

УДК 594.582.3

О ПИТАНИИ ОКЕАНИЧЕСКИХ КАЛЬМАРОВ СЕМЕЙСТВА OMMASTREPHIDAE

Ю. А. Филиппова
ВНИРО

Кальмары сем. Ommastrephidae населяют верхние горизонты пелагиали. Они широко распространены во всех океанах в тропических, субтропических и умеренных водах. Представители этого семейства — стайные животные, чрезвычайно многочисленные, в пределах своих ареалов они доминируют в теуюоцене эпипелагиали. Будучи активными и прожорливыми хищниками и одновременно являясь объектами питания многочисленных морских обитателей (от рыб до китов), они составляют одно из важных звеньев в пищевых цепях пелагиали. В связи с этим несомненный интерес представляет исследование их питания. Однако до сих пор их трофическим связям уделялось очень мало внимания.

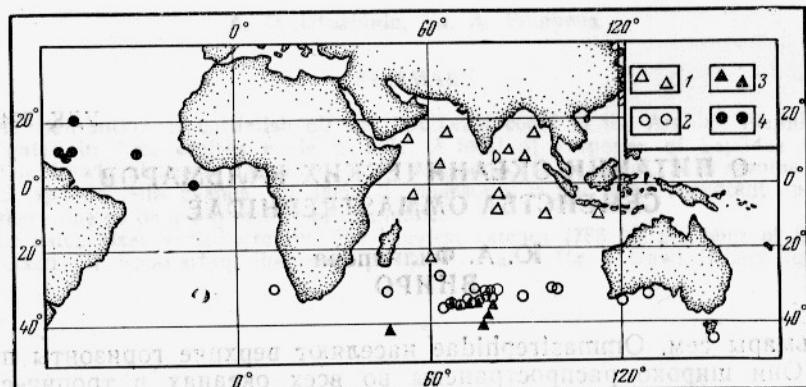
Изучение питания головоногих моллюсков связано со значительными трудностями, так как пища в их желудке находится чаще всего в сильно измельченном состоянии. Это усложняет, а иногда исключает возможность определения систематического положения животных, составляющих пищевой комок. Имеющиеся немногочисленные публикации (Squires, 1957; Okutani, 1962; Castellanos, 1964; Fields, 1965; Несис, 1971) касаются питания неритических и неритоокеанических видов семейства Ommastrephidae. Сведения о трофике океанических представителей этого семейства отсутствуют или носят отрывочный характер.

В настоящей работе рассматривается питание пяти форм океанических кальмаров: *Symplectoteuthis ovalaniensis*, *S. luminosa*, *Ommastrephes bartramii*, *O. pteropus* и *Todarodes angolensis*. Эти стайные массовые формы ночью держатся у поверхности, а днем опускаются в нижележащие слои. Первые три из упомянутых выше форм населяют эпипелагиаль Индийского океана: *S. ovalaniensis* населяет тропические воды океана, *O. bartramii* субтропические и отчасти умеренные, далее на юг его замещает *T. angolensis*. Четвертый вид — *O. pteropus* — обитает в тропической области Атлантического океана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были исследованы желудки 225 кальмаров, добытых на обширной акватории Индийского и Атлантического океанов (см. рисунок). Все исследованные кальмары были пойманы во времяочных станций за-кидным сачком или кальмароловной удочкой, когда животные, привлеченные электрическим светом, подходили к борту судна.

Перед исследованием содержимого желудков кальмаров у них измеряли мантийную длину, определяли массу и биологическое состояние. Отпрепарированный желудок взвешивали, а содержимое его переносили в чашку Петри, затем для определения массы пищевого комка взвешивали пустой желудок. Содержимое желудка не позволило получить весовые данные отдельно для каждого компонента, в связи с



Места сборов материалов по питанию кальмаров семейства Ommastrephidae:
1 — *Symplectoteuthis ovalaniensis*; 2 — *Ommastrephes bartrami*; 3 — *O. pteropus*; 4 — *Todarodes angolensis*.
Частные индексы наполнения не были определены. Для оценки степени обычности кормовых объектов вычисляли частоту встречаемости каждого компонента, учитывая при этом только желудки, содержащие пищу. Параллельно отмечали зараженность кальмаров паразитами.

Идентифицировать пищевые компоненты кальмаров, как уже говорилось, было очень трудно в связи с измельченностью пищи. Определение рыб по фрагментам, извлеченным из желудков, сделано Н. В. Париным и О. М. Бородулиной, определение ракообразных — Р. Р. Макаровым, Г. Б. Зевиной и Т. А. Семеновой.

***Symplectoteuthis ovalaniensis* (Lesson).** Были исследованы желудки 60 кальмаров этого вида, добытых в тропической области Индийского океана (см. рисунок) с борта экспедиционного судна «Витязь» в ноябре — феврале 1964/65 г. и экспедиционного судна «П. Лебедев» в марте 1969 г.

Размер исследованных экземпляров (длина мантии) колебался от 8 до 22,5 см. Половину просмотренного материала составляли моллюски с длиной мантии 12—14 см. Самцы этого вида, созревающие раньше самок, при длине мантии 11 см имели уже полностью сформированный гектокотиль и наполненный сперматофорами нидхэмов орган. Самки размером до 15 см оказались незрелыми. Гонады содержали лишь очень мелкие яйца, а длина нидаментальных желез — индикаторов половой зрелости самок не превышала 6% длины мантии, что далеко от той величины (40—80%), которая характеризует зрелых самок семейства Ommastrephidae.

У 40 просмотренных экземпляров в желудках имелась пища. Величина общего индекса наполнения желудков колебалась от 0,5 до 540^{0/000} (в среднем около 230^{0/000}).

Состав пищи *S. oualaniensis* довольно разнообразен (см. таблицу). Наиболее обычна рыба, обнаруженная в желудках большинства питавшихся кальмаров. Среди рыбных остатков по частоте встречаемости преобладают представители семейств *Myctophidae* и *Exocoethidae*.

Состав пищи четырех видов семейства Ommastrephidae

Компоненты пищевого комка	Частота встречаемости, % от общего числа желудков с пищей			
	<i>Sympeteuthis oualaniensis</i>	<i>Ommastrephes bartramii</i>	<i>Todarodes angolensis</i>	<i>Ommastrephes pteropus</i>
Рыбы				
<i>Myctophidae</i>	80	77	88	100
<i>Exocoetidae</i>	56	43	15	77
<i>Scomberesox saurus</i>	10	10	—	10
<i>Gempylidae</i>	—	10	45	—
<i>Paralepididae</i>	10	7	13	13
<i>Bramidae</i>	—	—	5	—
<i>Tetragonurus</i>	—	2	5	—
<i>Acanthocibium</i>	—	2	—	—
Кальмары				
<i>Enoploleuthidae</i>	67	48	37	80
<i>Ommastrephidae</i>	48	36	8	80
<i>Onychoteuthidae</i>	6	5	6	—
<i>Histioteuthidae</i>	6	3	—	—
<i>Histioteuthidae</i>	2	3	—	—
Осьминоги				
<i>Heteropoda</i>	3	16	7	10
Ракообразные				
<i>Decapoda</i>	25	16	7	7
<i>Stomatopoda</i>	50	62	20	30
<i>Phronimidae</i>	20	30	7	15
<i>Cirripedia</i>	4	—	—	—
	20	15	10	15
	—	8	—	—

На втором месте по встречаемости стоят кальмары, обнаруженные у половины исследованных экземпляров *S. oualaniensis*, содержащих в желудках пищу. В большинстве случаев это были мелкие представители сем. *Enoploleuthidae*. Многочисленные мелкие фотофоры на поверхности тела, два ряда крючьев в базальной части рук, два ряда крючьев на булаве щупальца, черные шарики на конце вентральных рук, фрагменты гладиуса, характерные челюсти и радула и некоторые другие признаки позволили определить и род *Abra liopsis* sp.

Значительную роль в питании *S. oualaniensis* играют ракообразные, обнаруженные у половины исследованных моллюсков. Наиболее обычными среди них следует считать крупных гипериид сем. *Phronimidae* (Hyperiidea), прежде всего самок *Phronima sedentaria*. Относительно часто встречались мегалопы пелагических крабов и креветки с зазубренным рострумом. В нескольких желудках были найдены личинки раков-богомолов сем. *Squillidae*. Остальные группы Crustacea не имели большого значения в питании этого кальмара.

Среди характерных пищевых компонентов следует упомянуть и гетеропод. Мягкие части тела этих моллюсков бывали сильно деформированными или переваренными и в желудках кальмаров оставалась лишь радула, чрезвычайно характерное строение которой (Troschel, 1856—1863) позволило определить их как *Carinaria* sp.

Почти все исследованные экземпляры *S. oualaniensis* были заражены личинками trematod сем. *Didymozoidae* (менее 1 мм). Наружные

покровы желудка бывали иногда сильно поражены этими личинками. Часто встречались личинки цестод, внедренные также в наружные слои покровов желудка. Интенсивность инвазии была невелика. Изредка попадались нематоды и скребни.

Ommastrephes bartrami (Lesueur). Просмотрено 68 желудков кальмаров, пойманных на 22 станциях с борта экспедиционного судна «Витязь» (декабрь — январь 1965/66 г.) и с борта китобойца № 24 китобойной флотилии «Советская Украина» (ноябрь — декабрь 1968 г.). Таким образом, материал был собран фактически в один и тот же сезон — летом южного полушария — в районе между 23 и 44° ю. ш. и 11 и 147° в. д. На каждой станции исследовали по несколько (не больше 11) экземпляров. Длина мантии исследованных кальмаров колебалась от 10,7 до 45 см; преобладали особи длиной 18—23 см.

Соотношения полов выяснить не удалось, так как не всегда можно было определить пол кальмара. У самых мелких особей в нашем материале (менее 14 см) половые признаки еще не были заметны. У животных следующей размерной группы (14—18 см) гонады также были развиты слабо. У самок этой группы наметились нидаментальные железы в виде маленьких полупрозрачных полосок. У кальмаров размером более 20 см гонады были все еще незрелыми. Их масса не превышала 1% массы тела, нидаментальные железы достигали лишь 5% мантийной длины. У самцов начиндал образовываться гектокотиль. У самых крупных самцов (32 см) гектокотиль был полностью сформирован, но сперматофоров в нидхэмовом мешке еще не было.

У 12% просмотренных кальмаров желудки оказались пустыми, у остальных — содержали различное количество пищи. У 20% кальмаров желудки были наполнены слабо (общий индекс наполнения менее 100%₀₀₀), у 40% оммастрефесов — относительно хорошо (индекс наполнения 150—560%₀₀). Средний индекс наполнения желудков с пищей составил 170%₀₀.

В желудках преобладала уже значительно переваренная пища, пищевой комок состоял в основном из скелетных фрагментов съеденных животных. Этим, видимо, и объясняется небольшая величина индекса наполнения. Вероятно, оммастрефесы, поднявшиеся в темное время суток к поверхности, попались на крючок, не успев покориться.

Состав пищи *O. bartrami* довольно разнообразен (см. таблицу). По частоте встречаемости преобладает рыба. Несомненно в пищевой спектр *O. bartrami*, кроме компонентов, которые удалось определить, входят и другие формы, но сильная измельченность пищи и недостаточная изученность ихтиофауны этого района Индийского океана не дают возможности назвать их.

Из найденных рыб в пище преобладали *Mystophidae*. Остальные встречались значительно реже. Лишь в нескольких желудках рыба не только преобладала, но и была основным компонентом пищевого комка. Чаще всего в одном желудке присутствовали фрагменты разных животных: рыб, моллюсков и ракообразных. Нередко рыбы, обнаруженные в одном желудке, принадлежали к разным видам, а разноразмерность хрусталиков свидетельствовала о разной величине жертвы кальмара.

На втором месте по встречаемости стоят кальмары, главным образом принадлежащие к сем. *Enoploleuthidae*. Меньшее значение в питании имеют другие формы. Трижды в пище оммастрефеса была найдена собственная молодь.

Обычным компонентом пищи *O. bartrami* являются *Crustacea*, представители которых почти постоянно встречались в исследованных

желудках. Среди них преобладали крупные фронимиды (*P. sedentaria*). Довольно часто попадались мегалопы крабов и креветок.

Пять раз в пищевом комке кальмаров были обнаружены *Cirripedia* рода *Lepas*, причем дважды эти животные составляли все содержимое желудка. Индекс наполнения в этих случаях был равен 100%. Г. Б. Зевина, которая просматривала и определяла этот материал, предполагает, что кальмар объедал обрастаия днища судна, возле которого он и был пойман. Об этом свидетельствует и свежесть проглоченных морских уточек. Однако не исключено, что усоногие, послужившие кормом для оммастрефеса, были найдены им на плавающих предметах или на *Vellela*. Все кальмары, питавшиеся этими раками, были пойманы в ноябре 1967 г. в районе между 32—35° ю.ш. и 73—77° в.д.

Относительно часто, хоть и в небольшом количестве, в желудках встречались мелкие ракообразные: копеподы, мелкие гиперииды, в частности *Lanceola*, *Vibiliia*, *Tetrathyrus*. Трудно поверить, что кальмар охотился на них. Скорее всего они попали в его желудок как прилов или оказались в желудке съеденной им рыбы.

Для пищевого рациона *O. bartramii* были характерны гетероподы рода *Carinaria* и пелагические осьминоги типа *Tetrapodopus* или *Ocythoe*. Примерно у половины просмотренных кальмаров были обнаружены нематоды, принадлежащие к родам *Anisakis*, *Roggosaesim*, *Contrasepsis* и т. д. Интенсивность инвазии оказалась высокой. Нематоды были внедрены в наружные покровы желудка, их можно было обнаружить в небольших вздутиях на его поверхности. У мелких кальмаров очень распространены были те же личинки trematod, что и у *S. oualaniensis*.

***Todarodes angolensis* Adam.** Были просмотрены желудки 62 кальмаров, пойманных на восьми станциях в южной части Индийского океана (см. рисунок) с борта поискового китобояца № 24 китобойной флотилии «Советская Россия» в декабре 1967 г. Кроме того, исследованы желудки двух крупных самок *Todarodes*, извлеченных из желудка кашалота, добытого в том же районе. На трех станциях было взято по одному экземпляру, на остальных — от 7 до 21 экземпляра.

Размер исследованных кальмаров колебался от 15 до 48 см. Однако подавляющее большинство их имело мантийную длину 17—25 см. В нашем распоряжении были в основном незрелые животные. Даже самые крупные самцы с длиной мантии 31 см, обладавшие вполне сформированным гектокотилем, не имели в нидхэмовом органе сперматофоров. Не всегда было можно определить пол. У самок размером до 17 см нидаментальные железы были еле различимы, у более крупных (20—24 см) величина этих желез составляла не более 8% длины мантии.

Пустых желудков было около 30%, 40% желудков, содержащих пищу, имели индекс наполнения меньше 100%. Остальная часть желудков была наполнена значительно больше — наибольший индекс наполнения 840%, средний 314%. Средний индекс наполнения для всех желудков с пищей составлял 208%. Максимальное наполнение желудков отмечено у кальмаров, пойманных в двух районах: между островами Святого Павла и Амстердам и южнее, в точке с координатами 41° ю.ш. и 76° в.д.

Состав пищи *Todarodes* представлен в таблице. В пищевом комке этого кальмара преобладала рыба, обнаруженная в большинстве желудков, в 2 раза меньше было кальмаров, количество ракообразных по сравнению с числом рыб и кальмаров было невелико. Из рыб в желудках *Todarodes* были обнаружены *Myctophidae*, *Gempylidae*, *Parag-*

lepididae, а также скумбрещука — *Scomberesox*, найденная у трети моллюсков, желудки которых содержали рыбные остатки. Все кальмары, питающиеся скумбрещукой, были пойманы между о-вами Святого Павла и Амстердам. Их пищевые комки состояли только из *Scomberesox*. В желудках кальмаров, пойманных двумя днями позже южнее этих островов между 41° ю. ш. и 76° в. д., скумбрещуки не оказалось. У 21 экземпляра индекс наполнения желудков был незначительным, только у двух кальмаров он достигал 840 %. В пище кальмаров, выловленных на этой станции, также преобладала рыба, в основном *Gempylidae*.

Ни один из видов кальмаров, входящих в состав пищевого комка *Todarodes* (см. таблицу), не занимал доминирующего положения и вообще их значение в пищевом рационе было невелико. Из *Crustacea* были обнаружены фронимиды, мизиды, декаподы, но их роль в питании *Todarodes* была незначительной. Гетероподы встречались лишь дважды. Паразиты — нематоды — попадались редко (у 13% просмотренных кальмаров). В нескольких случаях зарегистрированы личинки цестод.

Ommastrephes pteropus Steenstrup. В нашем распоряжении было 23 экземпляра этого вида, пойманных в тропической части Атлантики (см. рисунок) с борта экспедиционных судов «Курчатов», «П. Лебедев» и судов китобойной флотилии «Советская Украина». Размеры исследованных кальмаров варьировали от 7 до 36 см (мантийная длина). Среди них были как незрелые, так и вполне готовые к нересту особи. У 20 кальмаров желудки были наполнены. Основу пищи составляла рыба, главным образом *Mystophidae*. Из кальмаров чаще всего встречались *Enoploctenidae*, в ряде случаев удалось определить *Abralia* sp. Из ракообразных в пищевом комке *O. pteropus* отмечены фронимиды, личинки креветок с зазубреннымрострумом, а также мегалопы пелагических крабов.

Были найдены также гетероподы рода *Carinaria* sp. и пелагические осьминоги, принадлежащие к роду *Ocythoe*.

Паразиты *O. pteropus* — те же мелкие личинки трематод, обнаруженные у предыдущих видов кальмаров, и личинки цестод.

Symplectoteuthis luminosa Sasaki. Мы располагали всего одним экземпляром этого вида кальмара длиной 11,3 см. Он был найден на 5323-й станции во время рейса экспедиционного судна «Витязь» вблизи Маскаренских островов. В его желудке обнаружены фрагменты рыб (по всей вероятности, миктофид) и ракообразных (фронимид и мегалопы крабов), а также гетероподы *Carinaria* sp. В наружные стенки желудка были внедрены мелкие личинки трематод, встреченные у всех остальных исследованных оммастрефид.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При обработке материала получены первые данные по питанию океанических кальмаров семейства *Ommastrephidae* в эпипелагиали Индийского и Атлантического океанов. Небольшой объем материала и скучность литературных сведений не позволяют сделать окончательные выводы. По той же причине мы не рассматриваем пока особенности питания разных возрастных групп кальмаров, особей разного пола и т. д. К сожалению, не было возможности получить весовые показатели по каждому пищевому компоненту отдельно, что необходимо для определения их значения в пищевом рационе (Шорыгин, 1952). Тем не менее, располагая данными по частоте встречаемости кормовых объектов, все же можно приблизительно оценить роль каждого из них.

Приняв частоту встречаемости за показатель значимости компонента в пищевом рационе, можно считать, что основу питания океанических видов кальмаров составляет рыба; на втором месте по значимости стоят кальмары, на третьем ракообразные. Характерными для пищевого рациона океанических кальмаров, хотя и играющими в нем второстепенную роль, следует считать гетеропод и пелагических осьминогов.

Систематический состав основных пищевых групп у каждого вида кальмаров неодинаков и определяется главным образом видовым составом кормовых организмов в том районе и на том горизонте, где происходит добыча пищи. Так, у *S. oualaniensis*, *O. bartramii*, *O. pteropus* из рыб наиболее часто встречались миктофиды и летучие рыбы, являющиеся наиболее многочисленными формами эпипелагического ихтиоценоза тропических и субтропических вод (Парин, 1968). Основное место в питании нотального вида — *T. angolensis* занимает скумбрещука — доминирующая форма в ихтиоцене умеренных вод.

Это положение подтверждается и на примере ракообразных. Семейство пелагических бокоплавов — *Phronimidae* обычно в тропических и субтропических водах (Shin Chang-Tai, 1969). Р. Репелен (Repelin, 1970), проводивший количественные исследования макропланктона в Индо-Австралийском районе, показал, что фронимиды наиболее многочисленны в тропических водах; в субтропических концентрация их несколько меньше, и далее на юг количество их резко падает. Сравнивая частоту встречаемости этих ракообразных в желудках разных видов кальмаров, можно заметить, что наиболее обычны они у тропических и субтропических видов, у нотального (*T. angolensis*) они встречались в единичных случаях.

Сравнение пищевых спектров исследованных кальмаров говорит о значительном сходстве в характере их питания, которое особенно выражено у видов, обитающих в тропических и субтропических зонах (*O. pteropus*, *S. oualaniensis*, *O. bartramii*), и заключается как в относительном значении основных трофических групп, так и в составе наиболее характерных пищевых форм. Миктофиды, кальмары сем. *Euphlopeuthidae*, пелагические бокоплавы из сем. *Phronimidae*, личинки крабов и креветок, пелагические осьминоги и гетероподы — вот формы, встречающиеся у тропических и субтропических оммастрефид.

Постоянное присутствие в желудках кальмаров этих форм свидетельствует о том, что они являются наиболее многочисленными представителями эпипелагического биоценоза тропических и субтропических вод Мирового океана.

У кальмаров, как и у других океанических хищников, пищевая избирательность выражена слабо, а следовательно, для них характерна значительная пищевая пластичность. Океаническим кальмарам свойственны широкие спектры питания. Наиболее широк спектр питания у *O. bartramii* (различные рыбы, кальмары, ракообразные, в частности *Lepas* sp., которыми головоногие моллюски обычно не пытаются), что можно объяснить бедностью субтропических вод.

Спектр питания у исследованных океанических кальмаров шире, чем у неритоокеанических представителей того же семейства — *Illex illecebrosus* и *Todarodes pacificus* (Squires, 1957; Okutani, 1962). В частности, из беспозвоночных в питании неритоокеанических видов более или менее заметную роль играют лишь эвфаузииды и кальмары, тогда как в пищевом рационе океанических видов беспозвоночные представлены достаточно широко и имеют гораздо большее значение.

Количественный анализ питания кальмаров проводился всего несколько раз: Т. Окутани (Okutani, 1962) вблизи берегов Хонсю и

Г. А. Шевцов (1971) в Курило-Хоккайдском районе исследовали *T. pacificus*, а Г. В. Зуев и В. В. Шевченко (1973) в тропических водах Атлантики — *O. pteropus*.

Общий индекс наполнения желудков у *T. pacificus*, как правило, невысок — 100—140 %, а зимой для кальмаров, выловленных в районе Курил, он совсем незначителен — 64 %. Максимальный индекс наполнения, по Т. Окутани, 1796 %. В нашем материале он составлял 840 %. Средний индекс наполнения желудков у океанических кальмаров выше, чем у *T. pacificus*, и соответствует приблизительно средней величине индекса, рассчитанного для плотоядных беспозвоночных (Соколова, Литвинова, 1971).

Все основные пищевые объекты океанических кальмаров входят в состав эпипелагического биоценоза. Одни формы принадлежат к голоэпипелагической группировке, члены которой постоянно обитают в верхних слоях пелагиали, другие — к нектоэпипелагической, представители которой появляются у поверхности в темное время суток, а днем опускаются в нижележащие слои (Парин, 1968). К голоэпипелагической группировке можно отнести летучих рыб, скумбрещуку, особенно молодь (Hartmann, 1970), гетеропод (Tesch, 1949), фронимид (Repinin, 1970), а также личинок пелагических крабов, раков-богомолов и др. К нектоэпипелагической группировке принадлежат миктофиды, гемпилиды, кальмары *Euphroteuthidae*. Таким образом, трофические связи океанических кальмаров приурочены к эпипелагиали.

Предварительный просмотр гельмintoфауны океанических кальмаров показал, что все пять видов заражены личинками трематод сем. *Ditylomozoidae*, относящимися, по-видимому, к одному виду или являющимися близкородственными видами. У тропических видов наряду с этими паразитами обнаружены личинки цестод, а у субтропического оммастрефеса — личинки нематод. Океанические кальмары являются типичными промежуточными хозяевами многих форм гельмитов.

Несмотря на небольшой объем обработанного материала, можно попытаться определить место океанических кальмаров в трофической системе эпипелагиали. Определить трофический уровень исследуемых кальмаров очень сложно. Если рассматривать путь трансформации органического вещества, синтезированного фитопланктоном, ведущий к кальмарам через миктофид, скумбрещуку, молодь некоторых рыб, являющихся планктофагами, то оммастрефиды могут считаться консументами третьего порядка. Если же следовать по линии, ведущей через фронимид, гетеропод, гемпилид и других хищников, то трофическая цепь удлиняется. Следует принять во внимание, что питаясь мелкими рыбами, кальмарами, ракообразными, являющимися кормовыми объектами многих хищных рыб, кальмары вступают в сложные конкурентные отношения с этими рыбами.

Кроме того, кальмарами питаются многочисленные океанические хищники, такие, как макрели, тунцы, алепизавры (Парин, 1971; Парин, Несис, Виноградов, 1969; Rancurel, 1970), а также кашалоты (M. Clarke, 1966; Клумов, 1971).

Таким образом, в сложной трофической структуре эпипелагического сообщества океанические кальмары семейства *Ommastrephidae* занимают, несомненно, одно из главных мест.

ВЫВОДЫ

1. Эпипелагические массовые кальмары сем. *Ommastrephidae* (*Symplectoteuthis ovaliensis*, *Ommastrephes bartrami*, *O. pteropus*, *Todarodes angolensis*, *S. luminosa*) питаются в основном рыбой, на втором

месте по значимости в пищевом рационе стоят кальмары, на третьем — ракообразные.

2. Индексы наполнения желудков кальмаров колеблются в значительных пределах; по нашим данным, средний индекс равен 200%.

3. Комплексы характерных пищевых форм у тропических (*O. pteropus*, *S. oualaniensis*) и у субтропических (*O. bartramii*) кальмаров довольно близки.

4. Все основные пищевые объекты океанических кальмаров являются представителями эпипелагического биоценоза. Таким образом, трофические связи этих кальмаров приурочены к эпипелагиали.

5. Для кальмаров характерна слабо выраженная пищевая избирательность, они пытаются доступными пищевыми объектами, проявляют высокую пищевую пластичность и могут питаться даже усоногими раками из обрастаний. Спектр питания у океанических кальмаров шире, чем у неритоокеанических. Наиболее широк он у субтропического *O. bartramii*.

6. Океанические оммастрефиды питаются в основном зоопланктоном, могут считаться консументами третьего порядка, и в свою очередь являются пищевыми объектами многочисленных пелагических хищников — от рыб до кашалотов. Кальмары представляют собой одни из основных звеньев трофической структуры пелагиали.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Зуев Г. В. и Шевченко В. В. Биология океанического кальмара *Ommastrephes pteropus* (Steenstrup, 1855) тропической Атлантики. — «Гидробиологический журнал», 1973, т. IX, № 6, с. 15—21.

Клумов С. К. О питании кашалотов в южном полушарии. — В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1971, с. 115—136.

Несис К. Н. Биология перуанско-чилийского гигантского кальмара *Dosidicus gigas*. — «Океанология», 1970, т. 10, вып. 1, с. 140—152.

Парин Н. В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М., «Наука», 1968. 185 с.

Парин Н. В. Основные трофические связи пелагических рыб в открытом океане. — В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1971, с. 102—114.

Парин Н. В., Несис К. Н. и Виноградов М. Е. Материалы по питанию алепизавров *Alepisaurus* в Индийском океане. — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 3 (56), с. 526—537.

Соколова М. Н., Литвинова Н. М. Питание глубоководной офиуры *Amphiophiura*. — «Океанология», 1971, т. 11, с. 36—45.

Шевцов Г. А. Биология и промысел тихоокеанского кальмара в Курило-Хоккайдском районе. — «Моллюски», 1971, № 4, с. 65—68.

Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат, 1952. 268 с.

Castellanos, Z. J. A. Contribución al conocimiento biológico del calamar argentino *Illex illecebrosus argentinus*. Bol. Inst. Biol. Mar., № 8, 1964. 1—37 pp.

Clarke M. R. A review of the systematics and ecology of oceanic squids. Adv. Mar. Biol., vol. 4, 1966, pp. 91—300.

Fields W. G. The structure, development, food relations, reproduction and life history of the squid (*Loligo opalescens* Berry). Fish. Bull. № 131, 1965. 108 pp.

Filippova J. A. New data on the Cephalopoda of the Indian Ocean. Proc. of Sym. on Mollusca. part. I, 1968, pp. 257—264.

Hartmann J. Juvenile saury pike (*Scomberesox saurus*) an example of ichthyoneuston. J. Cons. Int. Explor. Mer., 33, № 2, 1970, pp. 245—255.

Okutani T. Diet of the common squid (*Ommastrephes sloanei pacificus*) landed around Ito Port, Shizuoka Prefecture. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., № 32, 1962, pp. 41—47.

Repinin R. Phronimidae du basin Indo—Australien (*Amphipodes Hyperiides*). Cah. O.R.S.T.O.M., ser. Oceanogr. v. VIII, № 2, 1970, pp. 65—109.

Shin Chang-Tai. The systematics and biology of the family Phronimidae. Dana Rep. № 74, 1969, 100 pp.

Squires H. J. Squid (*Illex illecebrosus* Lesueur) in the Newfoundland fishing area. J. Fish. Res. Bd. Can. 14, 1957, pp. 693—728.

Tesch J. J. Heteropoda. Dana Report № 34, 1949, pp. 78—95.

Troschel F. H. Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Klassifikationuntersucht von Dr. F. H. Troschel. Berlin. 1856—1863, 569 pp.

On the feeding habits of oceanic squid of the family Ommastrephidae

Yu. A. Filippova

SUMMARY

The data on the feeding habits of abundant oceanic squid of the family Ommastrephidae obtained from the analysis of the stomach contents of 225 specimens which were caught on vast areas of the Atlantic and Indian Oceans, are presented. The spectrum of feeding of the oceanic squids is wider than in squids from the neritic—oceanic group. The widest spectrum is ascertained in the subtropical *Ommastrephes bartramii*. The squids feed mainly on fish and, to a lesser extent, on other squids and crustaceans. They are not selective in feeding, being consumers of the 3d—4th levels. The trophic relations in oceanic ommastrephids are diversified and complicated and associated with the epipelagic. They belong to the same trophic group as the predatory epipelagic fish.