

УДК 594.582.4:591.463/5:591.52

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ *Rossia palpebroso* (CERPHALOPODA, SEPIOLIDIDA) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

А.В. Голиков, А.Р. Мороз, Р.М. Сабиров, П.А. Любин, Л.Л. Йоргенсен

Аннотация

Обобщены результаты многолетних исследований репродуктивной биологии арктической россии *R. palpebroso* в Баренцевом море. Общий план строения половой системы вида отражает основную эволюционную тенденцию в отряде Sepiolida на укорочение туловищного отдела. Потенциальная плодовитость арктической россии – самая низкая в пределах рода. Индексы половой системы достигают наибольших значений в северных участках акватории исследования, где, очевидно, генеративная составляющая обмена выше. В высоких широтах также ярко выражена регуляционная резорбция ооцитов, являющаяся дополнительным механизмом оптимизации репродуктивных усилий самки. В целом по признакам репродуктивной биологии вид является К-стратегом.

Ключевые слова: арктическая россия, Баренцево море, строение половой системы, репродуктивная биология, плодовитость.

Введение

Арктическая россия *Rossia palpebroso* Owen, 1834 (сем. Sepiolidae) – арктическо-бореальный приатлантический вид, является самым массовым в Арктике донным головоногим моллюском. Биомасса вида на восточном шельфе архипелага Шпицберген достигает первых десятков кг/км² при численности свыше 1 тыс. экз./км², обычная численность в Баренцевом море – на порядок ниже [1]. Наибольшая длина мантии (ДМ) составляет 5.5–5.8 см. Населяет огромную акваторию от Земли Элсмита (95°W) до Восточно-Сибирского моря (150°E) и, предположительно, является циркумполярным. На юг с западной стороны Атлантики спускается до южной Каролины, с восточной – до Северного моря. Это нижне-сублитерально-верхнебатиальная форма, населяет глубины от 10–20 м в высокоарктических фьордах до 1250 м на склоне полярного бассейна и Атлантики на юге своего ареала [2–12].

Близкий к *R. palpebroso* симпатрический вид *R. glaucopsis* Loven, 1846 по результатам анализа генов COI и 18S рРНК демонстрирует высокую гомологию (93–99%) с депонированными GenBank данными *R. palpebroso*. Никаких выраженных морфологических различий между этими видами, кроме наличия папилл на покровах с дорсальной стороны головы и мантии у *R. palpebroso*, не выявлено. Очевидно, вид *R. glaucopsis* является экоморфой и должен быть отнесен к синониму политипического вида *R. palpebroso* [13–16].

В Баренцевом море *R. palpebroso* распространена повсеместно, кроме юго-восточной части [9–11, 17–18]. Вместе с тем биология этого массового вида

изучена крайне слабо. Цель настоящей статьи – дать описание строения половой системы и основных черт репродуктивной биологии *R. palpebrosa* в Баренцевом море и прилегающих акваториях.

Материал

Материал был собран в научных рейсах НИС «Мензелинск» (1983 г.), НИС «Ф. Нансен» (2004–2007, 2011 гг.), НИС «Вильнюс» (2007–2012 гг.), НИС «Смоленск» (2007–2008 гг.), НИС «Jan Mayen» (2009 г.), НИС «Johan Hjort» (2009 г.), НИС «Helmer Hanssen» (2012 г.), НИС «G.O. Sars» (2012 г.) донным тралом Campelen-1800 на глубинах 88–516 м. Преобладающие грунты – алевроитовые илы, реже – заиленный каменистый, температура придонного слоя воды +0.2 °С до +4.4 °С. Сбор производился по всей акватории Баренцева, в западной половине Карского, в северо-восточной части Гренландского морях и в прилегающих частях Центрального полярного бассейна с 68.5°N до 82°N и с 5.5°E до 78°E. Образцы фиксировались в растворе 4%-ного формалина либо 70%-ного этанола. Исследованы 182 самца (ДМ 0.6–4.7 см, 0–VI стадии зрелости) и 181 самка (ДМ 0.6–5.8 см, I–V₂). Стадии зрелости определялись по шкале, разработанной для сепиолид [19] на основе существующих шкал для кальмаров [20–22]. По этой шкале выделяют следующие стадии: 0–I – морфогенез, II–IV – физиологическое созревание, V₁ – функциональное созревание, V₂ – зрелость, V₃ – стадия предвыбойного состояния при сохраняющейся функциональной зрелости, VI – стадия полного выбоя.

Биоанализ включал определение стадий зрелости, измерение длины мантии и общей массы тела, длины яичника/семенника и других органов половой системы (у самок – нидаментальных и яйцеводных желез, яйцеводов, диаметра ооцитов; у самцов – частей сперматофорного комплекса органов (СКО), сперматофоров и гектокотилия), массы репродуктивной системы в целом и отдельных частей, подсчет числа ооцитов и сперматофоров. Рассчитывались индексы: зрелости $K_{зр}$ (отношение массы всей репродуктивной системы к массе тела), гонады K_g (отношение массы яичника или семенника к массе тела), СКО $K_{СКО}$ (отношение массы СКО к массе тела). Для фотографирования применялся растровый электронный микроскоп Hitachi TM-1000. Статистическая обработка данных проведена с использованием программ MS Excel и Statistica 10 (Statsoft).

Результаты

Самки

Начинают созревать при ДМ 1.8–1.9 см и при ДМ > 3.1 см все зрелые. Самая крупная самка (ДМ 5.8 см, V₂ ст. зр.) выловлена в районе Новоземельского мелководья. Здесь созревание самок начинается в целом при больших размерах (при ДМ > 2.5 см), при ДМ > 3.5 см все особи зрелые.

Половая система. Состоит из непарного яичника, непарного яйцевода с яйцеводной железой, парных нидаментальных и добавочных нидаментальных желез. В онтогенезе индекс зрелости $K_{зр}$ возрастает от < 0.015 у незрелых особей до 0.06–0.195 у созревающих и достигает в среднем 0.27 у зрелых. Максимальное значения $K_{зр}$, равное 0.372, установлено для участка исследований в Карском море.

Нидаментальные железы у зрелых особей огромных размеров, достигают до половины ДМ. С момента вступления самок в нерестовый период происходит уменьшение желез до 30–35% ДМ, что связано с интенсивным расходом железистых продуктов. Правая железа несколько крупнее левой, которая испытывает давление непарного яйцевода, также залегающего с левой стороны.

Генерации и динамика созревания ооцитов. Яичник шарообразной формы с центральной массой незрелых ооцитов на стадии протоплазматического роста (превителлогенеза). Над центральной массой располагается зона генераций молодых ооцитов на стадии вителлогенеза. Периферическое положение с дорсальной и вентральной сторон яичника занимают созревающие на стадии вителлогенеза и зрелые ооциты. Индекс гонады K_g у незрелых самок составляет 0.002–0.011, у зрелых увеличивается до 0.13–0.25, максимальное значение 0.33 характерно для северо-восточной части района исследований.

Выделено 6 стадий развития ооцитов.

1-я стадия – мелкие, белесого цвета, овальной формы 2×1.5 мм в состоянии протоплазматического роста. Хорошо заметны капиллярные сосуды, подходящие к каждому ооциту. Часть этих ооцитов (не менее 10–15% от их общего числа) не развивается.

2-я стадия – размеры 4×2.1 мм, бледно-желтые, переходят в фазу простого фолликула.

3-я стадия – размеры резко увеличиваются до $5-6 \times 3-4$ мм, светло-оранжевые, с сетчатой поверхностью в фазе простого фолликула.

4-я стадия. Фаза сложного фолликула и изгнания складок фолликула. Размеры от $6-8 \times 5-6$ до $9-10 \times 7-8$ мм, темно-оранжевые, сетчатая структура хорошо выражена и к концу стадии постепенно исчезает.

5-я стадия – зрелые ооциты, размеры $9-11 \times 5-8$ мм, насыщенного оранжевого цвета, желток мягкой консистенции. Сетчатой структуры на их поверхности нет, фолликулярная оболочка отошла от мембраны ооцита.

6-я стадия – зрелые ооциты плотной консистенции, размеры $9-10 \times 6-8$ мм, ярко-оранжевые. Фолликулярной оболочки нет.

Помимо типичных ооцитов овальной формы в яичнике самок встречаются резорбирующие, имеющие разнообразную полигональную форму. Их доля составляет от 20–25% в центральной и южной частях Баренцева моря до 43% в северных участках. Распределение численности ооцитов разных стадий в гонаде носит волнообразный характер. У зрелых самок, не вступавших в нерест (V_1 ст. зр.), соотношение численности ооцитов разных стадий составляет: 1-я стадия – 15.8–25%, 2-я – 19.7–23.6%, 3-я – 8.4–10.5%, 4-я – 23.6–31.6%, 5-я – 6.3–6.6%, 6-я – 2.6–16.8%. Как видно, развитие ооцитов в гонаде асинхронное, что связано с порционным нерестом (рис. 1). Очевидно, чем выше численность ооцитов определенной стадии, тем более продолжительна данная стадия по времени.

Высокая численность ооцитов 6-й стадии в яичнике и яйцеводе у зрелых самок, составляющая 12–20 шт. (максимально – 31), может свидетельствовать о преднерестовом состоянии самки. Численность ооцитов 6-й стадии в целом совпадает с данными по кладкам *R. palpebrosa*, состоящим из 8–17 яиц, которые откладываются в кремнеугольную губку *Myscale placoides* [23].

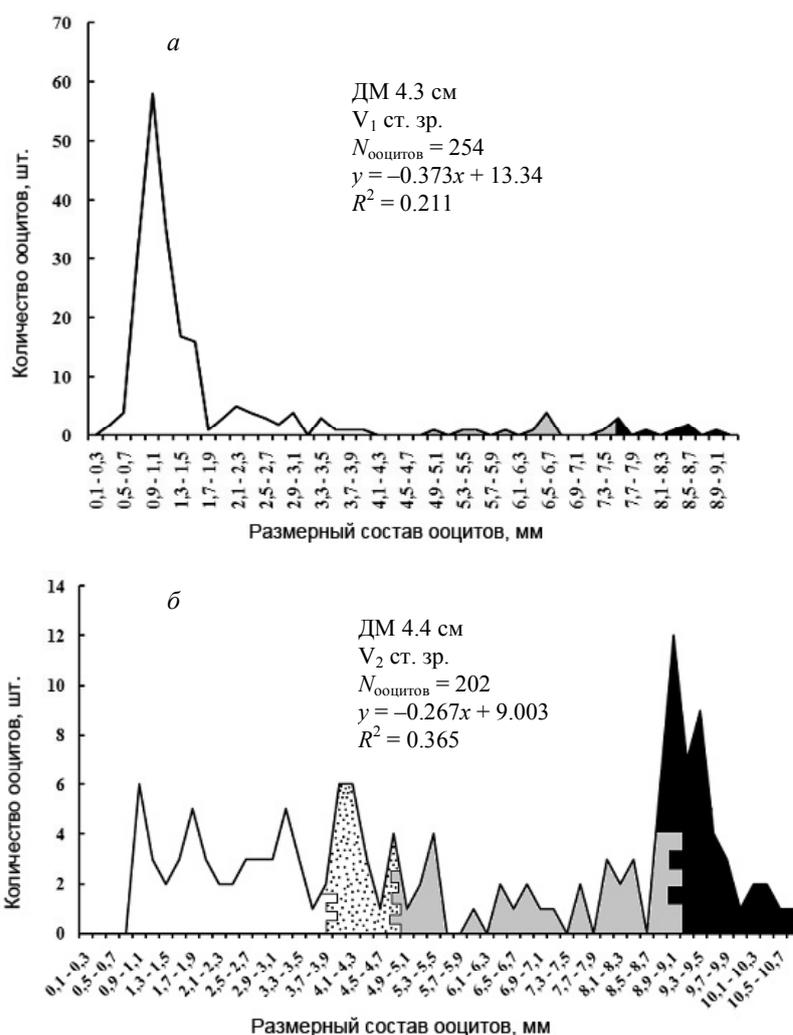


Рис. 1. Размерный состав и стадии развития ооцитов самок в начале (а) и середине (б) половозрелой части онтогенеза:

- – 1-я и 2-я стадии (незрелые), – 3-я стадия (созревающие),
- 4-я и 5-я стадии («предзрелые»), – 6-я стадия (зрелые)

Плодовитость. Абсолютная потенциальная плодовитость самок (общее количество ооцитов в яичнике и зрелых яиц в яйцеводе) варьирует в пределах 132–267 яиц. Очевидно, реализуется не весь фонд ооцитов, и абсолютная реализованная индивидуальная плодовитость, судя по высокой численности ооцитов 1–2 стадий, может составлять 85–90% от абсолютной потенциальной плодовитости. Учитывая также долю резорбирующих ооцитов, можно предположить, что реализованная индивидуальная плодовитость составляет порядка 75–80% потенциальной плодовитости самок.

Самцы

Физиологическое созревание начинается при ДМ 1.7–3.7 см (в среднем 2.4 ± 0.6 см), половозрелыми и готовыми к спариванию становятся при ДМ 2.2–4.9 см (3.2 ± 0.5 см), массе тела 6.33–30.66 г (17.11 ± 0.52 г). Наибольшая ДМ самцов арктической России – 4.9 см, наибольшая масса тела – 40.82 г.

Семенник и СКО. Расположены в задней части мантийной полости (рис. 2, а). Семенник овальной формы ($6\text{--}9 \times 10\text{--}15$ мм) лежит перпендикулярно главной оси тела. Его масса увеличивается от 0.08 г у незрелых самцов (II ст. зр.) до 0.51 г у созревающих (IV ст. зр.) и у зрелых (V_2 ст. зр.) в связи с интенсивным расходом половых клеток снижается до 0.41 г. Семенник частично налегает на СКО с дорсальной стороны. Индексы $K_{зр}$ и $K_{СКО}$ имеют положительный аллометрический рост при максимальных значениях 0.116 и 0.104 соответственно. Индекс гонады K_g наибольшее значение (0.08) имеет в начале созревающей части отогенеза и растет с отрицательной аллометрией. В целом эти индексы пропорциональны размерам России, но значительно варьируют на разных стадиях зрелости.

СКО, как и у всех десятируких головоногих, состоит из семяпровода, 6 отделов сперматофорной железы (СЖ), сперматофорного протока и сперматофорного мешка с пенисом (рис. 2, б, 3, А, Б). Имеется петля сперматофорного мешка, характерная для сепиолид. Масса СКО составляет в среднем от 0.19 ± 0.04 г у созревающих самцов (III ст. зр.) до 1.03 ± 0.12 г у зрелых (V_2 ст. зр.). Главная часть СКО – СЖ, состоящая из 6 отделов, представляет собой последовательно соединенные железы со сложно изогнутым сквозным протоком (рис. 3, А). На поперечном срезе железистая ткань образует С-образную структуру на опорном матриксе с расширением с левой вентральной стороны – здесь проходит проток с формирующимся сперматофором (рис. 3, в–ж). По всей длине протока изливается секрет, который накручивается на вращающийся сперматофор.

Сперматофоры *R. palpebrosa* имеют вид изогнутых трубок (рис. 4, а), длиной от 8.9 до 19.0 мм (в среднем 13.1 ± 0.1 мм), что составляет 30.0–54.2% от ДМ (в среднем $42.7 \pm 3.1\%$). На переднем (оральном) конце сперматофора располагается головка с нитью (рис. 4, б), здесь внешняя оболочка наиболее тонкая. Внутри головки находится компактно свернутая эйкуляторная трубка, сложная система мембранных структур, которая на заднем (аборальном) конце соединяется с крупным цементным телом (рис. 4, в, г), составляющим в среднем $25.7 \pm 1.4\%$ длины сперматофора. Последнее состоит из 2 частей примерно одинаковой длины размера, но задняя часть более массивна и своеобразным образом соединяется с семенным резервуаром (рис. 4, д, е). Семенной резервуар массивный составляет в среднем $45.7 \pm 2.2\%$ длины сперматофора. В онтогенезе, по мере продуцирования сперматофоров, их длина возрастает в среднем в 1.16 ± 0.02 раза. Длина семенного резервуара возрастает практически пропорционально длине сперматофора, но резко увеличивается толщина семенного резервуара (в среднем в 1.33 ± 0.04 раза) и его масса (в среднем с 5 до 8 мг, в 1.6 ± 0.05 раза).

Число сперматофоров в сперматофорном мешке у зрелых (V_2 и V_3 ст. зр.) арктических сепиолид обычно не превышает 40–60, максимально – 62. У функционально созревающих самцов (V_1 ст. зр.), содержащих до 10 сперматофоров,

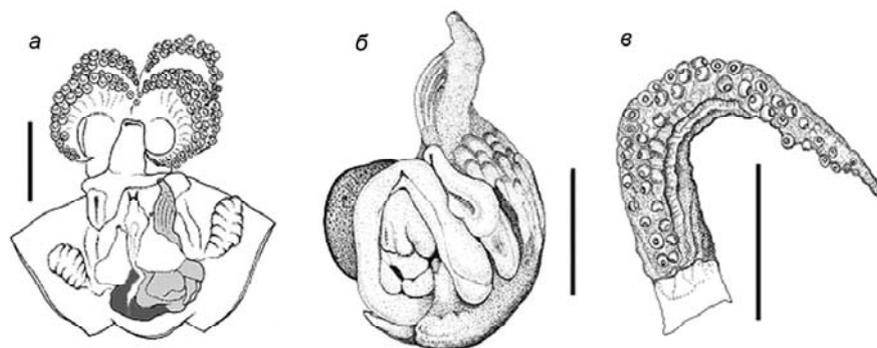


Рис. 2. Репродуктивная система самца *R. palpebrosa* на V₂ ст. зр.: а – положение в мантийной полости (семенник темно-серого цвета, СКО светло-серого); б – СКО в естественном состоянии с вентральной стороны; в – гектокотиль. Шкала 1 см

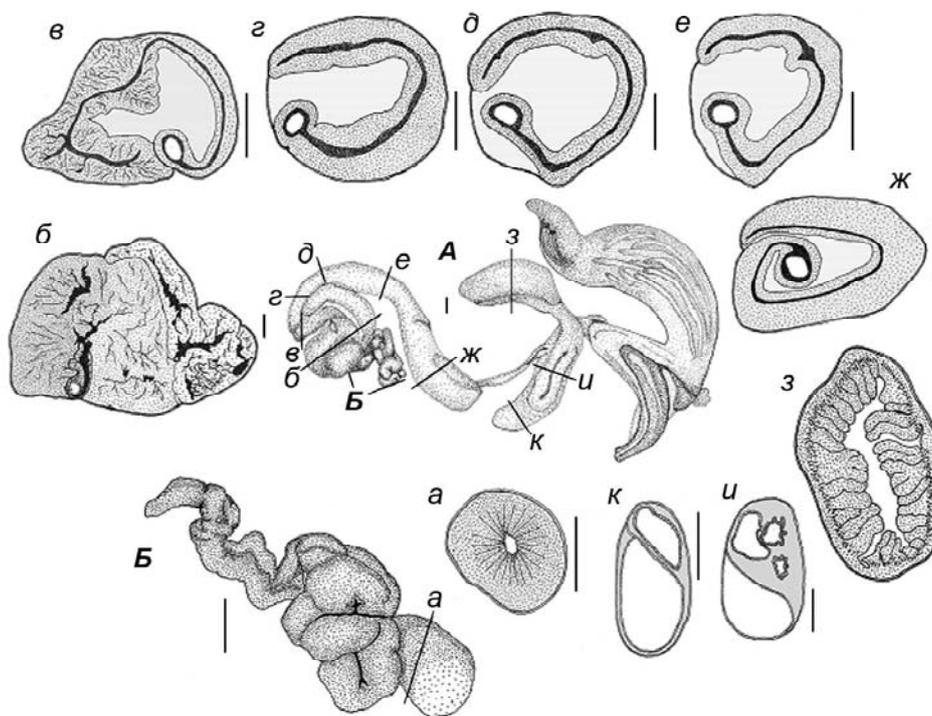


Рис. 3. СКО *R. palpebrosa* на V₂ ст. зр. в расправленном виде (А), семяпровод (Б) и поперечные сечения разных участков: а – ампула семяпровода; б – 1-й и 2-й отделы СЖ; в – переход между 2-м и 3-м отделами СЖ; г – 3-й отдел СЖ; д – переход между 3-м и 4-м отделами СЖ; е – центральная часть 4-го отдела СЖ; ж – дистальная часть 4-го отдела СЖ; з – 5-й отдел СЖ; и – центральная часть 6-го отдела СЖ; к – дистальная часть 6-го отдела СЖ. Шкала 1 мм

наряду с нормальными сперматофорами имеются и пробные, которых может быть большинство. Масса всех сформированных сперматофоров не превышает 3% массы самца.

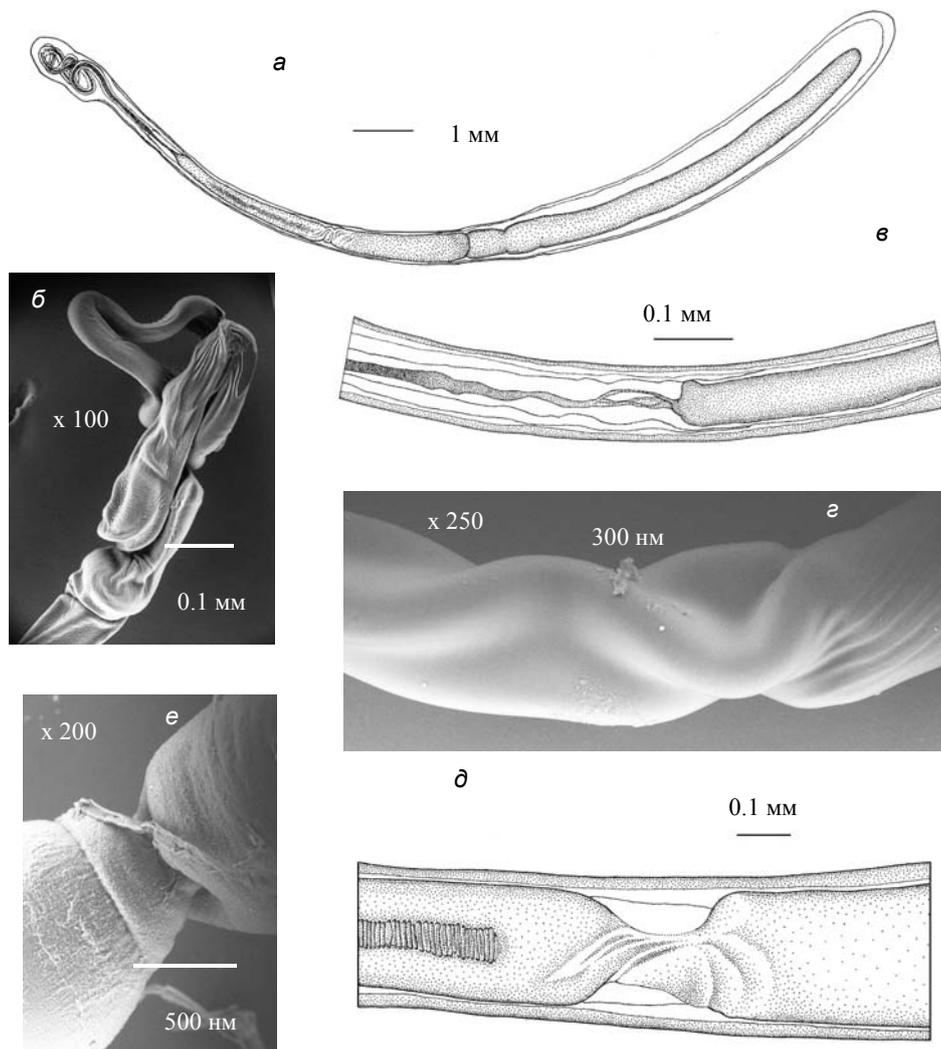


Рис. 4. Сперматофор *R. palpebrosa* (V_2 стадия): *а* – общий вид, *б* – головка, *в*, *г* – соединение цементного тела с эйектуляторной трубкой; *д* – соединение частей цементного тела друг с другом; *е* – соединение цементного тела с семенным резервуаром

Гектокотиль. Гектокотилизации подвергаются обе руки 1-й пары (дорсальные). С вентральной стороны каждой руки развиваются широкие латеральные мембраны, образующие вдоль рук глубокие желоба (рис. 2, *в*). Присоски уменьшаются в размерах (но не редуцируются полностью) и расположены в 2 ряда. В некоторых случаях на дистальном конце гектокотилей сохраняется 3-рядное расположение присосок. На основной части гектокотилизированной руки между присосками образуются невысокие поперечные складки. В норме обе руки гектокотилизируются одинаково. При спаривании сперматофоры, вероятно, помещаются в латеральные желобы гектокотилия по несколько штук и придерживаются мембранами. Встречается также аномальная асимметричная гектокотилизация (в 14–16% случаев), при которой либо гектокотилизируется только одна

из рук первой пары, либо одна из них резко уменьшена в размерах (в 2–3 раза), либо одна из гектокотилизированных рук имеет уплощенный вид с 2–4 рядами присосок и недоразвитый латеральный желоб (63% случаев аномалий). Эта уплощенность предположительно является артефактом фиксации, и таким образом, процент «естественных» аномалий очень низок.

Заключение

Репродуктивная система *R. palpebroso* характеризуется рядом своеобразных черт, связанных с эволюцией опорно-двигательного аппарата в отряде Sepiolida и формированием укороченного туловищного отдела [24]. У самок это привело к формированию округлого яичника с послойным расположением развивающихся ооцитов и их регуляционной резорбцией до 15–30% от всего потенциального фонда, к мощному развитию нидаментальных желез. У самцов – к смещению семенника из мидсагиттальной плоскости вправо, к приобретению им мешковидной формы с утратой перкоидного плана строения с вторичным развитием циприноидного плана, к петлеобразной укладке заостренной задней части сперматофорного мешка (фундуса) с развитием специфической железистой функции, к аккумуляции сформированных сперматофоров только средней части мешка.

Потенциальная плодовитость самок арктической России, достигающая 200–270 яиц, является самой низкой в подсемействе Rossiinae. У *R. macrosoma* она составляет 382–837 яиц (при ДМ 2.4–5.9 см), *R. pacifica* – 355–1246 (ДМ 6.9–8.6 см) [25–27], *R. moelleri* – 310–531 (ДМ 6.2–7.6 см) (наши неопубликованные данные). Плодовитость самцов *R. palpebroso* (до 62 сперматофоров) также наименьшая по отношению к бореальной *R. macrosoma* (до 103) [28] и высокоарктической *R. moelleri* – 84–141 (наши неопубликованные данные). Прослеживается одинаковая тенденция к падению плодовитости в бореально-арктических широтах. По относительным размерам сперматофоров *R. palpebroso* занимает второе место в подсемействе (до 54.2% ДМ), по относительному диаметру ооцита – первое место (до 38%).

Индексы половой системы у самок и самцов *R. palpebroso* достигают наибольших значений преимущественно в северных участках акватории исследования. Очевидно, что в северной зоне ареала генеративная составляющая обмена выше. Здесь же наиболее высоких значений достигает регуляционная резорбция ооцитов, являющаяся дополнительным механизмом оптимизации репродуктивных усилий самки. Как видно, зональные различия в репродуктивных показателях самок укладываются в закономерность правила Торсона – Расса [29, 30]. При этом самки и самцы по всей акватории исследования достигают половой зрелости (V_2 ст. зр.) в широком диапазоне размеров, что свидетельствует о значительной продолжительности половозрелой части онтогенеза, а также, вероятно, о наличии нескольких репродуктивных группировок.

Общие черты репродуктивной стратегии – относительно невысокая плодовитость, крупные размеры яиц, забота о потомстве, наличие регуляционной резорбции ооцитов, срок жизни свыше 1 года и растянутый период размножения – характеризуют некто-бентосную арктическую Россию как *K*-стратега. На фоне моноциклии у *R. palpebroso* происходит асинхронное развитие гонады

и выработался пульсирующий тип нереста с реализацией репродуктивной функции в течение длительного периода, что является оптимальным в условиях критически низких придонных температур арктического бассейна.

Авторы глубоко благодарны сотрудникам ПИНРО (г. Мурманск) Н.А. Анисимовой, И.Е. Манушину, Д.В. Захарову, Т.А. Прохоровой, а также О.А. Зиминной (ММБИ КНЦ РАН, г. Мурманск), Н.Е. Журавлевой (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург) за сбор материала и предоставление рейсовых данных. Исследования проведены частично в рамках гранта IMR/PINRO “Joint Norwegian-Russian environmental status 2010–2012, Barents Sea Ecosystem”.

Литература

1. Сабиров Р.М., Любин П.А., Голиков А.В., Мороз А.П. *Rossia palpebrosa* (Cephalopoda, Sepiida) в Баренцевом море: экология, черты биологии, таксономический статус // Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики. – М.: ГЕОС, 2008. – Вып. 8. – С. 331–335.
2. Hoyle W.E. Report on the Cephalopoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76 // Rep. Sci. Results Voy. Challenger Zool. – Edinburgh, 1886. – V. 16, No 44. – P. 1–245.
3. Verrill A.E. The cephalopods of the north-eastern coast of America. Part II. The smaller cephalopods, including the “squids” and the octopi, with other allied forms // Trans. Connecticut Acad. Sci. – 1881. – V. 5. – P. 259–446.
4. Grimpe G. Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee – Oldenburg: Littmann, 1925. – 122 S.
5. Grimpe G. Die cephalopoden des arktischen Gebietes // Fauna Arctica. – 1933. – Bd. 6. – S. 489–514.
6. Кондаков Н.Н. Головоногие моллюски (Cephalopoda) Карского моря // Труды Арктического ин-та. – 1937. – Вып. 50. – С. 61–67.
7. Muus B.J. Skallus, Søtænder, Blæksprutter // Danmarks Fauna. – 1959. – Bd. 65. – S. 1–239.
8. Акимушкин И.И. Головоногие моллюски морей СССР. – М.; Л.: АН СССР, 1963. – 236 с.
9. Несис К.Н. Головоногие моллюски Северного Ледовитого океана и его морей // Фауна и распределение моллюсков: Сев. Пацифика и Полярный бассейн. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. – С. 115–136.
10. Несис К.Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. – М.: Легкая пром-ть, 1982. – 360 с.
11. Nesis K.N. West-Arctic and East-Arctic distributional ranges of cephalopods // Sarsia. – 2001. – V. 86, No 1. – P. 1–11.
12. Jereb P., Roper C.F.E. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue. – Rome, 2005. – V. 1: Chambered nautilus and sepioids. – 262 p.
13. Голиков А.В., Мороз А.П. Таксономический состав рода *Rossia* (Cephalopoda: Sepiida) в Баренцевом море // Ломоносов-2008: Тез. докл. Междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых (8–11 апр. 2008 г.). Секц.: Биология. – М.: МАКС пресс, 2008. – С. 99–100.
14. Голиков А.В., Мороз А.П. К вопросу о таксономическом статусе *Rossia palpebrosa* и *R. glaucopsis* (Sepiida, Sepiolidae) // Материалы 6-й Всерос. школы по морской биологии. – Мурманск, 2007. – С. 46–50.
15. Голиков А.В., Сабиров Р.М. Морфо-функциональные особенности половой системы самцов *Rossia palpebrosa* (Cephalopoda: Sepiolida) на восточном шельфе архипелага

- Шпицберген // Комплексные исследования природы Шпицбергена. – М.: ГЕОС, 2009. – Вып. 9. – С. 214–223.
16. *Morov A.R., Golikov A.V., Sabirov R.M., Lubin P.A., Rizvanov A.A., Sugimoto M.* Taxonomic status of *Rossia palpebrosa* Owen, 1834 and *R. glaucopsis* Loven, 1846 (Cephalopoda: Sepiolida) on molecular-genetic data // *J. Shellfish Res.* – 2011. – V. 30, No 3. – P. 1014.
 17. *Филиппова Ю.А., Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Хромов Д.Н.* Справочник-определитель промысловых и массовых головоногих моллюсков Мирового океана. – М.: ВНИРО, 1997. – 272 с.
 18. *Любин П.А., Сабиров Р.М.* К фауне головоногих моллюсков (Mollusca, Cephalopoda) архипелага Шпицберген // Комплексные исследования природы Шпицбергена. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2007. – Вып. 7. – С. 300–306.
 19. *Sabirov R.M., Golikov A.V., Saigusa M.* Spermatogenesis and scale of maturity in males of the warty bobtail squid *Rossia palpebrosa* // *Abst. Symposium “Cephalopod International Advisory Council – 2012”*. – Florianópolis, Brazil, 2012. – P. 202.
 20. *Буруковский Р.Н., Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Цымбал М.А.* Методические основы разработки шкал зрелости репродуктивной системы самок кальмаров на примере *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) // *Зоол. журн.* – 1977. – Т. 52, Вып. 12. – С. 1781–1791.
 21. *Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н.* Нектонные океанические кальмары. – М.: Агропромиздат, 1985. – 224 с.
 22. *Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M., Zalygalin V.P.* Ontogenetic aspects of morphology, size, structure and production of spermatophores in ommastrephid squids: an overview // *Berliner Paläobiol. Abh.* – 2003. – Н. 3. – S. 225–240.
 23. *Голиков А.В., Моров А.Р., Сабиров Р.М., Любин П.А.* Яйцекладки *Rossia palpebrosa* в Баренцевом море // *Ранний онтогенез рыб и промысловых беспозвоночных.* – Калининград, 2010. – С. 27–29.
 24. *Бизиков В.А.* Эволюция раковины головоногих моллюсков. – М.: Изд-во ВНИРО, 2008. – 448 с.
 25. *Summers W.C.* Comparative life history adaptations of some myopsid and sepiolid squids // *NAFO Sci. Coun. St.* – 1985. – No 9. – P. 139–142.
 26. *Lefkaditou E., Kaspiris P.* Distribution and abundance of sepiolids (Mollusca: Cephalopoda) off the northeastern Greek coasts // *Belg. J. Zool.* – 2005. – V. 135, No 2. – P. 199–204.
 27. *Laptikhovskiy V.V., Nigmatullin Ch.M., Hoving H.J.T., Onsoy B., Salman A., Zumholz K., Shevtsov G.A.* Reproductive strategies in female polar and deep-sea bobtail squid genera *Rossia* and *Neorossia* (Cephalopoda: Sepiolidae) // *Polar Biol.* – 2008. – V. 31, No 12. – P. 1499–1507.
 28. *Salman A., Onsoy B.* Reproductive biology of the bobtail squid *Rossia macrosoma* (Cephalopoda: Sepiolidea) from the Eastern Mediterranean // *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2010. – V. 10. – P. 81–86.
 29. *Mileikovskiy S.A.* Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation // *Mar. Biol.* – 1971. – V. 10, No 3. – P. 193–213.
 30. *Кошелев Б.В.* Экология размножения рыб. – М.: Наука, 1984. – 307 с.

Поступила в редакцию
14.05.13

Голиков Алексей Валентинович – ассистент кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: golikov_ksu@mail.ru

Моров Арсений Романович – аспирант кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: *morov_ars88@mail.ru*

Сабиров Рушан Мирзович – кандидат биологических наук, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: *Rushan.Sabirov@kpfu.ru*

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

E-mail: *plubin@pinro.ru*

Лис Линдал Йоргенсен – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Институт морских исследований, г. Тромсе, Норвегия.

E-mail: *lis.lindal.jorgensen@imr.no*

* * *

FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF THE REPRODUCTIVE SYSTEM OF *Rossia palpebrosa* (CEPHALOPODA, SEPIOLIDA) IN THE BARENTS SEA

A.V. Golikov, A.R. Morov, R.M. Sabirov, P.A. Lyubin, L.L. Jørgensen

Abstract

The article summarizes the results of the long-term studies on the reproductive biology of the warty bobtail squid *R. palpebrosa* in the Barents Sea. The general structure of the reproductive system of this species corresponds to the main evolutionary trend in the order Sepiolida to the shortening of the trunk. The potential fecundity of the warty bobtail squid is the lowest within the genus. The indices of the reproductive system reach the highest values in the northern parts of the area under investigation. Here the generative component of metabolism is obviously higher. In high latitudes the phenomenon of regulatory resorption of oocytes is also strongly pronounced. It is an additional mechanism for optimizing the female reproductive effort. In general, according to the features of its reproductive biology, *R. palpebrosa* is a *K*-strategist.

Keywords: *Rossia palpebrosa*, Barents Sea, reproductive system morphology, reproductive biology, fecundity.

References

1. Sabirov R.M., Lubin P.A., Golikov A.V., Morov A.R. *Rossia palpebrosa* (Cephalopoda, Sepiida) in the Barents Sea: Ecology, biological features, and taxonomic status. *Priroda shelfa i arhipelagov evropeiskoi Arktiki* [Nature of the Shelf and Archipelagos of the European Arctic]. Moscow, GEOS, 2008, vol. 8, pp. 331–335 (In Russian)
2. Hoyle W.E. Report on the Cephalopoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. *Rep. Sci. Results Voy. Challenger Zool.* Edinburgh, 1886, vol. 16, no. 44, pp. 1–245.
3. Verrill A.E. The cephalopods of the north-eastern coast of America. Part II. The smaller cephalopods, including the “squids” and the octopi, with other allied forms. *Trans. Connecticut Acad. Sci.*, 1881, vol. 5, pp. 259–446.
4. Grimpe G. Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. Oldenburg, Littmann, 1925. 122 S.
5. Grimpe G. Die cephalopoden des arktischen Gebietes. *Fauna Arctica*, 1933, Bd. 6, pp. 489–514.
6. Kondakov N.N. Cephalopod mollusks (Cephalopoda) of the Kara Sea. *Trudy Arkticheskogo Inst.*, 1937, no. 50, pp. 61–67. (In Russian)
7. Muus B.J. Skallus, Søtænder, Blæksprutter. *Danmarks Fauna*, 1959, Bd. 65, S. 1–239.

8. Akimushkin I.I. Cephalopods of the USSR seas. Moscow; Leningrad, AN SSSR, 1963, 236 p. (In Russian)
9. Nesis K.N. Cephalopods of the Arctic Ocean and its seas. *Fauna i raspredelenie mollyuskov: Severnaya Patsifika i Polyarnyi bassein* [Fauna and Distribution of Mollusks: The North Pacific Ocean and the Polar Basin]. Vladivostok: Dalnevost. Nauch. Tsentr Acad. Nauk SSSR, 1987, pp. 115–136. (In Russian)
10. Nesis K.N. Short Catalogue of Cephalopods of the World Ocean. Moscow, Legkaya Promyshlennost, 1982. 360 p. (In Russian)
11. Nesis K. N. West-Arctic and East-Arctic distributional ranges of cephalopods. *Sarsia*, 2001, vol. 86, no. 1, pp. 1–11.
12. Jereb P., Roper C.F.E. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue. Rome, 2005, Vol. 1. Chambered nautilus and sepioids. 262 p.
13. Golikov A.V., Morov A.R. Taxonomic composition of genus *Rossia* (Sephalopoda: Sepiida) in the Barents sea. *Lomonosov-2008: Tezisy dokl. Mezhdunar. konf. studentov, aspirantov i molodykh uchennykh. Sektsiya.: Biologiya*. [Proc. Int. Conf. for Students, Post-Graduate Students and Young Scientistism (April 8–11, 2008). Workshop: Biology]. Moscow, MAKS press, 2008, pp. 99–100. (In Russian)
14. Golikov A.V., Morov A.R. On the taxonomic status of *Rossia palpebrosa* and *R. glaucopsis* (Sepiida, Sepiolidae). *Materialy 6-i Vseros. shkoly po morskoi biologii* [Proc. 6th All-Russian School on Marine Biology]. Murmansk, 2007, pp. 46–50. (In Russian)
15. Golikov A.V., Sabirov R.M. Morphological and functional features of the reproductive system in males of *Rossia palpebrosa* (Cephalopoda: Sepiolida) in the Eastern Shelf of the Spitsbergen Archipelago. *Kompleksnye issledovaniya prirody Shpitsbergena* [Complex Investigations of the Nature of Spitsbergen]. Moscow, GEOS, 2009, no. 9, pp. 214–223. (In Russian)
16. Morov A.R., Golikov A.V., Sabirov R.M., Lubin P.A., Rizvanov A.A., Sugimoto M. Taxonomic status of *Rossia palpebrosa* Owen, 1834 and *R. glaucopsis* Loven, 1846 (Cephalopoda: Sepiolida) on molecular-genetic data. *J. Shellfish Res.*, 2011, vol. 30, no. 3, P. 1014.
17. Filippova Yu.A., Alekseev D.O., Bizikov V.A., Khromov D.N. Reference catalogue of commercial and mass cephalopod molluscs of the World Ocean. Moscow, VNIRO, 1997. 272 p. (In Russian)
18. Lyubin P.A., Sabirov R.M. On the fauna of cephalopods (Mollusca, Cephalopoda) of the Spitsbergen Archipelago. *Kompleksnye issledovaniya prirody Shpitsbergena* [Complex Investigations of the Nature of Spitsbergen]. Apatity, Kazan. Sci. Tsentr Ross. Akad. Nauk, 2007, no. 7, pp. 300–306. (In Russian)
19. Sabirov R.M., Golikov A.V., Saigusa M. Spermatogenesis and scale of maturity in males of the warty bobtail squid *Rossia palpebrosa*. *Abst. Symposium "Cephalopod International Advisory Council – 2012"*. Florianópolis, Brazil, 2012. P. 202.
20. Burukovskii R.N., Zuev G.V., Nigmatullin Ch.M., Tzymbal M.A. Methodical bases for the development of maturity scales of the reproductive system of female squids using the example of *Stenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae). *Zool. Zh.*, 1977, vol. 52, no. 12, pp. 1781–1791. (In Russian)
21. Zuev G.V., Nigmatullin Ch.M., Nikolskii V.N. Necton ocean squids. Moscow, Agropromizdat, 1985. 224 p. (In Russian)
22. Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M., Zalygalin V.P. Ontogenetic aspects of morphology, size, structure and production of spermatophores in ommastrephid squids: an overview. *Berliner Paläobiol. Abh.*, 2003, H. 3, S. 225–240.
23. Golikov A.V., Morov A.R., Sabirov R.M., Lyubin P.A. Egg-laying of *Rossia palpebrosa* (Sepiolida) in the Barents Sea. *Rannii ontogenez ryb i promyslovyykh bespozvonochnykh* [Early Ontogenesis of Fish and Commercial Invertebrates]. Kaliningrad, 2010, pp. 27–29. (In Russian)
24. Bizikov V.A. Evolution of the Shell in Cephalopods. Moscow, VNIRO, 2008. 448 p. (In Russian)
25. Summers W.C. Comparative life history adaptations of some myopsid and sepiolid squids. *NAFO Sci. Coun. St.*, 1985, no. 9, pp. 139–142.
26. Lefkaditou E., Kaspiris P. Distribution and abundance of sepiolids (Mollusca: Cephalopoda) off the northeastern Greek coasts. *Belg. J. Zool.*, 2005, vol. 135, no. 2, pp. 199–204.

27. Laptikhovskiy V.V., Nigmatullin Ch.M., Hoving H.J.T., Onsoy B., Salman A., Zumholz K., Shevtsov G.A. Reproductive strategies in female polar and deep-sea bobtailsquid genera *Rossia* and *Neorossia* (Cephalopoda: Sepiolidae). *Polar Biol.*, 2008, vol. 31, no. 12, pp. 1499–1507.
28. Salman A., Onsoy B. Reproductive biology of the bobtail squid *Rossia macrosoma* (Cephalopoda: Sepiolidae) from the Eastern Mediterranean. *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2010, vol. 10, pp. 81–86.
29. Mileikovsky S.A. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Mar. Biol.*, 1971, vol. 10, no. 3, pp. 193–213.
30. Koshelev B.V. Ecology of Fish Reproduction. Moscow, Nauka, 1984. 307 p. (In Russian)

Received
May 14, 2013

Golikov Aleksei Valentinovich – Assistant Lecturer, Department of Invertebrate Zoology and Functional Histology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: golikov_ksu@mail.ru

Morov Arsenii Romanovich – PhD Student, Department of Invertebrate Zoology and Functional Histology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: morov_ars88@mail.ru

Sabirov Rushan Mirzovich – PhD in Biology, Associate Professor, Head of the Department of Invertebrate Zoology and Functional Histology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: Rushan.Sabirov@kpfu.ru

Lyubin Pavel Anatolevich – PhD in Biology, Senior Research Fellow, Laboratory for Coastal Research, N.M. Knipovitch Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Murmansk, Russia.

E-mail: plubin@pinro.ru

Jørgensen Lis Lindal – PhD in Biology, Senior Scientist, Ecosystem Processes Research Group, Institute of Marine Research, Tromsø, Norway.

E-mail: lis.lindal.jorgensen@imr.no