiscus D.H., Mercer R.W. - *NOAA Techn. Mem., NMFS F/NWC*, 1982, N 28, p. 1-32.
- Flores E.E.C. - *Mem. Nat. Mus. Victoria*, 1983, N 44, p. 205-212.
- Flores E.E.C., Igarashi S., Mikami T., Kobayashi K. - *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1976, vol. 27, N 3/4, p. 145-151; 1977, vol. 28, N 3, p. 137-142.
- Forbes E. - In: *A.K. Johnston's physical atlas of natural phenomena*. Edinburgh: London, 1856, map 31.
- Forsythe J.W. - *J. Zool.*, 1984, vol. 202, N 3, p. 393-417.
- Forsythe J.W., Hankon R.T. - *Lab. Anim.*, 1980, vol. 14, N 2, p. 137-142.
- Foxton P. - *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1970, vol. 50, N 4, p. 939-1000.
- Franca P. da. - *Lisboa, Notas Cent. biol. aquat. Lisboa*; N 12, 1968. 27 p.
- Franz D.P. - *Mar. Biol.*, 1970, vol. 7, N 2, p. 171-180.
- Franz D.P., Merrill A.S. - *Malacologia*, 1980, vol. 9, N 2, p. 227-248.
- Franz V. *Der biologische Fortschritt*. Jena: G. Fischer, 1935. 82 S.
- Froerman Yu.M. - *NAFO SCR Doc. 80/II/36, Ser. N N067, 1980*, p. 1-22.
- Froerman Yu.M. - *NAFO Sci. Council Stud.*, 1984, N 7, p. 67-75.
- Froerman Yu. M., Shevchenko E.M., Amaratunga T. - *NAFO SCR Doc. 81/VI/43, Ser. N N325, 1981*, p. 1-4.
- Fryer G., Greenwood P.H., Peake J.F. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 1983, vol. 20, N 2, p. 195-205.
- Gabe S. - *Veliger*, 1975, vol. 18, N 2, p. 146-150.
- García Cabrera C. - *Publ. técn. Junta estud. pesca, 1968*, N 7, p. 141-198.
- García Cabrera C. - *Publ. técn. Junta estud. pesca, 1969*, N 8, p. 75-103.
- García Cabrera C. - *Rapp. et proc. verb. réun. Commis. intern. explor. Mer méditerran.*, 1970, vol. 159, p. 132-139.
- Gibbs R.H., Roper C.F.E. - In: *Proc. Intern. symp. biol. sound scattering in the ocean*. Wash. (D.C.): Maury Center Oceanogr. Sci., 1971, p. 119-133.
- Gingerich P.D., Wells N.A., Russell D.E., Ibrahim Shah S.M. - *Science*, 1983, vol. 220, N 4595, p. 403-406.
- Girsch S.J., Herring P.J., McCapra F. - *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1976, vol. 56, N 3, p. 707-722.
- Gjøsæter J., Kawaguchi K. - *FAO Fish. Techn. Pap.*, 1980, N 193, p. 1-151.
- Goldschmidt R. *The material basis of evolution*. New Haven: Yale Univ. press, 1940. 438 p.
- Golikov A.M., Tzvetkova N.L. - *Mar. Biol.*, 1972, vol. 14, N 1, p. 1-9.
- Gould S.J. - *New Sci.*, 1982, vol. 94, N 1301, p. 137-141.
- Grandperrin R. - *J. rech. océanogr.*, 1976, vol. 1, N 2, p. 43-49.
- Grandperrin R., Legend M. - *Cah. ORSTOM. Océanogr.*, 1970, vol. 8, N 3, p. 11-34.
- Grant V. - *Biol. ZentrBl.*, 1982, Bd. 101, S. 175-184.
- Greenwald L., Cook C., Ward P. - *J. Morphol.*, 1982, vol. 172, N 1, p. 5-22.
- Greenwald L., Ward P. - *Veliger*, 1982, vol. 25, N 2, p. 169-170.
- Greenwald L., Ward P., Greenwald O. - *Nature*, 1980, vol. 286, N 5768, p. 55-56.
- Grimpe G. - *Zool. Anz.*, 1927, Bd. 70, N 7/8, S. 161-166.
- Grimpe G. - In: *Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmethoden*. B. etc.: Urban,

- Schwarzenberg, 1928, Abt. 9, T. 5, H. 3' (Lfg. 278), S. 331-402.
- Griswold C.A., Prezioso J. - Fish. Bull. US, 1981, vol. 78, N 4, p. 945-947.
- Guerra A. - Invest. pesq., 1978, vol. 42, N 2, p. 351-364.
- Guerra A. - Invest. pesq., 1979, vol. 43, N 1, p. 319-327.
- Guerra A. - J. Zool., 1981, vol. 195, N 1, p. 133-146.
- Guille A. - Com. nat. franç. rech. antarct. [Publs], 1977, vol. 42, p. 3-40.
- Gulland J.A. - FAO Fish. Techn. Pap., 1970, N 97, p. 1-425.
- Haedrich R.L., Rowe G.T., Pollont P.T. - J. Mar. Res., 1975, vol. 33, N 2, p. 191-212.
- Hall C.A. - Ecology, 1964, vol. 45, N 2, p. 226-234.
- Hall J.R. - Bull. Mar. Sci., 1970, vol. 20, N 3, p. 762-768.
- Hamabe M. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1962, N 10, p. 1-45.
- Hamabe M. - Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1963, vol. 29, N 10, p. 930-934.
- Hamabe M. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1973, N 72, p. 1-5.
- Hamabe M., Kawakami T., Fujitomi M., Sasagawa Y. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1975, N 82, p. 25-40.
- Hamabe M., Kawakami T., Watabe Y., Okutani T. - FAO Fish. Rep., 1976, N 170, suppl. 1, p. 47-52.
- Hamabe M., Sato T., Kawakami T. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1974, N 78, p. 97-105.
- Hamabe M., Shimizu T. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1966, N 16, p. 13-55.
- Hamada S. - Venus, 1974, vol. 33, N 3, p. 138-143.
- Hamada T., Mikami S. - Sci. Pap. Coll. Gen. Educ. Univ. Tokyo, 1977, vol. 27, N 1, p. 31-39.
- Hamada T., Obata I., Okutani T. et al. Nautilus macromphalus in captivity. Tokyo: Tokai Univ. press, 1980. 80 p.
- Haneda Y. - Sci. Rep. Yokosuka City Mus., 1956, N 1, p. 27-32.
- Haneda Y. - Sci. Rep. Yokosuka City Mus. 1963, N 8, p. 10-16.
- Hanlon R.T. - In: Proc. World Maricult. Soc., 8th Annu. Meet., 1977, p. 471-482.
- Hanlon R.T. - Malacologia, 1982, vol. 23, N 1, p. 89-119.
- Hanlon R.T. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983a, vol. 1, p. 251-266.
- Hanlon R.T. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983b, vol. 1, p. 293-310.
- Hanlon R.T., Hixon R.F. - Bull. Mar. Sci., 1980, vol. 30, N 4, p. 749-755.
- Hanlon R.T., Hixon R.F., Hulet W.H. - Biol. Bull., 1983, vol. 165, N 3, p. 637-685.
- Hardwick J.E. - Cal. Fish. Game, 1970, vol. 56, N 1, p. 68-70.
- Hartmann J. - Ber. Dt. wiss. Kommis. Meeresforsch., 1970, Bd. 21, N 1/4, S. 494-499.
- Hartwick E.B. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 277-291.
- Hartwick E.B., Breen P.A., Tulloch L. - J. Fish. Res. Board Canada, 1978a, vol. 35, N 11, p. 1492-1495.
- Hartwick E.B., Thorarinsson G., Tulloch L. - Veliger, 1978b, vol. 21, N 2, p. 263-264.
- Hartwick E.B., Thorarinsson G., Tulloch L. - Mar. Behav. and Physiol., 1978c, vol. 5, N 3, p. 193-200.
- Hartwick E.B., Tulloch L., Macdonald S. - Veliger, 1981, vol. 24, N 2, p. 129-138.
- Hatanaka S. - Bull. Far Seas Fish. Res. Labor., 1979, N 17, p. 13-124.
- Haven N. - Veliger, 1972, vol. 15, N 2, p. 75-80.
- Haven N. - Mar. Biol., 1977a, vol. 42, N 2, p. 177-184.
- Haven N. - In: Reproduction of marine invertebrates. L.: Acad. press, 1977b, vol. 4, p. 227-241.
- Hayashi Y. - Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1970, vol. 36, N 10, p. 995-999; 1971, vol. 37, N 5, p. 387-390; 1971, vol. 37, N 10, p. 960-963.
- Hayden B.P., Dolan R. - J. Biogeogr., 1976, vol. 3, N 1, p. 71-81.
- Hedgpeth J.W. - Mem. Geol. Soc. Amer., 1957, N 67, vol. 1, p. 359-382.
- Heezen B.C., Hollister C.D. The face of the deep. Oxford etc.: Univ. press, 1971. 659 p.
- Hendrix J.P., jun., Hulet J.P., Greenberg M.J. - Comp. Biochem. and Physiol. A, 1981, vol. 69, N 4, p. 641-648.
- Herring P.J. - Symp. Zool. Soc. London, 1977, vol. 38, p. 127-159.
- Herring P.J., Clarke M.R., Boletzky S. von, Ryan K.P. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1981, vol. 61, N 4, p. 901-916.
- Hess S.C., Toll R.B. - J. Shellfish. Res., 1981, vol. 1, N 2, p. 161-170.
- High W.L. - Mar. Fish. Rev., 1976, vol. 38, N 9, p. 17-22.
- High W.L. - Fish. Gaz., 1977, vol. 94, N 9, p. 64, 71-73.
- Hirtle R.W. - Techn. Rep. Fish. Mar. Surv. Canada, 1978, N 833, p. 13.1-13.5.
- Hirtle R.W., DeMont M.E., O'Dor R.K. - J. Shellfish. Res., 1981, vol. 1, N 2, p. 187-192.
- Hixon R.F. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 95-114.
- Hobbs M.J., Young J.Z. - Brain Res., 1973, vol. 55, N 2, p. 424-430.
- Hochberg F.G. - In: Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. Tucson: Univ. Ariz. press, 1980, p. 201-204.
- Hochberg F.G., Couch J.A. - In: Tektite-II: Scientists in the sea, Mission 8-50. Final report. Wash. (D.C.): US Dep. Interior, 1971, p. 221-228.
- Hofsten N. - Kgl. sven. vetenskaps akad. handl., 1915, bd 54, N 2, S. 1-282.
- Holme N.A. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1974, vol. 54, N 2, p. 481-503.
- Holmes W. - Endeavour, 1955, vol. 14, N 54, p. 78-82.
- Hopkins D.M. - In: The Bering land bridge. Stanford: Univ. press, 1967, p. 451-481.
- Houck B.A. - Nautilus, 1982, vol. 96, N 4, p. 152-156.
- House M.R., Senior J.R. The Ammonoidea. L.: Acad. press, 1981. 594 p.
- Hsü K.J., He Q., McKenzie J.A. et al. - Science, 1982, vol. 216, N 4543, p. 249-256.
- Hulet W.H., Hanlon R.T., Hixon R.F. - Trends Neurosci., 1980, vol. 3, N 4, p. 4-5.
- Hurley A.C. - Fish. Bull. US, 1976, vol. 74, N 1, p. 176-182.
- Hurley A.C. - Mar. Behav. and Physiol., 1977, vol. 4, N 3, p. 195-205.
- Hurley A.C. - Fish. Bull. US, 1978, vol. 76, N 2, p. 433-442.
- Huxley J.S. Evolution: The modern synthesis. N.Y.; L.: Harper, 1942. 645 p.
- Ichikawa W., Sato T. - FAO Fish. Rep., 1976, N 170, suppl. 1, p. 68-75.
- Ikeda I., Nagasaki F., Yamanaga H. - ICNAP Res. Doc. 73/62, Ser. N 3009, 1973, p. 1-7.
- Imber M.J. - N.Z. J. Mar. and Freshwater Res., 1975, vol. 9, N 4, p. 483-492.
- Imber M.J. - N.Z. J. Mar. and Freshwater Res., 1976, vol. 10, N 1, p. 119-130.
- Imber M.J. - N.Z. J. Zool., 1978, vol. 5, N 3, p. 445-484.
- Iredale T. - Austral. Zool., 1954, vol. 12, N 1, p. 63-82.
- Isaacs J.D., Kidd L.W. - Scripps Inst. Oceanogr. Ref. Ser.; N 53-3, 1953, p. 1-18.
- Isaacs J.D., Schwartzlose R.A. - Oceanus, 1975, vol. 18, N 3, p. 24-30.
- Isgrove A. - Liverpool Mar. Biol. Comm. Mem., 1909, vol. 18, p. 1-105.
- Ishii M. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1977, N 42, p. 25-36.
- Ishii M., Murata M. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1976, N 41, p. 31-48.
- Issel R. - Mem. R. Comit. Talassogr. Ital., 1920, N 73, p. 1-19.
- Itami K. - FAO Fish. Rep., 1976, N 170, suppl. 1, p. 79-84.
- Itami K., Izawa Y., Maeda S., Nakai K. - Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1963, vol. 29, N 6, p. 514-520.
- Itō H. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1983, N 48, p. 93-105.
- Iwai E. - Sci. Rep. Whales Res. Inst., 1956, N 11, p. 139-161.
- Jablonski D., Sepkoski J.J., jun., Bor-tjer D.J., Sheehan P.M. - Science, 1983, vol. 222, N 4628, p. 1123-1125.
- Jaekel S.G.A. - In: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Leipzig: Akad.-Verl., 1958, T. IXb, Lfg. 37, S. 479-723.
- Jeletzky J.A. - Univ. Kans. Paleontol. Contr. vol. 7. 1966, p. 1-162.
- Jeletzky J.A. - Univ. Kans. Paleontol. Contr. vol. 41, 1969, p. 1-39.
- Johnson R.K. - Fieldiana: Zool., 1974, vol. 66, p. 1-249.
- Johnson R.K. - Fieldiana: Zool. N.S., 1982, N 12, p. 1-252.
- Johnson W., Soden P.D., Trueman E.R. - J. Exp. Biol., 1972, vol. 56, N 1, p. 155-165.
- Joll L.M. - Mar. Biol., 1976, vol. 36, N 4, p. 327-333.
- Joll L.M. - Austral. J. Mar. and Freshwater Res., 1977, vol. 28, N 1, p. 45-56.
- Joll L.M. - Austral. J. Mar. and Freshwater Res., 1978, vol. 29, N 1, p. 19-30.
- Joll L.M. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press., 1983, vol. 1, p. 325-334.
- Jones E.S. - Science, 1963, vol. 139, N 4556, p. 764-766.
- Joubin L. - Mém. Soc. zool. France, 1902, vol. 15, N 1, p. 80-145.
- Joubin L. - C. r. Acad. sci., 1935, vol. 220, N 23, p. 1896-1897.
- Kanamaru S., Yamashita Y. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1969, N 35, p. 178-197.

- Kanie Y. - Trans. Proc. Paleontol. Soc. Jap. N.S., 1982, N 125, p. 239-258.
- Kanie Y., Hattori M., Nakayama H. et al. - Venus, 1981, vol. 40, N 2, p. 86-95.
- Kanie Y., Mikami S., Yamada T. et al. - Venus, 1979, vol. 38, N 2, p. 129-134.
- Kasahara S. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1978, N 29, p. 179-199.
- Kasahara S., Ito S. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1968, N 20, p. 49-69.
- Kasahara S., Nazumi T. - FAO Fish. Rep., 1976, N 170, suppl. 1, p. 30-46.
- Kasahara S., Nazumi T., Shimizu T., Hamabe M. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1978, N 29, pp. 159-178.
- Kato S. - Nat. Fisherman, 1970, June (s. pag.).
- Kato S., Hardwick J.E. - FAO Fish. Rep., 1976, N 170, suppl. 1, p. 107-127.
- Katsutani K., Wada I. On the rearing of young octopus (*Octopus vulgaris* Lamarck). - Fish. Exp. Stat. Okayama Pref., Okayama, 1968, 10 p.
- Kawaguchi T., Nazumi T. - FAO Fish. Circ., 1972, N 142, p. 15-25.
- Kawakami T. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1976, N 85, p. 31-104.
- Kawakami T. - Sci. Rep. Whales Res. Inst., 1980, N 32, p. 199-218.
- Kawakami T., Hamabe M., Sawagawa Y. et al. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1972, N 70, p. 1-23; 1973, N 76, p. 53-69; 1974, N 79, p. 35-68.
- Kawakami T., Okutani T. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1981, N 105, p. 17-30.
- Kawamura A. - Sci. Rep. Whales Res. Inst., 1974, N 26, p. 25-144.
- Kawana T., Takemura Y., Yamana T. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1970, N 63, p. 11-15.
- Kayes R.J. - Mar. Behav. and Physiol., 1974, vol. 2, N 4, p. 337-343.
- Keller T. - Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1976, N 5, S. 266-283.
- Kennedy W.J., Cobban W.A. - Palaeontol. Spec. Pap., 1976, vol. 17, p. 1-84.
- King M.-C., Wilson A.C. - Science, 1975, vol. 188, N 4184, p. 107-116.
- Kitano K. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1979, N 44, p. 73-76.
- Klauswitz W. - J. Mar. Biol. Assoc. India, 1972, vol. 14, N 2, p. 697-706.
- Klauswitz W. - Senckenberg. biol., Bd. 59, N 1/2, S. 25-39.
- Klinger H.C. - In: The Ammonoidea. L.: Acad. press, 1981, p. 337-355.
- Knox G.A. - Proc. Roy. Soc. London B, 1960, vol. 152, N 949, p. 577-624.
- Knox G.A. - Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 1963, vol. 1, p. 341-404.
- Knox G.A. - In: Biogeography and ecology in New Zealand. The Hague: W. Junk, 1975, p. 353-403.
- Kore B.A., Joshi M.C. - Proc. Ind. Acad. Sci. B, 1975, vol. 81, N 1, p. 20-28.
- Koronkiewicz A. - ICES C.M. 1980/K: 18, 1980, p. 1-7.
- Kramer G. - Note Ist. italo-germ. biol. marina, Rovigno, 1937, N 25, p. 1-11.
- Kristensen I. - Basteria, 1959, vol. 23, suppl., p. 18-55.
- Kristensen T.K. - Astarte, 1977, vol. 10, N 1, p. 21-28.
- Kristensen T.K. - Dana, 1980a, N 1, p. 39-51.
- Kristensen T.K. - Steenstrupia, 1980b, vol. 6, N 7, p. 73-79.
- Kristensen T.K. - Steenstrupia, 1981a, vol. 7, N 4, p. 61-99.
- Kristensen T.K. - Steenstrupia, 1981b, vol. 7, N 5, p. 101-108.
- Kristensen T.K. - Malacologia, 1982, vol. 22, N 1/2, p. 581-586.
- Kristensen T.K. - In: Cephalopod. life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 159-173.
- Kristensen T.K. - Medd. Grønland. Bioscience, 1984, N 13, p. 1-17.
- Kruckow T. - Brenesia, 1982, vol. 19/20, p. 353-357.
- Kubodera T., Okutani T. - Venus, 1977, vol. 36, N 2, p. 123-151.
- Kubodera T., Okutani T. - Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1981a, vol. A7, N 1, p. 7-27.
- Kubodera T., Okutani T. - Res. Inst. North Pacif. Fish., 1981b, spec. vol., p. 131-159.
- Kubodera T., Percy W.G., Murakami K. et al. - Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1983, vol. 30, N 1/2, p. 1-49.
- Kubota T., Iizuka K., Okutani T. - J. Fac. Mar. Sci. Technol. Tokai Univ., 1982, N 15, p. 333-343.
- Kubota T., Koshiga M., Okutani T. - Venus, 1981, vol. 40, N 3, p. 150-159.
- Kuhnelt W. Grundriss der Ökologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. Jena: G. Fischer, 1965. 402 S.
- Kulicki C. - Acta palaeontol. pol., 1974, vol. 19, N 2, p. 201-224.
- Kulicki C. - Palaeontol. pol., 1979, N 39, p. 97-142.
- Kulicki C., Szaniawski H. - Acta palaeontol. pol., 1972, vol. 17, N 3, p. 379-419.
- Kussakin O.G. - Helgol. wiss. Meeresuntersuch., 1977, Bd. 30, S. 243-262.
- Lacaze-Duthiers H. de - Arch. zool. exp. gén. Ser. 2, 1892, t. 10, p. 37-56.
- Lane F.W. Kingdom of the octopus. L.: Jarrolds, 1957. 287 p.
- Lange A.M.T., Sissenwine M.P. - Mar. Fish. Rev., 1980, vol. 42, N 1, p. 23-38.
- Larcombe M.F., Russel B.C. - N.Z. J. Mar. and Freshwater Res., 1971, vol. 5, N 1, p. 3-11.
- LaRoe E.T. - Mar. Biol., 1971, vol. 9, N 1, p. 9-25.
- Laubier-Bonichon A., Mangold K. - Mar. Biol., 1975, vol. 29, N1, p. 45-52.
- LeBrasseur R.J. - Fish. Res. Board Canada, MS Rep., Ser. Oceanogr. and Limnol., 1965, N 202, p. 1-163.
- Legac M. - Thalassia jugosl., 1969, vol. 5, p. 193-200.
- Legend M., Bourret P., Fourmanoir P. et al. - Cah. ORSTOM. Océanogr., 1972, vol. 10, N 4, p. 303-393.
- Le Gros Clark W.E. The fossil evidence for human evolution. 3rd ed. Chicago: Univ. press, 1978. 231 p.
- Lehmann U. - Paläontol. Ztschr., 1967 a, Bd. 41, N 1/2, S. 38-45.
- Lehmann U. - Paläontol. Ztschr., 1967b, Bd. 41, N 3/4, S. 132-136.
- Lehmann U. - Palaeontology, 1971, vol. 14, N 2, p. 338-341.
- Lehmann U. Ammoniten, ihr Leben und ihre Umwelt. Stuttgart: F. Enke, 1976. 172 S.
- Lehmann U. - In: Systematics assoc. L.: Acad. press, 1981, spec. vol. 18, p. 275-287.
- Leisman G., Cohn D.H., Neilson K.H. - Science, 1980, vol. 208, N 4449, p. 1271-1273.
- Lemaire J. - Bull. Soc. zool. France, 1971, vol. 95, N 4, p. 773-782.
- Lévesque Ch., Durand J.-R., Ecoutin J.-M. - Cah. ORSTOM. Hydrobiol., 1977, vol. 11, N 1, p. 17-31.
- Linnaeus C. Critica botanica. Lugduni Bataworum, 1737. 270 p.
- Linné C. Systema naturae ... 12 ed. Holmiae, 1766. T. 1, 2. 1364 p.
- Lipinski M. - Bull. Acad. pol. sci. Ser. sci. biol., 1981, vol. 28, N 10/11, p. 569-582.
- Lipinski M. - Veliger, 1983, vol. 25, N 3, p. 255-265.
- Lipinski M., Turoboyski K. - J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1983, vol. 69, N 2, p. 145-150.
- Lipps J.H., Mitchell E. - Paleobiology, 1976, vol. 2, N 2, p. 147-155.
- Lopez P.B. - Bol. Inst. biol. mar. Mar del Plata, 1964, N 7, p. 57-63.
- Loutit T.S., Keigwin L.D., jun. - Nature, 1982, vol. 300, N 5888, p. 163-166.
- Løvtrup S. The phylogeny of Vertebrata. L. etc.: J. Wiley, 1977. 330 p.
- Lu C.C. - Steenstrupia, 1977, vol. 4, N 16, p. 179-188.
- Lu C.C. - Venus, 1982, vol. 41, N 1, p. 67-70.
- Lu C.C., Clarke M.R. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1975 a, vol. 55, N 1, p. 143-163.
- Lu C.C., Clarke M.R. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1975 b, vol. 55, N 2, p. 369-389.
- Lu C.C., Mangold K. - In: Proc. Intern. symp. mar. biogeogr. evolut. South Hemisphere. Auckland, 1977, vol. 2, p. 567-574. (N.Z. DSIR Inform. Ser.; N 137).
- Lu C.C., Roper C.F.E. - Smithsonian Contribs Zool. 1979, N 288, p. 1-36.
- Lux F.E., Uzmann J.R., Lind H.F. - Mar. Fish. Rev., 1978, vol. 40, N 1, p. 21-26.
- Macalaster E.G. - Sea Front., 1981, vol. 27, N 2, p. 78-81.
- Macalaster E.G., O'Dor R.K., Mercer M.G. - Proc. Canad. Fed. Biol. Soc., 1976, vol. 19, p. 2.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton: Univ. press, 1967. 203 p.
- MacGinitie G.E., MacGinitie N. Natural history of marine animals. 2nd ed. N.Y.: McGraw-Hill, 1968. 523 p.
- Maddock L., Young J.Z. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1984, vol. 64, N 1, p. 55-79.
- Mangold-Wirz K. - Vie et milieu, 1963a, suppl. 13, p. 1-285.
- Mangold-Wirz K. - Vie et milieu, 1963b, vol. 14, N 2, p. 205-224.
- Mangold K. - Rapp. et proc. verb. réun. Commis. intern. explor. Mer. méditerran., 1965, vol. 18, N 2, p. 261-264.
- Mangold K. - Vie et milieu A, 1966, vol. 17, N 2, p. 961-1012.
- Mangold K. - Rapp. et proc. verb. réun. Commis. intern. explor. Mer. méditerran., 1968, vol. 19, N 2, p. 285-287.
- Mangold K. - Rapp. et proc. verb. réun. Commis. intern. explor. Mer. méditerran., 1973, vol. 21, N 10, p. 785-787.
- Mangold K. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983a, vol. 1, p. 335-364.
- Mangold K. - In: Cephalopod life cycles.

- L.: Acad. press, 1983b, vol. 1, p. 387-400.
- Mangold K. Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 81-93.
- Mangold K., Boletzky S. von. - Mar. Biol., 1973, vol. 19, N 1 p. 7-12.
- Mangold K., Boletzky S. von, Frösch D. - Mar. Biol., 1971, vol. 8, N 2, p. 109-117.
- Mangold K., Boletzky S. von, Mesnil B. - Rapp. et proc. verb. réun. Commis. intern. explor. Mer méditerran., 1976, vol. 23, N 8, p. 87-93.
- Mangold K., Boucher-Rodoni R. - C. r. Acad. sci. D., 1973, vol. 276, N 13, p. 2007-2010.
- Mangold-Wirz K., Fioroni P. - Zool. Jb. Syst., 1970, Bd. 97, N 4, S. 522-631.
- Mangold K., Froesch D., Boucher-Rodoni R., Rowe V.L. - Pubbl. Staz. zool. Napoli, 1975, vol. 39, suppl. 1, p. 259-266.
- Mangold K., Pettit G. - Vie et milieu, 1965, suppl. 19, p. 11-20.
- Marshall L.G., Webb S.D., Sepkoski J.J., jun., Raup D.M. - Science, 1982, vol. 215, N 4538, p. 1351-1357.
- Marshall N.B. Tiefseebiologie: Uebers. aus d. Engl. Jena: G. Fischer, 1957. 334 S.
- Martin A.W., Catala-Stucki I., Ward P.D. - Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1978, Bd. 156, N 2, S. 207-225.
- Mather J.A. - Veliger, 1978, vol. 21, N 2, p. 265-267.
- Mather J.A. - Veliger, 1980a, vol. 22, N 3, p. 286-290.
- Mather J.A. - Bull. Mar. Sci., 1980b, vol. 30, N 4, p. 848-857.
- Mather J.A. - Anim. Behav., 1982a, vol. 30, N 4, p. 1166-1170.
- Mather J.A. - Mar. Behav. and Physiol., 1982b, vol. 8, N 4, p. 285-293.
- Mather J.A., O'Dor R.K. - Mar. Behav. and Physiol., 1984, vol. 10, N 4, p. 259-271.
- McAllister D.E. - J. Fish. Res. Board Canada, 1967, vol. 24, N 3, p. 537-554.
- McCabra F.M., Hart R. - Nature, 1980, vol. 286, N 5774, p. 660-661.
- McGinnis R.F. - Science, 1974, vol. 186, N 4165, p. 736-738.
- McGowan J.A. - CaCOFI Atlas, 1967, vol. 6, p. 1-218.
- McGowan J.A. - In: The micropaleontology of the oceans. Cambridge: Univ. press, 1971, p. 3-74.
- McGowan J.A. - In: The biology of oceanic Pacific. Corvallis: Ore. Univ. press, 1974, p. 9-28.
- McSweeney E.S. - Malacologia, 1970, vol. 10, N 2, p. 323-332.
- McSweeney E.S. - Antarct. Res. Ser., 1978, vol. 27, p. 1-39.
- Mercer M.C. - In: Proc. symp. Mollusca. Ernakulam, 1968, pt 1, p. 265-276.
- Mercer M.C. - Annu. Rep. Amer. Malacol. Union for 1970, 1971, p. 30-33.
- Mercer M.C. - ICNAF Res. Doc. 73/71, Ser. N 3023, 1973, p. 1-14.
- Mercer M.C. - J. Fish. Res. Board Canada, 1975, vol. 32, N 7, p. 1145-1154.
- Mercer M.C. - Bull. Fish. Res. Board Canada, 1976, N 194, p. 41-42.
- Mesnil B. - ICNAF Res. Doc. 76/VI/65, Ser. N 3852, 1976, p. 1-20.
- Mesnil B. - Sci. et peche, 1977, N 265, p. 1-21.
- Messenger J.B. - Nature, 1963, vol. 197, N 4873, p. 1186-1187.
- Messenger J.B. - Anim. Behav., 1968, vol. 16, N 2/3, p. 342-357.
- Michel A., Grandperrin R. - Cah. ORSTOM. Océanogr., 1969, vol. 7, N 2, p. 45-52.
- Mikami S., Okutani T. - Venus, 1977, vol. 36, N 1, p. 29-41.
- Mikami S., Okutani T. - Venus, 1981, vol. 40, N 1, p. 57-62.
- Misaki H., Okutani T. - Venus, 1976, vol. 35, N 4, p. 211-213.
- Moynihan M. - Behaviour, 1983a, vol. 85, N 1/2, p. 25-40.
- Moynihan M. - Behaviour, 1983b, vol. 85, N 1/2, p. 42-56.
- Moynihan M., Rodaniche A.F. - Adv. Ethol., 1982, N 25, p. 1-151.
- Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. 2. Aufl. Jena: G. Fischer, 1965. Bd. 2, T. 2, 502 S.
- Muntz W.R.A. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1976, vol. 56, N 4, p. 963-976.
- Murakami K. - FAO Fish. Rep., 1976, N 170, suppl. 1, p. 9-17.
- Murakami K., Watanabe Y., Nakata J. - Res. Inst. North Pacif. Fish., 1981, spec. vol., p. 161-179.
- Murata M. - Biol. Oceanogr., 1983, vol. 2, N 2/4, p. 433-456.
- Murata M., Araya H. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1970, N 36, p. 1-17.
- Murata M., Ishii M. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1977, N 42, p. 1-23.
- Murata M., Ishii M., Araya H. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1976, N 41, p. 1-29.
- Murata M., Ishii M., Osako M. - Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1982, vol. 48, N 3, p. 351-354.
- Murata M., Ishii M., Shingu C. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1983, N 48, p. 53-77.
- Murata M., Onoda Y., Tashiro M., Yamagishi Y. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Labor., 1973, N 39, p. 1-25.
- Murillo M.M. - Rev. Biol. Trop., 1973, vol. 21, N 1, p. 127-137.
- Mutvei H. - Ark. zool., 1964, vol. 16, N 3, p. 221-278.
- Mutvei H. - Paläontol. Ztschr., Bd. 49, N 3, S. 196-202.
- Mutvei H., Reymont R.A. - Palaeontology, 1973, vol. 16, N 3, p. 623-636.
- Muus B.J. - Medd. Dan. fisk.-og havunders. N.S., 1956, vol. 1, N 15, p. 1-15.
- Naef A. Die Cephalopoden. - Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monogr. 35, Bd. 1, T. 1. 1921, S. 1-148; T. 2, 1923, S. 149-863.
- Naef A. Die fossilen Tintenfische. Jena: G. Fischer, 1922. 322 S.
- Naito M., Murakami K., Kobayashi T. - Res. Inst. North Pacif. Fish., 1977a, spec. vol., p. 339-351.
- Naito M., Murakami K., Kobayashi T. et al. - Res. Inst. North Pacif. Fish., 1977b, spec. vol., p. 321-337.
- Najaf S., Ktari M.H. - Bull. Inst. Nat. Sci. Techn. Océanogr. Pêche, Salammbô, 1979, vol. 6, N 1/4, p. 53-61.
- Natsukari Y. - Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ., 1970, vol. 30, p. 15-29.
- Natsukari Y. - Venus, 1983, vol. 42, N 4, p. 313-318.
- Natsukari Y. - Venus, 1984, vol. 43, N 3, p. 229-239.
- Nazumi T., Kasahara S., Hamabe M. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1979, N 30, p. 1-14.
- Neill S.R.S.J. - Pubbl. Staz. zool. Napoli, 1974, vol. 39, p. 64-69.
- Neill S.R.S.J., Cullen J.M. - J. Zool., 1974, vol. 172, N 4, p. 549-569.
- Nemoto T., Okiyama M., Takahashi M. - Mem. Nat. Inst. Polar Res., Tokyo, 1984, N 32, p. 89-92.
- Nesis K.N. - Veliger, 1970, vol. 12, N 3, p. 290-292.
- Nesis K.N. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 215-231.
- Nigmatullin Ch.M., Ostapenko A.A. - ICES C.M. 1976/K:6, 1976, p. 1-15.
- Nishimura S. - Publ. Seto Mar. Biol. Labor., 1966, vol. 14, N 4, p. 327-349.
- Nishimura S. - Publ. Seto Mar. Biol. Labor., 1968a, vol. 16, N 1, p. 61-70.
- Nishimura S. - Publ. Seto Mar. Biol. Labor., 1968b, vol. 16, N 1, p. 71-83.
- Nixon M. - J. Zool., 1966, vol. 150, N 1, p. 1-9.
- Nixon M. - Proc. Malacol. Soc. London, 1969, vol. 38, N 6, p. 529-540.
- Nixon M. - J. Zool., 1971, vol. 163, N 3, p. 277-284.
- Nixon M. - Malacologia, 1979, vol. 18, N 1/2, p. 431-443.
- Nixon M. - J. Zool., 1980, vol. 190, N 1, p. 53-57.
- Nixon M. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 233-247.
- Nixon M. - J. Zool., 1984, vol. 202, N 3, p. 441-447.
- Nixon M., Boyle P. - J. Zool., 1982, vol. 196, N 4, p. 439-444.
- Nixon M., Dilly P.N. - Symp. Zool. Soc. London, 1977, vol. 38, p. 447-511.
- O'Dor R.K. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 179-199.
- O'Dor R.K., Balch N. - In: Joint Oceanogr. Assembly. Halifax, 1982, Poster abstracts, vol. 1, p. 102.
- O'Dor R.K., Balch N., Foy E.A. et al. - J. Northwest Atlant. Fish. Sci., 1982, vol. 3, N 1, p. 41-45.
- O'Dor R.K., Durward R.D., Balch N. - Biol. Bull., 1977a, vol. 153, N 2, p. 322-335.
- O'Dor R.K., Durward R.D., Steadman D.B., Balch N. - ICES C.M. 1977/K:9, 1977b, p. 1-12.
- O'Dor R.K., Durward R.D., Vessey E., Amaratunga T. - ICNAF Sel. Pap., 1980, N 6, p. 15-21.
- O'Dor R.K., Macalister E.G. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 401-410.
- Officer C.B., Drake C.L. - Science, 1983, vol. 219, N 4591, p. 1383-1390.
- Okada Y.K. - Sci. Rep. Yokosuka City Mus., 1968, N 14, p. 81-94.
- Okada Y.K. - Sci. Rep. Yokosuka City Mus., 1969, N 15, p. 89-96.
- Okiyama M. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1965, N 14, p. 31-41.
- Okiyama M. - Publ. Seto Mar. Biol. Labor., 1969, vol. 17, N 1, p. 19-32.
- Okiyama M. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1970, N 22, p. 71-80.
- Okiyama M., Kasahara S. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1975, N 26, p. 35-40.
- Okutani T. - Venus, 1960, vol. 21, N 1, p. 39-41.
- Okutani T. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1965, N 41, p. 23-31.

- Okutani T.* - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1966, N 45, p. 61-79.
- Okutani T.* - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1967, N 50, p. 1-16.
- Okutani T.* - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1968a, N 55, p. 9-57.
- Okutani T.* - Venus, 1968b, vol. 27, N 1, p. 31-34.
- Okutani T.* - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1969, N 58, p. 83-96.
- Okutani T.* - Bull. Tokai Reg., Fish. Res. Labor., 1973, N 74, p. 83-111.
- Okutani T.* - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1974, N 80, p. 29-118.
- Okutani T.* - Veliger, 1975a, vol. 17, N 3, p. 243-246.
- Okutani T.* - J. Mar. Biol. Assoc. India, 1975b, vol. 15, N 1, p. 213-217.
- Okutani T.* - Venus, 1976, vol. 35, N 2, p. 73-81.
- Okutani T.* - FAO Fish. Techn. Pap., 1977, N 173, p. 1-62.
- Okutani T.* - Venus, 1978, vol. 37, N 4, p. 245-248.
- Okutani T.* Useful and latent cuttlefish and squids of the World. Tokyo: Nat. Coop. Assoc. Squid Processors, 1980. 66 p.
- Okutani T.* - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983a, vol. 1, p. 201-214.
- Okutani T.* - Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1983b, vol. A9, N 4, p. 161-168.
- Okutani T.* - Venus, 1983c, vol. 42, N 3, p. 241-247.
- Okutani T., Hasegawa M.* - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1979, N 99, p. 9-21.
- Okutani T., McGowan J.A.* - Bull. Scripps Inst. Oceanogr., 1969, vol. 14, p. 1-90.
- Okutani T., Murata M.* - Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 189-195.
- Okutani T., Tashiro M., Natsukari Y.* - Venus, 1981, vol. 40, N 2, p. 98-101.
- Okutani T., Tung I.-H.* - Veliger, 1978, vol. 21, N 1, p. 87-94.
- Okutani T., Suzuki K.* - Venus, 1975, vol. 34, N 1, p. 49-51.
- Okutani T., Wakatsuki A., Kubota T.* - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1976, N 86, p. 59-70.
- Okutani T., Watanabe T.* - Biol. Oceanogr., 1983, vol. 2, N 2/4, p. 401-431.
- Olsson A.A.* - Bull. Biol. Soc. Wash., 1972, N 2, p. 117-123.
- Omori M.* - Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo, 1969, vol. 4, p. 1-83.
- Oommen V.L.* - Ind. J. Mar. Sci., 1976, vol. 5, N 1, p. 135-137.
- Oommen V.L.* - Bull. Dep. Mar. Sci. Univ. Cochin, 1977, vol. 8, p. 73-152.
- Opreško L., Thomas R.* - Mar. Biol., 1975, vol. 31, N 1, p. 51-61.
- Orelli M. von.* - Rev. suisse zool., 1962, vol. 69, N 5, p. 139-202.
- Ørjstrand T.* - In: Adaptations within Antarctic ecosystems. Wash. (D.C.): Gov. Print. Off., 1977, p. 749-768.
- O'Sullivan D., Cullen J.M.* - Austral. J. Mar. and Freshwater Res., 1983, vol. 34, N 2, p. 261-285.
- Overath H., Boletzky S. von.* - Mar. Biol., 1974, vol. 27, N 4, p. 333-337.
- Packard A.* - Nature, 1961, vol. 190, N 4777, p. 736-737.
- Packard A.* - Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 1963, N spéc. 1 D., p. 35-49.
- Packard A.* - Arch. zool. ital., 1966, vol. 51, N 2, p. 523-542.
- Packard A.* - Biol. Revs, 1972, vol. 47, N 2, p. 241-307.
- Packard A., Bone Q., Hignette M.* - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1980, vol. 60, N 2, p. 313-327.
- Packard A., Hochberg F.G.* - Symp. Zool. Soc. London, 1977, vol. 38, p. 191-231.
- Packard A., Sanders G.* - Endeavour, 1969, vol. 28, N 104, p. 92-99.
- Packard A., Sanders G.* - Anim. Behav., 1972, vol. 19, N 4, p. 780-790.
- Palacio F.J.* - Bull. Mar. Sci., 1978, vol. 28, N 2, p. 282-296.
- Parker R.H.* - Vid. medd. Dan. naturhist. foren., 1964, vol. 126, p. 1-178.
- Pascual E.* - Invest. pesq., 1978, vol. 42, N 2, p. 421-442.
- Pearcy W.G., Beal A.* - Deep-Sea Res., 1973, vol. 20, N 1, p. 107-108.
- Péres J.M.* Océanographie biologique et biologie marine. T. 1. La vie benthique. P.: Presses Univ. de France, 1961. 542 p.
- Péres J.M.* - Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 1967, vol. 5, p. 449-533.
- Péres J.M., Picard J.* - Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, 1964, N 31, fasc. N 47, p. 1-137.
- Pereyra W.T.* - Pacif. Sci., 1965, vol. 19, N 4, p. 427-441.
- Pérez-Gándaras G., Guerra Á.* - Invest. pesq., 1978a, vol. 42, N 1, p. 189-211.
- Pérez-Gándaras G., Guerra Á.* - Invest. pesq., 1978b, vol. 42, N 2, p. 401-414.
- Petuch E.J.* - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1982, vol. 37, N 2/4, p. 277-312.
- Pfeffer G.* Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. - Erg. Plankton-Exped. Humboldt-Stiftung, 1912, Bd. 2, F.a., S. 1-815.
- Pfeiffer W.* - Neptun, 1963, Bd. 3, N 2, S. 34-37.
- Pickford G.E.* - Ann. N.Y. Acad. Sci. Ser. 2, 1940, vol. 2, N 7, p. 169-181.
- Pickford G.E.* - Trans. Conn. Acad. Arts Sci., 1945, vol. 36, p. 701-811.
- Pickford G.E.* - Dana-Rep., 1946, N 29, p. 1-45.
- Pickford G.E.* - Dana-Rep., 1949a, N 32, p. 1-132.
- Pickford G.E.* - J. Mar. Res., 1949b, vol. 8, N 1, p. 73-83.
- Pickford G.E.* - Galathea-Rep., 1959, vol. 1, p. 243-253.
- Pickford G.E.* - J. Mar. Biol. Assoc. India, 1975, vol. 16, N 1, p. 43-48.
- Pierror-Bults A.C.* - Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam, 1976, vol. 5, N 8, p. 59-72.
- Pilbeam D., Gould S.J.* - Science, 1974, vol. 186, N 4167, p. 892-901.
- Pilson M.E.Q., Taylor P.B.* - Science, 1961, vol. 134, N 3487, p. 1366-1368.
- Pojeta J. jun.* - Tulane Stud. Geol. Paleontol., 1980, vol. 16, N 2, p. 55-80.
- Pollard J.E.* - Palaeontology, 1968, vol. 11, p. 376-388.
- Potrmann A.* - Rev. suisse zool., 1952, vol. 59, N 13, p. 288-293.
- Powell A.W.B.* - Tuatara, 1961, vol. 9, N 1, p. 1-8.
- Rahaman A.A.* - Proc. Ind. Acad. Sci. B, 1968, vol. 67, N 3, p. 104-113.
- Rancurel P.* - Cah. ORSTOM. Océanogr., 1970, vol. 8, N 4, p. 3-87.
- Rancurel P.* - Cah. ORSTOM. Océanogr., 1971, vol. 9, N 2, p. 125-145.
- Rancurel P.* - Cah. ORSTOM. Océanogr., 1976, vol. 14, N 1, p. 71-80.
- Rancurel P.* - Cah. Indo-Pacif., 1980, vol. 2, N 2, p. 217-232.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., jun.* - Science, 1982, vol. 215, N 4539, p. 1501-1503.
- Recksiek C.W., Frey H.W.* - Fish. Bull. Cal., 1978, N 169, p. 1-185.
- Rees W.J.* - Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Zool., 1956, vol. 3, N 6, p. 283-293.
- Rehder H.A.* - Smithsonian Contribs Zool., 1980, N 289, p. 1-167.
- Reid J.L., Brinton E., Fleminger A. et al.* - In: Advances in oceanography. N.Y.; L.: Plenum press, 1978, p. 65-130.
- Reitner J., Urlichs M.* - Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1983, Bd. 16, N 3, S. 450-465.
- Retamal M.A., Orellana M.* - Bol. Sos. biol. Concepcion, 1977, vol. 51, N 1, p. 253-259.
- Reyss D.* - Deep-Sea Res., 1973, vol. 20, N 12, p. 1119-1124.
- Richard A.* - C. r. Acad. sci. D, 1966a, vol. 263, N 16, p. 1138-1141.
- Richard A.* - C. r. Acad. sci. D, 1966b, vol. 263, N 25, p. 1998-2001.
- Richard A.* - C. r. Acad. sci. D, 1967a, vol. 264, N 10, p. 1315-1318.
- Richard A.* - C. r. Soc. biol., 1967b, vol. 161, N 3, p. 620-624.
- Richard A.* - C. r. Acad. sci. D, 1968, vol. 267, N 26, p. 2360-2363.
- Richard A.* - Experimentia, 1969, vol. 25, N 10, p. 1051-1052.
- Richard A.* - C. r. Acad. sci. D, 1971, vol. 272, N 1, p. 106-109.
- Richard A.* - Haliotis, 1972, vol. 2, N 2, p. 195-202.
- Richard A.* - In: 10th Europ. symp. mar. biol. Ostende, 1975. S.I., 1975, vol. 1, p. 359-380.
- Richard A.* - Haliotis, 1976, vol. 5, N 1/2, p. 186-195.
- Richard A., Lematre J.* - Publ. Staz. zool. Napoli, 1975, vol. 39, suppl. 1, p. 547-594.
- Riegraf W., Hauff R.* - Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1983, Bd. 165, N 3, S. 466-483.
- Roberts P.E.* - Occas. Publs. Fish. Res. Div. Wellington, 1979, N 19, p. 35-41.
- Roberts P.E.* - Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 297-303.
- Robison B.H., Young R.E.* - Pacif. Sci., 1981, vol. 35, N 1, p. 39-44.
- Robson G.C.* - Proc. Zool. Soc. London for 1925, 1926, pt 4, p. 1323-1356.
- Robson G.C.* A monograph of the recent Cephalopoda based on the collections in the British Museum (Natural History): 2 vol. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.). Vol. 1. 1929. 236 p.; Vol. 2. 1932. 359 p.
- Robson G.C.* - Ann. and Mag. Natur. Hist. Ser. 10, 1930, vol. 6, N 34, p. 544-547.
- Rodaniche A.F.* - Bull. Mar. Sci., 1984, vol. 35, N 1, p. 99-104.
- Roeleveld M.A.* - Ann. S. Afr. Mus., 1972, vol. 59, N 10, p. 193-313.
- Roeleveld M.A.* - Ann. S. Afr. Mus., 1982, vol. 89, N 4, p. 249-264.
- Roger C., Grandperrin R.* - Linnol. and Oceanogr., 1976, vol. 21, N 5, p. 731-735.
- Roger J.* - Bull. Soc. geol. France. Sér. 5, 1944, vol. 14, N 1/3, p. 83-98.

- Roper C.F.E. - Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 1963, vol. 13, N 2, p. 343-353.
- Roper C.F.E. - Bull. Mar. Sci., 1965, vol. 15, N 3, p. 589-598.
- Roper C.F.E. - Dana-Rep., 1966, N 66, p. 1-46.
- Roper C.F.E. - Bull. US Nat. Mus., 1969, N 291, p. 1-210.
- Roper C.F.E. - In: Mediterranean biol. studies. Final report. Wash. (D.C.): Smithsonian Inst., 1972, vol. 1, p. 282-346.
- Roper C.F.E. - Bull. Amer. Malacol. Union for 1974, 1974, p. 27-30.
- Roper C.F.E., Boss K.J. - Sci. Amer., 1982, vol. 246, N 1, p. 82-89.
- Roper C.F.E., Brundage W.L., jun. - Smithsonian Contr. Zool., 1972, N 121, p. 1-46.
- Roper C.F.E., Lu C.C. - Proc. Biol. Soc. Wash., 1979, vol. 91, N 4, p. 1039-1059.
- Roper C.F.E., Lu C.C., Mangold K. - Proc. Biol. Soc. Wash., 1969, vol. 82, p. 295-321.
- Roper C.F.E., Sweeney M.J. - Bull. Amer. Malacol. Union for 1976, 1976, p. 21-28.
- Roper C.F.E., Sweeney M.J. - Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 29-47.
- Roper C.F.E., Voss G.L. - Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 49-63.
- Roper C.F.E., Young R.E. - Proc. US Nat. Mus., 1967, vol. 123, N 3612, p. 1-9.
- Roper C.F.E., Young R.E. - Antarct. Res. Ser., 1968, vol. 11, p. 203-214.
- Roper C.F.E., Young R.E. - Proc. Biol. Soc. Wash., 1972, vol. 85, N 16, p. 205-222.
- Roper C.F.E., Young R.E. - Smithsonian Contr. Zool., 1975, N 209, p. 1-51.
- Roper C.F.E., Young R.E., Voss G.L. - Smithsonian Contr. Zool., 1969, N 13, p. 1-32.
- Rosenbaum S. - Underwater Natur., 1976, vol. 10, N 1, p. 16-18.
- Rosenberg A.A., Wiborg K.F., Beck I.M. - Sarsia, 1980, vol. 66, N 1, p. 53-57.
- Ross D.M. - Nature, 1971, vol. 230, N 5293, p. 401-402.
- Rost Martins H. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1982, vol. 62, N 4, p. 799-808.
- Rowe V.L., Mangold K. - J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1975, vol. 17, N 2, p. 157-164.
- Runnegar B., Pojeta J., jun. - Science, 1974, vol. 176, N 4161, p. 311-317.
- Russell B.C. - Austral. Natur. Hist., 1974, vol. 18, N 3, p. 110-113.
- Russell E.S. Form and function: A contribution to the history of animal morphology. L.: J. Murray, 1916, 384 p.
- Sacarrao G.da F. - Arq. Mus. Bocage, 1951, vol. 22, p. 103-105.
- Sacarrao G.da F. - Rev. Fac. cienc. Lisboa, Sér. 2, 1952, vol. C2, N 2, p. 201-204.
- Salarrão G.da F. - Rev. Fac. cienc. Lisboa, Sér. 2, 1961, vol. C8, N 2, p. 167-202.
- Saito R. - FAO Fish. Rep., 1976, vol. 170, suppl. 1, p. 53-60.
- Sakamoto I. - FAO Fish. Rep., 1976, vol. 170, suppl. 1, p. 77-78.
- Sakthivel M., Aravindakshan P.N. - Intern. Indian Ocean Exped. Plankton Atlas, 1971, vol. 3, N 2, p. 1-20.
- Sakurai T. - In: Proc. Indo-Pacif. Fish. Council., 15th Sess., 1972, sect. 3. Bangkok: IPFC, 1974, p. 496-511.
- Salvini-Plawen L.von. - Ztschr. wiss. Zool., 1972, Bd. 184, N 3/4, S. 205-394.
- Salvini-Plawen L.von. - Malacologia, 1980, vol. 19, N 2, p. 249-278.
- Sanchez P. - Rapp. et proc.-verb. réun. Commis. intern. explor. Mer méditerr., 1979, vol. 25/26, N 10, p. 185-187.
- Sanchez P. - Rapp. et proc.-verb. réun. Commis. intern. explor. Mer méditerr., 1981, vol. 27, N 5, p. 209-212.
- Sanchez P. - Invest. pesq., 1984, vol. 48, N 1, p. 59-70.
- Sanders G.D. - In: Invertebrate learning. N.Y.: L. Plenum press., 1975, vol. 3, p. 1-101.
- Sanzo L. - Mem. Real Comit. Talassogr. Ital., 1929, N 161, p. 1-9.
- Sarvesan R. - J. Mar. Biol. Assoc. India, 1971, vol. 11, N 1/2, p. 203-205.
- Sasaki M. - In: Proc. 3rd Pan-Pacif. Sci. Congr. Tokyo, 1928, vol. 2, p. 2249.
- Sasaki M. - J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ., 1929, suppl. 20, p. 1-357.
- Sato T. - FAO Fish. Rep., 1976, N 170, suppl. 1, p. 61-67.
- Saunders W.B. - Veliger, 1981a, vol. 24, N 1, p. 1-7.
- Saunders W.B. - Veliger, 1981b, vol. 24, N 1, p. 8-17.
- Saunders W.B. - Science, 1984, vol. 224, N 4652, p. 990-992.
- Saunders W.B., Spinosa C. - Paleobiology, 1978, vol. 4, N 3, p. 349-358.
- Saunders W.B., Spinosa C. - Science, 1979, vol. 204, N 4398, p. 1199-1201.
- Saunders W.B., Spinosa C., Teichert C., Banks R.C. - Palaeontology, 1978, vol. 21, N 1, p. 129-141.
- Saunders W.B., Wehman D.A. - Paleobiology, 1977, vol. 3, N 1, p. 83-89.
- Schäfer W. Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. Frankfurt a.M.: W: Kramer, 1962, 667 S.
- Schenck H.G., Keen M.A. - Proc. Amer. Philos. Soc., 1935, vol. 76, N 6, p. 921-938.
- Schöne R. - Mitt. Inst. Seefisch. Hamburg, 1977, N 21, S. 1-48.
- Schopf T.J.M. - Evolution, 1982, vol. 36, N 6, p. 1147-1157.
- Schröder W. - S.-Ber. Naturforsch. Freunde Berlin. N.F., 1966, Bd. 6, N 1/3, S. 101-107.
- Schröder W. - Zoo (Anvers), 1969, vol. 34, N 3, p. 140-143.
- Schuldt M. - Monogr. Com. invest. cient. Prov. Buenos Aires; La Plata, 1979, N 10, p. 1-110.
- Schwarz E.H.L. - J. Mar. Zool. Microsc., 1894, vol. 1, N 4, p. 87-92.
- Sepkoski J.J., jun., Bambach R.K., Raup D.M., Valentine J.W. - Nature, 1981, vol. 293, N 5832, p. 435-437.
- Serchuk M.F., Rathjen W.F. - Mar. Fish. Rev., 1974, vol. 36, N 1, p. 10-17.
- Shibata K., Flores E.E.C. - FAO Fish. Circ., 1972, N 142, p. 7-13.
- Shimek R. - Amer. Malacol. Bull., 1984, vol. 2, p. 91-92.
- Shimomura F., Fukataki H. - Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Labor., 1957, N 6, p. 155-290.
- Shojima Y. - Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Labor., 1971, N 41, p. 21-44.
- Shojima Y. - Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Labor., 1972, N 42, p. 25-28.
- Silas E.G. - In: Proc. symp. Mollusca. Ernakulam., 1968, pt 1, p. 277-359.
- Singley C.T. - Malacologia, 1982, vol. 23, N 1, p. 177-192.
- Singley C.T. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 69-74.
- Sissenwine M.P. - ICNAF Res. Doc. 76/VI/31, Ser. N 3811, 1976, p. 1-5.
- Sissenwine M.P., Tibbets A.M. - ICNAF Res. Doc. 76/VI/30, Ser. N 3810, 1976, p. 1-18.
- Slack E.B. - World Fish., 1973, vol. 22, N 9, p. 42-46.
- Slobodkin L. Growth and regulation of animal populations. N.Y.: Holt et al., 1962, 184 p.
- Smale M.J., Buchan R.P. - Mar. Biol., 1981, vol. 65, N 1, p. 1-12.
- Smith H.K. - Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 285-290.
- Smith P.J., Roberts P.E., Hurst R.J. - N.Z. J. Mar. and Freshwater Res., 1981, vol. 15, N 3, p. 247-253.
- Soest R.W.M. van. - Beaufortia, 1975, vol. 23, N 307, p. 181-215.
- Solis Ramirez M.J. - Publ. Inst. nat. invest. biol. pesq. México, 1967, N 18, p. 1-90.
- Spratt J.D. - CalCOFI Rep., 1979, vol. 20, p. 58-64.
- Springer V. - Smithsonian Contr. Zool., 1982, N 367, p. 1-182.
- Squires H.J. - J. Fish. Res. Board Canada, 1957, vol. 14, N 5, p. 693-728.
- Squires H.J. - J. Fish. Res. Board Canada, 1967, vol. 24, N 6, p. 1209-1217.
- Stanley S.M. - Proc. Nat. Acad. Sci. US, 1975, vol. 72, N 2, p. 646-650.
- Stanley S.M. Macroevolution: pattern and process. San Francisco: W.H. Freeman, 1979, 332 p.
- Stanley S.M. - Evolution, 1982, vol. 36, N 3, p. 460-473.
- Steinmann G. - Ztschr. Indukt. Abst. Vererb., 1925, Bd. 36, N 3/4, S. 350-416.
- Stenzel H.B. - In: Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence: Kans. Univ. press, 1964, pt K., vol. 3, p. K59-K93.
- Stephenson T.A. - Ann. Natal Mus., 1947, vol. 11, N 2, p. 207-324.
- Stephens P.R., Young J.Z. - Nature, 1978, vol. 271, N 5644, p. 444-445.
- Stoffers P., Ross D.A. - Init. Rep. DSDP, 1974, vol. 23, p. 849-865.
- Strauch F. - Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges., 1972, Bd. 531, S. 1-211.
- Stuardo J.B. - Bol. Inst. biol. mar. Mar del Plata, 1964, N 7, p. 79-91.
- Studies on Japanese common squid (Todarodes pacificus Steenstrup). - Bull. Techn. Council. Agr. Fish. Tokyo, Res. Stud., 1972, N 57, p. 1-246.
- Summers W.C. - Biol. Bull., 1968, vol. 135, N 2, p. 366-377.
- Summers W.C. - Biol. Bull., 1969, vol. 137, N 1, p. 202-216.
- Summers W.C. - Biol. Bull., 1971, vol. 141, N 1, p. 189-201.
- Summers W.C. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983, vol. 1, p. 115-142.
- Suzuki H., Hamabe M. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1976, N 86, p. 71-80.
- Suzuki S., Misaki H., Okutani T. - Venus, 1979, vol. 38, N 2, p. 153-155.
- Suzuki T. - Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1963, vol. 2, N 2, p. 75-153.
- Suzuki T. - FAO Fish. Rep., 1976, N 170, suppl. 1, p. 89-92.
- Suzuki T., Tashiro M., Yamagishi Y. - Bull.

- Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1974, vol. 25, N 3, p. 238-246.
- Szarski H. - Bull. Acad. pol. sci. Ser. sci. biol., cl. II, 1983, vol. 29, N 9/10, p. 381-383.
- Tabeta O. - J. Shimonoseki Univ. Fish., 1972, vol. 21, N 1, p. 81-151.
- Taege M. - Poseidon, 1970, N 104, S. 360-363.
- Takechi H., Kawasaki T. - Tohoku J. Agr. Res., 1981, vol. 32, N 3, p. 122-137.
- Takeda M., Okutani M. Crustaceans and molluscs trawled off Suriname and French Guiana. Tokyo: Jap. Mar. Fish. Resource Res. Center, 1983.
- Takt I. - Venus, 1941, vol. 10, N 3/4, p. 140-156.
- Taki I. - J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ., 1961, vol. 3, N 2, p. 297-316.
- Taki I. - J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ., 1963, vol. 5, N 1, p. 57-93.
- Taki I. - J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ., 1964, vol. 5, N 2, p. 277-343.
- Takt I. - Seto Mar. Biol. Labor. Spec. Publ., 1981, vol. 7, pt 1, p. 233-264.
- Tang I., Khoo H.-W. - Veliger, 1974, vol. 16, N 4, p. 405-410.
- Tardent P. - Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 1962, N spéc. 1A, p. 41-46.
- Tarleton K., Doak W. - Skin Diver, 1968, vol. 17, N 11, p. 36-39.
- Tashiro M., Yamagishi Y., Suzuki T. - Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stat., 1972, N 14, p. 1-16.
- Taylor P.B., Chen L.-C. - Pacif. Sci., 1969, vol. 23, N 3, p. 311-316.
- Telchert C. - Spec. Publ. Dep. Geol. Kans. Univ., 1967, N 2, p. 162-210.
- Termier H., Termier G. - Ann. Soc. géol. Nord, 1971, vol. 90, N 3, p. 109-112.
- Thiede J. - Nature, 1978, vol. 276, N 5689, p. 680-683.
- Thiede J. - GeoJournal, 1979, vol. 3, N 3, p. 263-272.
- Thiel M. - Abh. und Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, 1971, Bd. 15, S. 37-41.
- Thiele J. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Jena: G. Fischer, 1934, Bd. 3, S. 779-1022; Cephalopoda: S. 948-995.
- Thomas R.F. - Bull. Mar. Sci., 1977, vol. 27, N 3, p. 353-392.
- Thomas R.F. - Sea Front., 1978, vol. 24, N 2, p. 74-83.
- Thomas R.F., Opresko L. - Nautilus, 1983, vol. 87, N 3, p. 61-65.
- Thomson K.S. - Nature, 1976, vol. 261, N 5561, p. 578-580.
- Thomson K.S. - In: Patterns of evolution as illustrated by fossil record. Amsterdam: Elsevier, 1977, p. 377-404.
- Thore S. - Dana-Rep., 1949, N 33, p. 1-85.
- Thorson G. - In: Proc. 1st Europ. malacol. congr., 1965, p. 5-25.
- Thunell R.C. - Quatern. Res., 1979, vol. 11, p. 353-372.
- Tinbergen L. - Arch. Néerl. Zool., 1939, vol. 3, N 2/3, p. 323-364.
- Tinbergen L., Verwey J. - Arch. Néerl. Zool., 1945, vol. 7, N 1/2, p. 231-286.
- Toll R.B. - Bull. Mar. Sci., 1981, vol. 31, N 1, p. 83-95.
- Toll R.B. - Proc. Biol. Soc. Wash., 1983, vol. 96, N 3, p. 365-369.
- Toll R.B., Hess S.C. - Proc. Biol. Soc. Wash., 1981, vol. 94, N 3, p. 753-760.
- Tompsett D.H. - Liverpool Mar. Biol. Comm. Mem., 1939, vol. 32, p. 1-184.
- Torchio M. - Conchiglia, 1976, vol. 12, N 11/12, p. 251-262.
- Tranter D.J., Augustine O. - Mar. Biol., 1973, vol. 18, N 2, p. 115-128.
- Trueman E.R. - Malacologia, 1969, vol. 9, N 1, p. 243-248.
- Trueman E.R., Packard A. - J. Exp. Biol., 1968, vol. 49, N 3, p. 495-507.
- Tsuji F.I., Leisman G.B. - Proc. Nat. Acad. Sci. US, 1981, vol. 78, N 11, p. 6719-6723.
- Tucker J.K., Mapes R.H. - Veliger, 1978, vol. 21, N 1, p. 95-98.
- Tung I.-H. - Rep. Inst. Fish. Biol. Taipei, 1976a, vol. 3, N 2, p. 26-48.
- Tung I.-H. - Rep. Inst. Fish. Biol. Taipei, 1976b, vol. 3, N 2, p. 49-66.
- Urstin E. - Medd. Dan. fisk-og havunders. N.S., 1960, vol. 2, N 24, p. 1-204.
- Valentine J.W. - Limnol. and Oceanogr., 1966, vol. 11, N 2, p. 198-211.
- Van Heukelem W.F. - J. Zool., 1973, vol. 169, N 3, p. 299-315.
- Van Heukelem W.F. - Lab. Anim. Sci., 1977, vol. 27, N 5, pt 2, p. 852-859.
- Van Heukelem W.F. - In: Reproductive ecology of marine invertebrates. Columbia: Univ. S.C. press, 1979, p. 123-134.
- Van Heukelem W.F. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983a, vol. 1, p. 267-276.
- Van Heukelem W.F. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983b, vol. 1, p. 311-323.
- Vecchione M. - Proc. Biol. Soc. Wash., 1979, vol. 91, N 4, p. 1060-1075.
- Verrill A.E. - Rep. US Comm. Fish., 1882, vol. 7, p. 211-455.
- Vevers H.G. - Proc. Zool. Soc. London, 1961, vol. 137, N 2, p. 311-315.
- Vevers H.G. - Bull. Inst. océanogr. Monaco, 1962, N spéc. 1A, p. 125-130.
- Vinogradov V.I., Noskov A.S. - ICNAF Sci. Pap., 1979, N 5, p. 31-36.
- Voss G.L. - Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 1953, vol. 2, N 4, p. 602-609.
- Voss G.L. - Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 1955, vol. 5, N 2, p. 81-115.
- Voss G.L. - Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 1956, vol. 6, N 2, p. 85-178.
- Voss G.L. - Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 1957, vol. 7, N 4, p. 370-378.
- Voss G.L. - Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 1962, vol. 12, N 2, p. 264-305.
- Voss G.L. - Bull. US Nat. Mus., 1963, N 234, p. 1-180.
- Voss G.L. - Stud. Trop. Oceanogr. Miami, 1967a, vol. 5, p. 511-535.
- Voss G.L. - Ann. S. Afr. Mus., 1967b, vol. 50, N 5, p. 61-88.
- Voss G.L. - In: Proc. Symp. Oceanogr. Fish. Resources Trop. Atlantic, Abidjan, 1966. Rome: FAO, 1969, p. 91-99.
- Voss G.L. - FAO Fish. Rep., 1971a, N 71, pt 2, p. 307-323.
- Voss G.L. - Bull. Mar. Sci., 1971b, vol. 21, N 1, p. 1-34.
- Voss G.L. - Nat. Geogr. Mag., 1971c, vol. 140, N 6, p. 776-799.
- Voss G.L. - FAO Fish. Circ., 1973, N 149, p. 1-75.
- Voss G.L. - Veliger, 1974, vol. 16, N 4, p. 367-369.
- Voss G.L. - Bull. Mar. Sci., 1975, vol. 25, N 3, p. 346-352.
- Voss G.L. - Proc. Biol. Soc. Wash., 1976, vol. 88, N 42, p. 447-458.
- Voss G.L. - Bull. Mar. Sci., 1982, vol. 32, N 2, p. 426-433.
- Voss G.L. - Mem. Nat. Mus. Victoria, 1983, N 44, p. 229-241.
- Voss G.L., Williamson G.R. - Cephalopods of Hong Kong. Hong Kong: Gov. press, 1972. 138 p.
- Voss N.A. - Bull. Mar. Sci., 1969, vol. 19, N 4, p. 713-867.
- Voss N.A. - Bull. Mar. Sci., 1974, vol. 24, N 4, p. 939-956.
- Voss N.A. - Bull. Mar. Sci., 1980, vol. 30, N 2, p. 365-412.
- Voss N.A., Voss R.S. - Malacologia, 1983, vol. 23, N 2, p. 397-426.
- Voss R.S., Estabrook G.F., Voss N.A. - Ztschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch., 1983, Bd. 21, N 2, S. 81-95.
- Walker J.J., Longo N., Bitterman M.E. - Behav. Res. Meth. and Instrum., 1970, vol. 2, N 1, p. 15-18.
- Wallace I.C., O'Dor R.K., Amaratunga T. - NAFO Sci. Coun. Stud., 1981, N 1, p. 65-69.
- Waller R.A., Wicklund R.I. - BioScience, 1968, vol. 18, N 2, p. 110-111.
- Ward P.D. - Paleobiology, 1979, vol. 5, N 1, p. 40-49.
- Ward P.D. - Paleobiology, 1980, vol. 6, N 3, p. 247-249.
- Ward P.D. - Natur. Hist., 1982, vol. 91, N 10, p. 64-69.
- Ward P.D. - Sci. Amer., 1983a, vol. 249, N 4, p. 114-124.
- Ward P.D. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press, 1983b, vol. 1, p. 11-28.
- Ward P.D., Boletzky S.von. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1984, vol. 64, N 4, p. 955-966.
- Ward P.D., Carlson B., Weekly M., Brumbaugh B. - Nature, 1984, vol. 309, N 5965, p. 348-350.
- Ward P.D., Greenwald L. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1981, vol. 62, N 2, p. 469-475.
- Ward P.D., Greenwald L., Greenwald O.E. - Sci. Amer., 1980, vol. 243, N 4, p. 162-175.
- Ward P.D., Greenwald L., Magnier Y. - Paleobiology, 1981, vol. 7, N 4, p. 481-493.
- Ward P.D., Martin A.W. - J. Exp. Zool., 1978, vol. 205, N 1, p. 5-12.
- Ward P.D., Martin A.W. - Veliger, 1980, vol. 22, N 3, p. 259-264.
- Ward P.D., Stone R., Westermann G., Martin A. - Paleobiology, 1977, vol. 3, N 4, p. 377-378.
- Ward P.D., Westermann G.E.G. - J. Paleontol., 1977, vol. 51, N 2, p. 367-372.
- Ward P.D., Wicksten M. - Veliger, 1980, vol. 23, N 2, p. 119-124.
- Watanabe H. - Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Labor., 1958, N 7, p. 72-81.
- Watanabe T. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1965, N 43, p. 1-12.
- Wells M.J. - Behaviour, 1958, vol. 12, N 1/2, p. 96-111.
- Wells M.J. Brain and behaviour in cephalopods. L.: Heinemann, 1962. 171 p.
- Wells M.J. - In: Physiology of Mollusca. N.Y.; L.: Acad. press, 1966, vol. 2, p. 523-590.
- Wells M.J. In: Perspectives in experimental

- biology. Oxford etc.: Pergamon press, 1976, vol. 1, p. 157-166.
- Wells M.J. Octopus: Physiology and behaviour of an advanced invertebrate. L.: Chapman, Hall, 1978, 424 p.
- Wells M.J., Wells J. - Nature, 1969, vol. 222, N 5190, p. 293-294.
- Wells M.J., Wells J. - J. Zool., 1970, vol. 161, N 1, p. 65-74.
- Westermann G.E.G. - Life Sci. Contribs. Roy. Ontario Mus., 1971, vol. 78, p. 1-39.
- Westermann G.E.G. - Lethaia, 1973, vol. 6, N 4, p. 383-403.
- Westermann G.E.G. - Paläontol. Ztschr., 1975, Bd. 49, N 3, S. 221-234.
- Wiborg K.F. Fiskets Gang, 1972, vol. 58, N 24, p. 492-501.
- Wiborg K.F. - Fiskets Gang, 1978, vol. 64, N 19, p. 615-621.
- Wiborg K.F. Fisken og havet, 1979a, N 1, p. 33-46.
- Wiborg K.F. - Fisken og havet, 1979b, N 3, p. 9-19.
- Wiborg K.F. - Fisken og havet, 1980a, N 1, p. 1-7.
- Wiborg K.F. - Fisken og havet, 1980b, N 3, p. 13-27.
- Wiborg K.F. - Fisken og havet, 1981, N 2, p. 31-45.
- Wiborg K.F. - Fisken og havet, 1982, N 2, p. 13-25.
- Wiborg K.F., Gjøsæter J. - ICES C.M., 1981/K:14, 1981, p. 1-23.
- Wiborg K.F., Gjøsæter J., Beck I.M. - ICES C.M. 1982/K:30, 1982a, p. 1-17.
- Wiborg K.F., Gjøsæter J., Beck I.M. ICES C.M. 1982/K: 31, 1982b, p. 1-18.
- Wiborg K.F., Gjøsæter J., Beck I.M. - Fisken og havet, 1984, N 2, p. 1-11.
- Wiedmann J. - Biol. Revs, 1973, vol. 48, N 2, p. 159-194.
- Williamson P.G. - Nature, 1981, vol. 293, N 5832, p. 437-443.
- Wilson A.C., Sarich V.M. - Proc. Nat. Acad. Sci. US, 1969, vol. 63, N 4, p. 1888-1903.
- Wodinsky J. - Amer. Zool., 1968, vol. 9, N 3, p. 997-1010.
- Wodinsky J. - Nature, 1971, vol. 229, N 5285, p. 493-494.
- Wodinsky J. - Mar. Biol., 1972, vol. 16, N 1, p. 59-63.
- Wodinsky J. - J. Gen. Physiol., 1973a, vol. 88, N 2, p. 179-183.
- Wodinsky J. - Mar. Biol., 1973b, vol. 20, N 2, p. 154-164.
- Wodinsky J. - Science, 1977, vol. 198, N 4320, p. 948-951.
- Wodinsky J. - Anim. Behav., 1978, vol. 26, N 3, p. 803-813.
- Wolfe D.C. - Austral. Fish., 1973, vol. 32, N 3, p. 5-9.
- Wood F.G., jun. - In: Proc. 16th Intern. zool. congr. Wash., (D.C.), 1963, vol. 1, p. 73.
- Worms J. - In: Cephalopod life cycles. L.: Acad. press. 1983, vol. 1, p. 143-157.
- Wormuth J.H. - Bull. Scripps Inst. Oceanogr., 1976, vol. 23, p. 1-90.
- Yagi T. - Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1960, vol. 26, N 7, p. 646-652.
- Yamamoto K., Okutani T. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1975, N 83, p. 45-96.
- Yarnall J.L. - Anim. Behav., 1969, vol. 17, N 4, p. 747-754.
- Yasui T. - FAO Fish. Rep., 1976, N 170, suppl. 1, p. 24-29.
- Yasunaga Y., Kajihara T. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1969, N 60, p. 195-205.
- Yasunaga Y., Kajihara N., Nishiwaki M. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1971, N 66, p. 145-159.
- Yochelson E.L. - Malacologia, 1978, vol. 17, N 2, p. 165-191.
- Yochelson E.L., Flower R.H., Webers G.F. - Lethaia, 1973, vol. 6, N 3, p. 275-309.
- Young J.Z. - Proc. Zool. Soc. London, 1960, vol. 133, N 3, p. 471-479.
- Young J.Z. - Proc. Zool. Soc. London, 1962, vol. 138, N 1, p. 157-162.
- Young J.Z. - J. Zool., 1970, vol. 162, N 4, p. 437-447.
- Young J.Z. The anatomy of the nervous system of Octopus vulgaris. Oxford: Clarendon press, 1971. 690 p.
- Young J.Z. - Nature, 1976, vol. 264, N 5586, p. 572-574.
- Young J.Z. - Symp. Zool. Soc. London, 1977, vol. 38, p. 377-434.
- Young J.Z. - J. Zool., 1984, vol. 203, N 1, p. 1-21.
- Young R.E. - Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 1964, vol. 14, N 3, p. 444-452.
- Young R.E. - Smithsonian Contribs Zool., 1972a, N 97, p. 1-159.
- Young R.E. - Deep-Sea Res., 1972b, vol. 19, N 9, p. 651-660.
- Young R.E. - Pacif. Sci., 1972c, vol. 26, N 4, p. 400-404.
- Young R.E. - Pacif. Sci., 1973a, vol. 27, N 1, p. 1-7.
- Young R.E. - Nautilus, 1973b, vol. 87, N 2, p. 53-58.
- Young R.E. - Pacif. Sci., 1975a, vol. 29, N 1, p. 19-25.
- Young R.E. - Pacif. Sci., 1975b, vol. 29, N 2, p. 211-218.
- Young R.E. - Pacif. Sci., 1975c, vol. 29, N 3, p. 243-255.
- Young R.E. - Comp. Biochem. and Physiol. B, 1975d, vol. 52, N 1, p. 141-143.
- Young R.E. - Symp. Zool. Soc. London, 1977, vol. 38, p. 161-190.
- Young R.E. - Fish. Bull. US, 1978, vol. 76, N 3, p. 583-615.
- Young R.E., Arnold J.M. - Malacologia, 1982, vol. 23, N 1, p. 135-163.
- Young R.E., Kampa E.M., Maynard S.D. et al. - Deep-Sea Res., 1980, vol. 27, N 9A, p. 671-691.
- Young R.E., Mencher F.M. - Science, 1980, vol. 208, N 4449, p. 1286-1288.
- Young R.E., Roper C.F.E. - Antarct. Res. Ser., 1968, vol. 11, p. 185-202.
- Young R.E., Roper C.F.E. - Smithsonian Contribs Zool., 1969a, N 5, p. 1-24.
- Young R.E., Roper C.F.E. - Smithsonian Contribs Zool., 1969b, N 15, p. 1-10.
- Young R.E., Roper C.F.E. - Science, 1976, vol. 191, N 4231, p. 1046-1048.
- Young R.E., Roper C.F.E. - Fish. Bull. US, 1977, vol. 75, N 2, p. 239-252.
- Young R.E., Roper C.F.E., Mangold K. et al. - Mar. Biol., 1979a, vol. 53, N 1, p. 69-77.
- Young R.E., Roper C.F.E., Walters J.F. - Mar. Biol., 1979b, vol. 51, N 4, p. 371-380.
- Young R.E., Seapy R.R., Mangold K., Hochberg F.G. - Mar. Biol., 1982, vol. 69, N 3, p. 299-308.
- Zahl P.A. - Nat. Geogr. Mag., 1971, vol. 140, N 1, p. 44-69.
- Zann L.P. - Veliger, 1984, vol. 27, N 1, p. 19-28.
- Zeiller W., Compton G. - Sea Front., 1970, vol. 16, N 6, p. 322-327.
- Zeiss A. - Paläontol. Ztschr., 1969, Bd. 43, N 1/2, S. 13-27.
- Zhang J., Lu W. - Shuichan Xuebao, 1965, vol. 2, N 2, p. 35-44.

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение	3
2. Материал и методика исследования	9
3. Система современных головоногих моллюсков и место в ней океанических видов	13
4. Зоогеография головоногих моллюсков	51
а. Принципы решения проблемы	51
б. Общая характеристика географического распространения головоногих моллюсков	58
в. Различия распространения океанических, нерито-океанических, шельфовых и глубоководных донных головоногих	59
г. Типы ареалов	73
д. Зоогеографическая схема Мирового океана по головоногим моллюскам	91
е. История формирования современных ареалов некоторых видов и групп головоногих моллюсков	109
5. Относительная численность и относительное распределение океанических головоногих моллюсков по акватории Мирового океана	124
6. Вертикальное распределение пелагических головоногих моллюсков	138
а. Вертикальное распределение относительной численности	138
б. Онтогенетические вертикальные перемещения	141
в. Суточные вертикальные миграции	145
г. Батиметрические таксоны океанических головоногих моллюсков	149
7. Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков и место в ней океанических видов	154
а. Вводные замечания	154
б. Классификация жизненных форм	155
в. Место океанических видов в экологической классификации	195
8. Эволюция головоногих моллюсков. Ее пути, формы и движущие силы	197
а. Экологическая эволюция головоногих моллюсков	197
б. Конвергенция головоногих и рыб. Экологическая история nekтона	224
в. Роль коэволюции прогрессивных групп в арогенезе и проблема эволюционного прогресса	231
г. Конвергенции и параллелизмы в эволюции головоногих	247
9. Заключение	253
Литература	254

К. Н. Несис. Океанические головоногие моллюски (распространение, жизненные формы, эволюция).

Кальмары, каракатицы и осьминоги открытого океана населяют весь Мировой океан, от Северного Полюса до Антарктиды: пелагиаль и глубины, склон и абиссаль — они живут повсюду. Их роль в биологии океана громадна. Перспективы промышленного использования очень велики. Биология чрезвычайно разнообразна. На их примере можно решать глобальные проблемы биогеографии моря. Они дают прекрасные примеры прогрессивной и регрессивной эволюции. Систематика, вертикальное и горизонтальное распределение, биомасса, жизненные формы и эволюция океанических головоногих на фоне общей эволюции жизни в океане — вот о чем рассказано в этой книге.

Книга может быть интересна гидробиологам, экологам, биогеографам, палеонтологам, специалистам по теории эволюции, сотрудникам морских рыбохозяйственных учреждений.

К. Н. Несис

**ОКЕАНИЧЕСКИЕ
ГОЛОВОНОГИЕ
МОЛЛЮСКИ**

