

На правах рукописи

УДК 594.5:591.13. (261+267)

ЧЕСАЛИН Михаил Валерьевич

ПИТАНИЕ ОКЕАНИЧЕСКИХ КАЛЬМАРОВ РОДА *STHENOTEUTHIS* И  
ИХ РОЛЬ В ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ ПЕЛАГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Специальность

03.00.18 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Севастополь - 1994

Робота виконана в відділі іхтіології Інститута біології  
южних морей ім. А. О. Ковалевського АН України

Научный руководитель: доктор биологических наук  
Г. В. Зуев

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
К. Н. Несис

доктор биологических наук  
Э. З. Самышев

Ведущее учреждение: Всероссийский научно-исследовательский инсти-  
тут рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Защита диссертации состоится "22" марта 1994 г. в  
14 часов на заседании специализированного совета Д 016.12.01  
при Институте биологии южных морей АН Украины  
по адресу: 335000, Севастополь, пр. Нахимова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института  
биологии южных морей АН Украины.

Автореферат разослан "22" февраля 1994 г.

ЛНБ ім. В. Стефаника  
АН України

ЛНБ України ім. В. Стефаника



00756682 (Y)

Ученый секретарь  
специализированного Совета  
кандидат биологических наук.

Н. Г. Сергеева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Исследования трофических отношений гидробионтов представляют собой основу познания закономерностей функционирования водных сообществ и формирования их биологической продуктивности.

Особый интерес вызывает изучение трофических связей представителей высших трофических уровней, так как они к настоящему времени наименее изучены.

Исследования провели на двух видах нектонных океанических кальмаров - атлантическом крылоруком *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855) и индотихоокеанском пурпурном *Sthenoteuthis oualantensis* (Lesson, 1830). Являясь наиболее массовыми среди среднеразмерных хищников открытых вод тропической зоны, эти виды играют исключительно важную роль в пищевых сетях пелагиали. Большой интерес кальмары-стенотевтисы представляют и как перспективные объекты для промышленного освоения.

Пищевые спектры кальмаров-стенотевтисов изучены довольно полно (Филиппова, 1974; Нигматуллин, Топорова, 1982; Нигматуллин и др., 1983; Зуев и др., 1985; Щетинников, 1988). Однако недостаточно сведений об онтогенетической и пространственно-временной изменчивости состава пищи, а также очень слабо изучены количественные характеристики питания кальмаров.

**Цель и задачи исследования.** Главной целью настоящей работы явилось детальное изучение онтогенетической и пространственно-временной изменчивости качественных и количественных характеристик питания кальмаров-стенотевтисов и установление их роли в трофической структуре сообществ пелагиали.

В рамках достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

- описание видоспецифичных фрагментов кормовых организмов для их идентификации и реконструкции размерно-весовых характеристик из желудков кальмаров;
- изучение изменчивости качественного состава пищи кальмаров в онтогенезе;
- изучение количественных характеристик питания, оценка рационов кальмаров на разных онтогенетических стадиях развития;
- изучение суточной, сезонной и межгодовой изменчивости питания кальмаров;

- изучение макро- и мезомасштабной изменчивости питания и их связей с биологической структурой и пространственным распределением кальмаров;
- определение роли кальмаров в трофической структуре пелагических сообществ.

**Научная новизна.** Детально изучены качественные и количественные характеристики питания кальмаров на разных онтогенетических стадиях развития. Впервые показаны особенности питания крупноразмерных особей пурпурного кальмара в Аравийском море.

Проанализирована суточная, сезонная и межгодовая изменчивость состава пищи и накормленности кальмаров.

Дана характеристика географической изменчивости питания на макромасштабном и мезомасштабном уровнях. Разработана методика экспресс-анализа условий питания кальмаров.

Определено среднепопуляционное потребление пищевых организмов и ориентировочно оценена роль кальмаров в трофической структуре сообществ пелагиали.

**Теоретическое и практическое значение.** Настоящая работа является продолжением изучения трофических связей океанических кальмаров семейства *Onnastrephidae*. Эти трофологические исследования, как составная часть фундаментальных экосистемных исследований биологической продуктивности Мирового океана, позволяют определить роль кальмаров в потоках вещества и энергии, чем вносят свой вклад в познание общих закономерностей жизнедеятельности океана.

Изучение питания потенциально-промысловых видов кальмаров представляет и чисто практический интерес для выявления причин образования и устойчивости их скоплений. В случае организации промысла кальмаров, полученные сведения помогут при формировании долгосрочных и краткосрочных промысловых прогнозов.

Примененные в работе методические подходы могут использоваться при исследованиях пищевых отношений других океанических кальмаров и рыб.

**Апробация работы.** Основные результаты этой работы докладывались на III Всесоюзном совещании по промысловым беспозвоночным (Калининград, 1982), III областной конференции по комплексному изучению природы Атлантического океана (Калининград, 1985), IV Всесоюзной конференции по промысловым беспозвоночным (Севастополь, 1986), VIII Всесоюзном совещании по изучению моллюсков (Ленинград, 1987), II Всесоюзной школе-семинаре по изучению ископае-

мых и современных моллюсков (Москва, 1988), Всесоюзной школе-семинаре по методам трофологических исследований (Калининград, 1989).

**Публикации.** Основные положения диссертации опубликованы в 8 печатных работах и 2 работы находятся в печати.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка цитированной литературы и приложения. Рукопись содержит 259 страниц машинописного текста (из них основная часть - 158 страниц), 44 рисунка, 30 таблиц. Список литературы включает 140 отечественных и 67 зарубежных источников.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основной материал по питанию крыло-рукого кальмара собран автором в четырех научно-исследовательских экспедициях в Атлантическом океане в 1985-1989 гг., а по питанию пурпурного кальмара - в экспедиции в Аравийское море в 1990 г. Использованы также материалы, главным образом по степени накормленности кальмаров, собранные сотрудниками отдела ихтиологии ИнБЮМ и других организаций в Атлантическом океане с 1969 по 1989 гг. в 65 рейсах и в Индийском океане с 1977 по 1990 гг. в 9 рейсах научно-исследовательских судов АН Украины, научно-поисковых и промысловых судов МРХ СССР.

Кальмаров отлавливали на ночных дрейфовых станциях активными орудиями лова - джиггерными удами, накидными сетями, сачками, а также пелагическими тралями.

Проведен качественный анализ содержимого 2045 желудков крыло-рукого кальмара с длиной мантии 0,5-54,6 см и 191 желудка пурпурного кальмара с длиной 0,4-60,8 см. Проба для характеристики качественных аспектов питания кальмаров состояла, как правило, из 15-25 желудков.

Роль тех или иных пищевых компонентов в питании кальмаров характеризовали по их доле в общем объеме пищи, частоте встречаемости, количеству и размерам. Для сравнительной характеристики пищевых спектров кальмаров использовали степень пищевого сходства (индекс СП) по А. А. Шорыгину (1952).

В качестве количественных показателей, характеризующих накормленность кальмаров, применяли баллы наполнения желудка (42289

определений), индексы наполнения желудка (21128 определений) и индексы печени (10475 определений). Проведен анализ распределения вариант этих показателей и их соотношения друг с другом.

С целью выяснения ритмики питания кальмаров в течение ночного периода (18-06 часов) изучали динамику средних индексов наполнения желудков.

Для определения продолжительности и скорости переваривания пищи кальмаров содержали в экспериментальных условиях в проточных емкостях. Использованы результаты 808 экспериментов на крылоруком кальмаре и 370 экспериментов на пурпурном кальмаре. Максимальная продолжительность содержания кальмаров достигала 51 часа.

Оценку суточных рационов кальмаров проводили по данным о ритмике питания и экспериментально определенной скорости переваривания пищи, аналогично методам оценки рационов у рыб (Elliott, Persson, 1978; Jobling, 1985; Pennington, 1985).

Пищевые потребности кальмаров рассчитывали по балансовому равенству на основе современных представлений о суточной динамике двигательной активности (Моисеев, 1988), энергетического обмена (Аболмасова, Белокопытин, 1987; Аболмасова, Столбов, 1991), приростов (Бизиков, 1991; Arkhipkin, Mikheev, 1992), усвояемости и калорийности пищи.

Для сопоставления изменчивости питания кальмаров с вариабильностью их кормовой базы использовали индекс избирания (Шорыгин, 1952).

По данным о величинах плотности биомассы крылорукого кальмара в экваториальной зоне и пурпурного кальмара в Аравийском море, долей в биомассе самцов и самок разных онтогенетических стадий кальмаров (за исключением личинок и мальков), составе их пищи и интенсивности питания определены величины среднепопуляционного потребления кальмарами кормовых организмов. Сопоставление их с литературными сведениями по величинам биомасс и продукции основных групп макропланктонных и микронектонных животных позволило ориентировочно оценить роль кальмаров в сообществах пелагиали.

## Глава 2. ИДЕНТИФИКАЦИЯ И РЕКОНСТРУКЦИЯ ОСНОВНЫХ ПИЩЕВЫХ ОРГАНИЗМОВ ИЗ ЖЕЛУДКОВ КАЛЬМАРОВ

В желудках кальмаров пища находится в большинстве случаев в сильно измельченном и переваренном состоянии. В связи с этим была

проведена предварительная работа по выявлению видоспецифичных фрагментов пищевых организмов и установлению соотношений размеров этих фрагментов с длиной и массой тела.

В содержимом желудков наиболее часто встречаются жесткие остатки рыб (отолиты, хрусталики, чешуя, кости скелета), головоногих моллюсков (мандибулы, хрусталики, гладиус, роговые кольца присосок, крючья рук и щупалец), ракообразных (мандибулы, хитиновые покровы), раковины брюхоногих и двустворчатых моллюсков, челюстные щетинки хетогнат.

В полевых условиях систематическое определение рыб из желудков кальмаров зачастую проводилось по отолитам, в камеральных условиях - по костным элементам. Заметные отличия у рыб разных видов имеют кости жаберной крышки, челюстей, окологлазничного кольца, тазовые и клеитрум. По комплексу этих костей и производилась видовая идентификация рыб.

В работе приводятся рисунки и дано описание верхнечелюстной и крышечной костей шести массовых видов миктофовых рыб (*Myctophum nitidulum*, *M. asperum*, *M. obtustrostre*, *M. affine*, *Nygophium macrochir*, *Diaphus vanhoeffeni*), а также рисунки и описания клювов, присосок и крючьев трех видов головоногих моллюсков (*S. pteropus*, *Onychoteuthis banksi*, *Abraliopsis atlantica*).

Восстановление размеров и массы пищевых организмов производилось по рассчитанным уравнениям связи между линейными размерами фрагмента и длиной тела, а также зависимости между длиной и массой тела.

### Глава 3. ПИТАНИЕ КРЫЛОРУКОГО КАЛЬМАРА

Общая характеристика спектра питания. В составе пищи крылорукого кальмара определено 105 видов мезо-, макропланктонных и микронектонных животных. В содержимом желудков отмечено 54 вида рыб из 17 семейств, 30 видов ракообразных из 16 семейств и 15 видов головоногих моллюсков из 10 семейств. Наибольшим числом видов представлены рыбы сем. *Myctophidae* (22 вида), *Exocoetidae* (6 видов), *Gonostomatidae* (4 вида), *Gempylidae* и *Paralepididae* (по 3 вида). Среди ракообразных преобладают массовые виды отр. *Copepoda* (8 видов), *Amphipoda* (7 видов), *Euphausiacea* (6 видов) и *Decapoda* (5 видов), а среди головоногих моллюсков - отр. *Teuthidae* (12 видов, в том числе 6 видов из сем. *Enoploteuthidae*)

и *Ostopoda* (3 вида). Определение до вида представителей остальных систематических групп (туникаты, крылоногие, килевогие, брюхоногие и двустворчатые моллюски, щетинкочелюстные, остракоды, аппендикулярии) в большинстве случаев не проводилось, поскольку их доля незначительна. Часть гидробионтов не потребляется непосредственно кальмарами, а попадает в полость их желудков вместе с внутренностями съеденных жертв, т.е. являются "транзитными пищевыми организмами" (Нигматуллин, Топорова, 1982). В желудках кальмаров отмечены также корабельные отбросы и нефтяные комки.

Наиболее часто встречающимся видом в пище кальмаров является *Vinciguerria nitbaria*. К категории обычных относятся 5 видов миктофид (*M. nitidulum*, *M. asperum*, *M. affine*, *H. macrochir*, *D. vanhoeffeni*) и 3 вида кальмаров (*S. pteropus*, *O. banksi* и *A. atlantica*). Все остальные виды встречаются в желудках кальмаров в небольших количествах, исключая транзитных ракообразных.

Изменение состава пищи и пищевого поведения в онтогенезе. У личинок, или как их в последнее время стали называть параличинок ("paralarva") (Young, Nagman, 1988), крылорукого кальмара длиной мантии 0,5–0,8 см в желудках не найдены оформленные остатки пищи. Однако, согласно сведениям об обнаружении в пищеварительном тракте параличинок *S. oualantiensis* фрагментов ракообразных (копепод, амфипод) и хрусталиков других кальмаров (Vecchione, 1991), можно заключить, что пищей параличинок крылорукого кальмара также служит мезозоопланктон.

Основной пищей мальков (длина мантии 1–3 см) и ранней молодежи кальмаров (3–9 см) являются ракообразные: у мальков они занимают около 80%, а ранней молодежи – примерно 65% общего объема пищевого комка. Второстепенной пищей этих кальмаров служат личинки, а также молодь рыб и головоногих моллюсков.

По мере дальнейшего увеличения размеров кальмаров осуществляется их переход от зоопланктофагии к ихтиофагии. У поздней молодежи (9–15 см) и среднеразмерных особей (15–35 см) доля ракообразных снижается до 5%, а рыбы возрастает до 70%. В рационе кальмаров среди рыб преобладают миктофиды, доля которых составляет около 40%. Наиболее заметную роль из миктофид играют представители родов *Mystorhynchus* и *Nugorhynchus* (30%), которые ночью встречаются у поверхности воды и потому относятся к так называемому "приповерхностному комплексу" (Беккер, 1983). Изредка в желудках кальмаров отмечали остатки молодежи летучих и хищных мезопелагических рыб. На

второе место после рыбы в пищевом спектре среднеразмерных кальмаров выходят головоногие моллюски (23%).

Крупные кальмары (длиной более 35 см) потребляют преимущественно головоногих моллюсков (49%), главным образом представителей своего вида (21%) и *O. banksi* (11%). Доля рыбы у них снижается до 42%, а миктофид – 15%. Среди рыб возрастает роль крупноразмерных видов – летучих рыб из сем. *Exocoetidae* и *Hemiramphidae*, *Cubiceps pauciradiatus*, а также хищных рыб *Brama dussumieri*, *Coryphaena equisetis* и видов сем. *Gempylidae*, *Paralepididae*. Следовательно крупные кальмары являются ихтиотетвофагами.

С ростом кальмаров изменяется количество и размеры потребляемых организмов. У молоди длиной до 6 см в желудке обычно находили остатки 3–5 экз. жертв. С возрастанием размеров кальмаров до 10–12 см число их жертв вначале увеличивается (до 9–12 экз.), а затем снижается у наиболее крупных особей до 2–5 экз. Абсолютные размеры жертв по мере роста кальмаров увеличиваются, а относительные размеры жертв остаются примерно на одном уровне и составляют у молоди кальмаров длиной до 9 см около 30%, взрослых особей – 20–25% длины мантии.

Для крылорукого кальмара характерна высокая степень каннибализма, которая увеличивается по мере роста кальмаров. Доля собственной молоди длиной 0,5–4,0 см у особей длиной 3–9 см занимает менее 1% объема, а у наиболее крупных кальмаров доля сородичей со средней длиной мантии 15 см достигает 20%.

Таким образом, с увеличением размеров кальмаров в их питании происходит изменения видового состава и соотношения пищевых организмов, увеличение абсолютных размеров и снижение количества потребляемых жертв. Основные сведения об онтогенетической изменчивости состава пищи крылорукого кальмара приведены в табл. 1.

Параличинки кальмаров занимают субнишу мезопланктонных планктофагов, мальки и ранняя молодь – микронектонных планктофагов, поздняя молодь и среднеразмерные особи – среднеразмерных нектонных хищников, а крупные кальмары – крупных нектонных хищников.

По мере роста кальмаров изменяется стратегия их пищевого поведения. Согласно делению способов охоты у морских беспозвоночных (Буруковский, Фроерман 1974), можно заключить, что ранняя молодь крылорукого кальмара относится к активно-пасущим хищникам, поздняя молодь и среднеразмерные особи – хищникам-преследователям, крупные особи – нападающим хищникам.

Таблица 1

Состав пищи крылорукого кальмара на разных онтогенетических стадиях развития

Стадия онтогенеза	Основная пища	Размер жертв, см	Число жертв, экз	Трофический уровень
Паралички (0,1-0,8 см)	Мезозоопланктон*			
Мальки (1,0-2,5 см)	Мезопланктонные ракообразные	0,5-1	3-5	III-IV (III)
Ранняя молодь (3-9 см)	Макропланктонные ракообразные	1-3	9-12	III-V (IV)
Поздняя молодь (9-15 см)	Микронектонные рыбы	2-5	6-8	IV-V (V)
Взрослые среднеразмерные (15-35 см)	Микронектонные рыбы	3-8	3-6	V-VI (V)
Взрослые крупные (35-60 см)	Нектонные кальмары и рыбы	6-15	2-5	V-VI (VI)

\* По литературным данным

С целью обобщения и классификации пищевых организмов крылорукого кальмара они были объединены в отдельные экологические комплексы. В основу этого деления было положено 3 признака: 1) теснота связи с эпипелагиалью (эпипелагические и интерзональные); 2) места образования концентраций (приповерхностные и слоевые); 3) характер питания (эврифаги, планктофаги и хищники). Доминирующей пищей мальков и ранней молодежи кальмаров являются интерзональные слоевые эврифаги (ИСЭ); поздней молодежи и среднеразмерных кальмаров - интерзональные приповерхностные планктофаги (ИПП); крупных кальмаров - интерзональные приповерхностные хищники (ИПХ).

Изменение накармливаемости в онтогенезе. Все желудки личинок и большинство желудков мальков кальмаров были пусты. Возможно, это связано с особенностями ритмики их питания (предположительно круглосуточной) и высокой скоростью переваривания пищи. С увеличением размеров кальмаров средние баллы и индексы наполнения их желудков сначала резко возрастают, достигая максимальных значений у самцов длиной мантии 8-11 см, самок - 9-12 см, а затем снижают-

ся. По-видимому, при этих переходных размерах от ранней к поздней молодки начинается становление взрослого типа питания. По мере дальнейшего увеличения размеров кальмаров средняя накормленность самцов резко падает, а самок снижается постепенно. В целом, накормленность взрослых самок оказывается примерно в 1,5 раза выше, чем взрослых самцов кальмаров, что свидетельствует об их разных пищевых потребностях.

Анализ изменчивости средних индексов наполнения желудков и индексов печени по мере созревания самцов и самок кальмаров показал, что у молодки на стадии зрелости I их величины максимальны. Далее, при переходе ко II-IV стадиям, накормленность кальмаров постепенно уменьшается. Небольшое повышение средних индексов отмечено у кальмаров на первой зрелой стадии ( $V_1$ ), возможно, что у них возрастает интенсивность питания и идет накопление резервных веществ в печени. Резкое снижение накормленности (почти в 1,5 раза) наблюдается на стадии  $V_3$ , когда кальмары находятся предположительно в преднерестовом состоянии.

Состав пищи самцов и самок. Сравнение пищевых спектров самцов и самок крылорукого кальмара с длиной мантии 15-25 см из Экваториального района показало их идентичность. Индекс СП составил 90%. Это подтвердило, известные ранее данные (Зуев и др., 1985; Щетинников, 1988), что различия по качественному составу пищи у одноразмерных самцов и самок кальмаров-стенотевтисов не выражены.

Однако, среди кальмаров крупнее 30 см самцы отсутствуют, поэтому нектонные крупные кальмары представлены исключительно самками. Интенсивность питания взрослых среднеразмерных самцов также ниже, чем у самок. Расчетная величина суммарной доли пищи, потребляемой самками крылорукого кальмара, учитывающая соотношение самцов и самок при разных размерах, состав их пищи и интенсивность питания, составила 69% от пищи потребляемой всей популяцией.

Географическая изменчивость питания. Проведено изучение пространственно-временной изменчивости состава пищи и накормленности кальмаров на разных масштабных уровнях. На макромасштабном уровне анализировали питание кальмаров длиной мантии 18-25 см в 7 районах Атлантического океана, выделенных Г.В. Зуевым с соавторами (1985): Северо-восточном тропическом, Экваториальном, Гвинейского залива, Ангольском, Юго-восточном тропическом, Северо-западном тропическом и Юго-западном тропическом. Во всех исследованных ра-

Йонах доля основных групп пищевых организмов в рационе кальмаров близки: рыба составляет 63–79%, головоногие моллюски – 17–29%, ракообразные – 2–8% общего объема пищи. Индексы СП в разных районах варьируют от 51 до 78%. Различия в составе пищи кальмаров были связаны с изменчивостью структуры кормовой базы, которая проявлялась главным образом на уровне отдельных видов пищевых организмов. Однако, во всех этих районах соотношения основных групп пищевых организмов (рыбы, головоногие, ракообразные, приповерхностные миктофиды) были близки, что свидетельствует о стабильности и незначительной крупномасштабной изменчивости пищевого спектра кальмаров. Коэффициенты корреляции между величинами средней накормленности кальмаров и биомассой "приповерхностных" миктофид в разных районах имели высокие положительные значения от +0,40 до +0,88.

В результате обобщения многолетнего массива данных по баллам и индексам наполнения желудков крылорукого кальмара методом пространственного сглаживания были построены изолинейные карты крупномасштабного распределения накормленности кальмаров для зимне-весеннего и летне-осеннего периодов года. По этим картам выделено 5 областей повышенной накормленности кальмаров: Северо-восточная тропическая, Экваториальная, Гвинейская, Ангольская и Северо-западная тропическая. Сопоставление этих областей с положением крупномасштабных продуктивных зон кальмаров, выделенных по данным об их численности и биомассе (Никольский, 1990), показало, что области повышенной накормленности кальмаров располагаются на перифериях этих продуктивных зон.

Мезомасштабную изменчивость питания среднеразмерных кальмаров изучали в разных по динамической активности районах океана: Северо-восточном тропическом (вблизи м. Кап-Блан), Юго-восточном тропическом ("Ангольский купол") и Экваториальном.

Наиболее детально было изучено питание кальмаров в Экваториальном районе. В целом, состав пищи кальмаров в этом районе был довольно однороден. Индексы СП в разнонаправленных течениях и во фронтальных зонах варьировали от 36 до 79%. Однако, были выявлены пространственные неоднородности в распределении потребления пищевых организмов и в величинах средней накормленности кальмаров в разных участках района. Оказалось, что повышение накормленности кальмаров не связано с какими-то определенными пищевыми организмами. В одних участках желудка кальмаров были заполнены миктофи-

дами, в других - собственной молодью, в третьих - пиросомами. Стало очевидно, что сведения по составу пищи и накормленности кальмаров в отрыве друг от друга недостаточно характеризуют условия их питания. Поэтому в качестве интегрального показателя, отражающего количество и качество потребляемой пищи, было предложено использовать отношение суммарной калорийности пищи в желудках к калорийности тела кальмара, т.е. энергетический эквивалент относительной массы пищи, или индекс калорийности пищи. Участки с повышенными величинами индексов калорийности пищи у кальмаров хорошо соответствовали участкам с повышенной биомассой кальмаров, образованных неполовозрелыми самками длиной более 20 см, а также участкам с повышенной биомассой "приповерхностных" миктофид.

Однако связи характеристик питания кальмаров с их биомассой, а также с биомассой пищевых организмов в разных участках ареала и в разных по динамической активности и трофности зонах океана далеко неоднозначны. Если в Экваториальной районе было отмечено совпадение областей повышенного калорийного потребления пищи с ядром биомассы кальмаров и основных объектов их питания - приповерхностных миктофид, то в районе "Ангольского купола" эти области оказались пространственно разобщены, что может быть обусловлено большей интенсивностью океанологических процессов и одновременностью достижения максимума развития различными трофическими элементами сообщества. А в высокопродуктивном прибрежном участке вблизи м. Кап-Блан, при высоком обилии миктофид и высокой накормленности кальмаров их биомасса была низка, очевидно здесь ее лимитируют непищевые факторы.

С помощью индекса калорийности пищи по 2,5-градусным квадратам была построена макромасштабная карта распределения условий питания кальмаров в Восточной Атлантике в зимне-весенний период. На этой карте области с высокими значениями индекса калорийности пищи пространственно соответствовали положению крупномасштабных продуктивных зон кальмаров. Как позднее было установлено (Zuev, Nikolsky, 1993), крупномасштабные продуктивные зоны кальмаров представляют собой не центры популяций, а концентрации преимущественно неполовозрелых самок. В связи с этим сделан вывод, что наиболее крупные скопления кальмаров образованы нагуливающимися крупными неполовозрелыми самками, откармливающимися на скоплениях миктофид. Сопоставление данных по количественному распределению кальмаров и их пищевых организмов со сведениями по питанию каль-

маров на разных пространственных масштабах позволило выявить трофическую характеристику, а именно индекс калорийности, которую можно использовать в качестве одного из ориентиров при поиске потенциально-промысловых скоплений кальмаров.

Сезонная и межгодовая изменчивость питания. Межгодовая изменчивость состава пищи среднеразмерных кальмаров в Экваториальном районе была выражена слабо. Индексы СП между выборками за 3 года составили 71-79%.

Сезонная изменчивость питания кальмаров в Экваториальном районе проявлялась в снижении в летний сезон в пище кальмаров доли рыбы и увеличении доли головоногих моллюсков и пиросом. Причем, среди головоногих в рационе крылорукого кальмара летом преобладали представители своего вида. Индексы СП между зимне-весенними выборками составляли 79%, а между зимне-весенними и летне-осенними - 71-72%.

Анализ многолетних материалов по баллам и индексам наполнения желудков кальмаров в районах, в которых проводили изучение качественного состава пищи, показал, что откорм кальмаров происходит круглогодично и его интенсивность мало изменяется в течение года. Более интенсивно кальмары питаются в холодный сезон соответствующего полушария. В то же время, в большинстве районов отмечена динамика накормленности, соответствующая четырем сезонам. В Северо-восточном тропическом и Экваториальном районах установлено, что периоды увеличения накормленности кальмаров совпадают с периодами увеличения их модальных размеров, определенным по данным визуальных наблюдений на поверхности воды. Средняя накормленность кальмаров в центральных частях ареала ниже, чем на его периферии.

Изменчивость питания в течение суток. Суточная изменчивость питания кальмаров обусловлена характером их вертикального распределения и двигательной активности. Немногочисленные траловые сборы мальков крылорукого кальмара в эпипелагиали показали, что как в дневные, так и в ночные часы в их желудках присутствуют свежезаглоченные остатки пищи. Возможно, что питание мальков происходит круглосуточно. Молодь и взрослые кальмары - это типичные никтоэпипелагические животные, которые днем находятся на глубинах 500-850 м (Моисеев, 1989), а в ночное время активно откармливаются в эпипелагиали. Состав пищи кальмаров в течение ночи существенно изменяется. В вечерние часы, когда кальмары мигрируют к поверхности воды, основную роль в их рационе играют рыбы

и головоногие моллюски, которые входят в состав ночного эпипелагического звуко-рассеивающего слоя (ЗРС). Очевидно, что кальмары питаются на путях вертикальных миграций и доступность "слоевых" видов для них максимальна, когда они проходят сквозь ЗРС. К середине ночи и особенно к утру на первое место в пище среднеразмерных и крупных кальмаров выходят виды, располагающиеся у поверхности воды. В частности, доля "приповерхностных" миктофид в желудках среднеразмерных кальмаров увеличивалась от вечерних к утренним часам в 2,1 раза и постоянно возрастала доля собственной молоди и *O. balksi*. При этом изменчивость соотношения разных видов приповерхностных миктофид в желудках кальмаров в течение ночи соответствовала изменчивости их соотношения у поверхности воды.

Вертикальное распределение и питание кальмаров тесно связаны с интенсивностью лунного освещения. По мере усиления освещения взрослые кальмары заглубляются, в их рационе уменьшается доля летучих рыб, а также доля тех "слоевых" видов рыб и головоногих моллюсков, которые, обитая в нижних горизонтах ЗРС, опускаются еще глубже и уходят из зоны питания кальмаров. В тоже время в составе пищи кальмаров возрастает доля "приповерхностных" миктофид, опускающихся вместе с кальмарами, доля *V. nitbaria*, образующей косяки и доля собственной молоди. Индексы наполнения желудков кальмаров с усилением освещения снижаются, что возможно связано с уменьшением доступности их кормовых организмов.

В период ночного питания у большинства кальмаров отмечены вечерний и утренний максимумы повышенной накормленности, а минимум - в середине ночи. Наиболее выражена такая ритмика питания у молоди кальмаров, а у взрослых особей пики накормленности не достоверны.

Скорость переваривания пищи, суточные рационы и пищевые потребности. Экспериментальные работы по содержанию кальмаров в аквариальных условиях показали, что продолжительность переваривания пищи в их желудках с ростом увеличивается. Продолжительность переваривания пищи в желудках ранней молоди составляла примерно 3-4 часа; поздней молоди - 4-6 часов; среднеразмерных кальмаров - 5-8 часов. Наиболее резкое снижение количества пищи в желудках отмечено в первые часы содержания, когда перевариваются мягкие ткани ракообразных и рыб. Ткани головоногих перевариваются несколько медленнее.

Процесс изменения количества пищи в желудках кальмаров в экс-

перименте (без кормления) описывается отрицательной экспоненциальной функцией. Расчетные значения мгновенной (или удельной) скорости переваривания пищи составили для ранней молоди 1,10; поздней молоди - 0,83; среднеразмерных особей - 0,56.

Оценки суточных рационов кальмаров значительно варьируют. Одним из основных факторов, влияющим на скорость потребления пищи, является размер животного. С увеличением размеров кальмаров относительные суточные рационы снижаются (табл. 2). Кроме того, рационы самцов ниже, чем самок.

Таблица 2

Среднесуточные рационы самцов и самок разных онтогенетических стадий крылорукого кальмара

Стадия онтогенеза	Рацион, % сырой массы	
	самцы	самки
Ранняя молодь (3-9 см)	27,8	27,8
Поздняя молодь (9-15 см)	7,4	13,4
Взрослые среднеразмерные (15-35 см)	2,9	6,9
Взрослые крупные (более 35 см)	-	4,0

Примечание: паралички и мальки в таблицу не включены.

Полученные величины рационов были сопоставлены с величинами пищевых потребностей кальмаров, рассчитанных по балансовому равенству. Общие суточные пищевые потребности ранней молоди кальмаров варьировали от 18 до 68%; поздней молоди - 13-18%; среднеразмерных самцов - 7-13%, самок - 10-14%; крупных самок - 7-9%. При этих пищевых потребностях средние величины использования энергии потребленной пищи на рост ( $K_2$ ) у кальмаров на разных онтогенетических стадиях развития составляли от 23 до 40%.

#### Глава 4. ПИТАНИЕ ПУРПУРНОГО КАЛЬМАРА

Качественные аспекты питания. В пищевом спектре пурпурного кальмара в западной части Индийского океана определено 65 видов гидробионтов. Наиболее многочисленны рыбы, представленные 26 видами из 12 семейств, среди которых преобладают миктофиды (14 ви-

дов). На втором месте стоят ракообразные (20 видов). Среди них отмечено представителей отр. *Copepoda* - 6, *Decapoda* - 4, *Euphausiacea* и *Amphipoda* - по 3 вида. Головоногие моллюски представлены кальмарами (14 видов) и осьминогами (2 вида).

Спектр питания пурпурного кальмара в Аравийском море более узок. В рационе отмечено 36 видов животных. Основу питания кальмаров составляют рыбы, которых отмечено 18 видов из 11 семейств. Наиболее часто встречаются миктофиды (6 видов), *V. nitbaria* и рыбы сем. *Bregmacerotidae* (3 вида). Головоногие моллюски представлены кальмарами (5 видов).

Изменчивость состава пищи пурпурного кальмара в онтогенезе имеет тот же характер, что и у крылорукого кальмара. Некоторые особенности наблюдаются в питании кальмаров в Аравийском море.

У параличинок кальмаров в желудках остатков пищи не обнаружено, но по литературным данным (Vecchione, 1991) их пищей является мезозоопланктон.

В западной части Индийского океана в желудках молоди кальмаров длиной до 6 см ракообразные составляли 57% объема пищи. Кроме ракообразных, в пище молоди были отмечены личинки и мальки рыб, мелкие головоногие моллюски и хетогнаты. У кальмаров длиной 6-14 см доля ракообразных в пище снижалась до 34%, а рыбы и головоногих моллюсков возрастала соответственно до 59% и 7%. Главным компонентом питания среднеразмерных особей (14-27 см) являлась рыба (около 81%), а второстепенной пищей - головоногие моллюски (12%) и ракообразные (6%).

Основной пищей кальмаров длиной мантии 36-61 см в Аравийском море служит рыба (79% объема пищи). Ведущее место занимают "слоевые" миктофиды (27% объема) - *Benthosema fibulatum*, *Diaphus thollieret*, *Volinichthys longipes*. Второе место в питании этих кальмаров принадлежит головоногим моллюскам (21% объема). Наиболее часто встречаются мелкие (до 3,5 см) представители семейства *Euprototeuthidae*, преимущественно *Abratia marisarabica*. По объему же среди головоногих моллюсков в пище крупноразмерных особей пурпурного кальмара преобладает собственная молодь (16%). Ракообразные и двустворчатые моллюски являются случайной или транзитной пищей крупных кальмаров. Исключение составляют крабы-плавунцы (*Charybdis smithi*), которые в южной части Аравийского моря в феврале встречались в массовом количестве и занимали около 40% пищи кальмаров.

Абсолютные размеры жертв по мере роста кальмаров увеличиваются, но у крупных особей пурпурного кальмара средние абсолютные размеры жертв (миктофид) меняются мало, т.е. относительные размеры жертв снижаются, при этом количество жертв увеличивается. По типу питания крупные особи пурпурного кальмара относятся к активно-пасущим хищникам.

Количественные аспекты питания. Анализ изменчивости накормленности по мере увеличения размеров пурпурного кальмара показал, что максимальные величины средних баллов и индексов наполнения желудков встречаются у неполовозрелых кальмаров длиной до 14 см, а минимальные – у самых крупных особей, что является отражением снижения пищевых потребностей кальмаров по мере роста.

Ранее предполагалось, что в период нереста головоногие моллюски не питаются, так как у них происходит блокировка пищеварительной системы, что приводит к истощению и гибели животных (Wodinsky, 1977). Однако, в последние годы появились сведения (Hartman et al., 1991; Нигматуллин, Лаптиховский, 1992), что океанические кальмары характеризуются многопорционным нерестом, в период которого они не прекращают свое питание и соматический рост. Наши исследования в Аравийском море на крупных нерестящихся самках пурпурного кальмара подтвердили эти сведения. Даже в экспериментальных аквариумных условиях половозрелые самки кальмаров потребляли предложенную им пищу, а 9 из них выметали яйцекладки.

Средние величины накормленности крупноразмерных половозрелых самок с переходом от стадии  $V_1$  к  $V_3$  практически не изменяются. Наблюдали лишь снижение средних баллов наполнения желудков у самок, для которых нами было установлено текущее состояние половых продуктов, т.е. предположительно нерестящихся особей. По-видимому, небольшое снижение интенсивности питания происходит лишь непосредственно в период нереста, а после вымета порции яиц активность питания самок восстанавливается.

Молодь и среднеразмерные особи пурпурного кальмара вечером поднимаются к поверхности воды, а крупные кальмары располагаются преимущественно на глубине 50–150 м, главным образом в ЗРС – в слое концентрации своих основных объектов питания.

Кальмары с длиной мантии от 6 до 14 см имели вечерний и утренний пики повышенной накормленности, а длиной 14–27 см поддерживали приблизительно постоянный уровень накормленности на протяжении всего ночного периода питания. Накормленность крупных каль-

маров (36-61 см) была максимальной в вечерние часы и после полуночи, постепенно снижаясь к рассвету, в то же время уловы этих кальмаров на джиггер к рассвету возрастали.

Экспериментальные работы по содержанию кальмаров в проточных емкостях показали, что продолжительность переваривания пищи в желудке у молоди пурпурного кальмара составляет 3-5 часов, средне-размерных и крупных особей - 5-8 часов.

Величины мгновенной скорости переваривания пищи оценены для кальмаров длиной 6-14 см в 0,82, длиной 14-27 см - 0,46. В Аравийском море впервые были проведены эксперименты с кормлением кальмаров длиной мантии 35,4-58,5 см миктофидами, летучими рыбами и кусочками кальмаров. Рассчитанное по этим данным значение мгновенной скорости переваривания пищи составило 0,36.

Величины суточных пищевых рационов пурпурного кальмара, определенные по данным о ритмике питания и скорости переваривания пищи, оценены для кальмаров длиной мантии 6-14 см в 21,5%, длиной 14-27 см - 7,2%, длиной 36-61 см - 5,4% сырой массы тела.

Общие суточные пищевые потребности кальмаров с длиной мантии от 11 до 26 см варьируют от 17,0 до 9,0%. При этих пищевых потребностях величины  $K_2$  изменяются от 22 до 28%.

## Глава 5. ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ И РОЛЬ КАЛЬМАРОВ РОДА *STENOTEUTHIS* В ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ ПЕЛАГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ.

Внутривидовые и межвидовые пищевые отношения. При анализе внутривидовых пищевых отношений основное внимание уделялось сравнению спектров питания кальмаров разных онтогенетических стадий, а также пищевых спектров самцов и самок. Индексы СП между разными онтогенетическими стадиями крылорукого кальмара были невелики. Между мальками и наиболее крупными кальмарами индекс СП составил всего 6%, ранней молодью и среднеразмерными особями - 29%. Наиболее высокие индексы СП отмечены между мальками и ранней молодью кальмаров (76%), а также поздней молодью и среднеразмерными кальмарами (54%).

Снижение степени внутривидовой пищевой конкуренции разных онтогенетических стадий кальмаров происходит не только в результате их размерной пищевой специализации, но и из-за расхождения мест откорма. В частности, агрегации молоди, неполовозрелых и половозрелых самцов и самок крылорукого кальмара пространственно разоб-

щены (Zuev, Nikolsky, 1993), что также способствует снижению их конкуренции и пресса каннибализма взрослых особей.

Как было показано ранее, состав пищи одноразмерных самцов и самок идентичен, но половой диморфизм по размерам тела и интенсивности питания определяют трофическую дифференциацию полов.

Одним из элементов внутривидовых пищевых отношений кальмаров можно считать каннибализм. Это явление наиболее характерно для крупных неполовозрелых самок, осваивающих нагульные части ареала. Вполне вероятно, что при недостаточно благоприятных условиях питания в олиготрофных районах открытого океана именно каннибализм обеспечивает существование nektonных кальмаров и их успех в борьбе с конкурирующими хищниками.

При изучении межвидовых пищевых отношений основное внимание уделялось отношениям по типу хищник-жертва. Сравнение состава пищи среднеразмерных особей крылорукотого кальмара с составом их кормовой базы, проанализированной по данным уловов макропланктонным пелагическим тралом, позволило определить избирательную способность кальмаров и предпочтение ими тех или иных пищевых организмов. Наиболее высокие индексы избирания были получены для "приповерхностных" миктофид (ИИ-4,2-10,6), собственной молоди (ИИ-15,4) и *O. banksi* (ИИ-19,7), а минимальные для макропланктонных ракообразных (ИИ-0,1). Естественно, что такие сопоставления не совсем корректны, так как сильно зависят от избирательности орудия лова.

Сравнение соотношения "приповерхностных" миктофид в желудках кальмаров и в уловах накидной сетью показало, что кальмары не предпочитают какие-то определенные виды миктофид, а поедают рыб в пропорциях близких к их соотношению в среде. Освоение кальмарами ресурсов никтоэпипелагических миктофид и их последующая козволюция явилось одним из главных направлений экологического прогресса кальмаров: именно "благодаря" миктофидам кальмары стали фоновыми зунектерами (Нигматуллин, 1987).

Роль кальмаров в сообществе океанской пелагиали. Несмотря на то, что местб кальмаров-стенотевтисов в пелагических экосистемах определено достаточно давно, роль кальмаров еще недостаточно изучена. Прежние оценки абсолютного изъятия кальмарами пищевых организмов (Зуев и др., 1985; 1988) дают лишь самое общее представление о масштабах их деятельности в океанических сообществах. Кроме того, эти расчеты основывались на сведениях по питанию исключительно взрослых особей и не учитывали размерно-половую структуру

кальмаров. Мы же попытались дать количественную оценку потребления пищевых организмов кальмарами на популяционном уровне.

Для популяции крылорукого кальмара в Экваториальном районе основной пищей является микронектон (85%), а доля мезо- и макропланктона составляет в сумме 15%. Среднепопуляционная величина суточного рациона кальмаров оценивается в 9%. Для популяции пурпурного кальмара в Аравийском море доля микронектона в составе пищи достигает 95%, а величина среднепопуляционного рациона - 7%.

В соответствии с нашими расчетами средняя плотность биомассы крылорукого кальмара в продуктивной зоне экваториальной Атлантики составляет  $0,4-0,6 \text{ г/м}^2$ , а плотность биомассы пурпурного кальмара в северо-западной части Аравийского моря -  $3-5 \text{ г/м}^2$ . Отсюда, суточное выедание микронектона крылоруким кальмаром составляет  $0,03-0,05 \text{ г/м}^2$ , пурпурным кальмаром -  $0,20-0,33 \text{ г/м}^2$ .

Согласно материалам наших экспедиций средняя плотность биомассы микронектонных рыб и головоногих моллюсков в экваториальной Атлантике оценивается в  $2-4 \text{ г/м}^2$ , а в Аравийском море - в  $20-30 \text{ г/м}^2$ . Соответственно, в сутки кальмары выедают до 3% биомассы микронектонных животных. Доля же выедания суточной продукции этих гидробионтов существенно выше. Величины суточной удельной продукции для микронектонных рыб и головоногих моллюсков в оценках разных авторов варьируют в пределах  $0,004-0,012$ . Отсюда, суточная продукция микронектона в экваториальной Атлантике составляет  $0,01-0,05 \text{ г/м}^2$ , а в Аравийском море -  $0,08-0,36 \text{ г/м}^2$ . Таким образом, ориентировочные расчеты показывают, что кальмары-стенотевтисы являются основными потребителями микронектона, а продукции последнего даже не хватает для обеспечения пищевых потребностей кальмаров. Не исключено, что это связано с недоучетом величин продукции микронектона или с неоднородностью пространственного распределения кальмаров и их пищевых организмов.

По литературным и нашим данным в питании наиболее многочисленных крупных хищных рыб (тунцов, алепизавров) массовые виды микронектонных рыб (прежде всего миктофид) составляют небольшую часть пищи, а кальмары-стенотевтисы представлены молодью. Другие же крупные океанические хищники (меч-рыба, марлины, акулы и зубатые киты), у которых эти кальмары составляют существенную долю рациона, довольно малочисленны. В связи с этим можно заключить, что в сообществах открытых районов тропической зоны Атлантическо-

го и Индийского океанов именно кальмары-стенотевтисы находятся на вершине основного потока вещества и энергии.

## ВЫВОДЫ

1. Кальмары рода *Sthenoteuthis* имеют широкий спектр питания. В составе пищи крылорукого кальмара в Атлантическом океане определено 105 видов, пурпурного кальмара в Индийском океане - 65 видов, а в Аравийском море - 36 видов мезо-, макропланктонных и мелких нектонных животных.
2. Определение систематической принадлежности пищевых организмов проводили на основе изучения их жестких остатков в желудках кальмаров. Описаны отолиты, крышечные и челюстные кости массовых видов рыб, клювы и элементы фиксирующего аппарата головоногих моллюсков. Для реконструкции размеров жертв из желудков кальмаров рассчитаны зависимости между линейными размерами различных фрагментов жертв и длиной их тела, а также длиной и массой тела.
3. Изучена изменчивость пищевого спектра кальмаров в онтогенезе. По мере роста кальмаров в их питании осуществляется переход от зоопланктофагии к ихтиотевтофагии. Основной пищей планктонных параличинок (длина мантии 0,2-1 см) является мезопланктон, микронектонных мальков (1-3 см) и ранней молодежи (3-9 см) - макропланктон, нектонной поздней молодежи (9-15 см) и среднеразмерных особей (15-35 см) - микронектонные рыбы (преимущественно миктофиды), крупных взрослых кальмаров (35-61 см) - микронектонные рыбы и головоногие моллюски.
4. Установлена трофическая дифференциация полов. Самки находятся на более высоком трофическом уровне и играют более значимую роль в сообществе, чем самцы. Суммарная доля пищи, потребляемая самками крылорукого кальмара в Экваториальном районе составляет более 2/3 пищи, потребляемой всей популяцией.
5. Изучена изменчивость питания кальмаров в ночной период и в связи с интенсивностью лунного освещения. Ритмика питания молодежи кальмаров характеризуется наличием вечернего и утреннего пиков повышенной активности питания. У взрослых кальмаров активность питания мало изменяется в течение ночи. С увеличением лунной освещенности взрослые кальмары заглубляются, интенсивность питания их снижается, в составе их пищи уменьшается как доля видов, обитающих у самой поверхности, так и опускающихся глубже кальмаров,

а возрастает доля "приповерхностных" миктофид, винцигуеррии и собственной молоди.

6. Экспериментально определены продолжительность и скорость переваривания пищи на разных стадиях онтогенеза. Продолжительность переваривания пищи в желудках кальмаров составляет у ранней молоди - 3-4 часа, поздней молоди - 4-6 часов, среднеразмерных кальмаров - 5-8 часов. Значения мгновенной скорости переваривания составили: для ранней молоди крылорукого кальмара - 1,10, поздней молоди - 0,83, среднеразмерных особей - 0,56; для молоди пурпурного кальмара - 0,82, среднеразмерных особей - 0,46, крупных кальмаров - 0,36.

7. Рассчитаны величины суточных рационов и пищевых потребностей кальмаров на разных стадиях онтогенеза. Для крылорукого кальмара рационы составили: у ранней молоди - 27,8%, самок поздней молоди - 13,4%, самцов поздней молоди - 7,4%, среднеразмерных самок - 6,9%, среднеразмерных самцов - 2,9%, крупных самок - 4,0%; для пурпурного кальмара: молоди - 21,5%, среднеразмерных - 7,2%, крупных - 5,4% сырой массы тела. Среднепопуляционная величина суточного рациона крылорукого кальмара в Экваториальном районе оценена в 9%, а пурпурного кальмара в Аравийском море - 7%.

8. Изучена пространственная изменчивость питания крылорукого кальмара на макромасштабном и мезомасштабном уровнях. Пространственная изменчивость питания кальмаров выражена слабо. Различия в составе пищи кальмаров в разных районах связаны с изменчивостью структуры кормовой базы и проявляются на уровне отдельных видов пищевых организмов.

9. Проанализирована внутригодовая и межгодовая изменчивости питания крылорукого кальмара. Кальмары питаются круглогодично, интенсивность их питания и состав пищи мало изменяются по сезонам и в разные годы. Более активно кальмары питаются в холодный сезон соответствующего полушария и на краях ареала.

10. Основными направлениями трофоадаптациогенеза кальмаров-стенотетисов, обеспечивших их доминирование среди нектонных хищников, явилось снижение степени внутривидовой пищевой конкуренции, регуляция численности вида путем каннибализма и козволюция кальмаров с наиболее массовыми микронектонными рыбами - миктофидами.

11. В пелагических сообществах открытых районов тропической зоны Атлантического и Индийского океанов кальмары-стенотетисы, являясь главными потребителями микронектона, находятся на вершине основного потока вещества и энергии.

## СПИСОК РАБОТ. ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

1. Никольский В.Н., Чесалин М.В. Определение районов кальмаров *Sthenoteuthis oualantiensis* (Lesson, 1830) Индийского океана // Систематика и экология головоногих моллюсков: Сб. науч. трудов. - Л.: ЗИН АН СССР, 1983. - С. 109-111.
2. Никольский В.Н., Чесалин М.В. Количественные характеристики питания крылорукого кальмара в Восточной Атлантике // Тез. докл. IV Всес. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апрель 1986 г., Ч. I. - М.: ВНИРО, 1986. - С. 151-152.
3. Чесалин М.В. Географическая изменчивость питания крылорукого кальмара в Восточной Атлантике // Тез. докл. IV Всес. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апрель 1986 г., Ч. I. - М.: ВНИРО, 1986. - С. 167-169.
4. Чесалин М.В. О питании крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855) светящимися анчоусами (*Myctophidae*, *Pisces*) // Экология моря. - 1987. - Вып. 25. - С. 75-80.
5. Чесалин М.В. Динамика накормленности крылорукого кальмара в тропической Атлантике // Моллюски, результаты и перспективы их исследования: Тез. докл. VIII Всес. совещ. по изучению моллюсков, Ленинград, апрель 1987 г. - Л.: Наука, 1987. - С. 292-293.
6. Чесалин М.В. Питание крылорукого кальмара // Макропланктон и нектон тропической Атлантики. - Киев: Наук. думка, 1988 - С. 118-126.
7. Чесалин М.В., Шульман Г.Е., Щепкина А.М., Аболмасова Г.И. Динамика содержания резервных веществ в печени океанических кальмаров рода *Sthenoteuthis* (*Cephalopoda: Ommastrephidae*) при созревании // Биология моря. - 1992. - № 1-2. - С. 84-89.
8. Шульман Г.Е., Щепкина А.М., Чесалин М.В. Физиолого-биохимический анализ обеспеченности пищей крылорукого кальмара в динамически активных зонах Восточной Атлантики // ДАН. - 1992. - Т. 322, № 4. - С. 813-816.
9. Чесалин М.В. Особенности распределения и биологии кальмара *Sthenoteuthis oualantiensis* в Аравийском море // Гидробиол. журн. В печати.
10. Zuev G.V., Nikolsky V.N., Chesalin M.V. The biology and resources of the purpleback flying squid (*Sthenoteuthis oualantiensis*) in the Arabian Sea // Biochemical Processes in the Arabian Sea. - 8 p. In press.

ЧЕСАЛИН МИХАИЛ ВАЛЕРЬЕВИЧ

Питание океанических кальмаров рода *Sthenoteuthis* и их роль в трофической структуре пелагических сообществ

03.00.18 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

---

Заказ 4

Формат бумаги 60×84 1/16

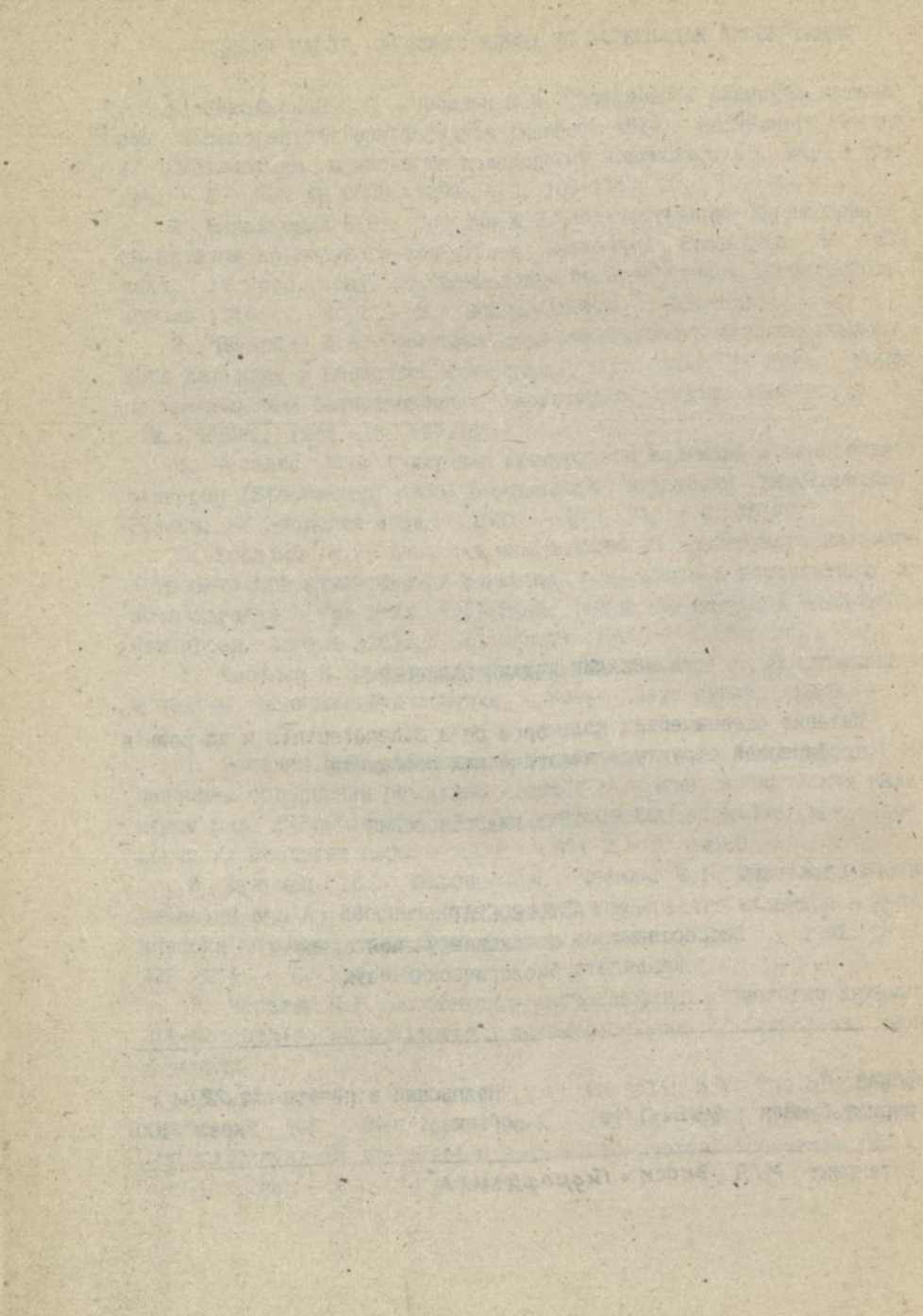
Подписано к печати 15.02.94 г.

Объем 1 п. л.

Тираж 100

---

Ротапринт МГП „Экоси - Гидрофизика”



AB57.510

460490

AB 29.216