

Промысловые виды и их биология

УДК 57.084.2:594.582

Использование шкал стадий зрелости репродуктивной системы в исследованиях командорского кальмара

Ф.В. Лищенко, Д.О. Алексеев, А.В. Лищенко

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва
E-mail: shellfish@vniro.ru

В ходе российских исследований командорского кальмара постепенно совершенствовался подход к оценке его биологического состояния. Для оценки состояния репродуктивной системы использовались несколько шкал зрелости. Простая шкала с подразделением на 4 стадии была предложена в ТИНРО в начале 1970-х гг. Другие зрелости кальмаров были созданы немного позже во ВНИРО и АтлантНИРО. В их основу были положены результаты исследований гаметогенеза и репродуктивной стратегии океанических кальмаров-оммастрефид. В то же время, они не учитывали особенностей развития и функционирования репродуктивной системы командорского кальмара. По мере углубления исследований гаметогенеза была предложена более детализированная периодизация развития половой системы. Первая специализированная шкала зрелости репродуктивной системы командорского кальмара была разработана в 1996 г. В этой шкале нашло отражение наличие у командорского кальмара растянутого периода порционного нереста. Впоследствии эта шкала была доработана во ВНИРО для периодизации не только развития половой системы, но и онтогенеза командорского кальмара в целом. Описание шкалы, используемой в настоящее время во ВНИРО, приводится в настоящей работе.

Ключевые слова: командорский кальмар *Berryteuthis magister*, половая система, гаметогенез, онтогенез, стадии зрелости.

ВВЕДЕНИЕ

Командорский кальмар *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) — наиболее важный промысловый вид головоногих моллюсков в водах России. Специализированные рыбохозяйственные исследования этого вида начались в 1970-е гг., когда были предприняты первые попытки промыслового освоения у Командорских о-вов. По мере углубления и расширения

исследований командорского кальмара усложнялись и используемые для этого методики.

Этапы формирования репродуктивной системы кальмара, выражаемые в стадиях её развития, служат важнейшими параметрами, традиционно включаемыми в биологический анализ — комплексную оценку биологического состояния. Для командорского кальмара первоначально применялась универсальная шкала

зрелости репродуктивной системы, рекомендованная для широкого круга объектов [Шевцов, 1971]. Впоследствии в ряде работ были предложены более детализированные схемы оценки её состояния у кальмаров [Филиппова, 1972; Буруковский и др., 1977]. Эти шкалы зрелости предлагались, в первую очередь, для кальмаров-оммастрефид, но рекомендовались также (особенно Ю.А. Филипповой) для широкого круга видов головоногих.

В дальнейшем закономерно возникла потребность в разработке специализированной системы оценки зрелости, учитывающей специфику биологии командорского кальмара. Итогом стало создание специализированной шкалы зрелости [Нигматуллин и др., 1996]. Впоследствии эта шкала была доработана для более удобного применения в практике полевых биологических анализов. Кроме того, в прикладных рыбохозяйственных исследованиях оказалась более востребована оценка периодизации онтогенеза кальмара в целом, а не только оценка стадии развития половой системы, что тоже нашло отражение в доработке шкалы Нигматуллина с соавторами. Такая доработанная шкала почти два десятилетия применялась в рыбохозяйственных исследованиях ТИНРО-Центра [Федорец, 2006] и ВНИРО [Алексеев, 2006; 2007; 2017]. Однако окончательная, доработанная версия такой шкалы зрелости так и не была опубликована. Исправлению этого упущения и посвящена настоящая работа.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ШКАЛ ЗРЕЛОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ КОМАНДОРСКОГО КАЛЬМАРА

Командорский кальмар имеет ряд особенностей репродуктивной стратегии [Нигматуллин и др., 1996], которые затрудняют использование для командорского кальмара универсальных шкал, разработанных, в основном, на основе исследований кальмаров семейства *Ommastrephidae* [Буруковский и др., 1977; Филиппова, 1973; 1982; Arkhipkin, 1992; Lipinski, 1979].

Вероятно, первой шкалой, которая была применена в исследованиях командорского кальмара, была универсальная шкала ста-

дий зрелости половой системы, предложенная Шевцовым [1971], насчитывающая 4 стадии зрелости (кроме не включаемых в шкалу ювенильных, а также выбойных особей). Определение стадий зрелости самок ограничивалось определением размера и цвета нидаментальных желез (кроме последней, четвертой стадии, основным признаком которой предлагалось считать наличие зрелых яиц). У самцов стадии зрелости определялись по наличию сперматофоров в нидахе и их количеству.

Применительно к командорскому кальмару такая четырехбальная шкала использовалась в ТИНРО [Федорец и др., 1997 а, б]. Со временем диагностика стадий была доработана [Федорец, 2006] с привлечением дополнительных признаков.

Эта же шкала зрелости была принята за основу и в СахНИРО, с одним небольшим изменением: выбойным особям кальмара была присвоена дополнительная, пятая стадия зрелости. В результате шкала была названа шестибальной, с учётом выделяемых в отдельную категорию ювенильных особей [Аюпов, 2003]. Однако в действительности она представляет собой лишь модификацию 4-бальной шкалы Шевцова. Особенностей порционного нереста командорского кальмара эта шкала не учитывала.

Примерно в одно время с работой Шевцова во ВНИРО шкала стадий зрелости, ориентированная, в основном, на океанических кальмаров семейства *Ommastrephidae*, была предложена Филипповой [1972]. Она содержала шесть стадий (с выведением ювенильных и выбойных особей в группы, для которых не определяется стадия так же, как это было сделано в описанной выше шкале Шевцова). Основным отличием шкалы Филипповой было выделение в отдельную стадию самок со зрелыми ооцитами в яичнике и самцов с первыми сформировавшимися сперматофорами в сперматофорном комплексе органов (стадия 4 — созревающие особи). Позднее эта же шкала, без существенных изменений, была повторно использована в рекомендациях по изучению кальмаров для специалистов рыбохозяйственных институтов [Филиппова, 1983]. В исследованиях командорского кальмара шкала Филипповой не была использована. Вплоть до 1990-х гг. в ТИНРО-Центре по-прежнему

использовалась шкала собственной разработки [Шевцов, 1971].

Шкала стадий зрелости самок кальмаров, основанная на более глубоком анализе оогенеза, с привязкой стадий к определённым этапам развития ооцитов, была предложена Р.Н. Буруковским с соавторами [Буруковский и др., 1977]. Эта шкала была приведена также в работах К.Н. Несиса [1982] и Г.В. Зуева [Зуев и др., 1985], благодаря чему получила очень широкое распространение в теутологических работах советских и российских авторов с середины 1980-х гг. по настоящее время. Важной особенностью этой шкалы было подразделение стадий зрелых кальмаров: в ней выделялись подстадии физиологически зрелых кальмаров до начала нереста, собственно нереста и подстадия фактически завершивших нерест кальмаров. В отдельную стадию выделялись деградировавшие выбойные кальмары. Применение такой шкалы для командорского кальмара оказалось удобным, так как позволяло разделять разные этапы нерестового состояния кальмара, хотя закладываемый в них смысл не соответствовал в точности тому пониманию подстадий пятой стадии, которое изначально закладывалось при разработке шкалы Буруковского с соавторами.

ВНИРО впервые подключился к исследованиям командорского кальмара в 1983—1984 гг. В этих исследованиях уже использовалась шкала, разработанная Р.Н. Буруковским с соавторами [Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев, Бизиков, Хромов, 1986].

Развитие промысла командорского кальмара, выражавшееся как в последовательном нарастании объёмов вылова, так и в расширении географии промысла [Алексеев и др., 2013; Алексеев, 2015], потребовало более глубокого изучения этого вида с применением специализированных методик. Прогресс в изучении гаметогенеза командорского кальмара и использование его результатов в уточнении стадий зрелости в российских исследованиях связан с работами по изучению кальмара, выполненными на материалах, полученных в ходе экспедиций ВНИРО в Беринговом море в начале 1990-х гг. [Нигматуллин и др., 1996].

В новой шкале предлагалось выделять 7 стадий с разбиением некоторых стадий на подстадии. Стадии начальных этапов оогенеза

сохранили преемственность со шкалами Буруковского с соавторами и Филипповой: ювенильные особи в отдельную стадию не выделялись, а незрелые кальмары, в соответствии с основными этапами гаметогенеза и развития половых органов, были разделены на четыре стадии, от ранней молодки (стадия 1) до созревающих кальмаров (стадия 4). Были выделены отдельные стадии для состояния физиологической и функциональной зрелости (каждая из которых разбита на подстадии) и стадия выбойных кальмаров. Выделение стадий было основано на очень подробном описании сперматогенеза и оогенеза командорского кальмара.

Эта шкала очень точно учитывала особенности развития половой системы, но не была рассчитана на периодизацию онтогенеза командорского кальмара в целом. Кроме того, использование этой шкалы в полевых условиях, показало наличие ограничений её применения в практике экспедиционных исследований. В частности, при проведении стандартных биологических анализов вскрытие половой системы и определение размеров ооцитов с точностью до десятых долей миллиметра крайне затруднительно и недопустимо затягивает выполнение анализа для установленного методиками минимального объёма выборки [Филиппова, 1983].

В связи с этим, группой специалистов, принимавших участие в продолжавшихся в 1996 г. и в последующие годы российско-японских исследованиях командорского кальмара, была осуществлена доработка специализированной шкалы стадий зрелости с тем, чтобы приблизить оценку биологического состояния к потребностям рыбохозяйственных исследований. При этом была сохранена основа шкалы, опирающаяся на наиболее глубокое биологическое обоснование выделенных стадий зрелости [Нигматуллин и др., 1996].

Изменения коснулись разделения стадии преобладающего соматического роста (нагула) самок — стадии 2 по шкале Нигматуллина с соавторами, на две подстадии. В эту категорию попадали особи очень широкого размерного диапазона (от 14—15 до 28—30 см по длине мантии), с существенными различиями во внешнем виде кальмаров и состоянием половой системы в начале и конце стадии. К концу 2 стадии самки достигают размеров зрелых особей, сомати-

ческий рост замедляется, сближая эту подстадию по размерному составу с последующими (табл. 1). Гонады самок по завершении 2 стадии становятся почти полностью непрозрачными, с ясно различимыми отдельными ооцитами. Такая особенность позволила выделить в пределах стадии 2 две подстадии: 2–1 (стадия 2 ранняя) и 2–2 (стадия 2 поздняя). У самцов, имеющих, в целом, меньшие размеры и, соответственно, не такой большой прирост при прохождении 2 стадии, а также не столь заметные изменения внешнего вида гонад, мы сочли допустимым сохранить единую 2 стадию.

Разделение 5 стадии на три подстадии на практике оказалось избыточным. Различия между подстадиями, предложенные в первой специализированной шкале, по числу ооцитов

в яйцеводе или сперматофоров в ниджемовом мешке, не очень чёткое. Гораздо более простым, с точки зрения выполнимости операции в условиях полевых работ, было разделение пятой стадии на две подстадии. Подстадия 5–1 характеризуется относительно небольшим числом ооцитов в яйцеводах и отсутствием (за редчайшим исключением) признаков спаривания. Подстадия 5–2 характеризуется полными или почти полными яйцеводами. Некоторые из этих самок имеют следы спаривания — у этих особей в самом ближайшем будущем должен произойти вымет и оплодотворение первой партии яиц после чего они перейдут в подстадию 6–1.

В новой редакции описания исключено упоминание на то, что большинство самок на стадии 5–3 имеет следы спаривания. В разные сезоны

Таблица 1. Распределение стадий и подстадий зрелости самок командорского кальмара по специализированной шкале зрелости ВНИРО (в %) по размерным классам (уловы МФТ «Иоланта» 21 сентября — 12 октября 2005 г., Юго-Восточная Камчатка).

Длина мантии, мм	Стадии и подстадии зрелости									
	1	2–1	2–2	3	4	5–1	5–2	6–1	6–2	7
121–130	50,00									
131–140	33,33	0,25								
141–150	16,67	0,00								
151–160		0,74								
161–170		1,72								
171–180		8,33								
181–190		8,82								
191–200		11,27								
201–210		15,44								
211–220		12,25	1,64							
221–230		17,16	13,11		3,00	5,26				
231–240		12,01	21,31	15,00	4,00	10,53		6,67	14,29	
241–250		7,84	31,15	33,33	19,00	15,79	6,90	13,33		
251–260		3,68	22,13	18,33	23,00	21,05	17,24	13,33	28,57	50,00
261–270		0,49	9,84	20,00	23,00	31,58	34,48	13,33	14,29	50,00
271–280			0,82	10,00	17,00	10,53	17,24	13,33		
281–290				1,67	7,00	5,26	13,79	13,33		
291–300				1,67	3,00			13,33		
301–310							6,90		14,29	
311–320							3,45	6,67		
>320								6,67	28,57	
N, экз.	6	408	122	60	100	19	29	15	7	2

и в разных районах доля спаривавшихся физиологически зрелых особей может сильно варьировать. Так, в летний сезон 1998 г. в районе образования нагульного скопления командорского кальмара к югу от м. Наварин в Беринговом море доля спаривавшихся самок стадии 5 была ничтожно мала. Осенью 2005 г. у Юго-Восточной Камчатки, наоборот, большинство самок 5 стадии имело следы спаривания.

Несколько сложнее оказался вопрос с соотношением стадии 5—3 самцов с новой редакцией шкалы. В работе Ч.М. Нигматуллина с соавторами [1996] указывается, что самцы на стадии 5—3 уже принимают участие в спаривании, т. е. являются функционально зрелыми в отличие от подстадий 5—1 и 5—2. В результате характеристика стадии 5 оказалась весьма нечёткой — «функциональное созревание и участие в спаривании» — к функционально зрелым приходилось относить как самцов 5—3 подстадии, так и 6 стадии.

Поэтому наличие следов спаривания у самцов было предложено рассматривать как критерий отнесения к 6 стадии — функциональной зрелости, в отличие от 5 стадии, в течение которой происходит только накопление зрелых половых продуктов. Соответственно, возникло некоторое несоответствие границ между 5 и 6 стадиями в шкале Нигматуллина с соавторами и в доработанной шкале (табл. 4). Такое изменение представляется оправданным, так как в результате достигается чёткая периодизация онтогенеза командорского кальмара по стадиям физиологической и функциональной зрелости.

Следует также упомянуть 4 стадию зрелости. Характеристики этой стадии, предложенные первоначально [Нигматуллин и др., 1996] и в современных исследованиях совпадают, но имеются различия в трактовке её места в онтогенезе. Это связано с недостаточной чёткостью понимания термина «физиологическая зрелость» применительно к командорскому кальмару. Бесспорно, на 4 стадии в половой системе появляются зрелые половые продукты, однако можно ли считать физиологически зрелыми кальмаров, у которых зрелые половые продукты, ещё не попали в разделы половой системы, обеспечивающие их вывод во внешнюю среду и оплодотворение? Действительно, и в яйцеводах, и в ниджемовом мешке

на 4 стадии зрелые половые продукты отсутствуют. Этот вопрос, видимо, требует непростой дополнительной дискуссии. Пока же мы посчитали, что из характеристики 4 стадии зрелости лучше исключить упоминание о «физиологической зрелости» и заменить его на термин «созревание».

Описание стадий было также переработано, чтобы сделать его максимально удобным для быстрого и достаточно уверенного определения в полевых условиях, с использованием минимума признаков. Для этого описания были дополнены внешними признаками кальмаров и их отдельных органов, а описания состояния гонад, полученные с применением специальных гистологических методик, сокращены. С точки зрения периодизации онтогенеза характеристики предлагаемых в доработанной шкале стадий зрелости следующие:

1 — ранняя молодь, стадия быстрого соматического роста;

2 — нагульная молодь, стадия опережающего соматического роста с постепенным ростом репродуктивной системы. Замедление соматического роста к концу стадии;

3 — нагуливающие созревающие кальмары, замедление соматического роста, накопление энергетических резервов, опережающий рост и начало созревания репродуктивной системы;

4 — созревающие кальмары, сильное замедление соматического роста и накопления энергетических резервов у самок, ускорение созревания репродуктивной системы;

5 — физиологически зрелые кальмары, сильное замедление соматического роста и накопления энергетических резервов у самцов, достижение репродуктивной системой физиологической зрелости (готовность к нересту);

6 — функционально зрелые кальмары, почти полная остановка соматического роста, резкое сокращение интенсивности активного питания и расходование энергетических резервов, спаривание и нерест;

7 — посленерестовые погибающие (выбойные) кальмары, постепенная деградация всех систем органов.

Созданная в результате такой доработки шкала используется нами с 1996 г. по настоящее время и приведена в табл. 2 и 3.

Таблица 2. Специализированная шкала стадий зрелости самок командорского кальмара, используемая во ВНИРО

Стадия/ подстадия	Основные признаки			Дополнительные признаки
	Яичник	Яйцеводы	Нидаментальные железы	
1	Тонкий прозрачный тяж, при рассмотрении невооружённым глазом содержимое кажется гомогенным, отдельные ооциты можно разглядеть только при достаточно сильном увеличении. При извлечении из мантийной полости выглядит как небольшая прозрачная ниточка	Прозрачные, не видны невооружённым взглядом	Парные прозрачные, плохо различимые нитевидные тяжи, лежащие сверху на яичнике, их длина не более половины яичника	Единственное визуальное отличие от самцов — отсутствие маленького прозрачного округлого образования (СКО) у верхнего конца гонады с левой стороны
2–1	Полупрозрачный тяж, плотный, упругий, его длина около четверти длины мантии. Отдельные ооциты внешне плохо различимы, но при надрезе хорошо видна зернистая структура ткани яичника	Прозрачные, плохо различимые невооружённым глазом, уложенные «змейкой» нитевидные образования	Некрупные полупрозрачные тяжи, лежащие сверху на яичнике, их длина около трети длины яичника или чуть больше	Общий внешний вид «подростковый», прогонистый, внешне не отличимы от самцов ни размерами, ни пропорциями тела
2–2	Мутный, белёсый почти не прозрачный, заметно увеличенный, его длина около трети длины мантии или несколько больше. Отдельные ооциты хорошо различимы, в виде белых почти одноразмерных точек. Диаметр ооцитов не более 2 мм	Прозрачные, уложенные «змейкой» тонкие тяжи на поверхности яичника	Крупные, мутно-белёсые, почти не прозрачные, упругие, лентовидные образования, их длина около половины длины яичника	Крупные размеры и несколько расширенная вследствие увеличения гонады мантия, что позволяет визуально отнести особи этой стадии к самкам
3	Сильно увеличенный, упругий, его объём занимает до половины свободного объёма задней части мантийной полости. Между ооцитами становятся заметны различия в размере, самые крупные могут иметь в диаметре до 3 мм. Окраска основной массы ооцитов однородная желтовато-белая, только отдельные наиболее крупные ооциты могут иметь более интенсивную жёлтую окраску	Полупрозрачные, уложенные «змейкой» плоские тяжи на поверхности яичника	Крупные, упругие, лентовидные образования от почти белого до кремового цвета. Их длина около трети длины яичника или немного больше	Крупные размеры, характерные для взрослых самок. Заметно расширенная мантия вследствие сильного увеличения объёма яичника
4	Сильно увеличенный, упругий, занимает большую часть объёма задней части мантийной полости. Имеет выраженную неравномерную окраску: наряду с незрелыми непрозрачными белыми или желтовато-белыми ооцитами появляются зрелые, прозрачные ооциты янтарного цвета (диаметр зрелых ооцитов до 4 мм). Число зрелых ооцитов значительно меньше числа незрелых	Полупрозрачные, белёсые, плоские тяжи, плотно уложенные «змейкой» немного по бокам на поверхности передней части яичника. Яйца в яйцеводах отсутствуют	Крупные, упругие, кремовые широко-лентовидные, их длина от трети до половины длины яичника	Крупные размеры, характерные для взрослых самок. Заметно расширенная мантия вследствие сильного увеличения объёма яичника

Стадия/ подстадия	Основные признаки			Дополнительные признаки
	Яичник	Яйцеводы	Нидаментальные железы	
5—1	Крупный, раздутый, непрозрачный, занимает почти весь объём мантийной полости. Имеет выраженную неравномерную окраску, наряду с незрелыми непрозрачными белыми или желтовато-белыми ооцитами имеются зрелые, прозрачные ооциты янтарного цвета (диаметр зрелых ооцитов до 4 мм). Число зрелых ооцитов не более половины всех видимых ооцитов	Большие, упругие, с умеренно растянутыми стенками, содержат не более сотни ооцитов, уложенных не очень плотно, преимущественно в передней части яйцевода, в довольно правильном порядке	Крупные, упругие, кремовые, широко-лентовидные, их длина около половины длины яичника. Ширина двух нидаментальных желёз больше половины ширины яичника, так что они прикрывают сверху большую часть поверхности передней части яичника	В крайне редких случаях на внутренней поверхности мантии в её передней части может быть обнаружен прикреплённый пучок сперматангов с неиспользованными семенными резервуарами
5—2	Крупный, раздутый, непрозрачный, занимает почти весь объём полости. Имеет выраженную неравномерную окраску, наряду с незрелыми непрозрачными белыми или желтовато-белыми ооцитами имеются зрелые, прозрачные ооциты янтарного цвета (диаметр зрелых ооцитов до 4 мм). Число зрелых ооцитов может достигать около половины всех видимых ооцитов	Большие, упругие, с сильно растянутыми стенками, содержат от 2—3 до 7—9 сотен ооцитов, уложенных очень плотно, в довольно правильном порядке	Крупные, упругие, кремовые, продолговатые широко-лентовидные, их длина около половины длины яичника. Ширина двух нидаментальных желёз больше половины ширины яичника, так что они прикрывают сверху большую часть поверхности передней части яичника	Изредка на внутренней поверхности мантии в её передней части может быть обнаружен прикреплённый пучок сперматангов с неиспользованными семенными резервуарами. У некоторых экземпляров могут быть автотомированы щупальца
6—1	Крупный, непрозрачный, раздутый но не очень упругий. Имеет выраженную неравномерную окраску вследствие присутствия в нём незрелых желтовато-белых, прозрачных зрелых и резорбирующих непрозрачных грязно-жёлтых ооцитов. Между оформленными ооцитами может иметься небольшое количество белёсой жидкости. Число зрелых ооцитов от половины общего числа видимых ооцитов и более	Большие, упругие, с сильно растянутыми стенками, содержат от 2—3 до 7—9 сотен ооцитов, уложенных очень плотно, но без правильного порядка	Крупные, светло-кремовые, длина около половины длины мантии, без заметных признаков деградации, но не упругие, могут иметь слегка неровные мягкие края	На внутренней поверхности мантии в её передней части один или несколько прикреплённых пучков сперматангов, по крайней мере, у одного из которых использованы семенные резервуары. Мантия не утончена, но частично утратила упругость. Начиная с этой подстадии и далее щупальца автотомированы у всех особей
6—2	Крупный, частично спавшийся, дряблый, приобретает обшую грязно-жёлтую окраску. Большинство ооцитов зрелые прозрачные или резорбирующие грязно-жёлтые. Незрелые ооциты очень немногочисленны, единичны. Между ооцитами хорошо видна серовато-белёсая жидкость	Большие, мягкие и дряблые, частично спавшиеся, содержат от нескольких десятков до одной-двух сотен ооцитов	Несколько уменьшены в размерах, длина от половины до трети длины яичника. Дряблые, с мягкими неровными краями. Цвет кремовый или серовато-кремовый	На внутренней поверхности мантии в её передней части один или несколько прикреплённых пучков сперматангов, преимущественно с использованными семенными резервуарами. Мантия заметно утончена, дряблая, окраска тканей мантии становится серовато-жёлтой
7	Спавшийся, дряблый, заполнен, в основном, неструктурированной серовато-жёлтой жидкостью, в которой плавают отдельные зрелые и резорбирующие ооциты. Общая окраска грязно-жёлтая, сероватая или коричневатая	Полупрозрачные, спавшиеся, содержат единичные отдельно лежащие ооциты (не более 10—20)	Уплотнённые, дряблые, кремовые или жёлтые образования в медиальной части висцеральной полости	На внутренней поверхности мантии несколько пучков сперматангов с использованными семенными резервуарами. Мантия сильно утончена, дряблая, свисает на гладиусе, ткани мантии зеленовато-жёлтые или серо-жёлтые. Иногда мышечная ткань практически отсутствует, остаются только эпителиальные ткани

Таблица 3. Специализированная шкала стадий зрелости самцов командорского кальмара, используемая во ВНИРО

Стадия/ подстадия	Основные признаки			Дополнительные признаки
	Семенник	Комплекс сперматофорных желёз и семяпровод	Нидхемов мешок и пенис	
1	Тонкий прозрачный тяж	Маленькое прозрачное плоское округлое образование, слабо различимое невооружённым глазом	Не развит	В облик сохраняются некоторые ювенильные признаки: мантия почти полупрозрачная, плавники заметно меньше, чем у взрослых кальмаров
2	Мутно-белёсый полупрозрачный неширокий тяж	Полупрозрачный, небольшой (размеры сравнимы с размерами жаберного сердца), становится заметна внутренняя структура	Прозрачный, маленький, пенис едва различим	Основное отличие от 1 стадии: возможность различить хотя бы какие-то отдельные элементы СКО
3	Цвет от полупрозрачного до почти непрозрачного белёсого, крупный, относительно широкий, упругий	Относительно большой (крупнее жаберного сердца), хорошо видна спиральная внутренняя структура	Полупрозрачный, пустой, иногда могут присутствовать редкие прозрачные нитевидные образования (псевдосперматофоры), пенис маленький	
4	Непрозрачный белый или едва заметно кремовый, крупный, упругий	Большой, чётко различима спиральная внутренняя структура, в семяпроводе видна белая полоска (поток спермы)	Прозрачный, внутри обычно присутствуют одиночные прозрачные образования (псевдосперматофоры), в некоторых может иметься белая сперма, не занимающая всего объёма сперматофора (пробные сперматофоры). Пенис большой, хорошо различим	
5–1	Непрозрачный белый или едва заметно кремовый, крупный, упругий	Большой, чётко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, в семяпроводе виден выраженный белый поток спермы	Полупрозрачный, немного увеличен, содержит от нескольких штук до нескольких десятков сперматофоров нормального строения, с ярко-белыми семенными резервуарами. Пенис большой	У некоторых экземпляров автомированы щупальца
5–2	Непрозрачный белый или едва заметно кремовый, крупный, упругий	Непрозрачный белый, иногда бежевый, чётко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, в семяпроводе виден выраженный белый поток спермы	Полупрозрачный или почти прозрачный, растянутый, полностью заполнен сперматофорами с ярко-белыми семенными резервуарами, их число может достигать нескольких сотен, отдельные могут проникать в пенис и при лёгком надавливании начинают интенсивно выделяться через пенис	Начиная с этой подстадии и далее щупальца автомированы у всех особей
6–1	Непрозрачный белый или кремовый, среднего размера, мягкий	Непрозрачный бежевый, чётко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, в семяпроводе виден белый поток спермы	Полупрозрачный или почти прозрачный, растянутый но не упругий, полностью заполненный нормальными сперматофорами	

Стадия/ подстадия	Основные признаки			Дополнительные при- знаки
	Семенник	Комплекс сперматофор- ных желёз и семяпровод	Нидхемов мешок и пенис	
6–2	От полупрозрачного до непрозрачного бежевого, некрупный, дряблый	Непрозрачный бежевый, чётко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, иногда в семяпроводе виден поток спермы	Полупрозрачный, дряблый, частично заполнен нормальными сперматофорами	Мантия заметно утончена, дряблая, окраска тканей мантии становится серовато-жёлтой
7	От полупрозрачного до непрозрачного бежевого, мелкий, дряблый	Непрозрачный бежевый, чётко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, в семяпроводе не виден поток спермы	Полупрозрачный, дряблый, пустой	Мантия сильно утончена, дряблая, свисает на гладиусе, ткани мантии зеленовато-жёлтые или серо-жёлтые. Иногда мышечная ткань практически отсутствует, остаются только эпителиальные ткани

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанные выше различные шкалы зрелости половой системы, использовавшиеся в исследованиях командорского кальмара, показывают, как с развитием исследований развивался и усложнялся подход к оценке его биологического состояния. Показательно, что применение все более сложных подходов к оценке состояния репродуктивной системы командорского кальмара в определённой мере совпало с увеличением масштабов его промыслового освоения [Алексеев, 2015].

У наиболее сложной и детализированной шкалы стадий зрелости кальмара имеются две модификации. Одна из них изложена в работе Нигматуллина с соавторами [1996], вторая ранее не публиковалась, но используется в исследованиях ВНИРО уже около 20 лет. По нашему мнению, нет надобности настаивать на выборе для дальнейшего использования одной из этих двух версий. Обе шкалы построены на единой научной базе, а именно, на особенностях гаметогенеза командорского кальмара. Предложенная ранее версия [Нигматуллин и др., 1996] позволяет более точно описать состояние именно репродуктивной системы и, следовательно, она безусловно должна быть рекомендована для использования в специализированных исследованиях.

Описанная в настоящей работе версия той же шкалы адаптирована для других целей: в ней делается упор на оценку биологического

состояния кальмара с тем, чтобы определить его онтогенетическую стадию в целом. Система признаков, используемых в нашей версии, адаптирована для условий полевых рыбохозяйственных исследований. Это определяет сферу применения этой модификации шкалы стадий зрелости командорского кальмара.

Следует отметить, что применение детализированной шкалы стадий зрелости командорского кальмара оправданно и необходимо только при проведении специализированных исследований именно этого вида. Вместе с тем, в ряде случаев в рыбохозяйственных исследованиях оправданно применение простой универсальной шкалы, созданной на основе описанных выше четырёхбалльных шкал [Шевцов, 1971].

Впоследствии при обобщении и сравнении результатов разных исследований могут возникнуть проблемы сопоставимости данных, полученных в результате применения различных шкал зрелости командорского кальмара [Федорец, 2006; Алексеев, 2018]. Поэтому мы завершаем работу таблицей сравнимости оценок стадий зрелости командорского кальмара по разным шкалам, применявшимся в отечественных исследованиях (табл. 4).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем признательность нашим коллегам И.П. Смирнову (СахНИРО) и М.А. Зуеву (ТИНРО-Центр), оказавших

Таблица 4. Соответствие различных стадий зрелости, использовавшихся отечественными авторами при изучении командорского кальмара

Шевцов, 1972; Федорец, 2006	Аюпов, 2003	Филиппова, 1978; 1983	Буруковский и др., 1977	Нигматуллин и др., 1996	ВНИРО, современная	
					самки	самцы
Ювенильные (без определения стадии)	Ювенильные (без определения стадии)	1	Ювенильные (без определения стадии)	Ювенильные (без определения стадии)	Ювенильные (без определения стадии)	
1	1	2	1	1	1	1
2	2	3	2	2	2-1	2
3	3	4	3	3	2-2	3
4	4	5	4	4	3	3
		6	5-1	5-1	4	4
		7	5-2	5-2	5-1	5-1
		8	5-3	5-3	5-2	5-2
		9	5-2	6-1	6-1	6-1
		10	5-3	6-2	6-2	6-2
Выбойные (без определения стадии)	5	6	6	7	7	7

нам помощь в поиске описаний шкал зрелости кальмаров, использовавшихся в их институтах.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Д.О. 2006. Новые данные о биологии командорского кальмара *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) у северных Курильских островов // VII Всерос. конф. по пром. беспозвоночным. Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО. С. 199–203.
- Алексеев Д.О. 2007. Роль Северных Курильских островов в функциональной структуре ареала популяций командорского кальмара *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) // Труды ВНИРО. Т. 147. С. 246–265.
- Алексеев Д.О. 2015. Периодизация промысла командорского кальмара в водах России // Промысловые беспозвоночные: VIII Всерос. науч. конф. по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 170–172.
- Алексеев Д.О. 2017. Индекс размера пищеварительной железы кальмаров как индикатор их биологического состояния на примере командорского кальмара // Труды ВНИРО. Т. 166. С. 32–42.
- Алексеев Д.О. 2018. Представления о пространственно-функциональной структуре ареала охотоморской популяции командорского кальмара *Beryteuthis magister* // Вопросы рыболовства. Т. 19 (2). С. 150–162.
- Алексеев Д.О., Бизиков В.А. 1986. Некоторые черты биологии и экологии командорского кальмара (*Beryteuthis magister*) в районе о. Симушир в январе 1985 г. // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М.: ВНИРО. С. 50–57.
- Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Буяновский А.И. 2013. Современное состояние ресурсов беспозвоночных и перспективы их промысла // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 51–77.
- Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Хромов Д.Н. 1986. Подводные наблюдения за командорским кальмаром // IV Всес. конф. по пром. беспозвоночным. Севастополь. Тез. докл. С. 126–127.
- Аюпов И.Р. 2003. Некоторые особенности осеннего распределения потенциально промысловых головоногих моллюсков у Восточного Сахалина // Тр. СахНИРО. Т. 5. С. 184–199.
- Буруковский Р.Н., Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Цымбал М.А. 1977. Методические основы разработки шкал зрелости репродуктивной системы самок кальмаров на примере *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) // Зоологический журнал. Т. 52. Вып. 12. С. 1781–1791.
- Несис К.Н. 1982. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Легк. пищ. пром-ть. 360 с.

- Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н. 1985. Нектонные океанические кальмары. М.: Агропромиздат. 224 с.
- Нигматуллин Ч.М., Лаптиховский В.В., Сабиров Р.М. 1996. Репродуктивная биология командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: Научные итоги Беринговоморской экспедиции ВНИРО в 1993–1995 гг. по программе совместных российско-японских исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 101–124.
- Федорец Ю.А. 2006. Командорский кальмар *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) Берингова и Охотского морей (распределение, биология, промысел). Дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 283 с.
- Федорец Ю.А., Лучин В.А., Диденко В.Д., Раилко П.П., Кравченко Н.Е. 1997 а. Условия формирования скоплений кальмара *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) у Курильских островов // Известия ТИНРО. Т. 122. С. 374–392.
- Федорец Ю.А., Диденко В.Д., Раилко П.П., Кравченко Н.Е. 1997 б. Биология кальмара *Beryteuthis magister* на нерестилищах у Командорских островов // Известия ТИНРО. Т. 122. С. 393–429.
- Филиппова Ю.А. 1972. Методика изучения головоногих моллюсков. М.: ВНИРО. 36 с.
- Филиппова Ю.А. 1983. Рекомендации по изучению головоногих моллюсков. М.: ВНИРО. 28 с.
- Шевцов Г.А. 1971. Инструкция по сбору и определению видов промысловых кальмаров в Тихом океане. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 10 с.
- Arkhipkin A.I. 1992. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages. // J. Northwest Atlantic Fish. Sci. Vol. 12. P. 63–74.
- Lipinski M. 1979. Universal maturity scale for the commercially important squids (Cephalopoda: Teuthoidea). The results of maturity classification of the *Illex illecebrosus* (Le Sueur, 1821) populations for the years 1973–1977 // ICNAF Res. Doc. 79/11/38/Ser. № 5364. 40 p.

Поступила в редакцию 22.05.2018 г.
Принята после рецензии 10.08.2018 г.

Commercial species and their biology

Scales of reproductive system maturity used
in schoolmaster squid investigations

F.V. Lischenko, D.O. Alexeyev, A.V. Lischenko

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow

Approach to estimation of biological condition of schoolmaster squid improved during investigations in Russia. Some scales of reproductive system condition were used. Simple scale divided in four maturity stages were offered in TINRO in early 1970-es. Another maturity scales for squids were created in VNIRO and AtlantNIRO a bit later. All these scales were based on investigations of gametogenesis and reproductive strategy of oceanic ommastrephid squids and offered for use in examination of many species of squids. Peculiarities of schoolmaster squid reproductive strategy and gametogenesis were not taken into account by these universal scales. More detailed periodization of reproductive system was offered as a result of more deep study of gametogenesis. First specialized scale of reproductive system condition for schoolmaster squid was offered in 1996. Long-term part-by-part spawning period of schoolmaster squid was taken in account in this scale. This scale was refined subsequently in VNIRO for use not only in reproductive system periodization, but for ontogenesis periodization of schoolmaster squid at all. Description of scale used in VNIRO at present is given in the present paper.

Keywords: schoolmaster squid *Beryteuthis magister*, reproductive system, gametogenesis, ontogenesis, maturity stages.

REFERENCES

- Alexeyev D.O. 2006. Novye dannye o biologii komandorskogo kal'mara *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) u severnyh Kuril'skih ostrovov [New data on biology of schoolmaster squid *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) at North Kurile Islands] // VII Vseros. konf. po promyslovym bespozvonochnym. Tez. dokl. Murmansk, 9–13 oktyabrya 2006 g. M.: Izd-vo VNIRO. S. 199–203.
- Alexeyev D.O. 2007. Rol' Severnyh Kuril'skih ostrovov v funktsional'noj strukture areala populyatsij komandorskogo kal'mara *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) [North Kurile Islands in populations functional structure of schoolmaster squid *Beryteuthis magister* (Berry, 1913)] // Trudy VNIRO. T. 147. S. 246–265.
- Alexeyev D.O. 2015. Periodizatsiya promysla komandorskogo kal'mara v vodah Rossii [Periodization of schoolmaster squid fishery in Russia] // Promyslovye bespozvonochnye: VIII Vseros. nauch. konf. po promyslovym bespozvonochnym. Tez. dokl. Kaliningrad: Izd-vo KGTU. S. 170–172.
- Alexeyev D.O. 2017. Indeks razmera pishchevaritel'noj zhelezy kal'marov kak indikator ih biologicheskogo sostoyaniya na primere komandorskogo kal'mara [Size index of squids digestive gland as indicator of their biological condition with an example of schoolmaster squid] // Trudy VNIRO. T. 166. S. 32–42.
- Alexeyev D.O. 2018. Predstavleniya o prostranstvenno-funktsional'noj strukture areala ohotomorskoj populyatsii komandorskogo kal'mara *Beryteuthis magister* [View on spatial and functional structure of the Okhotsk Sea schoolmaster squid population] // Voprosy rybolovstva. Vol. 19 (2). P. 150–162.
- Alexeyev D.O., Bizikov V.A. 1986. Nekotorye cherty biologii i ehkologii komandorskogo kal'mara (*Beryteuthis magister*) v rajone o. Simushir v yanvare 1985 g. [Some aspects of biology of schoolmaster squid (*Beryteuthis magister*) at Simushir Island in January, 1985] // Resursy i perspektivy ispol'zovaniya kal'marov Mirovogo okeana. M.: VNIRO. S. 50–57.

- Alekseev D.O., Bizikov V.A., Buyanovskij A.I., 2013. Sovremennoe sostoyanie resursov bespozvonochnyh i perspektivy ih promysla [Current state of commercial invertebrates resources with prospect of their fishery] // Aktual'nye voprosy ratsional'nogo ispol'zovaniya vodnyh biologicheskikh resursov. M.: Izd-vo VNIRO. S. 51–77.
- Alekseev D.O., Bizikov V.A., Khromov D.N. 1986. Podvodnye nablyudeniya za komandorskim kal'marom [Submarine observations on schoolmaster squid] // IV Vses. konf. po prom. bespozvonochnym. Sevastopol'. Tez. dokl. S. 126–127.
- Ayupov I.R. 2003. Nekotorye osobennosti osennego raspredeleniya potentsial'no promyslovyh golovonogih mollyuskov u Vostochnogo Sahalina [Some peculiarities of autumn distribution of the potentially commercial Cephalopoda along the eastern Sakhalin Island] // Tr. SahNIRO. T. 5. S. 184–199.
- Burukovskiy R.N., Zuev G.V., Nigmatullin Ch.M., Tsybmal M.A. 1977. Metodicheskie osnovy razrabotki shkal zrelosti reproduktivnoj sistemy samok kal'marov na primere *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) [Methodical bases for working out the scales of reproductive system maturity in squid females *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) taken as an example] // Zoologicheskij zhurnal. T. 52 (12). S. 1781–1791.
- Nesis K.N. 1982. Kratkij opredelitel' golovonogih mollyuskov Mirovogo okeana [Concise key to the World Ocean cephalopods]. M.: Legk. pishch. prom-t'. 360 s.
- Zuev G.V., Nigmatullin Ch.M., Nikolsky V.N. 1985. Nektonnye okeanicheskie kal'mary [Nektonic oceanic squids]. M.: Agropromizdat. 224 s.
- Nigmatullin Ch.M., Laptihovskiy V.V., Sabirov R.M. 1996. Reprodukivnaya biologiya komandorskogo kal'mara [Reproductive biology of schoolmaster squid] // Promyslovye aspekty biologii komandorskogo kal'mara i ryb sklonovyh soobshchestv v zapadnoj chasti Beringova morya: Nauchnye itogi Beringovomorskoj ehspeditsii VNIRO v 1993–1995 gg. po programme sovmestnyh rossijsko-yaponskih issledovaniy komandorskogo kal'mara v Beringovom more (Bioresursy morej Rossii). M.: Izd-vo VNIRO. S. 101–124.
- Fedorets Yu.A. 2006. Komandorskij kal'mar *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) Beringova i Ohotskogo morej (raspredelenie, biologiya, promysel) [Schoolmaster squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) of Bering and Okhotsk Seas (distribution, biology and fishery)]. Diss. ... kand. biol. nauk. Vladivostok: TINRO-Tsentr. 283 s.
- Fedorets Yu.A., Luchin V.A., Didenko V.D., Railko P.P., Kravchenko N.E. 1997 a. Usloviya formirovaniya skoplenij kal'mara *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) u Kuril'skikh ostrovov [Criteria of schoolmaster squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) aggregations creation at Kurile Islands] // Izvestiya TINRO. T. 122. S. 374–392.
- Fedorets Yu.A., Didenko V.D., Railko P.P., Kravchenko N.E. 1997 b. Biologiya kal'mara *Berryteuthis magister* na nerestilishchah u Komandorskih ostrovov [Biology of schoolmaster squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) on spawning grounds around Commander Islands] // Izvestiya TINRO. T. 122. S. 393–429.
- Filippova Yu.A. 1972. Metodika izucheniya golovonogih mollyuskov [Methodic recommendations on examination of cephalopod mollusks]. M.: Izd-vo VNIRO. 36 s.
- Filippova Yu.A. 1983. Rekomendatsii po izucheniyu golovonogih mollyuskov [Recommendations on cephalopod mollusks examination]. M.: VNIRO. 28 s.
- Shevtsov G.A. 1971. Instruktsiya po sboru i opredeleniyu vidov promyslovyh kal'marov v Tihom okeane [Manual on collection and identification of commercial squids in the Pacific]. Vladivostok: Izd-vo TINRO. 10 p.
- Arkhipkin A.I. 1992. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages. // J. Northwest Atlantic Fish. Sci. Vol. 12. P. 63–74.
- Lipinski M., 1979. Universal maturity scale for the commercially important squids (Cephalopoda: Teuthoidea). The results of maturity classification of the *Illex illecebrosus* (LeSueur, 1821) populations for the years 1973–1977 // ICNAF Res. Doc. 79/11/38/Ser. № 5364. 40 p.

TABLE CAPTIONS

Table 1. Size classes distribution in schoolmaster squid females at different maturity stages (VNIRO specialized scale) (catches of r/v “Iolanta” during September 21st to October 12th, 2005 at South-East Kamchatka).

Table 2. Specialized maturity scale for schoolmaster squid females used in VNIRO.

Table 3. Specialized maturity scale for schoolmaster squid males used in VNIRO.

Table 4. Conformity of different maturity stages used in Russian studies schoolmaster squid.