

Промысловые виды и их биология

Пространственно-функциональная структура популяций кальмаров рода *Berryteuthis* в дальневосточных морях России

Д. О. Алексеев

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), проезд Окружной, 19, Москва, 105187
E-mail: alexeyev@vniro.ru

Целью работы является описание пространственно-функциональной структуры ареалов популяций кальмаров рода *Berryteuthis*.

Методы исследования заключаются в анализе биологического состояния и распределения кальмаров согласно общепринятым методикам, указания на которые приведены в работе.

Результаты: в пределах северо-западной части Тихого океана обитают два вида рода *Berryteuthis* – командорский кальмар *B. magister* и *B. septemdentatus*. Две популяции командорского кальмара существуют на основе крупномасштабных циркуляций в Беринговом и Охотском морях. Ареал *B. septemdentatus* ограничен Японским морем, в пределах которого существует одна популяция. Все популяции имеют сходные особенности пространственной организации. В основе ареала каждой из популяций выделяются протяжённые зоны нереста и нагула, которые более или менее разобщены между собой. Зоны нагула, в целом, приурочены к участкам повышенной продукции.

В обсуждении результатов показано, что генеральное направление миграций этих видов совпадает с циклоническими циркуляциями в населенных ими морях. В пределах ареалов каждой из популяций имеются несколько путей миграции в соответствии с локальными течениями. В целом, это формирует «миграционную сеть» в каждой популяции. Наличие «миграционной сети» и протяженных зон размножения служит обеспечению устойчивости популяций посредством создания благоприятных условий для нереста хотя бы части каждого поколения.

Новизна работы заключается в обобщенном описании пространственно-функциональной структуры популяций кальмаров рода *Berryteuthis* и объяснении её роли в реализации экологической жизненной стратегии этих кальмаров.

Заключение: пространственная организация популяций *Berryteuthis* определяется их принадлежностью к пассивно-нектонной жизненной форме. Существование этих популяций обеспечивается крупномасштабными циркуляциями вод. В северо-западной части Тихого океана существуют две популяции кальмара *B. magister* и одна популяция *B. septemdentatus*.

Ключевые слова: *Berryteuthis*, ареал, популяция, миграции, пространственная организация, северо-западная Пацифика.

Spatial and functional structure in populations of squid of the genus *Berryteuthis* in the Russian Far Eastern seas

Dmitry O. Alexeyev

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okruzhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

The purpose of this study was to describe spatial and functional structure of geographic distribution areas for populations of squid of the genus *Berryteuthis*.

The research methods consist of the analysis of the squid biological characteristics and distribution according to conventional methods.

Results: Two species of the genus *Berryteuthis* inhabit the northwestern Pacific: the schoolmaster gonate squid *B. magister* and *B. septemdentatus*. Two *B. magister* populations, which live in the Bering and Okhotsk seas, are associated with the large-scaled marine circulations. A single population of *B. septemdentatus* inhabits the Sea of Japan. All *Berryteuthis* populations have similar traits in spatial organization. Extended spawning and feeding zones form the basis for distribution area of each population. These zones are geographically more or less separated from each other. Feeding zones are confined to high productivity areas.

Discussion: It was suggested that general direction of migrations in these two *Berryteuthis* species correspond to cyclonic circulations in the seas, where they occur. There are several migration routes within distribution area of each population, which correspond to local currents. Migration routes form a “migration net” in each population. Such a “migration net” along with extended breeding zones ensures the sustainability of populations and provide comfortable conditions for spawning, at least for a part of each generation.

The novelty of this research lies in generalized description of spatial and functional structure in *Berryteuthis* populations, and explanation of ecological life history strategy for all populations of the genus *Berryteuthis*.

Conclusion. Suggested general scheme for spatial organization of *Berryteuthis* populations is determined by a passive-nectonic ecological life form of these squid. The existence of these populations is related to the large-scale water circulations. Two populations of *B. magister* and one population of *B. septemdentatus* occur in the northwestern Pacific.

Keywords: *Berryteuthis*, population, area, migrations, spatial organization, northwestern Pacific.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Berryteuthis* (Naef, 1921) – наиболее значимый по численности и биомассе из кальмаров семейства Gonatidae в водах северной части Тихого океана. Командорский кальмар *B. magister* (Berry, 1913) является одной из ведущих форм присклоновых сообществ северной части Тихого океана. Это самый востребованный и наиболее масштабно эксплуатируемый вид головоногих в водах России. Однако до настоящего времени предлагались различные трактовки числа независимых популяций командорского кальмара, пространственной и функциональной структуры как его ареала в целом, а также структуры его отдельных популяций, которые часто противоречили друг другу, а иногда были не совсем логичны.

Ареал командорского простирается в северной части Тихого океана от Корейского пролива и о. Хонсю до северной Калифорнии [Несис, 1985; Nesis, 1997, 1998; Филиппова и др. 1997; Okutani, 1980; Okutani et al., 1987; Katugin et al., 2013]. Недавно [Alexeyev et al., 2022] было показано, что дифференциация кальмаров из Японского моря достигла уровня, позволяющего считать их самостоятельным видом *Berryteuthis septemdentatus* (Sasaki, 1915). Таким образом, на настоящий момент ареал командорского кальмара сузился до Берингова и Охотского морей и вод северной части Тихого океана от Японии до Калифорнии.

Число независимых популяций в пределах этого ареала определялось разными авторами по-разному. Первоначально популяции определялись интуитивно, по принадлежности к водоёмам или географическим регионам [Федорец, 1979; Раилко, 1983; Несис, 1989]. При этом большинство авторов, вполне обоснованно, избегали упоминания термина «популяция».

О.Н. Катугиным [Katugin, 1995] было доказано обособленное положение двух популяций командорского кальмара в заливе Аляска и в Японском море (последняя позднее была признана другим видом). Остальная часть ареала командорского кальмара, включающая в себя Охотское и Берингово моря и сопредельные с ними прибрежные воды Тихого океана, по мнению Катугина, населена огромным образованием надпопуляционного ранга, с населением разных районов, имеющим незначительные генетические

различия. Федорцом,¹ наоборот, было предложено значительно более дробное деление, с выделением трёх популяций в Беринговом море и двух – в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана у Курильских островов. В восточной части Северной Пацифики предлагалось наличие двух популяций – в заливе Аляска и у берегов Калифорнии.

Подход с привлечением данных об особенностях биологии кальмаров рода *Berryteuthis* в рассматриваемых популяциях, накладывающий определённые ограничения на выбор акваторий, в пределах которых могут существовать самостоятельные популяции, показал пространственную организацию ареала командорского кальмара, в целом, сходной с представлениями О.Н. Катугина [1995], но с признанием самостоятельности охотоморской и берингоморской популяций. Впоследствии был накоплен ряд дополнительных аргументов в пользу такой точки зрения [Алексеев, 2007; 2012 б; 2018], однако подробное описание пространственно-функциональной структуры и её связи с миграциями кальмаров рода *Berryteuthis* были опубликованы лишь частично. В настоящей работе приводятся данные о реализации жизненных циклов в популяциях кальмаров рода *Berryteuthis*, в связи с миграционными циклами, реализуемыми в каждой из популяций, которые позволяют описать пространственно-функциональную организацию популяций. Показывается её адаптивное значение с учётом основных особенностей экологической жизненной формы кальмаров рода *Berryteuthis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящей работе использованы материалы исследований командорского кальмара в экспедициях ВНИРО: НПС «Одиссея» в 1984–1985 гг. (Японское море и Курильские острова); МФТ «Иоланта» в 2005, 2007, 2009–2012 гг. (Курильские острова); японские промысловые суда «Кайё-мару № 28», «Тенью-мару № 57» и «Тенью-мару № 78» в 1993–2001 гг. (Берин-

¹ Федорец Ю.А. 2006. Командорский кальмар *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) Берингова и Охотского морей (распределение, биология, промысел). Дисс.... канд. биол. наук. Владивосток. ТИНРО-Центр. 283 с.

гово море). Также использовались отчётные материалы экспедиций СахНИРО на НИС «Дмитрий Песков» в 2000, 2002 гг. (Восточный Сахалин и северная часть Охотского моря); 2006–2008 гг. (Татарский пролив).

Оценки стадий зрелости кальмаров, приводимые в работе, приводятся в соответствии со специализированной шкалой стадий развития половой системы командорского кальмара [Нигматуллин и др., 1996] с внесёнными в неё небольшими изменениями [Лищенко и др., 2018], если не указано иное. Упоминаемая шкала стадий зрелости, использованная И.Р. Аюповым [2003] является незначительно изменённым вариантом 5-балльной шкалы стадий зрелости, использовавшейся ранее в ТИНРО, её описание приведено в работе Лищенко с соавторами. Упоминаемые в тексте оценки размеров кальмаров относятся к длине мантии по дорсальной стороне, определённой так, как это рекомендовано в работе Ю.А. Филипповой [1983] и в настоящее время общепринято при изучении головоногих моллюсков.

Оценки скоростей миграции командорского кальмара были выполнены на основе сравнительного анализа динамики размерного состава уловов командорского кальмара в западной части Берингова моря, у Восточной Камчатки и с тихоокеанской стороны Курильских островов, а также данных о скоростях течений в указанных районах, в горизонтах обитания командорского кальмара. Результаты таких расчётов были опубликованы ранее [Алексеев, 2007; Алексеев и др., 2017].

Упоминаемое в тексте деление Берингова моря на районы было принято в ходе исследований командорского кальмара в 1993–2001 гг. и применялось нами для исследуемых участков шельфа и материкового склона. Выделяемые районы: Наваринский – к востоку от 178° в. д., вплоть до российско-американской границы и к югу от Анадырского залива; Корякский район, подразделяемый на две части: восточная часть Корякского района – от 175° до 178° в. д. и западная часть Корякского района – от 170° до 175° в. д.; Олюторский залив – в соответствии с принятymi географическими границами – от м. Говена до м. Олюторский; хребет Ширшова – гряда подводных возвышенностей к югу от м. Олюторский. В Японском море Татарский пролив рассматривался в границах от пролива Невельского (граница с Охотским морем) примерно до траверза м. Ламанон.

В практике рыбохозяйственного районирования используется разделение Курильской гряды на северные (от о. Шумшу до о. Симушир) и южные (от о. Уруп до о. Кунашир и Малой Курильской гряды) Курильские острова. Однако в практике часто исполь-

зуется понятие «средние Курильские острова», под которыми подразумевается участок гряды от о. Симушир до о. Матуа, который отделен от более южных и более северных островов широкими глубоководными проливами.

При определении популяций в настоящей работе в качестве определения популяции за основу приняты критерии, предложенные В.Н. Беклемишевым [1960] и К.В. Беклемишевым [1969]. Степень контактов с населением сопредельных регионов или степень генетического своеобразия не рассматриваются в качестве обязательных критериев самостоятельности популяции. Под самостоятельной популяцией понимается общность особей (население определённого региона), способных неопределённо долго (в «биологическом» масштабе времени, то есть на протяжении, по крайней мере, многих сотен или тысяч лет) существовать и обеспечивать устойчивое самовоспроизведение независимо от контакта с населением других популяционных образований своего вида.

Используемая в работе характеристика жизненной формы командорского кальмара – «пассивно-нектонный», в целом, соответствует определениям относительно малоактивных нектонных видов, например, «нектопланктон» [Парин, 1968] или «планктонный нектер» [Nigmatullin et al., 1995; Nigmatullin, Arkhipkin, 1998]. Смысл такого определения заключается в том, что в силу ряда особенностей физиологии, морфологии и онтогенеза кальмары рода *Berryteuthis*, обладая, в целом, нектонным обликом и будучи способными к достаточно активному перемещению в воде, неспособны к осуществлению длительных постоянных миграций без попутного течения [Алексеев, 2012 б; 2018]. Это, однако, не исключает способности особей данного вида к «кочёвкам» небольшой продолжительности и протяжённости независимо от направления господствующих течений.

Для описания и анализа структуры ареалов популяций и их границ за основу взяты схемы описания пространственно-функциональной структуры популяций пелагических животных [Парин, 1968; Беклемишев, 1969], доработанные в соответствии со спецификой биологии нектонных видов. В пространственно-функциональной структуре ареала самостоятельной популяции выделяются основа ареала и области возвратных и невозвратных миграций (соответствуют, в основном, областям стерильного и несторильного выселения в структуре ареалов планктонных животных). В пределах основы ареала могут выделяться зоны размножения и нагула, а также транзитные участки между этими зонами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экологическая жизненная форма кальмаров рода *Berryteuthis* определена как пассивно-нектонная.² Для таких видов, при внешнем облике и подвижности, свойственным нектонным организмам, характерна неспособность к длительным направленным перемещениям против течения. Миграции таких видов осуществляются только с попутными течениями, а устойчивая реализация миграционного и жизненного циклов может реализовываться только на основе замкнутых водных циркуляций. Такие циркуляции формируют основы ареалов популяций при том, что весь ареал популяции может быть шире и включать в себя и другие районы. В северной части Тихого океана крупномасштабные циркуляции имеются в заливе Аляска, Японском море и в Беринговом и Охотском морях [Ростов и др., 2001]. Соответственно, имеются предпосылки для существования в этих районах самостоятельных популяций командорского кальмара. При этом население в Охотском и Беринговом морях (с прилегающими к ним акваториями) рассматриваются как две самостоятельные, открытые по отношению друг к другу популяции, каждая из которых базируется на собственном крупномасштабном круговороте.

В дальнейшем в работе будет приниматься такая схема пространственной популяционной организации на основе крупномасштабных круговоротов. В пределах российских вод располагаются берингоморская и охотоморская популяции *B. magister*. Аляскинская популяция, рассмотрение которой выходит за рамки задач данной работы и в отношении которой имеется очень небольшой объём данных, в дальнейшем обсуждаться не будет.

Второй рассматриваемый в работе вид – *B. septemdentatus* – является эндемиком Японского моря. Существует единственная популяция этого вида, ареал которой совпадает с ареалом вида и охватывает всё Японское море.

Миграции кальмаров рода *Berryteuthis* как на стадии пелагической планктонной молоди, так и на стадии придонно-пелагических взрослых особей могут осуществляться исключительно с использованием систем течений, которые обеспечивали бы попадание кальмаров из районов выклева в районы нагула, а оттуда в районы, пригодные для нереста. В результате должно обеспечиваться замыкание как миграционного, так и жизненного циклов, необходимое для устойчивого существования популяций. Такая система течений, в целом, формирует основу ареала популя-

ции, в пределах которой есть возможность для выделения репродуктивной и нагульной зон. Эти зоны могут в разной степени перекрываться или же быть пространственно разобщены.

Берингоморская популяция

В пределах Берингова моря условия для существования независимой популяции командорского кальмара реализуются в системе крупномасштабного циклонического Западного субарктического круговорота, занимающего большую часть Берингова моря и участка акватории Тихого океана к востоку от побережья Камчатки и к югу от Командорских островов. Общая схема миграционного цикла командорского кальмара в Беринговом море вместе с преобладающими течениями берингоморской циркуляции подтверждается большим количеством работ [Архипкин и др., 1996; Arkhipkin et al., 1996; 1998; Федорец и др., 1997 а]. Работы у Восточной Камчатки и северных Курильских островов показали наличие миграций командорского кальмара в южном направлении вдоль камчатских берегов с Восточно-Камчатским течением [Алексеев, 2007; 2009]. Возможны также возвратные миграции командорского кальмара от берегов Юго-Восточной Камчатки с ответвлениями Северотихоокеанского течения в сторону Алеутской гряды обратно в основу ареала в Беринговом море [Алексеев, 2012 а].

Анализ функциональной структуры ареала берингоморской популяции удобно начать с рассмотрения зоны размножения – участков нереста кальмара. В пределах Берингова моря достаточно точно установлены у Командорских и Алеутских островов и на хребте Бауэрс [Шевцов, 1974; Федорец, 1983; Федорец и др., 1997 а], а также на ряде участков материального склона вдоль Корякского берега [Бизиков, 1996 в; Алексеев, 2012 б]. Имеется также информация [Федорец, 1977], позволяющая допустить возможность существования участков нереста в районе Северо-Восточной Камчатки. В восточной части Берингова моря возможным участком нереста может быть также склон шельфа с берингоморской стороны Алеутских островов [Jorgensen, 2003]. Это подтверждается находками многочисленной молоди командорского кальмара вдоль материального склона в восточной части моря [Drobny et al., 2007]. В результате, в Беринговом море имеется цепь участков, на которых образуются нерестовые скопления командорского кальмара от участков материального склона к юго-западу от м. Наварин до восточных Алеутских островов.

Командорский кальмар попадает на нерестовые участки, мигрируя попутно с течениями циклонического круговорота крупномасштабной берингово-

² Алексеев Д.О. 2020. Пространственная биология командорского кальмара. Дисс. ... докт. биол. наук М.: ВНИРО. 378 с.

морской циркуляции. Очередное поколение молодых особей, мигрирующих из района выклева к участкам нерестилищ, появляется ежегодно в российской части Берингова моря весной. В апреле-мае такая молодь командорского кальмара наиболее многочисленна в восточной части российского сектора Берингова моря [Архипкин и др., 1996], хотя в небольшом количестве ювенильные особи начинают появляться и западнее, в Корякском районе, на участках, где во второй половине года начнут формироваться нерестовые скопления (рис. 1).

С течением времени средние размеры и степень развития половой системы кальмаров, подходящих сюда из восточной части моря увеличиваются (рис. 2), а участки обнаружения их повышенных концентраций постепенно смещаются в западном направлении вдоль материкового склона западной части Берингова моря [Бизиков, 1996 в].

В течение периода наблюдений в Беринговом море, ежегодно осуществлявшихся с апреля-мая по декабрь, ежегодно наблюдается последовательная смена поколений командорского кальмара, с постепенным созреванием кальмаров, мигрирующих в западном направлении вдоль материкового склона, и последующим накоплением кальмара на нерестовых участках. На рис. 3 показана такая смена поколений в районе нереста кальмара в Олюторском заливе, являющимся одним из важнейших участков нереста командорского кальмара в Беринговом море. На рисунке видно постепенное исчезновение из уловов к июлю-августу особей кальмаров, формировавших нерестовые скопления в сезон нереста 1997/1998 гг., а также постепенный переход в нерестовое состояние особей следующего поколения. Формирование нерестового скопления, в основном, завершилось к октябрю-ноябрю, а в декабре в районе отмечено

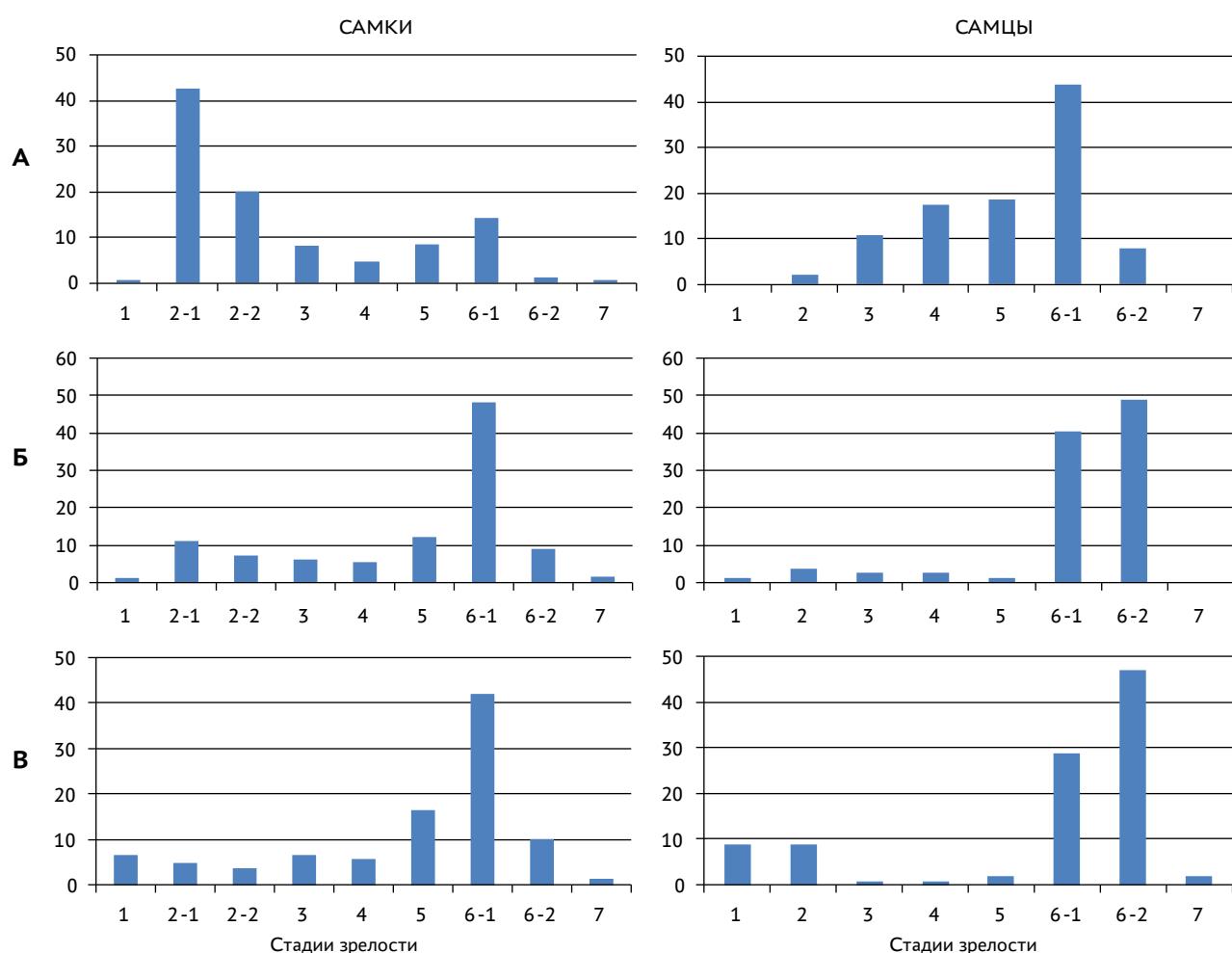


Рис. 1. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах в Наваринском районе (А), восточной части Корякского района (Б) и западной части Корякского района (В) Берингова моря в мае 1996 г.

Fig. 1. The ratio of maturity stages of Commander squid in trawl catches from the Bering Sea in Navarin area (A), eastern part of Koryak shore (Б) and western part of Koryak shore (B) in May, 1996

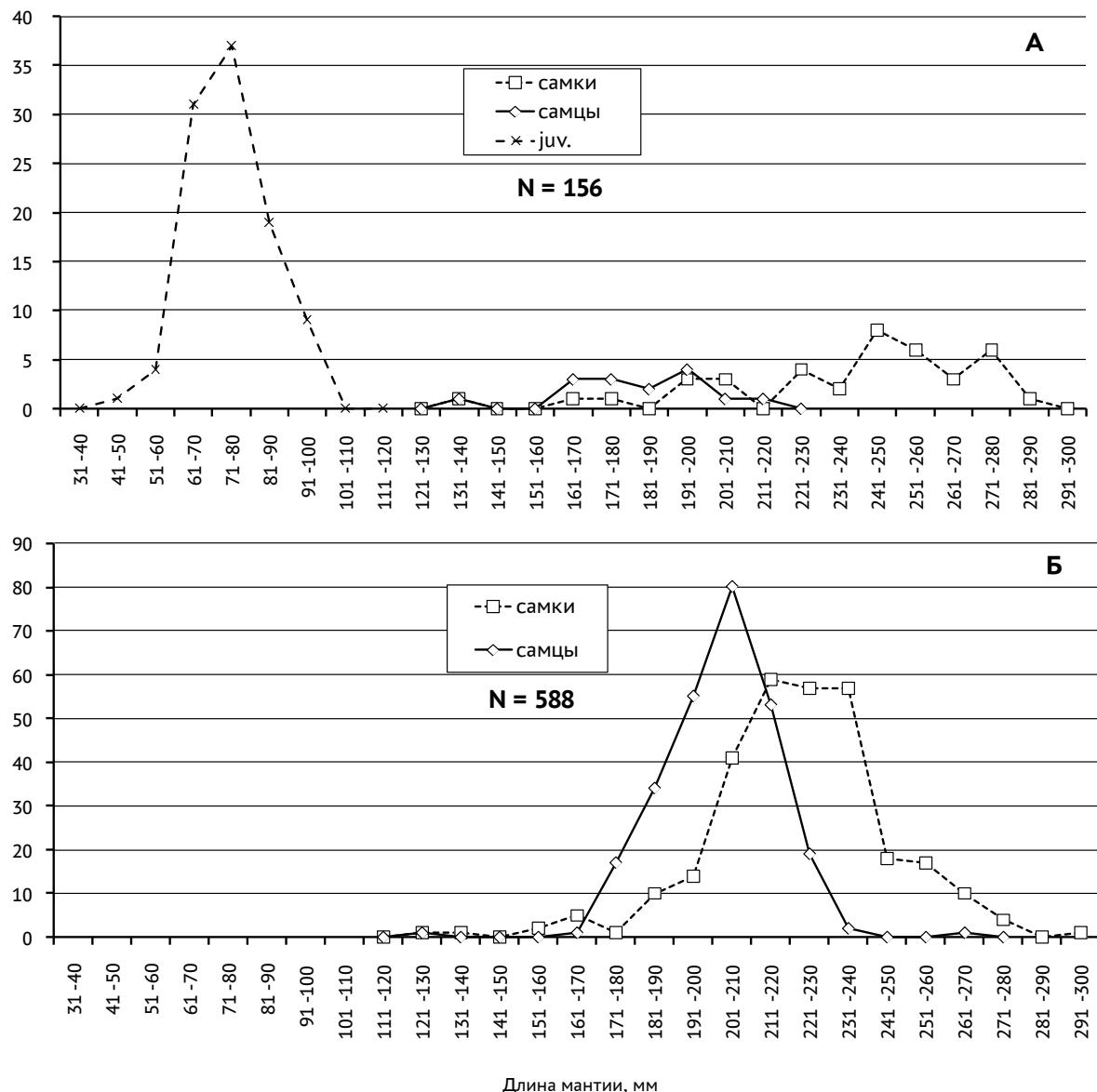


Рис. 2. Размерный состав уловов командорского кальмара в траловых уловах в Наваринском районе Берингова моря в июне (А) и июле (Б) 2000 г.

Fig. 2. Size composition of catches of Commander squid in trawl catches from Navarin area of the Bering Sea in June (A) and July (B), 2000

появление молоди – потомства поколения, отнерестившегося осенью-зимой 1997/1998 гг. Такая картина изменений состояния кальмаров в уловах с достаточным постоянством повторяется ежегодно и демонстрирует смену поколений кальмара, подходящих из более восточных районов, образующих к осени нерестовые скопления.

Примечательно, что в Беринговом море функционально зрелые особи командорского кальмара в небольшом количестве обнаруживаются практически в течение всего периода наблюдений повсеместно, в том числе и в районах, где не наблюдалось существенных нерестовых скоплений, а также в сроки, не

характерные для нереста. Кроме сезонов образования нерестовых скоплений, обычно приходящихся на осень – начало зимы, отдельные зрелые особи регистрируются в Беринговом море в течение большей части года (с апреля по декабрь), кроме периода с января по март, для которого нет данных [Бизиков, 1995 б]. Отдельные зрелые особи каждого из поколений начинают отмечаться в уловах, по крайней мере, за 2–3 месяца до начала массового нереста, и столько же после его окончания. Это является следствием сильной растянутости периода нереста командорского кальмара. Соответственно, сильно растянутым оказывается и период выклева следующего поколения. Как видно

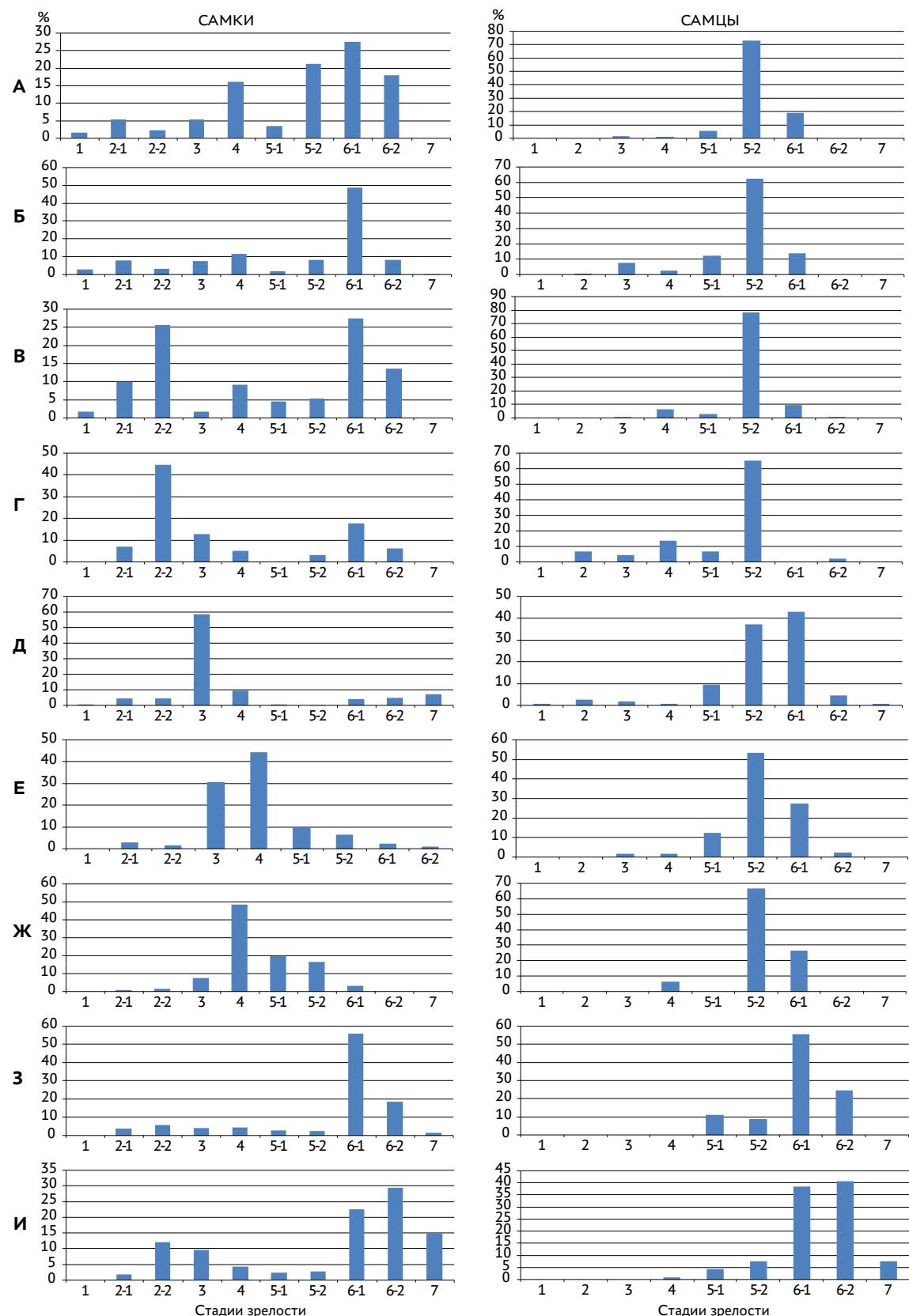


Рис. 3. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах в Олюторском заливе с апреля по декабрь 1998 г.: А – апрель, Б – май, В – июнь, Г – июль, Д – август, Е – сентябрь, Ж – октябрь, З – ноябрь, И – декабрь

Fig. 3. The ratio of maturity stages of Commander squid in trawl catches from Olutorsky Bay of the Bering Sea, April to December, 1998: А – April, Б – May, В – June, Г – July, Д – August, Е – September, Ж – October, З – November, И – December

из рис. 4, период выклева одного поколения растянут, по крайней мере, на 7–8 месяцев (а возможно и более). В Беринговом море наблюдается постепенное и непрерывное замещение особей молоди разных сроков выклева в течение всего периода наблюдений [Arkipkin et al., 1998].

В других районах Берингова моря сроки и продолжительность периода нереста сравнимы с описанным выше нерестом у Корякского берега и в Олюторском заливе. У Командорских островов нерест наблюдался с начала осени до середины весны [Федорец,

1986]. Однако и здесь небольшое число зрелых осо-
бей также фиксируется в другие сезоны.

Таким образом, нерест одного поколения командорского кальмара оказывается растянут более чем на половину календарного года и включает в себя период интенсификации нереста с образованием нерестовых скоплений, который может продолжаться до 6 месяцев, а также фоновые «преднерест» и «послерест», продолжительность каждого из которых может составлять до 2–3 месяцев, когда возможны случаи нерестового поведения отдельных кальмаров

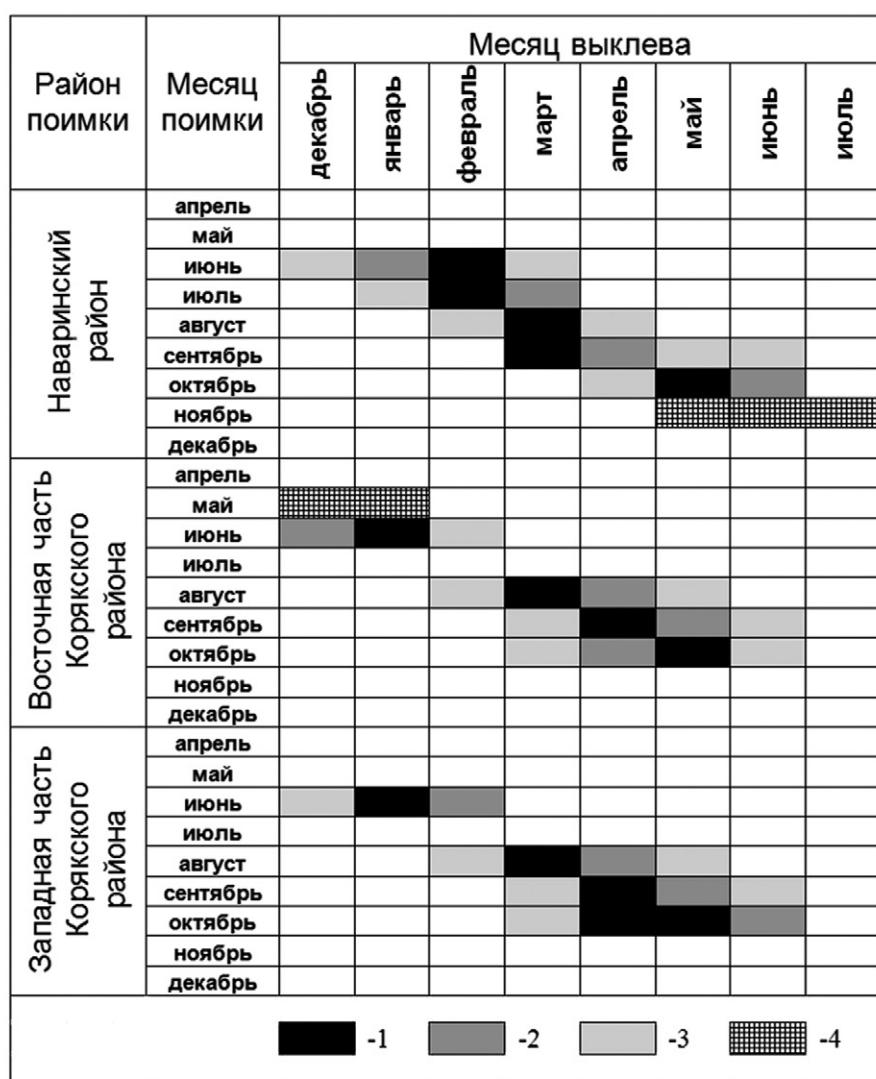


Рис. 4. Сроки выклева параларв командорского кальмара, рассчитанные по возрасту молоди, пойманной в июне-октябре 1994 г., ноябре 1997 г. и мае 2000 г. в западной части Берингова моря: 1–3 – дифференциация месяцев выклева в 1994 г. по наибольшему числу зарегистрированных особей (1), значительному числу особей (2) и незначительному числу особей (3) (по данным Архипкина с соавторами [1998]), 4 – сроки выклева молоди, пойманной в 1997 и 2000 гг.

Fig. 4. The timing of hatching of Commander squid paralarvae, by the age of juveniles, caught in June–October 1994, November 1997 and May 2000 in the Western Bering Sea: 1–3 – differentiation of hatching months in 1994 by the largest number of specimens registered (1), a significant number specimens registered (2) and a few number of specimens registered (3), by data of Arkhipkin et al. [1988], 4 – terms of hatching of juveniles caught in 1997 and 2000

в не характерные для нереста сроки и/или вне районов нерестовых скоплений своего поколения. Такому «растягиванию» нерестового периода способствует наличие у командорского кальмара значительной изменчивости индивидуальных темпов роста, достаточно подробно описанной Архипкиным с соавторами [Архипкин, 1996; Архипкин, Бизиков, 1996; Архипкин и др., 1996; Arkhipkin et al., 1996; 1998], с дифференциацией по темпам роста быстрорастущих и тугорослых кальмаров. Это влечёт за собой растянутость во времени сроков созревания и вступления в нерест особей одного поколения.

Кроме основного направления миграций от мест выклева к участкам нереста вдоль материкового склона с генеральной системой циклонической циркуляции, в Беринговом море, в отдельных случаях, фиксируется появление мелкоразмерных кальмаров непосредственно у Корякского берега, которое не может быть объяснено миграциями вдоль материкового склона из восточной части моря. Так, в мае 1996 г. в Корякском районе Берингова моря отмечались подходы молоди кальмара, при их отсутствии восточнее, в Наваринском районе². Такая картина может быть объяснена миграциями молоди кальмара к Корякскому берегу непосредственно от мест выклева у Алеутских островов и на хребте Бауэрс с отклонениями ветвей циклонической циркуляции через центральную часть моря¹. Обнаружение командорского кальмара в центральной части моря, в пелагиали, было отмечено ранее [Федорец, Козлова, 1988].

Районы, в которых происходит рост и нагул неполовозрелых кальмаров, оказываются в значительной степени разобщены с районами нереста. В российской части моря наибольшие концентрации неполовозрелой молоди отмечаются в Наваринском районе. Половозрелые особи в этом районе отмечаются только на «фоновом» уровне, как упоминалось выше, и никогда не образуют скоплений. Так же преимущественно неполовозрелая молодь командорского кальмара составляет основу уловов в восточной части моря [Jorgensen, 2003; Drobny et al., 2007]. В западных районах моря (в Корякском районе и в Олюторском заливе) также регистрируются молодь и нагульные особи, но их доля в уловах существенно ниже, чем в восточных районах [Бизиков, 1996 б]. При этом районы массовой регистрации молоди командорского кальмара в Беринговом море в значительной мере скоррелированы с районами повышенной продуктивности [Маркина, Хен, 1990; Мещерякова, 1964; Аржанова и др., 1995; Springer et al., 1996]. Сроки обнаружения пелагической молоди командорского кальмара [Архипкин, Бизиков, 1996; Kubodera, Jefferts, 1984; Arkhipkin et

al., 1998; Jorgensen, 2007] свидетельствуют о том, что её появление также совпадает с сезонами повышения продуктивности и вспышек численности зоопланктона, составляющего основу рациона молоди кальмара [Верхунов, 1996 а, б; Arkhipkin et al., 1998].

Сопоставление приведённых данных о миграциях командорского кальмара в Беринговом море с изменениями его биологического состояния в разные сезоны и в разных районах, с привлечением имеющихся данных о направлениях его миграций на отдельных участках ареала, позволяет составить представление о единстве миграционного и жизненного циклов в беринговоморской популяции. Система течений позволяет завершить миграционный цикл кальмара в пределах географических границ Берингова моря. Однако границы западного субарктического круговорота несколько шире и захватывают также часть акватории Тихого океана к востоку от берегов Восточной Камчатки [Котенёв, 1995]. Возможность выноса части особей кальмара беринговоморской популяции за пределы Берингова моря с Камчатским течением и его дальнейшие миграции от Камчатского пролива на юг, к Курильским островам была показана в ряде работ [Федорец, Козлова, 1988; Алексеев, 2007; Алексеев и др., 2017]. Для этих особей сохраняется теоретическая возможность возвращения в систему циркуляции в пределах Берингова моря с ответвлениями Северотихоокеанского течения, направленными в сторону проливов западной части Алеутской гряды, через которые происходит основное поступление тихоокеанских вод в Берингово море. Известны находки молоди командорского кальмара в водах Тихого океана к востоку от Камчатки и к югу от Командорско-Алеутской гряды в пелагиали [Okutani, 1966; Okutani et al., 1988; Kubodera et al., 1983].

В результате, в водах Тихого океана образуется «треугольник», ограниченный с севера западной частью Алеутской гряды и Командорскими островами, а с запада Камчаткой и северными Курильскими островами, в пределах которого командорский кальмар может временно покидать Берингово море и возвращаться обратно, к Алеутским островам, а затем через проливы – в Берингово море. Возможность таких возвратных миграций в Тихом океане, над большими глубинами, где кальмар может мигрировать только в пелагиали, имеется только для молоди, до её перехода к придонному образу жизни, хотя известны и случаи обнаружения в пелагиали взрослых особей [Селивановский, Нигматуллин, 2002]. Можно предположить, что интенсивность возвращения командорского кальмара от северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в Берингово море по та-

кому пути, вероятно, весьма непостоянна и связана с изменениями характера поступления вод в Берингово море [Хен, Заочный, 2009].

Наблюдающиеся в донных тралениях на материковом склоне Юго-Восточной Камчатки жизни взрослые кальмары, ведущие придонный образ и мигрирующие на юг, вероятно, в основной своей массе уже не имеют шансов на возвращение в Берингово море, в отличие от молоди, встречающейся в пелагии мористее стрежня Камчатского течения. Попав на тихоокеанскую сторону материкового склона северных Курильских островов, взрослые кальмары окончательно попадают в зону невозвратных миграций своей популяции и смешиваются там с особями охотоморской популяции. По отношению к беринговоморской популяции такие особи должны считаться безвозвратно утраченными для её репродуктивного потенциала, а районы, в которые они проникают, по своей сути сходны с областями стерильного выселения в популяциях планктонных животных [Беклемишев, 1969]. Соответственно, район вдоль Курильских островов

с тихоокеанской и, отчасти, с охотоморской сторон, рассматривается как зона невозвратных миграций беринговоморской популяции. Вероятно, отдельные особи беринговоморского происхождения могут достигать на юге тихоокеанской стороны северной Японии. Проникновение особей беринговоморского происхождения в Охотское море через проливы ограничивается положением глубоководных проливов: от о. Уруп и далее на юг глубина в проливах слишком мала для миграции через них взрослых особей командорского кальмара, кроме того, в южной части гряды преобладает вынос вод из южной части Охотского моря в Тихий океан.

Ещё один район невозвратных миграций может существовать в северной части Берингова моря, к северу от основного циклонического круговорота (рис. 5). Отдельные находки командорского кальмара регистрировались в Беринговом море вплоть до Берингова пролива [Jefferts, 1988]. Вероятно, имеют место случайные выносы командорского кальмара в сторону Берингова пролива с ответвлениями при-

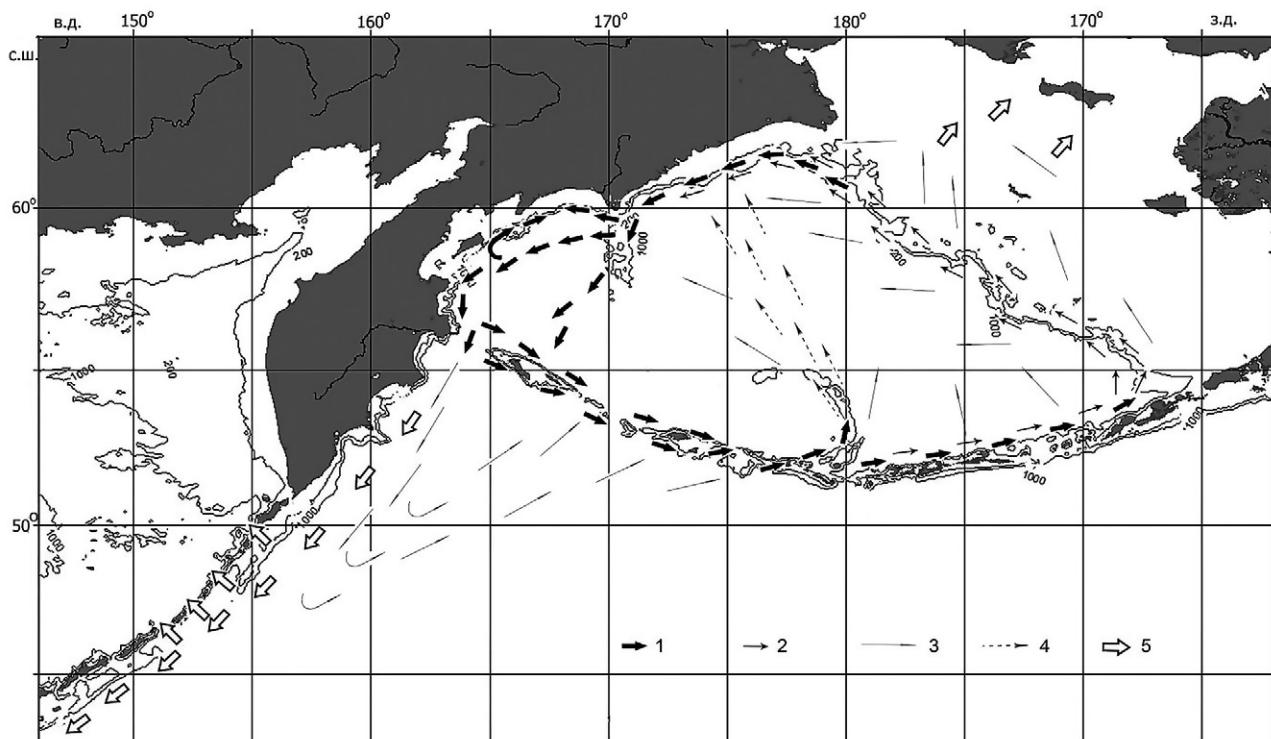


Рис. 5. Схема миграций командорского кальмара беринговоморской популяции: 1 – миграции созревающих и зрелых кальмаров; 2 – миграции пелагических параларв и молоди; 3 – вынос пелагической молоди и нагульных кальмаров в зону возвратных миграций; 4 – нерегулярные миграции молоди через центральную часть Берингова моря; 5 – выселение в зону невозвратных миграций

Fig. 5. Scheme of migrations of Commander squid of the Bering Sea population. 1 – migrations of maturing and mature squids; 2 – migrations of pelagic paralarvae and juveniles; 3 – eviction of pelagic juveniles and fattening squids into the zone of returnable migrations; 4 – irregular migrations of juveniles via central part of the Bering Sea; 5 – eviction into the zone of unreturnable migrations

склонового течения Берингова моря. Представляется, что большинство таких особей обречено на гибель в районе Берингова пролива.

Обобщённо пространственно-функциональное районирование ареала берингоморской популяции командорского кальмара, с учётом приведённой выше схемы его миграций, показано на рис. 6. Необходимо ещё раз оговориться, что в небольшом количестве кальмары всех функциональных стадий могут быть встречены в пределах ареала практически повсеместно и в течение всего года. Поэтому выделение нерестовой и нагульной функциональных зон на приведённой схеме несёт некоторый оттенок условности. Тем не менее, достаточно чётко выделяются зона, в пределах которой постоянно преобладают и образуют скопления преднерестовые и нерестовые кальмары, а также зона, в пределах которой постоянно преобладают особи более ранних онтогенетических стадий.

Из приведённого выше описания также следует, что функциональное значение двух районов может меняться. В восточной части Корякского района расположен участок регулярного возникновения мезомасштабного присклонового круговорота южнее м. Наварин, который усиливается в годы ослабления

берингоморской циркуляции, когда циркуляция практически распадается на цепь локальных присклоновых круговоротов [Верхунов, 1996 а; Arkhipkin et al., 1998]. В такие годы наблюдался нерест кальмара в скоплении, образующемся на основе этого мезомасштабного круговорота. В годы интенсификации присклонового течения круговорот южнее м. Наварин ослабевает, и кальмары минуют его, почти не задерживаясь, образуя нерестовые скопления в западной части Корякского района.

Вторым районом с меняющимся функциональным значением, предположительно, можно считать участок центральной части моря от хребта Бауэрса к Корякскому берегу. В периоды интенсификации берингоморской циркуляции основная масса кальмара мигрирует вдоль материкового склона, а в центральную часть моря происходит только случайный вынос отдельных особей. В такие годы вся центральная часть моря, скорее всего, может рассматриваться как зона возвратных миграций, где могут нагуливаться отдельные особи. В периоды ослабления циркуляции хребет Бауэрса может способствовать отклонению отдельных ветвей течения от Командорско-Алеутской гряды на север, через центральную часть моря к Корякскому берегу. В этом случае может возникать направленный пере-

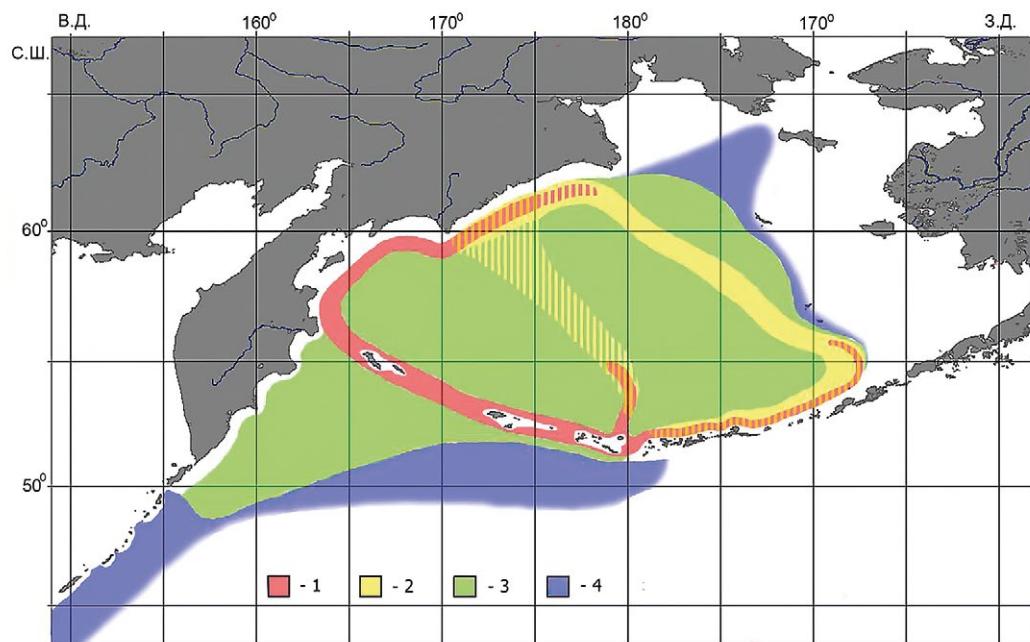


Рис. 6. Пространственно-функциональная структура берингоморской популяции командорского кальмара: 1 – репродуктивная зона; 2 – нагульная зона; 3 – зона возвратных миграций; 4 – зона невозвратных миграций; участки перекрывания различных зон показаны штриховкой

Fig. 6. Spatial and functional structure of the Bering Sea population of Commander squid: 1 – reproductive zone; 2 – fattening zone; 3 – zone of returnable migrations; 4 – zone of unreturnable migrations; areas of overlapping of different zones are shown by streaking

нос молоди командорского кальмара через хребет Бауэрс к районам нереста у Корякского берега.

Охотоморская популяция

Для Охотского моря работ, содержащих информацию об особенностях пространственной организации популяции командорского кальмара, немного [Kubodera, 1992; Аюпов, 2003; Алексеев, 2012 а; 2018], поэтому в описании пространственно-функциональной структуры охотоморской популяции приходится исходить из более скучного набора фактических данных, чем для Берингова моря или тихоокеанской стороны Курильских островов.

Командорский кальмар встречается в Охотском море практически повсеместно, за исключением самых северных мелководных прибрежных участков, а участки повышенной численности командорского кальмара тяготеют к материковому склону [Атлас ..., 2003]. В центральной части моря его численность значительно ниже, а случаи находок нерегулярны. Такая картина распределения вполне ожидаема, если исходить из аналогии с представлениями о миграциях и функциональной структуре ареала командорского кальмара в Беринговом море.

В определении зоны размножения можно исходить из того, что единственный район, для которого показан факт нереста командорского кальмара – охотоморская сторона северных Курильских островов. Имеются данные о нересте кальмара в декабре западнее о. Атласова на глубинах 800–1000 м, когда в уловах значительную долю особей составляли нерестящиеся и отнерестившиеся кальмары (рис. 7). В апреле в этом же районе доля нерестящихся особей была меньше, однако вполне сравнима с долей нерестящихся кальмаров на нерестилищах в Беринговом море в начале нереста [Алексеев, 2018]. Зрелые особи были отмечены в этом районе также Горбатенко с соавторами [1995].

Вблизи от указанного района отмечались и самые ранние параларвальные стадии командорского кальмара [Kubodera, Jefferts, 1984]: сообщалось о поимках параларв командорского кальмара и его молоди (длиной мантии не более 30 мм) в эпипелагиали у северных Курильских островов, с «шлейфом» в северо-западном направлении, вдоль материкового склона. Имеются также данные о поимках молоди командорского кальмара с охотоморской стороны Курильских островов в более южных районах [Nasagawa et al., 1998]. Это даёт основание предполагать существова-

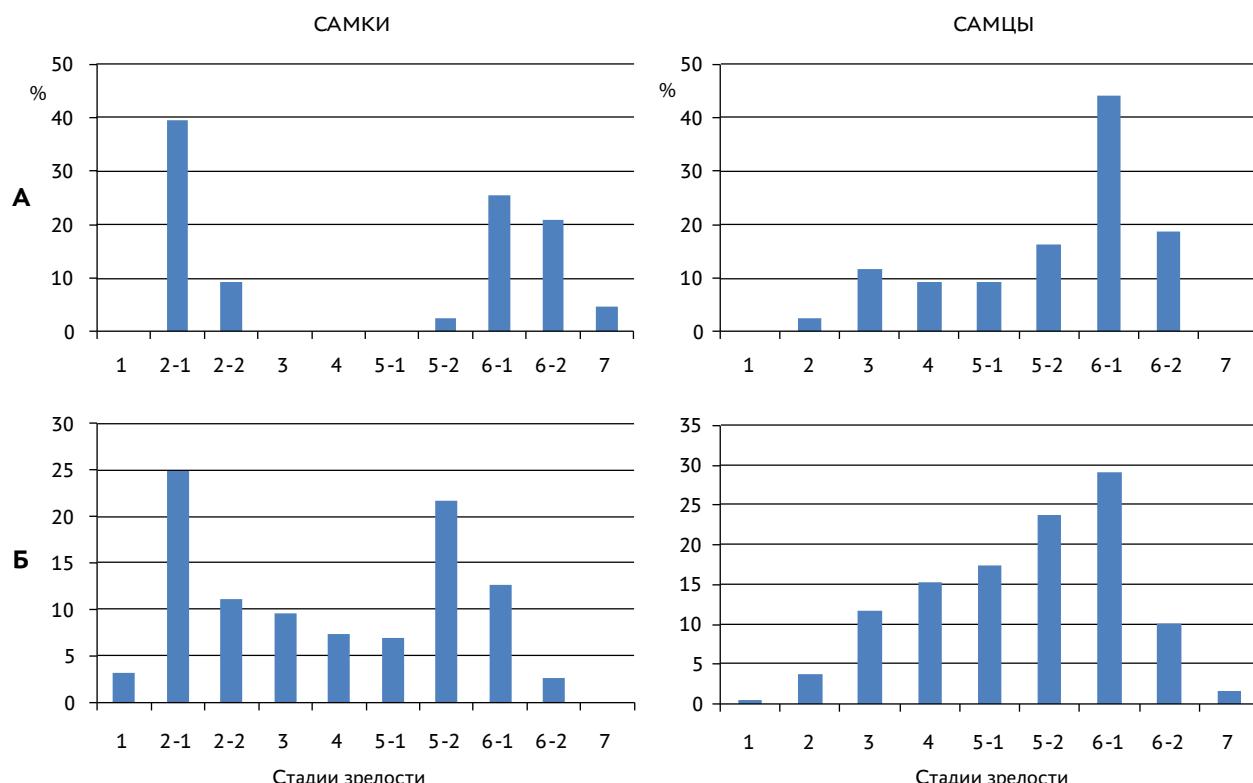


Рис. 7. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах с охотоморской стороны северных Курильских островов (западнее о. Атласова) в декабре 2005 и апреле 2010 гг.

Fig. 7. The ratio of maturity stages of Commander squid in trawl catches from Okhotsk Sea side of North Kurile Islands (westward of Atlasova Id.) in December, 2005 and April, 2010

ния участков нереста командорского кальмара вдоль Курильских островов с охотоморской стороны. Можно ожидать, что направление миграций молоди из этого района, как и в бeringвоморской популяции, будет опираться на крупномасштабную охотоморскую циклоническую циркуляцию вод.

Такое предположение подтверждается данными эпипелагических учётных съёмок над обширным североохотоморским шельфом, которые показывают наличие ранней молоди командорского кальмара в этом районе, преимущественно весной и летом [Атлас ..., 2003]. Наиболее высокая концентрация молоди, по результатам этих работ, отмечалась у северных Курильских островов и Юго-Западной Камчатки, а также у банок Кашеварова и Ионы и далее вдоль материкового склона к Восточному Сахалину.

Данные о биологическом состоянии и миграциях командорского кальмара в северной и западной частях моря получены из материалов комплексных траловых учётных съёмок. Так, с июля по октябрь 2000 г. в районах Охотского моря от банки Кашеварова и Шантарского района до залива Терпения у Юго-Восточного Сахалина данные о размерном составе уловов командорского кальмара показали постепенное изменение

размеров в сторону увеличения доли более крупных размерных классов от самой восточной точки (банка Кашеварова) до Северо-Восточного Сахалина (рис. 8). При этом в северной части моря модальная группа была образована особями с размерами, характерными для ювенильных особей, а у Северо-Восточного Сахалина размеры в модальной группе были более характерны для нагульных созревающих особей. Таким образом, по мере продвижения кальмаров от банки Кашеварова к Северо-Восточному Сахалину происходил последовательный рост кальмаров и наблюдалось сокращение доли ювенильных особей в уловах.

Результаты, полученные в другие годы, повторяют, в целом, описанные закономерности. Так, в материалах НИС «Дмитрий Песков» в заливе Терпения в августе-сентябре 2002 г. доля особей, которые, с учётом их размеров, могли быть отнесены к завершающим нагул, созревающим, а возможно и зрелым особям (с длиной мантии от 200 мм и более), составила 13%. При движении от северных Курильских островов, вдоль материкового склона северной части моря и далее на юг вдоль восточного Сахалина, залив Терпения оказался первым районом, в котором были обнаружены, предположительно, зрелые особи кальмара.

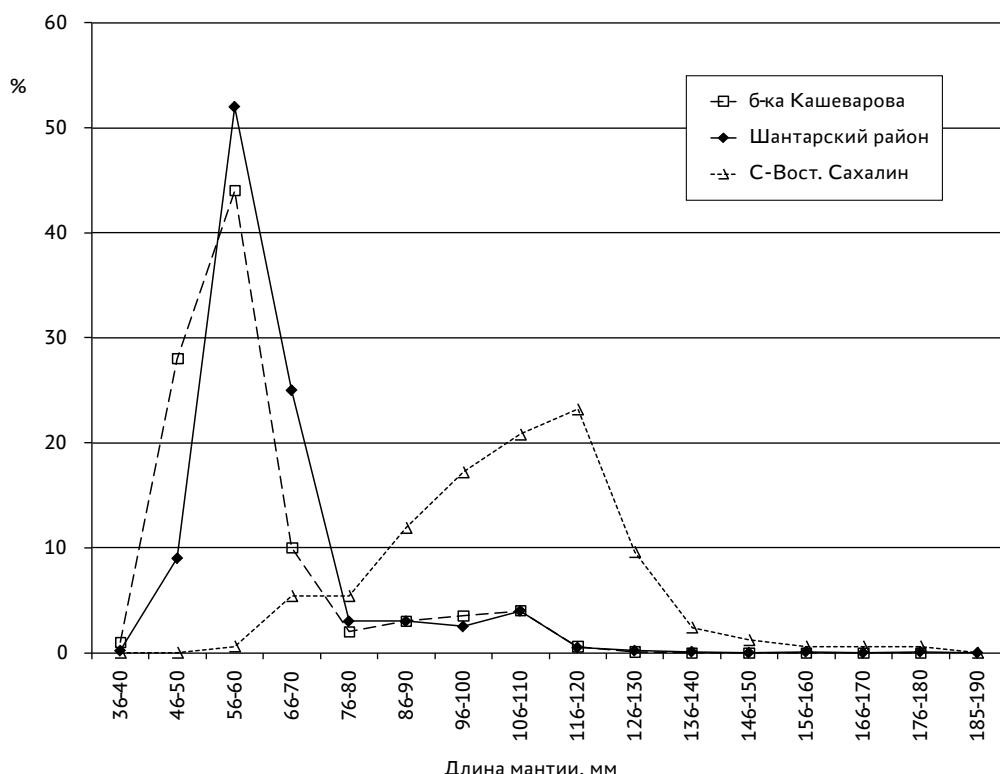


Рис. 8. Размерный состав уловов командорского кальмара в северной и северо-западной частях Охотского моря в июле-октябре 2000 г. [по: Алексеев, 2018]

Fig. 8. Size composition of catches of Commander squid in trawl catches from the north and north-west parts of the Okhotsk Sea in July-October 2000 [by: Alexeyev, 2018]

И.Р. Аюпов [2003] предложил сходную схему миграций командорского кальмара в западной части моря. Согласно этой схеме, шельф Северо-Восточного Сахалина является районом нагула и подращивания молоди командорского кальмара, которая попадает в район с попутными течениями из северных районов моря. Наконец, по данным Ц. Кубодеры [Kubodera, 1992] с охотоморской стороны о. Хоккайдо встречаются преимущественно крупные особи с длиной мантии от 15 до 35 см, среди которых, безусловно, должна быть достаточно велика доля зрелых особей. Таким образом, в южная часть материкового склона Охотского моря, от Южного Сахалина до южных Курильских островов может быть отнесена к зоне размножения охотоморской популяции.

На основании приведённых выше сведений можно предложить схему миграций командорского кальмара в Охотском море (рис. 9). Наличия нерестовых участков можно ожидать вдоль материкового склона в южной и восточной частях моря: от Юго-Восточного Сахалина (залив Терпения) и далее вдоль берегов Хоккайдо и Курильских островов. Таким образом, здесь, вероятно, имеет место цепочка участков нереста командорского кальмара, аналогично тому, как расположены участки нереста в Беринговом море. Существование такой «цепочки» нерестилищ можно рассматривать в качестве механизма, который обеспечивает кальмарам, достигшим половой зрелости, достижения одного из участков, пригодных для нереста, в условиях изменчивости внешней среды: в частности, скорости течений, с которыми ми-

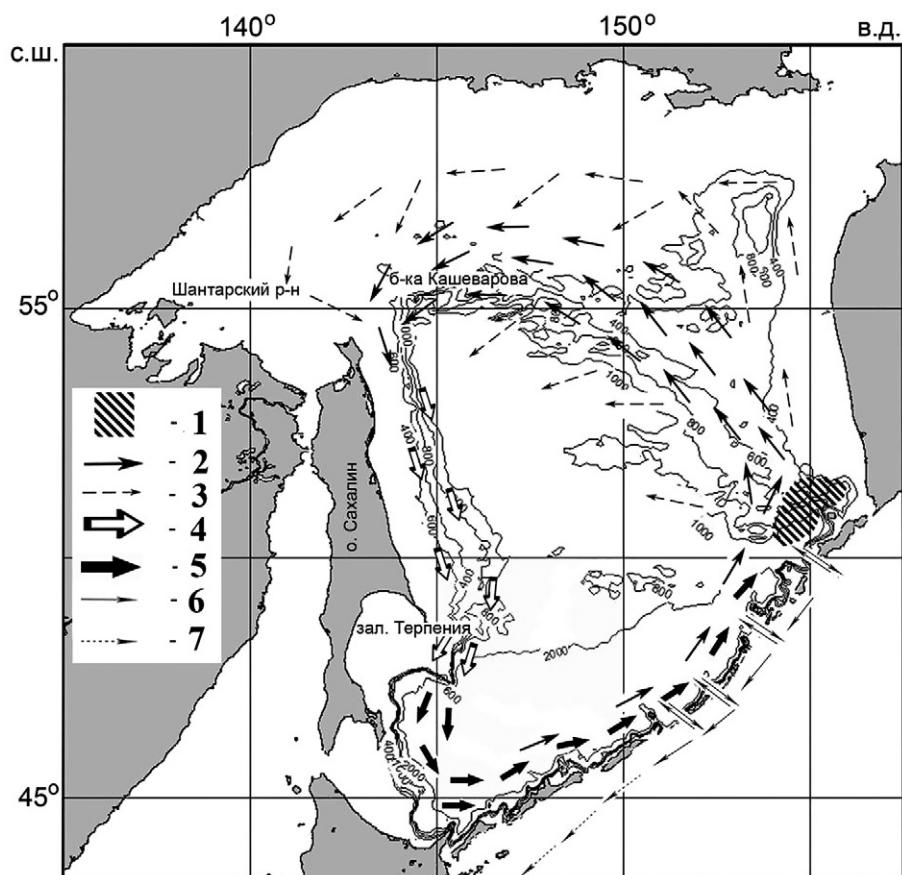


Рис. 9. Схема миграций командорского кальмара в Охотском море: 1 – достоверно установленный район нереста; 2 – миграции пелагических параларв и молоди из района нереста; 3 – выносы пелагической молоди в северную и центральную части моря; 4 – миграции нагульных и созревающих кальмаров; 5 – миграции созревающих и зрелых кальмаров; 6 – миграции кальмаров через глубоководные проливы и вдоль тихоокеанской стороны Курильских островов; 7 – миграции кальмаров вдоль южных Курильских островов [по: Алексеев, 2018, с изменениями]

Fig. 9. Scheme of migrations of Commander squid in the Okhotsk Sea: 1 – area of spawning established by direct observations; 2 – migrations of pelagic paralarvae and juveniles area of spawning; 3 – eviction of pelagic juveniles into the central and northern part of the sea; 4 – migrations of fattening and maturing squids; 5 – migrations of maturing and mature squids; 6 – migrations of squids via deep-water straits, and along the Pacific side of Kurile Islands; 7 – migrations along Pacific side of the southern Kurile Islands [by: Alexeyev, 2018, with some changes]

грируют кальмары и температурного режима, влияющего на сроки роста и созревания кальмаров.

Далее на север и северо-запад от Курильских островов, вдоль материкового склона северной части моря, и к Северо-Восточному Сахалину наблюдается присутствие многочисленной молоди, с постепенным ростом и созреванием при прохождении этого пути. По пути вдоль северного склона шельфа часть особей может подхватываться локальными течениями, которые выносят их в северо-западном направлении – на банку Кашеварова и в Шантарский район. Вихри внутренней периферии циклонической циркуляции могут выносить молодь и в центральную часть моря. Эти районы следует рассматривать как преимущественно нагульную зону.

Важно отметить, что сокращение продолжительности миграции по пути через центральную часть моря

или, наоборот, удлинение пути при заносе в Шантарский район, должно привести к «растягиванию» размерного и функционально-возрастного состава населения кальмара, достигшего берегов Сахалина и мигрирующего далее с течением на юг. В результате наиболее сложная картина размерного состава уловов наблюдалась в заливе Терпения². Эти районы также характеризуются высоким уровнем первичной продукции [Аржанова, Зубаревич, 1997 а, б; Карпушин и др., 1997], что подтверждает предположение, что их следует рассматривать как зону нагула командорского кальмара в Охотском море. Таким образом, замыкается круг миграций командорского кальмара в Охотском море с постепенной сменой фаз жизненного цикла и районов различного функционального значения (рис. 10).

В завершение рассмотрения пространственно-функциональной структуры ареала охотоморской по-

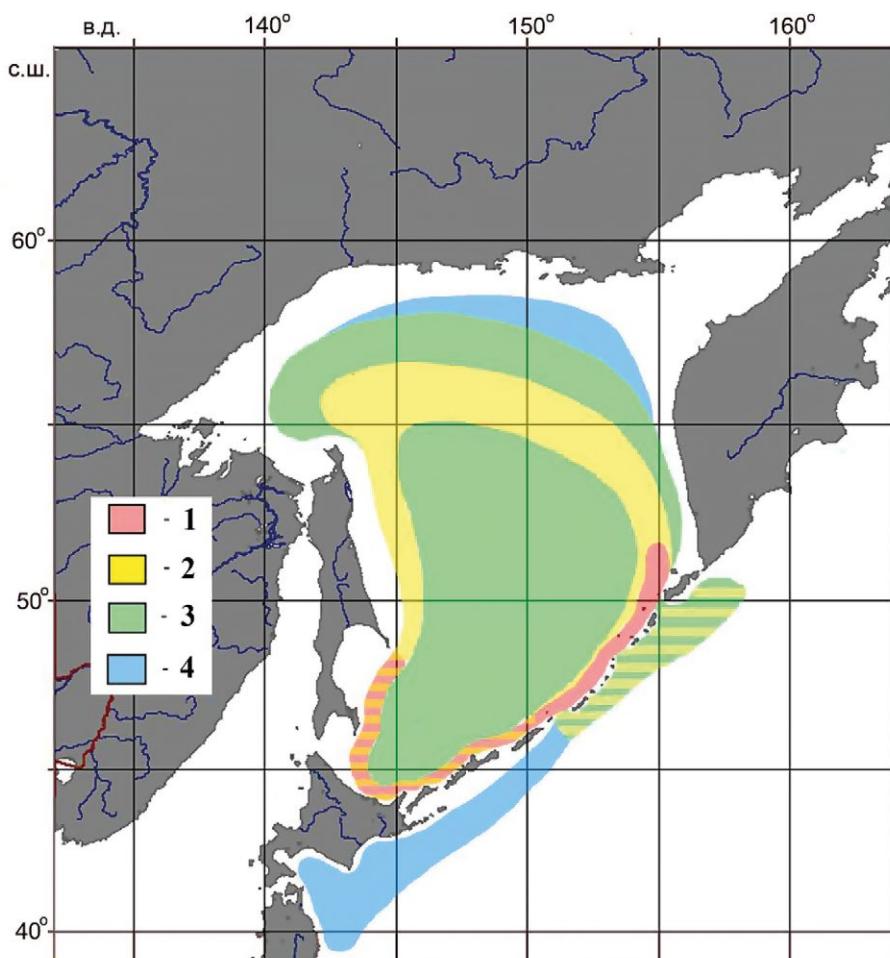


Рис. 10. Пространственно-функциональная структура охотоморской популяции командорского кальмара: 1 – препродуктивная зона; 2 – нагульная зона; 3 – зона возвратных миграций; 4 – зона невозвратных миграций; участки перекрывания зон показаны штриховкой

Fig. 10. Spatial and functional structure of the Okhotsk Sea population of Commander squid: 1 – reproductive zone; 2 – fattening zone; 3 – zone of returnable migrations; 4 – zone of unreturnable migrations; areas of overlapping of different zones are shown by streaking

популяции командорского кальмара необходимо упомянуть обмен между населением с тихоокеанской и охотоморской сторон Курильских островов. Двусторонний характер обмена, обеспечиваемый реверсивным характером течений в проливах [Алексеев, 2012 а], приводит к тому, что происходит выселение части особей охотоморской популяции через проливы на океанскую сторону Курильских островов. Попав в зону действия Курильского течения, эти особи перемещаются вдоль островов с океанской стороны в южном направлении. Часть особей может возвращаться в Охотское море через ряд глубоководных проливов. Однако кальмары, достигшие с течением южных Курильских островов, практически утрачивают возможность возвращения в Охотское море. Последний пролив (по направлению к южным островам), через который, вероятно, возможен возврат особей охотоморской популяции в Охотское море – пролив Буссоль. Далее к югу глубина в порогах проливов слишком мала для попадания через них в Охотское море вод тёплого промежуточного слоя, населённых кальмарами. Это делает миграции взрослых кальмаратов через южные проливы практически невозможными.

Тихоокеанская сторона северных и средних Курильских островов (на юг до пролива Буссоль) может рассматриваться как зона возвратных миграций особей охотоморской популяции и одновременно – как нагульная зона. К югу от пролива Буссоль кальмары утрачивают возможность вернуться в репродуктивную зону своей популяции. Это определяет тихоокеанские воды к югу от пролива Буссоль как зону невозвратных миграций. Дальнейшее расселение кальмаратов на юг с Курильским течением возможно вплоть до соприкосновения этих вод с течением Куросио с тихоокеанской стороны Японии.

Тихоокеанская сторона Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки

Значение тихоокеанских вод вдоль побережья Камчатки (к югу от Камчатского пролива) и Курильских островов в функциональной структуре берингоморской и охотоморской популяций упоминалась выше. Однако, поскольку этот район привлекает особое внимание, как важнейший район промысла командорского кальмара [Алексеев и др., 2018], на нём следует остановиться отдельно. Кроме того, этот район интересен с точки зрения межпопуляционных отношений, так как здесь происходит перекрывание ареалов берингоморской и охотоморской популяций командорского кальмара.

В течение достаточно длительного времени тихоокеанская сторона северных Курильских островов

часто трактовалась как район нереста командорского кальмара [Раилко, 1983; Федорец, Кун, 1988; Шевцов, 1990; Федорец и др., 1997 б, 2000]. Соответственно, предполагалось существование популяции, называемой «североохотоморско-курильской»¹. В качестве зон нагула для этой «популяции» предлагались Берингово и Охотское моря. Вытекающая из этого предположения схема миграций в пределах такого ареала оказывалась весьма сложной, с направлением миграции зрелых кальмаратов в район предполагаемого нереста против доминирующих течений с тихоокеанской стороны Курильских островов и вдоль Восточной Камчатки.

Основное возражение против существования «североохотоморско-курильской» популяции заключается даже не в сомнительности описанной схемы миграций, а в том, что в действительности в тихоокеанских прикурильских водах никогда не был подтверждён массовый нерест. Так, Федорец с соавторами [1997 б], анализируя обобщённые данные о составе уловов командорского кальмара в скоплениях у северных Курильских островов в период с 1987 по 1997 гг. указывал, что они формируются, в основном, за счёт нагульных особей. Приведённые в этой же работе данные о составе уловов показывали некоторое увеличение доли зрелых самцов у средних островов Курильской гряды зимой и у северных Курильских островов летом, но при этом доля зрелых самок оставалась невысокой. Результаты наших исследований [Алексеев, Бизиков, 1986] также показали преобладание нагульных и созревающих особей в уловах у средних Курильских островов в январе 1985 г.

Данные наблюдений за изменениями состава уловов командорского кальмара в скоплениях с тихоокеанской стороны северных Курильских островов, от о. Парамушир до островов Шиашкотан и Скалы Ловушки, с 2005 по 2012 гг. также не дают оснований для заключения о возможности нереста командорского кальмара в этом районе [Алексеев, 2007]. Наблюдавшиеся с течением времени изменения размерного состава и соотношения стадий зрелости не носили закономерного характера так, как это наблюдается в период формирования нерестовых скоплений в Беринговом море (см. рис. 3). В уловах всё время доминировали активно растущие нагульные особи. Иногда в уловах встречались самцы на начальной стадии физиологической зрелости (5–1), но примечательно, что перехода этих особей в стадию функциональной зрелости почти не происходило (рис. 11). В изменениях состава уловов с августа по ноябрь не прослеживались признаки приближающегося нереста. Доля

зрелых кальмаров не превышала нескольких процентов и не имела устойчивой тенденции к нарастанию. Изменения размерного состава также не носили систематического характера, а к концу периода наблюдений отмечалось даже снижение средних размеров кальмаров. Такая картина изменений размерного состава и соотношения стадий зрелости не характерна для районов, в которых был достоверно показан нерест кальмара.

Гораздо больший интерес представляет другой факт: в районе постоянно регистрировались две группировки кальмара, различающиеся по размерам

и соотношению стадий зрелости – в уловах с большей или меньшей чёткостью, но постоянно просматривались две размерные модальные группы, соответствующие этим группировкам. Краткосрочные изменения, вызываемые изменением соотношения этих двух группировок в уловах, могли быть более значительными, чем долгосрочные изменения при сравнении состава уловов по месяцам [Алексеев, 2007]. Можно с достаточной степенью уверенности говорить о том, что у северных Курильских островов присутствовали группировки разного происхождения, в одной из которых преобладала мелкоразмерная молодь, а в дру-

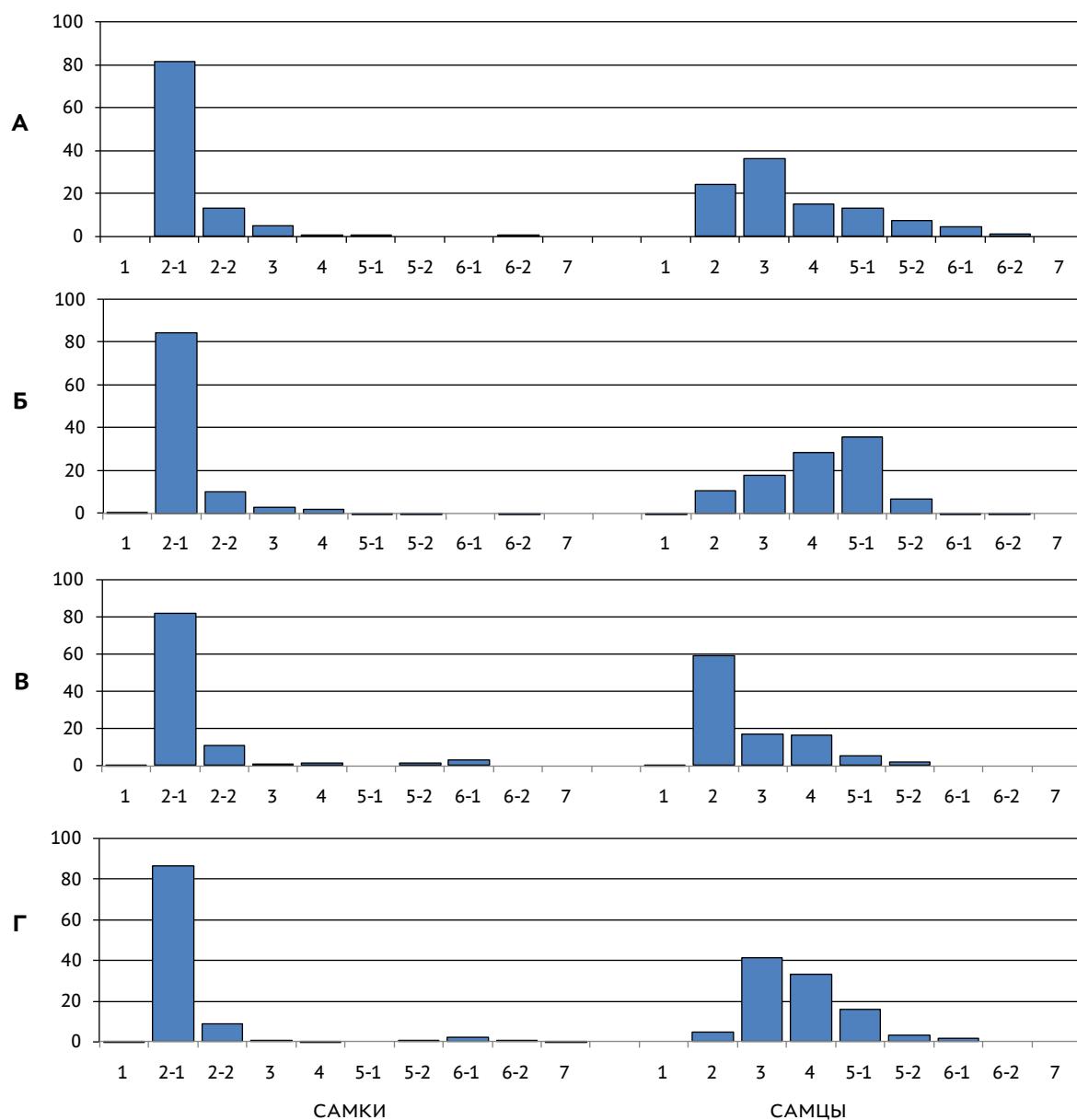


Рис. 11. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара на траверзе Четвертого Курильского пролива (участок, ограниченный широтами $49^{\circ}15'$ и $49^{\circ}45'$ с. ш.) в 2005 г.: А – август; Б – сентябрь; В – октябрь; Г – ноябрь

Fig. 11. The ratio of maturity stages of Commander squid in trawl catches off the Fourth Kurile Strait (limited by latitudes $49^{\circ}15'$ to $49^{\circ}45'$ N) in 2005: А – August; Б – September; В – October; Г – November

гой была выше доля более крупных особей, находящихся на более поздних стадиях зрелости.

Ключом к пониманию происхождения этих группировок и их взаимоотношения при формировании состава уловов может стать сравнение состава уловов кальмара в тихоокеанских водах на трёх участках: самого северного – у Юго-Восточной Камчатки,

среднего – на траверзе Четвёртого Курильского пролива и самого южного – на траверзе островов Шиашкотан и Скалы Ловушки (рис. 12). Наиболее чётко одновременное присутствие в уловах обоих группировок проявляется на участке на траверзе Четвёртого Курильского пролива, где примерно две трети уловов составляет мелкоразмерная молодь, а одну треть – за-

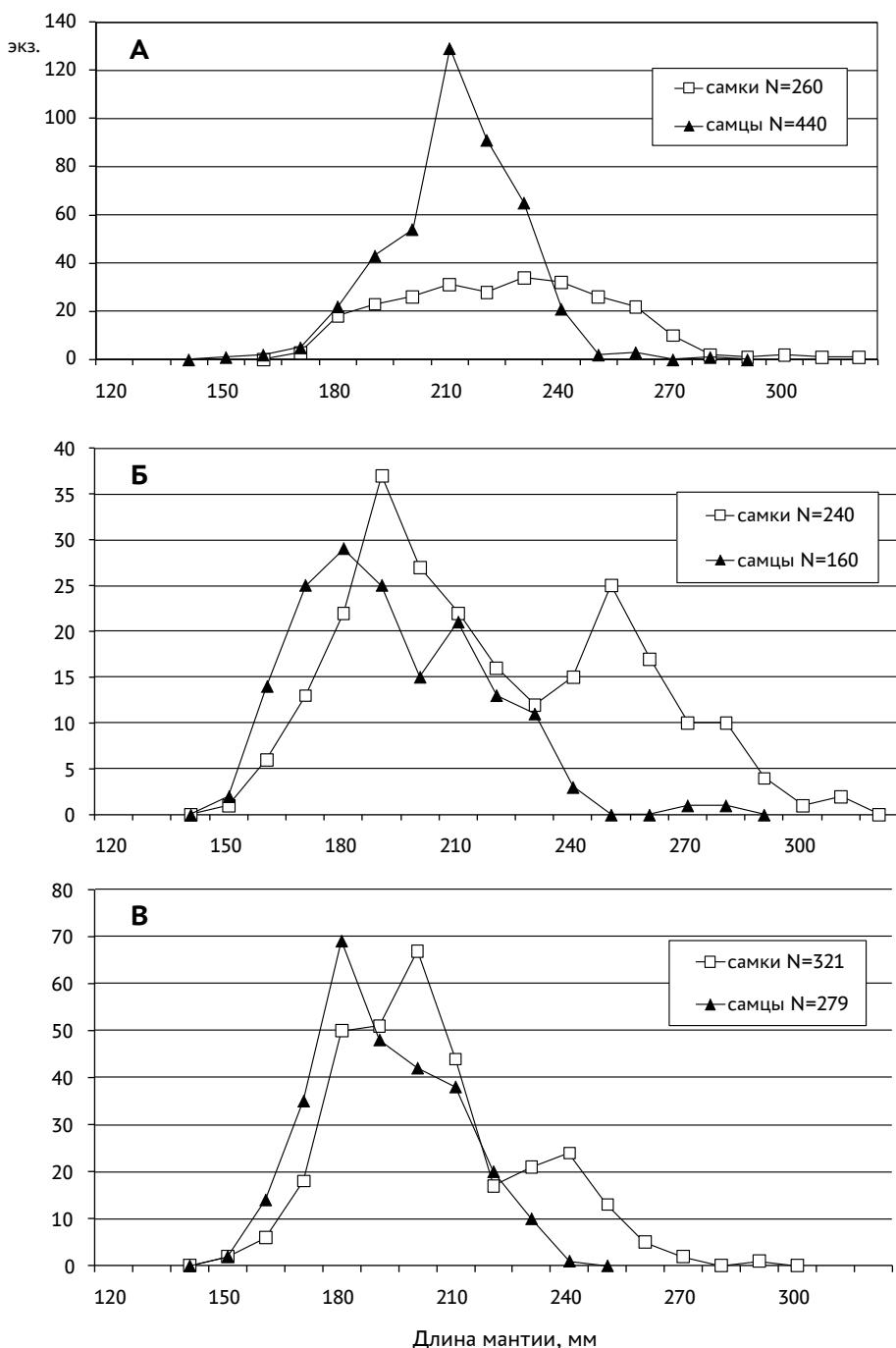


Рис. 12. Размерный состав траловых уловов командорского кальмара в октябре 2005 г.: А – у Юго-Восточной Камчатки; Б – на траверзе Четвёртого Курильского пролива; В – на траверзе островов Шиашкотан и Скалы Ловушки [по: Алексеев, 2007]

Fig. 12. Size composition of trawl catches of Commander squid in October, 2005: A – off South-Eastern Kamchatka; B – off the Fourth Kurile Strait; В – off Shiashkotan and Skaly Lovushki Ids. [by: Alexeyev, 2007]

метно более крупные созревающие и, отчасти, преднерестовые кальмары.

Наличие этих двух группировок видно на графиках размерного состава уловов из других районов, но их соотношение заметно отличается. На южном участке (Шиашкотан – Скалы Ловушки) также прослеживается наличие двух группировок, однако здесь резко преобладала мелкоразмерная молодь, а крупноразмерные особи составляли всего около 10% численности (рис. 12 В). У берегов Юго-Восточной Камчатки уловы были наиболее однородными, а размеры кальмаров примерно соответствовали размерам «крупноразмерной» группировки, наблюдавшейся у Четвёртого Курильского пролива (рис. 12 А).

Согласно представлениям о структуре ареала популяции и направлениях миграций берингоморской популяции, тихоокеанская сторона Юго-Восточной Камчатки является зоной выселения кальмара, вынесенного из Берингова моря с Восточно-Камчатским течением через Камчатский пролив. Именно эти кальмары берингоморской популяции составляют основу уловов у Юго-Восточной Камчатки. Основные биологические характеристики кальмаров у Юго-Восточной Камчатки, наблюдавшиеся в сентябре-октябре 2005 г. сходны с характеристиками наблюдавшихся нами кальмаров в районе Олюторского залива и Корякского берега Берингова моря в августе-сентябре.

Интересной особенностью кальмаров у Юго-Восточной Камчатки является очень высокая доля в уловах созревающих и физиологически зрелых кальмаров (особей 4 и 5 стадий зрелости) при очень невысокой доле функционально зрелых (6 стадия – кальмары со следами спаривания). В районах нереста командорского кальмара в Беринговом море кальмары проходят стадию физиологической зрелости за короткий промежуток времени, вследствие чего их доля в уловах всегда невелика. Одним из возможных объяснений феномена высокой доли особей 4 и 5 стадий зрелости в уловах может быть предположение, что созревающие кальмары, наблюдавшиеся нами у Юго-Восточной Камчатки, оказались в районе, по некоторым причинам не пригодном для нереста. В результате этого могло не произойти активизации нерестового поведения кальмаров, и особи с уже созревшими половыми продуктами в основной своей массе не приступали к активному спариванию.

Далее на юг, на траверзе Четвёртого Курильского пролива, в уловах появляется группировка, состоящая, преимущественно, из более мелких незрелых кальмаров. Это происходит на уровне первого из глубоководных и широких проливов – Четвёртого Курильского пролива. Представляется маловероятным, что молодь

кальмара мигрирует сюда, к северным Курильским островам, из более южных районов, двигаясь против Курильского течения [Алексеев и др., 2017]. Более вероятным представляется предположение, что эта молодь поступает из Охотского моря, где происходит нерест охотоморской популяции. Тогда появление новой группировки незрелых мелкоразмерных кальмаров в районе Четвёртого Курильского пролива является следствием выхода через Курильские проливы из Охотского моря [Шевцов, 1990; Алексеев, 2007; 2009].

Попав в воды с тихоокеанской стороны Курильских островов, эти кальмары могут мигрировать в южном направлении с водами Курильского течения так же, как это было описано ранее для кальмаров берингоморской популяции в этом районе. По мере продвижения на юг, доля кальмаров, предположительно, охотоморского происхождения в уловах увеличивается (см. рис. 12), на траверзе островов Шиашкотан – Скалы Ловушки достигая, приблизительно, 90% численности. Вероятно, это объясняется близостью пролива Крузенштерна, имеющего большее сечение, по сравнению с Четвертым Курильским [Богданов, Мороз, 2000], через который на тихоокеанскую сторону попадает ещё больше молоди кальмаров охотоморской популяции.

Оценки состава уловов командорского кальмара у северных Курильских островов в течение ряда лет показали достаточное постоянство основных биологических характеристик – как размерного состава уловов, так и соотношения стадий зрелости, из чего можно сделать вывод о том, что такой состав уловов достаточно характерен для тихоокеанской стороны северных Курильских островов в течение второй половины года. Оценка биологического состояния кальмара с тихоокеанской стороны северных Курильских островов, полученная в весенний сезон, также показала состав уловов, более соответствующий нагулу и созреванию населения кальмара, с незначительным количеством нерестовых особей, что тоже не даёт оснований говорить о массовом нересте командорского кальмара у северных Курильских островов и весной (рис. 13).

Приведённые выше соображения представляются достаточными для того, чтобы дать трактовку района тихоокеанской стороны Курильских островов и со-пределных с ними районов Юго-Восточной Камчатки с точки зрения их роли в функциональной структуре ареала командорского кальмара в целом, и их значения для берингоморской и охотоморской популяций. Система течений в этом районе характеризуется односторонним, незамкнутым потоком Восточно-Камчатского и Курильского течений вдоль материко-

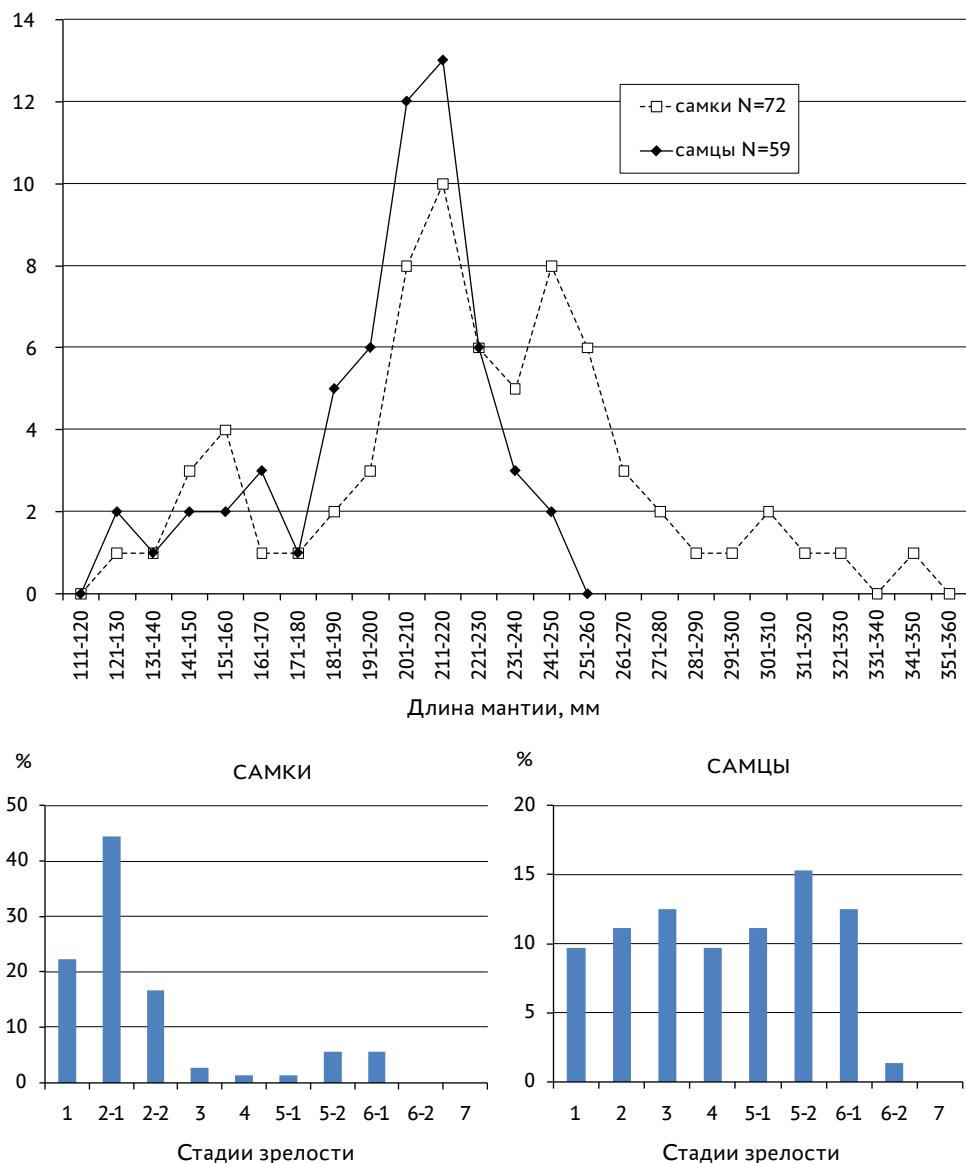


Рис. 13. Размерный состав уловов и соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах с тихоокеанской стороны о. Парамушир в апреле 2010 г.

Fig. 13. The size composition and ratio of maturity stages of Commander squid in trawl catches from the Pacific side of Paramushir Id. in April, 2010

вого склона. Восточнее могут располагаться вихри Северотихоокеанского течения, на основе которых могут возникать течения в сторону Берингова моря. В районе проливов Курильской гряды имеют место реверсивные течения, посредством которых обеспечивается связь с Охотским морем. Однако устойчивой замкнутой циркуляции, на которую могла бы опираться независимая популяция, ареал которой ограничивался бы прикурильскими водами, не существует. Состав уловов командорского кальмара с тихоокеанской стороны Юго-Восточной Камчатки и Курильских островов, с очень незначительной долей функционально зрелых (спаривающихся) кальмаров по дан-

ным наших наблюдений в разные годы, сезоны и на разных участках, не подтверждает наличие здесь массового нереста командорского кальмара, хотя спаривание и вымет половых продуктов отдельными особями и имеет место (так называемый «фоновый нерест», как это отмечено для Берингова моря).

Для данного района показано постоянное перемещение кальмара вдоль материкового склона в юго-западном направлении со скоростями, сравнимыми со скоростью течения [Алексеев, 2007; Алексеев и др., 2017]. Скопления кальмара, в большинстве случаев, оказываются приурочены к вихревым образованиям в районах проливов. С учётом описанных выше осо-

бенностей миграций кальмаров берингоморской и охотоморской популяций можно предположить, что практически всегда такие скопления имеют смешанный характер и образованы особями двух популяций. Соотношение особей разного происхождения может варьировать в зависимости от конкретных гидрологических условий во время образования скоплений.

К югу от пролива Буссоль шельф Курильских островов расширяется, а уменьшение глубины в проливах препятствует дальнейшему обмену между населением взрослых кальмаров между Охотским морем и тихоокеанскими водами, хотя и нельзя исключать выноса эпипелагической молоди из Охотского моря в Тихий океан через проливы южной части Курильской гряды. Единственным направлением миграции кальмаров с тихоокеанской стороны южных Курильских островов остаётся продвижение на юг с Курильским течением вплоть до района соприкосновения этого течения с водами Курюсио у северо-восточной Японии.

Характер береговой линии с тихоокеанской стороны Хоккайдо и северного Хонсю и соприкосновение Курильского течения с течением Курюсио создают там условия для удержания населения кальмара, поступающего с севера, от Курильских островов. Возможно, кальмары могут удерживаться в этом районе достаточно долго. С Курильским течением мигрируют кальмары разного происхождения и разных физиологических стадий, в том числе и созревающие и зрелые особи (см. рис. 11–13). Поэтому можно допустить, что в районе восточнее Сангарского пролива, в зоне соприкосновения Курюсио и Курильского течения, может происходить накопление кальмаров, с формированием «квазистойчивого» населения, и там возможны случаи нереста отдельных особей. Однако следует иметь в виду, что потомство такого, гипотетически возможного, размножения отдельных особей обречено на гибель, так как не имеет возможности вернуться в репродуктивные зоны родительских популяций (это потребовало бы миграции планктонной молоди против течения, на север вдоль Курильских островов), а доступный путь расселения с вихрями вдоль периферии уходящего на северо-восток Северотихоокеанского течения обратно к Командорско-Алеутской гряде слишком продолжителен [Алексеев, 1989]. С учётом этого, воды к востоку от северной Японии следует рассматривать как зону невозвратных миграций берингоморской и охотоморской популяций. В таком квазистационарном населении у берегов северо-восточной Японии можно допустить спаривание и вымет половых продуктов отдельными попавшими туда особями, но даже минимальное самовос-

производство населения там невозможно, оно может существовать только за счёт подтока особей извне.

В итоге, приведённые выше данные указывают на отсутствие в районе тихоокеанского склона северных Курильских островов самостоятельного населения командорского кальмара, которое может иметь хотя бы какой-то популяционный статус. Этот район населён кальмарами охотоморской и берингоморской популяций и является, одновременно, периферией ареалов этих популяций, где происходит смешение особей разного происхождения. Для охотоморской популяции тихоокеанская сторона северных и средних Курильских островов может рассматриваться как зона нагула и возвратных миграций, далее – на юг, вплоть до северной Японии, простирается зона невозвратных миграций этой популяции. Для берингоморской популяции все воды с тихоокеанской стороны Курильских островов являются зоной невозвратных миграций (см. рис. 6, 10).

Японское море (*Berryteuthis septemdentatus*)

До недавнего времени считалось, что Японское море также населено командорским кальмарам *B. magister*. Первый шаг к признанию своеобразия населения Японского моря был сделан в 2000 г. с описанием самостоятельного подвида *Berryteuthis magister shevtsovi* Katugin, 2000, эндемичного для Японского моря [Katugin, 2000]. Несколько позднее статус этого таксона был повышен до видового [Alexeyev et al., 2022], с восстановлением названия *Berryteuthis septemdentatus* (Sasaki, 1915).

Объём доступной информации о миграциях и реализации жизненного цикла *B. septemdentatus* весьма ограничен. Информацию для оценки пространственной организации его популяции можно почерпнуть из немногочисленных публикаций [Райлко, 1979; Шевцов, 1988; Kubodera, 1992; Kim et al., 2008]. Очень ограниченный материал был собран нами в работах на банке Кита-Ямато Японского моря в декабре 1984 г. Также была использована информация, почерпнутая из отчётных материалов траловых съёмок СахНИРО на шельфе и материковом склоне Татарского пролива.

В качестве исходного допущения для составления схемы возможных миграций и пространственной организации популяции было принято, что миграции *B. septemdentatus*, так же, как и командорского кальмара, должны опираться на крупномасштабный круговорот в пределах населяемого им моря. В Японском море такой круговорот занимает практически всю акваторию и также носит циклонический характер [Ростов и др., 2001].

В выборе возможных районов нереста можно использовать сообщения о наличии зрелых особей *B. septemdentatus* на подводных возвышенностях в центральной части моря в зимний период [Шевцов, 1988; Katugin, 2000; Селивановский, Нигматуллин, 2002]. По нашим наблюдениям также, в декабре в придонном слое над вершиной банки Кита-Ямато встречались зрелые особи кальмара [Алексеев и др., 1989]. В юго-западной части Японского моря присутствие зрелых кальмаров отмечено с декабря по май на глубинах 300–665 м. Ким с соавторами [2008] указал примерно в том же районе Японского моря и в тот же сезон поимку, предположительно, поздненагульных или созревающих кальмаров. В юго-восточной части моря, вдоль берегов Японии, зрелые кальмары отмечались в мае-июле [Kubodera, 1992]. Данные о размерном составе *B. septemdentatus* в юго-восточной части моря достаточно хорошо совпадают с размерами половозрелых кальмаров, указанные О.Н. Катугиным [2000], исходя из чего можно предположить, что, по крайней мере, значительная часть особей из материалов Кубодера, могла быть зрелыми.

Обобщение перечисленных данных позволяет говорить о наличии участков нереста *B. swptemdentatus* вдоль материкового склона от Южной Кореи и южной части моря на границе с мелководной частью Цусимского пролива и далее вдоль склона шельфа до северной оконечности Японии (банки Рёбун). Также нерест, вероятно, происходит в центральной части моря, на подводных возвышенностях Ямато и Кита-Ямато.

Далее в северной части моря, по направлению циклонического круговорота, *B. septemdentatus* регистрировался в зимние месяцы вдоль материкового склона Западного Сахалина в горизонтах от 200 до 1000 м (максимальная глубина тралений), с наиболее высокими уловами в горизонте 600 м. Весной, по данным нескольких траловых съёмок с 1986 по 2006 гг., скопления кальмара были обнаружены у о. Монерон и к югу от него на глубинах от 160 до 520 м, хотя единичные особи регистрировались и на меньших глубинах. Сходные данные о районах и глубинах обитания *B. septemdentatus* в северной части Японского моря приводил В.Г. Скалкин [1977]. Практически все поимки взрослых особей *B. septemdentatus* были приурочены к холодному глубинному слою с температурами +2,0–0,2 °C. Эта особенность существенно отличает *B. septemdentatus* от командорского кальмара, тяготеющего в распределении взрослых особей к ядру заглушенного тёплого слоя. В Японском море такой слой отсутствует.

У Юго-Западного Сахалина участки повышенных концентраций кальмара примерно по широте 47–

48° с. ш. совпадают с положением мезомасштабного антициклонического вихря в районе контакта вод Цусимского течения и потока холодных вод из Охотского моря через пролив Лаперуз. Это вполне согласуется с особенностями образования скоплений кальмара в Беринговом море и у Курильских островов, также, в основном, связанных с присклоновыми вихрями.

Данные о биологическом состоянии *B. septemdentatus* в Татарском проливе скучны, но они показывают наличие там достаточно многочисленной молоди и нагульных особей. Так, в 2007 г. в уловах присутствовало значительно число ювенильной молоди, составлявшей суммарно 40% особей в уловах. У Приморского берега доля более ранних стадий была несколько выше (рис. 14).

По данным П.П. Раилко [1979] в Татарском проливе наблюдалось увеличение средних размеров кальмаров в уловах по направлению с юга на север. При этом не понятно, в отношении какого из берегов Татарского пролива (или обоих берегов) была отмечена такая закономерность. Также указывалось, что скопления кальмаров больших размеров отмечались, обычно, с января по март, а к маю средние размеры снижались. При переходе в северной части Татарского пролива на приморскую сторону материкового склона, в уловах отмечается появление значительного количества ранней молоди (размеры мантии от 20 мм). Такое положение зоны нагула молоди согласуется с оценкой, показавшей положение участков повышенной биомассы планктона в апреле-июне в восточной части Татарского пролива и вдоль приморского берега, на банке Ямато и у берегов Северной Кореи [Лапшина и др., 1990].

Наличие ответвления Приморского течения от материкового склона к возвышенности в центральной части моря может способствовать переносу созревающих кальмаров к району обнаружения зрелых особей у банок Ямато и Кита-Ямато. Нельзя также исключить путь поступления молоди из районов выкlevа в южной части моря к нерестовым участкам в центральные районы моря с ответвлением Цусимского течения в северо-западном направлении, в сторону берегов Кореи. Молодь, выкlevывающаяся в районе банок Ямато и Кита-Ямато, по всей видимости, может переноситься в восточном направлении к материковому склону западной Японии, где она сливаются с молодью, переносимой Цусимским течением вдоль материкового склона в северном направлении.

Суммируя приведённые рассуждения, можно предположительно определить положение функциональных зон в популяции *B. septemdentatus* следующим образом: зона размножения располагается над

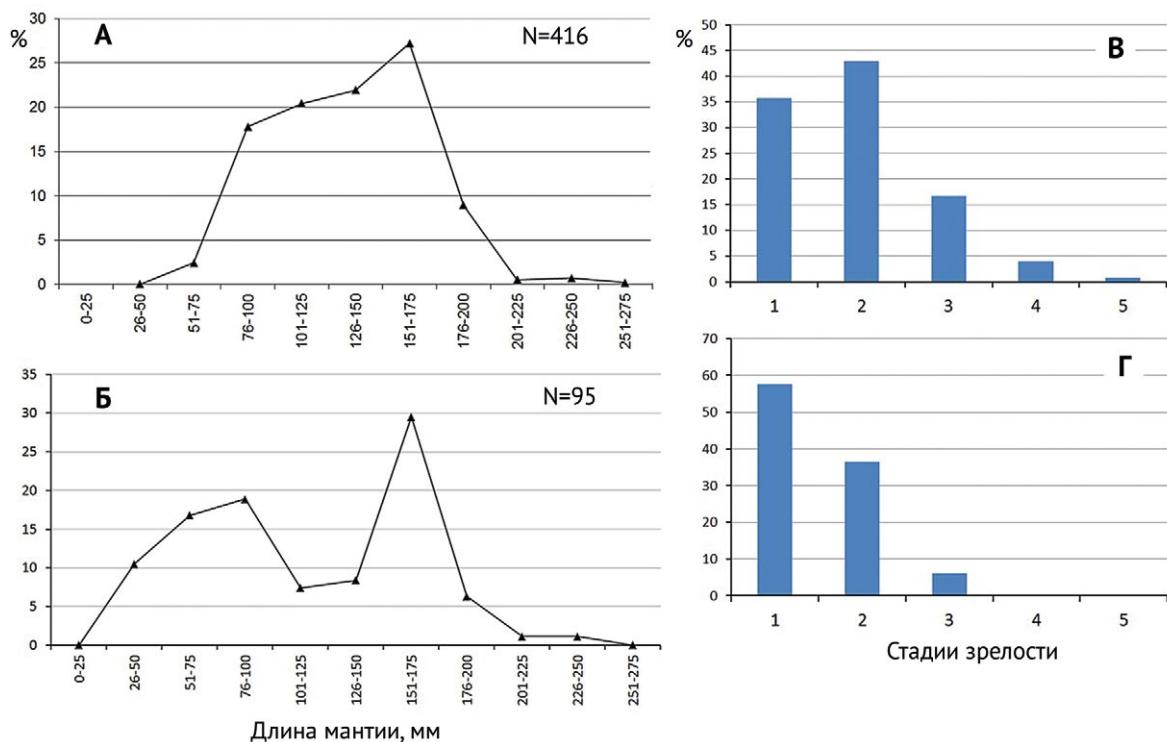


Рис. 14. Размерный состав кальмара *Berryteuthis septemdentatus* в траловых уловах в восточной (А) и западной (Б) частях Татарского пролива в апреле и мае 2007 г. и соотношение стадий зрелости в целом по Татарскому проливу: В – самки; Г – самцы. Стадии зрелости по Аюпову [2003]

Fig. 14. The size composition of squid *Berryteuthis septemdentatus* in trawl catches from eastern (A) and western (B) parts of Tatar Strait in April and May, 2007, and the ratio of maturity stages for the Tatar Strait in total: B – females; Г – males. Stages of maturity by Ayupov [2003]

подводными возвышенностями в центральной части моря, а также полосой вдоль материкового склона от Цусимского пролива до Юго-Западного Сахалина. Далее – на север, и с последующим поворотом вдоль материкового склона в обратном направлении к берегам Приморья располагается зона нагула. Положение зон возвратных миграций ограничивается открытыми участками моря за пределами района подводных возвышенностей.

Зоны невозвратных миграций у этой популяции практически отсутствуют. Возможен только очень незначительный вынос пелагической молоди из Японского в Охотское море. Вероятно, с этим связаны отдельные поимки странных «карликовых» особей в юго-западной части Охотского моря [Nesis, Nezlin, 1993]. Возможно также проникновение особей *B. septemdentatus* в воды с тихоокеанской стороны Японии с преобладающим направлением течений через Сангарский пролив из Японского моря в Тихий океан [Бурков, 1963]. Более детальное обсуждение пространственно-функциональной структуры ареала этой популяции затруднительно вследствие крайней фрагментарности имеющихся данных.

Единство пространственной организации популяций в роде *Berryteuthis*

Приведённые описания пространственно-функциональной структуры ареалов популяций *B. magister* в Беринговом и Охотском морях и *B. septemdentatus* в Японском море демонстрируют реализацию в пределах ареала каждой из популяций сходного плана пространственной организации. Наиболее наглядно это демонстрируется при сравнении пространственно-функциональной структуры ареалов и миграционных циклов берингоморской и охотоморской популяций *B. magister*. Единство организации этих двух популяций организации отчасти завуалировано разной пространственной ориентацией аналогичных структур рельефа дна и берегов этих морей, определяющих гидрологический режим, что легко исправляется представлением карт обоих районов в разной ориентации относительно системы координат (рис. 15).

При таком представлении становятся отчётливо видны черты сходства пространственной организации этих двух популяций. В обоих случаях в основе ареалов лежит краевое, частично обособленное море, отделённое от океана протяжённой остров-

ной дугой. В обоих морях генеральная схема течений строится на крупномасштабной циклонической циркуляции водных масс. В обоих морях установлены достаточно протяжённые районы, в которых происходит нерест кальмара, и районы нагула, обычно характеризующиеся также и повышенным уровнем первичной продукции в них. На рис. 15 ориентация Охотского моря изменена так, чтобы эти участки были ориентированы так же, как и в Беринговом море. В результате становятся отчётливо видны следующие общие черты структуры ареалов и миграционных циклов:

- в пределах основного круговорота выделяется зона нагула, приблизительно соответствующая районам повышенной продукции; такое положение зоны нагула безусловно имеет смысл с точки зрения максимально полного (по возможности) обеспечения молоди нового поколения кормовыми ресурсами;
- положение зоны размножения связано с участками, на которых имеются условия для возникновения вихревых образований (присклоновых или вокруг островов), которые облегчают стабильное положение нерестовых скоплений;
- нагульная зона и зона размножения, по возможности, разобщены пространственно;
- с нагульной зоной в обоих случаях соприкасается обширная мелководная область моря, которая может служить для расширения нагульного ареала молоди, являясь, по сути, зоной возвратных миграций;

– обмен популяции с сопредельными регионами осуществляется путём перемещения особей через проливы островной дуги, с образованием вдоль её внешнего края зоны возвратных миграций (зоны несторильного выселения), что может рассматриваться как способ расширения нагульного ареала популяции для обеспечения лучших условий нагула для нового поколения;

– в обоих популяциях схемы миграционного цикла предполагают наличие нескольких альтернативных путей миграции, что делает не обязательным возвращение очередного поколения (или его части) точно к месту выклева, а наоборот создаёт условия для нереста кальмаров на одном из многих участков в пределах зоны размножения.

Пространственно-функциональная структура популяции *B. septemdentatus* имеет одно отличие: Японское море связано с сопредельными водоёмами только узкими мелководными проливами и является гораздо более замкнутым. Оно не имеет связи ни с одним из соседних водоёмов через протяжённую островную дугу. Тем не менее, и в нём реализовалась принципиально та же схема, что и в описанных выше случаях. Миграционный цикл здесь также основывается на циклонической циркуляции вод, но имеются альтернативные пути миграций с ответвлениями течений. Предполагаемая зона нагула совпадает с районами, характеризующимися повышенной продукцией. Удивительным образом даже положение обширного

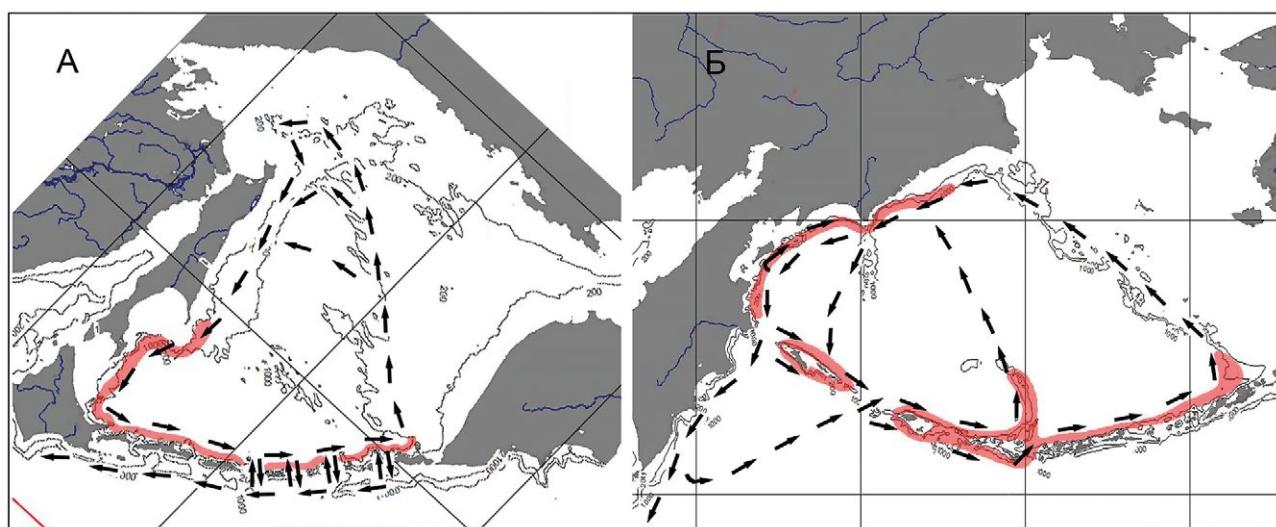


Рис. 15. Схема миграционного цикла с его отношением к зоне размножения в охотоморской (А) и берингоморской (Б) популяциях командорского кальмара. Стрелками показаны генеральные направления миграций, красной заливкой выделены районы нереста

Fig. 15. Scheme of migration cycle in relationship to position of reproductive zones of the Okhotsk Sea (A) and the Bering Sea (B) populations of Commander squid. General directions of migrations are shown by arrows, areas of spawning are marked by the red fill

мелководья, которое теоретически может рассматриваться как зона возвратных миграций молоди (северная часть Татарского пролива) имеет то же положение, что и в двух рассмотренных выше случаях (рис. 16). Единственным отличием этой схемы является отсутствие на ней путей миграций за пределы циркуляции Японского моря, что обусловлено его изолированностью. Возможности миграций через проливы Лаперузза и Сангарский столь незначительны, что не заслуживают отдельного рассмотрения.

Особенности пространственно-функциональной организации и миграционных циклов как средство обеспечения устойчивости популяций

Понимание пространственно-функциональной организации ареалов и миграционной стратегии кальмаров рода *Berryteuthis* позволяет оценить их значение в обеспечении устойчивого существования популяций. Вопросы устойчивости популяций рассматриваются здесь с точки зрения способности обеспечить существование популяции под воздействием внешних факторов.

Экологическая стратегия популяций высокочисленных видов-генералистов, обитающих в условиях слабо сбалансированных сообществ, каковыми являются

кальмары рода *Berryteuthis* в своих биоценозах [Алексеев, Нигматуллин, 1996; Бизиков, 1996 а; Горбатенко и др., 2003; Katugin et al., 2013], основывается на высокой пластичности популяций, для которых характерна пульсация численности и ареалов [Беклемишев, 1969; Мордкович, 2005]. Для рода *Berryteuthis*, характеризующегося одновременно моноцикличностью и малой продолжительностью жизни, неблагоприятное воздействие внешних факторов среды может повлечь более серьёзные изменения состояния популяции в целом, чем для полициклических видов, у которых аномальные изменения численности у одних поколений могут быть очень резкими, но также могут в определённой мере нивелироваться изменениями численности других поколений. Кроме того, следует учитывать, что у массовых полициклических видов с обширными ареалами воздействие разных факторов среды в разных участках ареала и на разные возрастно-функциональные группы может иметь разную направленность [Шунтов, 2016; Шунтов и др., 1993]. В таких случаях негативное воздействие на популяцию в одной части ареала или в отдельно взятый год может компенсироваться благоприятным воздействием (или хотя бы отсутствием неблагоприятного воздействия) в другой части ареала или появлением

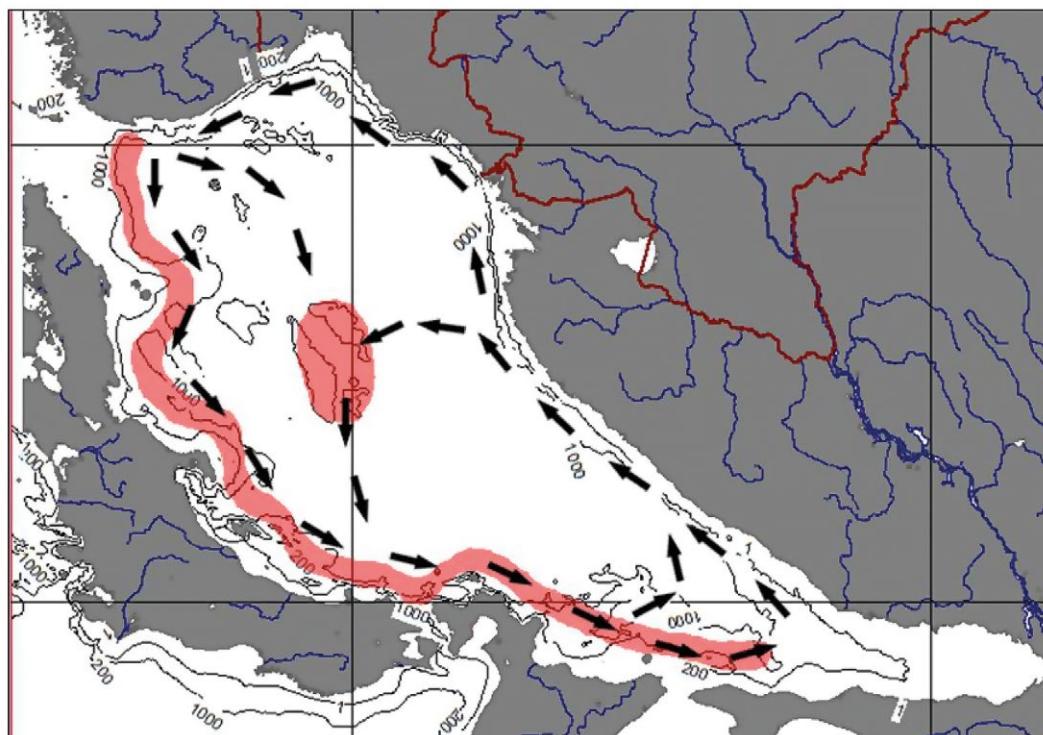


Рис. 16. Схема миграционного цикла с его отношением к зоне размножения в популяции *Berryteuthis septemdentatus*. Стрелками показаны генеральные направления миграций, красной заливкой выделены районы нереста

Fig. 16. Scheme of migration cycle in relationship to position of reproductive zone of *Berryteuthis septemdentatus* population. General directions of migrations are shown by arrows, areas of spawning are marked by the red fill

нового многочисленного поколения в последующие годы.

Для командорского кальмара такой механизм компенсации негативного воздействия на одну возрастно-функциональную часть популяции позитивным воздействием на её другую часть сильно затруднён вследствие уже упомянутой моноцикличности и крайне короткой продолжительности жизни. В случае возникновения неблагоприятных условий для нереста или для выживания молоди очередного поколения воздействие некоего негативного фактора может оказаться сразу на состоянии и численности большей части населения популяции, а не только на одном поколении, как это было бы у полициклических видов. Пассивно-нектонные кальмары рода *Berryteuthis* также крайне ограничены в возможности компенсировать изменения своей численности посредством миграций, обеспечивающих расширение ареала, как это может быть реализовано у активных нектонных видов [Марти, 1980]. Очевидно, что в таком случае для *Berryteuthis* возрастает значение компенсационных механизмов, связанных с диверсификацией миграционных путей, районов и сроков нереста в пределах ареала популяции.

В числе наиболее важных особенностей абиотической среды в районах Северной Пацифики, населенных родом *Berryteuthis*, можно отметить чётко выраженную сезонность, выражющуюся как в изменениях температурного режима в слое сезонного прогрева, так и в достаточно закономерных изменениях вертикальной структуры вод, с усилением выраженности зоны термоклина в тёплый сезон и возникновением дважды в год вертикальной конвекции в весенний и осенний периоды изотермии [Ростов и др., 2001]. Имеют место также сезонные и долгопериодные (многолетние) изменения интенсивности течений. Приуроченная к сезонной периодичности смена жизненных форм командорского кальмара, с привязкой сроков нагула пелагической молоди к срокам весеннего пика численности планктона, достаточно очевидна и не требует пространной дискуссии. Более долгопериодные изменения гидрологического режима вод Северной Пацифики [Котенёв, 1995; Хен 1997 а; Шунтов, Свиридов, 2005] приводят к значительным изменениям термического режима вод, ледовитости морей и интенсивности течений. Эти изменения также сказываются на популяциях командорского кальмара, в том числе на характере миграций и районах формирования скоплений [Верхунов, 1996 б; Алексеев, 2012 б].

В качестве реакции на возможные изменения факторов среды следует обратить внимание на следующие особенности пространственно-функциональной струк-

туры ареалов популяций *Berryteuthis* и реализуемых в них миграционных циклов. Как было отмечено при описании единых черт пространственной организации популяций, особенностью всех популяций является наличие очень протяжённой зоны размножения. В Беринговом море имеется протяжённая зона размножения в западной и южной частях моря. Протяжённость этой полосы составляет более полутора тысяч миль. При этом важно отметить, что не все потенциальные участки нереста обязательно реализуются популяцией для этих целей ежегодно. Например, в 1993–1995 гг. при наличии плотных скоплений у западной части Корякского берега скопления в заливе Олюторский были не столь значительны, а в 1996–1998 гг., наоборот, нерестовых скоплений в западной части Корякского склона не обнаружилось, но они имелись в восточной части Корякского склона и в заливе Олюторский [Бизиков, 1996 б, в; Katugin et al., 2013].

В Охотском море, согласно предлагаемой схеме пространственно-функциональной структуры популяции, зона размножения простирается вдоль материкового склона Юго-Восточного Сахалина до северных Курильских островов и Юго-Западной Камчатки. Общая протяжённость зоны размножения составляет здесь, вероятно, не менее 900 миль (см. рис. 15). Зона размножения в Японском море определена в значительной степени гипотетически. Тем не менее, и здесь, вероятно, тоже существует непрерывная цепь участков нереста от южной части моря, вдоль берегов Японии до Юго-Западного Сахалина, общей протяжённостью около 1000 миль.

Наличие такой протяжённой цепи нерестовых участков имеет адаптивное значение в условиях нестабильности гидрологических режимов в морях, населенных кальмарами рода *Berryteuthis*. В Беринговом море достаточно хорошо описаны изменения интенсивности циркуляции вод в зависимости от положения Алеутского минимума [Верхунов, 1996 б; Верхунов и др., 1995; Хен, Заочный, 2009]. В годы ослабления общей циркуляции в восточной части Корякского района в начале периода нереста (в августе–сентябре) возникало скопление, формирующееся на хорошо развитом мезомасштабном вихре над глубоким шельфовым каньоном южнее м. Наварин. В годы интенсивной циркуляции, когда указанный вихрь ослабевал, но увеличивалась скорость течений, такого скопления не наблюдалось. Скопления начинали образовываться западнее, на участке изгиба шельфа в западной части Корякского района. В Олюторском заливе нерестовые скопления отмечались во все годы наблюдений, но в годы ослабленной циркуляции они были особенно многочисленными.

Таким образом, наличие нескольких участков в районе Корякского берега и Олюторского залива обеспечивало осуществление нереста на участках, которых достигала основная масса созревающих кальмаров в зависимости от скорости их миграций с течениями. Сходная закономерность смещения основных нерестовых скоплений от Командорских к Алеутским островам, и далее – на восток с ходом нереста [Федорец и др., 1997 а]. Случай подвода молоди кальмара в Корякскому берегу, предположительно через центральную часть моря, отмечались в годы ослабления циркуляции.

Изменения положения участков нереста и путей миграций командорского кальмара в Беринговом море позволяют говорить о поливариантности путей миграции. Это видно на схеме миграций кальмара в Беринговом море (см. рис. 4): от Командорско-Алеутской гряды возможен перенос по короткому пути через центральную часть моря или длинный путь вдоль шельфового склона восточной части Берингова моря; от западной части Корякского района и м. Олюторский – вдоль склона шельфа с системой присклоновых течений, или через хребет Ширшова и глубоководную часть Командорской котловины со стрежнем Восточно-Камчатского течения; из района Камчатского пролива – к Командорским островам, или далее на юг с Восточно-Камчатским течением, с возможностью возврата с вихрями Северотихоокеанского течения обратной направленности. При этом существуют своеобразные «узловые» точки (западная часть Алеутской гряды, м. Олюторский, Камчатский пролив), где возникает альтернатива в «выборе» направления миграций и возможна смена одной миграционной схемы на другую.

Предположение о наличии «миграционной сети» в Охотском море, видимо, также обоснованно. По крайней мере, есть свидетельства того, что в северо-западной части моря имеются, по крайней мере, два пути: вдоль материкового склона из северной части моря к Восточному Сахалину, или же более протяжённый путь миграций с возможной задержкой в районе повышенной продуктивности у банки Кашеварова и в Шантарском районе. На это указывает состав уловов молоди у Восточного Сахалина (см. рис. 8).

Наконец, в Японском море миграционная сеть предполагает попадание нагульных кальмаров от берегов Приморья либо к районам нереста на банках в центральной части моря, либо вдоль материкового склона в его южную часть. Миграции пелагической молоди из районов выклева в южной части моря теоретически возможны с различными ветвями Цусимского течения вдоль материкового склона Японии, и от берегов Кореи через центральную часть моря.

В целом, в пределах ареалов всех популяций кальмаров рода *Berryteuthis* сформировалась «миграционная сеть», позволяющая отдельным частям населения популяции достигать разных районов в пределах ареала и в разные сроки. В условиях существования вида в слабо сбалансированном, относительно нестабильном сообществе, испытывающем сильное воздействие изменений климато-океанологических факторов не очень устойчивой периодичности, наличие такой миграционной сети имеет важное и, безусловно, адаптивное значение. Благодаря ей кальмар реализует оптимальную в условиях его биотопа (и с учётом особенностей своей биологии) жизненную стратегию. В условиях невозможности компенсировать случайную элиминацию одного поколения (не важно, вследствие воздействия какого фактора), усилия популяции оказываются направлены не на обеспечение максимальной, по возможности, выживаемости очередного поколения, а на гарантированное выживание хотя бы части каждого поколения.

Описанное существование миграционных сетей в рассмотренных популяциях означает, в том числе, существование целого набора вариантов путей от районов выклева к районам нереста. Очевидно, что протяжённость такого миграционного пути должна иметь определённые ограничения, определяемые продолжительностью периода от выклева параларв до созревания кальмара и скоростями миграций, которые для *Berryteuthis* зависят от скоростей течений. Так, в Беринговом море протяжённость пути миграции в системе течений может максимально достигать (оценочно) 2–2,2 тыс. миль (по «большому кругу» вдоль материковых склонов Берингова моря и Командорско-Алеутской гряды); около 1,9 тыс. миль по тому же пути, но с миграцией от м. Олюторский через командорскую котловину к Командорским островам; 1,3–1,4 тыс. миль от хребта Бауэрс через Алеутскую котловину и далее вдоль материкового склона к Командорским островам; 800 миль от западной части Алеутской гряды вдоль материкового склона к Корякскому берегу. Здесь продемонстрированы только несколько вариантов, но, в соответствии с теми возможными путями миграций, которые показаны на рис. 4 и 15, можно предположить, что возможные пути от одного участка нереста до другого могут составлять (приблизительно) от 500 до 2200 миль. Единственным условием определения таких путей является обязательное наличие по пути миграции района, который может интерпретироваться как нагульный (без чего трудно представить сочетание миграционного пути с нормальным течением нагула, роста и созревания).

Средняя скорость в стражне течений в горизонте 300–400 м в западной части Берингова моря была оценена, приблизительно, в 20 см/сек, что соответствует 17 км или 9 милям в сутки [Жабин и др., 2010; Алексеев и др., 2017; Stabeno, Reed, 1994]. Указанный горизонт приблизительно соответствует горизонту обитания придонного кальмара. С уменьшением глубины скорость течений имеет общую тенденцию к увеличению [Ростов и др., 2007], но при этом уменьшается стабильность направления течений, более подверженных в приповерхностных слоях ветровому воздействию, в результате чего, даже в районах с достаточно устойчивым переносом в одном направлении (Камчатский пролив), направление приповерхностного переноса может изменяться на противоположное [Хен, 1997 б; Хен, Заочный, 2009]. Учитывая перечисленные факторы неопределенности, при скорости, вероятно близкой к максимально возможной (в среднем 9 миль/сутки), без учёта возможных задержек в вихрях, располагающихся вдоль континентального склона, в Беринговом море миграционный путь максимальной протяжённости (около 2200 миль) может быть пройден командорским кальмаром за срок около 245 суток, что достаточно удовлетворительно согласуется с рассчитанными минимальными сроками достижения кальмаром половой зрелости (около 270 суток) [Архипкин, 1996; Arkhipkin et al., 1996]. При таком развитии событий кальмары в состоянии совершили полный миграционный цикл в Беринговом море за срок, сравнимый с продолжительностью жизненного цикла.

Важно отметить, что ни в одном районе ареалов описанных популяций не существует строго «монофункциональных» скоплений – то есть состоящих из особей исключительно одной функциональной стадии. Практически на всём ареале и во всех популяциях, при доминировании одной возрастно-функциональной группы, возможно одновременное обнаружение некоторой доли особей, находящихся на других функциональных стадиях, как это видно, например, на рис. 3, 7, 13. Вероятно, это также может рассматриваться как средство обеспечения устойчивости популяции, обеспечивающее осуществление как нагула, так и нереста в районах, не характерных для популяции в целом.

Эффективная реализация возможностей, существующих вследствие существования миграционной сети, возможна при условии наличия второй особенности – сильной растянутости периодов нереста и выклева параларв. У наиболее хорошо изученной берингоморской популяции командорского кальмара нерест растянут более чем на полгода. При этом

сроки нереста могут сдвигаться. Начало сезона нереста может приходиться на август или на сентябрь–октябрь [Бизиков, 1996 б]. Соответственно, сдвигаются и сроки пика нереста, а его окончание может приходиться, по-видимому, или на январь–февраль (в годы «раннего сезона нереста»), или на апрель–май (в годы «позднего сезона нереста»). Имеет место также существенная индивидуальная изменчивость темпов роста и созревания [Arkhipkin et al., 1998], вследствие которой сроки созревания одного поколения выклева оказываются растянутыми. Это дополнительно способствует растянутости периода нереста. Так, например, в районе Корякского склона и Олюторского залива в апреле–мае в уловах ещё прослеживаются следы поколения, предположительно приступившего к нересту осенью прошлого года (см. рис. 3).

Очень похожая картина растянутого нереста показана для Командорско-Алеутской гряды [Федорец и др., 1997 а]. В результате, в течение всего года наблюдается минимальное «фоновое» количество нерестовых особей кальмара. Сходным образом отдельные особи могут созревать за пределами участков, на которых наблюдается массовый нерест, например, у Юго-Восточной Камчатки и с тихоокеанской стороны Курильских островов (см. рис. 12), то есть, кроме «фоновой минимальной нерестовой активности» в сроки, не характерные для нереста, имеет место ещё и такая же минимальная нерестовая активность в районах за пределами основных участков размножения.

В рамках описанной стратегии обеспечения устойчивости популяций важной особенностью репродуктивной биологии командорского кальмара, способствующей обеспечению протяжённости нерестового периода, является порционность процесса нереста [Резник, 1982; Федорец, Козлова, 1986; Нигматуллин и др., 1996]. Кальмары могут сохранять индивидуальную способность к размножению, по крайней мере, в течение 1–2 месяцев, что позволяет им достигать различных участков нереста в состоянии готовности к размножению. Следствием растянутости периода нереста становится и растянутость периода выклева нового поколения кальмара. Информация о поимках параларв командорского кальмара в Беринговом море [Архипкин и др., 1996] указывает на сезон наибольшей их численности в конце весны–начале лета, но также и на их наличие в течение всего периода наблюдений, до октября. Обратный расчёт сроков выклева показал, что он происходил в Беринговом море, по крайней мере, с декабря по июнь [Arkhipkin et al., 1998].

Положение нагульных зон в популяциях кальмаров рода *Berryteuthis*, в их строгом понимании, огра-

ничивается водами в пределах циклонических циркуляций. Прилегающие к ним зоны возвратных миграций, безусловно, тоже вносят свой вклад в нагул молоди кальмара, но их можно считать нагульными только с оговорками, поскольку не известно, какова смертность в этих зонах, и каков возврат кальмаров из них в пределы основы ареала. Следует отметить, что нагульные зоны во всех популяциях скоррелированы с участками повышенной продуктивности, на которых может происходить нагул ранней молоди. В Беринговом море это, в основном, восточные и северные районы моря, в Охотском – северная и северо-западная части моря (см. рис. 15).

Частичное перекрывание нагульных и нерестовых участков, в которых могут одновременно присутствовать и нерестовые, и нагульные особи (см. рис. 5, 10), и наличие альтернативных путей разной протяжённости к разным участкам нереста позволяют созревающим кальмарам нереститься в районе огромной протяжённости. Имеет место и противоположное явление, также обусловленное наличием «миграционной сети» – в одни и те же участки нереста созревающие кальмары могут поступать разными путями и из разных мест выклева и разных частей зоны нагула.

В таком ключе становится понятным и кажущееся первоначально странным постоянное изменение без видимого тренда составов уловов кальмара с тихоокеанской стороны Курильских островов, на что неоднократно обращалось внимание [Алексеев, 2007; Алексеев и др., 2017; Федорец и др., 1997 б]. Это является отражением достаточно непредсказуемого подхода группировок («стад») кальмара в район Камчатского пролива, откуда начинается вынос кальмара в зону выселения (возвратных и невозвратных миграций). Попадающие туда «стада» кальмара, изначально возникшие в разных районах зоны размножения и прошедшие разные по маршруту и протяжённости пути миграции имеют разный размерный и физиологический состав, что и находит отражение в составе уловов у северных Курильских островов (см. рис. 11–13). Если принять, что сходный механизм на основе «миграционной сети» существует и в Охотском море, и состав выносимых из Охотского моря кальмаров также подвержен непредсказуемым изменениям, становится понятной пестрота картины уловов командорского кальмара с тихоокеанской стороны Курильских островов.

В периоды ослабления общей берингоморской циркуляции, как это наблюдалось, например, во второй половине 1990-х гг. [Верхунов и др., 1995], индивидуальной продолжительности жизни командорского кальмара может оказаться недостаточно для прохож-

дения полного пути с системой течений вдоль всего континентального склона Берингова моря. В этом случае существование протяжённой цепи участков нереста, позволяет кальмарам найти участок, пригодный для нереста, к моменту созревания, без обязательного возвращения в район нереста родительского поколения. В таком случае, положение района нереста очередного поколения не будет совпадать с районом его выклева, но наличие миграционной сети позволит в дальнейшем посредством смены нескольких поколений, каждое из которых может иметь собственный район нереста и выклева, в итоге обеспечить замыкание и миграционного жизненного циклов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Единство общего плана пространственной организации популяций кальмаров рода *Berryteuthis* определяется их принадлежностью к одной, пассивно-нектонной жизненной форме, ограничивающей возможности миграций этих кальмаров только попутно с течениями в пределах их ареалов. Соответственно, схема миграций в каждой из популяций выстраивается в соответствии с системой течений. Расположение функциональных зон в пределах ареалов (зоны размножения и нагульной) определяется возможностью последовательного попадания в них кальмаров. Естественным условием существования популяции являются, также, замкнутость циркуляции и общая протяжённость миграций, которые должны обеспечить замыкание миграционного и жизненного циклов, без чего невозможно существование самостоятельной популяции. В северной и северо-западной частях Тихого океана, включая окраинные моря от Японского до Берингова моря, существуют две самостоятельные и самовоспроизводящиеся популяции кальмара *Berryteuthis magister* (командорского кальмара) – берингоморская и охотоморская, основы ареалов которых располагаются в соответствующих морях, а сопредельные воды Тихого океана являются зонами выселения этих популяций. Японское море населено единственной популяцией второго вида рода – *Berryteuthis septemdentatus*.

Описанные выше особенности репродуктивной стратегии и миграций кальмаров рода *Berryteuthis* имеют общую направленность: растянутость нерестилищ и сроков нереста, с обеспечением пополнения нерестилищ созревающими кальмарами в течение длительного времени посредством поступления пополнения из разных районов выклева и разного возраста по существующей «миграционной сети», что обеспечивает гарантированное выживание хотя бы части каждого поколения.

Благодарности

В сборе и обработке материала, использованного в работе, принимали участие, кроме автора, очень многие сотрудники ВНИРО, ТИНРО, СахНИРО и АтлантНИРО, которых я сейчас затрудняюсь перечислить поименно. В работе над рукописью мне оказали неоценимую помощь М.К. Глубоковский, В.А. Бизиков, Ч.М. Нигматуллин. Приношу всем, кто оказывал мне помочь в подготовке этой публикации, глубочайшую благодарность.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Для биологических анализов использовали водные биологические ресурсы только из промысловых уловов.

Финансирование

Работа не имела дополнительного спонсорского финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Д.О. 1989. Освоение кальмарами семейства *Loliginidae* мелководий, удалённых от шельфа // Современные проблемы рыбохозяйственных исследований. М.: Изд-во ВНИРО. С. 29–39.
- Алексеев Д.О. 2007. Роль Северных Курильских островов в функциональной структуре ареала популяций командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) // Труды ВНИРО. Т. 147. С. 246–265.
- Алексеев Д.О. 2009. Влияние гидрометеорологических факторов на формирование промысловых скоплений командорского кальмара у Северных Курильских островов // Тез. докл. X Всерос. конф. по проблемам рыбопромуслового прогнозирования. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 14–15.
- Алексеев Д.О. 2012. а. Влияние гидрометеорологических факторов на формирование скоплений командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1911) (*Cephalopoda, Mollusca*) у северных Курильских островов // Вопросы рыболовства. Т. 2 (50). С. 353–364.
- Алексеев Д.О. 2012 б. О возможных подходах к эксплуатации запасов командорского кальмара *Berryteuthis magister* с учётом функциональной структуры ареалов его популяций // Мат. Всерос. науч. конф. посвящённой 80-летнему юбилею ФГУП «КамчатНИРО». Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 249–257.
- Алексеев Д.О. 2018. Представление о пространственно-функциональной структуре ареала охотоморской популяции командорского кальмара *Berryteuthis magister* // Вопросы рыболовства. Т. 19 (2). С. 150–162.
- Алексеев Д.О., Бизиков В.А. 1986. Некоторые черты биологии и экологии командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) в районе о. Симушир в январе 1985 г. // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. С. 50–57.
- Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Ботнев Д.А., Лищенко Ф.В. 2018. История развития промысла командорского кальмара в водах России и его современное состояние // Труды ВНИРО. Т. 170. С. 90–104.
- Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Помозов А.А., Хромов Д.Н. 1989. Подводные наблюдения за поведением и распределением командорского кальмара и других головоногих моллюсков в северной части Тихого океана // Подводные исследования в биоокеанологических и рыбохозяйственных целях. М.: Изд-во ВНИРО. С. 66–77.
- Алексеев Д.О., Лищенко Ф.В., Кивва К.К. 2017. Новый метод оценки биомассы командорского кальмара *Berryteuthis magister* // Вопросы рыболовства. Т. 18 (2). С. 216–230.
- Алексеев Д.О., Нигматуллин Ч.М. 1996. Питание командорского кальмара в Олюторско-Наваринском районе // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 40–43.
- Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л., 1997 а. Химическая основа биопродуктивности Охотского моря // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 86–92.
- Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л., 1997 б. Сезонные изменения содержания биогенных элементов в Охотском море как основа для оценки продукции фитопланктона // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 92–97.
- Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л., Сапожников В.В. 1995. Сезонные изменения запасов биогенных элементов в эвфоточеском слое и оценка первичной продукции в Беринговом море // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 162–178.
- Архипкин А.И. 1996. Рост и возраст командорского кальмара в Беринговом море // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 88–95.
- Архипкин А.И., Бизиков В.А. 1996. Возрастная структура молоди командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 96–101.
- Архипкин А.И., Бизиков В.А., Верхунов А.В. 1996. Размерно-возрастная структура, вертикальное распределение и возможные пути миграции молоди командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 145–148.
- Атлас количественного распределения нектона в Охотском море. 2003. / Под ред. В.П. Шунтова, Л.Н. Бочарова. М.: Нац. рыб. Ресурсы. 1040 с.
- Аюпов И.Р. 2003. Некоторые особенности осеннего распределения потенциально промысловых головоногих моллюсков у Восточного Сахалина // Труды СахНИРО. Т. 5. С. 184–199.
- Беклемищев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 65 (2). С. 41–50.

- Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 291 с.
- Бизиков В.А. 1996 а. Командорский кальмар в Беринговом море: роль в экосистемах и биоценологические связи, история и перспективы промысла и задачи исследований // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 6–8.
- Бизиков В.А. 1996 б. Размерно-половой состав уловов кальмара в 1995 г. // Промыловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 43–74.
- Бизиков В.А. 1996 в. Распределение и запас командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря // Промыловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 82–87.
- Богданов К. Т., Мороз В. В. 2000. Структура, динамика и гидролого-акустические характеристики вод проливов Курильской гряды. Владивосток: Дальнаука. 152 с.
- Бурков В.А. 1963. Некоторые результаты океанографических наблюдений экспресс-методами к востоку и югу от Японии // Океанологические исследования. № 9. Изд-во АН СССР. С. 32–41.
- Верхунов А.В. 1996 а. Гидрологическая обстановка в августе и октябре 1995 г. // Промыловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 25–37.
- Верхунов А.В. 1996 б. Роль океанографических факторов в формировании скоплений командорского кальмара и донных рыб // Промыловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 150–155.
- Верхунов А.В., Рид Р.К., Ткаченко Ю.Ю., Крюков В.В. 1995. Крупномасштабная изменчивость циркуляции Берингова моря (по результатам экспедиций 1990–1992 гг.) // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 39–52.
- Горбатенко К.М., Чучукало В.И., Шевцов Г.А. 1995. Суточный рацион двух массовых видов кальмаров в Беринговом и Охотском морях в осенне-зимний период // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 349–357.
- Горбатенко К.М., Шевцов Г.А., Чучукало В.И. 2003. Особенности питания командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) и его пищевые отношения с минтаем над свалом о-вов Симушир и Парамушир в весенний период // Известия ТИНРО. Т. 135. С. 221–230.
- Жабин И.А., Лобанов В.Б., Ватанабе С., Вакита М., Таранова С.Н. 2010. Водообмен между Беринговым морем и Тихим океаном через Камчатский пролив // Метеорология и гидрология. № 3. С. 84–92.
- Карпушин М.А., Сапожников В.В., Толмачев Д.О. 1997. Подъем вод над банкой Кашеварова и его влияние на вынос биогенных элементов в эвфотический слой // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 29–35.
- Котенёв Б.Н. 1995. Динамика вод как важнейший фактор долгопериодной изменчивости биопродуктивности вод и воспроизводства рыбных запасов Берингова моря // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–39.
- Лапшина В.И., Муравьева О.Е., Степаненко И.Г. 1990. Сезонные и межгодовые изменения в количественной характеристике сетного планктона из вод экономических зон СССР и КНДР // Известия ТИНРО. Т. 111. С. 133–145.
- Лищенко Ф.В., Алексеев Д.О., Лищенко А.В. 2018. Использование шкал стадий зрелости репродуктивной системы в исследованиях командорского кальмара // Труды ВНИРО. Т. 171. С. 26–38.
- Маркина Н.П., Хен Г.В. 1990. Основные элементы функционирования пелагических сообществ Берингова моря // Известия ТИНРО. Т. 111. С. 79–93.
- Марти Ю.Ю. 1980. Миграции морских рыб // М.: Пищевая промышленность. 248 с.
- Мещерякова И.М. 1964. Количественное распределение планктона в юго-восточной части Берингова моря летом 1958 и 1959 г. // Труды ВНИРО. Т. 49. Известия ТИНРО. Т. 51. С. 141–150.
- Мордкович В.Г. 2005. Основы биогеографии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 236 с.
- Несис К.Н. 1985. Океанические головоногие моллюски: Распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука. 286 с.
- Несис К.Н. 1989. Тейтофауна Охотского моря. Биология кальмаров *Berryteuthis magister* и *Gonatopsis borealis* // Зоологический журнал. Т. 68 (9). С. 45–56.
- Нигматуллин Ч.М., Лаптиховский В.В., Сабиров Р.М. 1996. Репродуктивная биология командорского кальмара // Промыловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 101–124.
- Парин Н.В. 1968. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М.: Наука. 186 с.
- Раилко П.П. 1979. Распределение и некоторые черты биологии командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) в Японском море // Моллюски. Основные результаты их изучения. Л.: Наука. С. 128–129.
- Раилко П.П. 1983. Биология и распространение командорского кальмара *Berryteuthis magister* в районе Курильских островов // Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР. С. 97–98.
- Резник Я.И. 1982. Некоторые результаты гистологического исследования гонад самок командорского кальмара *Berryteuthis magister* в Олюторско-Наваринском районе Берингова моря // Известия ТИНРО. Т. 106. С. 62–69.
- Ростов И.Д., Юррасов Г.И., Рудых Н.И., Мороз В.В., Дмитриева В.В., Набиуллин А.А., Храпченков Ф.Ф., Ростов В.И., Бунин В.М. 2001. Атлас по океанографии Берингова, Охотского и Японского морей. Владивосток: ТОИ им. В.И. Ильчева ДВО РАН. 106 с.
- Селивановский Д.А., Нигматуллин Ч.М. 2002. О стационарном населении командорского кальмара *Berryteuthis magister* в мезопелагиали Японского моря // VI Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным. М.: Изд-во ВНИРО. С. 169–172.
- Скалкин В.Г. 1977. К распределению и биологии командорского кальмара в Татарском проливе // Всес. науч. конф.

- по исп. пром. беспозв. на пищевые, кормовые и техн. цели. Л.: Наука. С. 87–88.
- Федорец Ю.А. 1977. Биологические особенности *Berryteuthis magister* со свала глубин Берингова моря в осенний период 1976 г. // Всес. науч. конф. по исп. пром. беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели. Тез. докл. Л.: Наука. С. 97–98.
- Федорец Ю.А. 1979. Некоторые результаты исследований командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry) в Беринговом море // Моллюски. Основные результаты их изучения. Л.: Наука. С. 122–123.
- Федорец Ю.А. 1983. Сезонное распределение кальмара *Berryteuthis magister* в западной части Берингова моря // Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР. С. 129.
- Федорец Ю.А. 1986. Биология и запасы кальмара *Berryteuthis magister* (Gonatidae) у Командорских островов // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. С. 57–66.
- Федорец Ю.А., Диденко В.Д., Раилко П.П., Кравченко Н.Е. 1997 а. Биология кальмара *Berryteuthis magister* на нерестилищах у Командорских островов // Известия ТИНРО. Т. 122. С. 393–429.
- Федорец Ю.А., Козлова О.А. 1986. Размножение, плодовитость и численность кальмара *Berryteuthis magister* (Gonatidae) в Беринговом море // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. С. 66–80.
- Федорец Ю.А., Козлова О.А. 1988. Особенности распределения командорского кальмара в западной части Берингова моря и у Восточной Камчатки // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных. Всес. совещание. Владивосток. Изд-во ТИНРО. С. 74–76.
- Федорец Ю.А., Кун М.С. 1988. Состав пищи и питание командорского кальмара *Berryteuthis magister* у Курильских островов в 1987 г. // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных. Всес. совещание. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 70–72.
- Федорец Ю.А., Лучин В.А., Диденко В.Д., Раилко П.П., Кравченко Н.Е. 1997 б. Условия формирования скоплений кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) у Курильских островов // Известия ТИНРО. Т. 122. С. 374–392.
- Федорец Ю.А., Раилко П.П., Диденко В.Д., Филатов В.Н. 2000. Руководство по поиску скоплений и промыслу командорского кальмара у Курильских островов // Владивосток: Изд-во ТИНРО. 26 с.
- Филиппова Ю.А. 1983. Методика изучения головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. 31 с.
- Филиппова Ю.А., Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Хромов Д.Н. 1997. Справочник-определитель промысловых и массовых головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. 272 с.
- Хен Г.В. 1997 а. Основные закономерности многолетних изменений ледового покрова Охотского и Берингова морей // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 64–67.
- Хен Г.В. 1997 б. Межгодовая динамика гидрологических областей на шельфе западной части Берингова моря в связи с меандрированием Камчатского течения // Экология нектона и планктона дальневосточных морей и динамика климато-океанологических условий. Известия ТИНРО. Т. 122. С. 484–496.
- Хен Г.В., Заочный А.Н. 2009. Изменчивость расхода Камчатского течения и океанологических параметров в Камчатском проливе // Известия ТИНРО. Т. 158. С. 247–260.
- Шевцов Г.А. 1974. Некоторые черты биологии кальмара *Berryteuthis magister* из района Командорских островов // Гидробиология и биogeография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: ЗИН АН СССР. С. 68–69.
- Шевцов Г.А. 1988. Командорский кальмар (*Berryteuthis magister*) банки Кита-Ямато экономической зоны СССР Японского моря // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Владивосток: ТИНРО. С. 78–79.
- Шевцов Г.А. 1990. Особенности распределения командорского кальмара в пелагии у Курильских островов // Всес. конф. по промысловым беспозвоночным. М.: Изд-во ВНИРО. С. 99–100.
- Шунтов В.П. 2016. Почему изменяется численность минтая (*Theragra chalcogramma*) // Известия ТИНРО. Т. 185. С. 31–48.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.Н. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 426 с.
- Шунтов В.П., Свиридов В.В. 2005. Экосистемы Берингова моря на рубеже 20 и 21-го веков // Известия ТИНРО. Т. 142. С. 3–29.
- Alexeyev D.O., Katugin O.N., Bizikov V.A. 2022. Taxonomic status of squids of the genus *Berryteuthis* Naef, 1921 (Gonatidae, Oegopsida) inhabiting the Sea of Japan // Ruthenica (Русский малакологический журнал), 32 (2). P. 53–59.
- Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Krylov V.V., Nesis K.N. 1996. Distribution, stock structure and growth of the squid *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and autumn in the Western Bering Sea // Fish. Bull. 94 (1). P. 1–30.
- Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Verkhunov A.V. 1998. Distribution and growth in juveniles of the squid *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) in the Western Bering Sea // Sarsia. Vol. 83. P. 45–54.
- Drobny P., Norcross B.L., Bickford N. 2007. Age, growth and movement of the squid species *Berryteuthis magister* in the Eastern Bering Sea // The changing North Pacific: Previous patterns, future projections, and ecosystem impacts. PICES 16th Ann. Meeting. P. 74.
- Jefferts K. 1988. Zoogeography of cephalopods from the northeastern Pacific Ocean // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. 26 (1). P. 123–157.
- Jorgensen E.M. 2003. Identification of gonatid squid spawning areas in the Bering Sea and Gulf of Alaska based on paralarval distribution, with comments on paralarval taxonomy // Biology, recruitment and culture of cephalopods. The International workshop and symposium of CIAC. P. 42.
- Jorgensen E.M. 2007. Identification, distribution and relative abundance of paralarval gonatid squids (Cephalopoda: Oegopsida: Gonatidae) from the Gulf of Alaska, 2001–2003 // J. of Molluscan Studies, 173 (2). P. 155–165.

- Katugin O.N. 1995. Genetic differentiation in *Berryteuthis magister* from the North Pacific // ICES Mar. Sci. Symp. 199. P. 459–467.
- Katugin O.N. 2000. A new subspecies of the schoolmaster gonate squid, *Berryteuthis magister* (Cephalopoda: Gonatidae), from the Japan Sea // Veliger. V. 43. P. 82–97.
- Katugin O.V., Shevtsov G.A., Zuev M.A., Didenko V.D., Kulik V.V., Vanin N.S. 2013. *Berryteuthis magister*, Schoolmaster Gonate squid // Advances in squid biology, ecology and fisheries. Part II. Nova Science Publisher Inc. P. 1–48.
- Kim Y., Lee D.W., Wong K.B., Chun Y.Y. 2008. First record of three species of octopodidae and gonatidae, cephalopods in the East Japan Sea // J. Envir. Biol. Vol. 29 (4). P. 581–584.
- Kubodera T. 1992. Biological characteristics of the gonatid squid *Berryteuthis magister magister* (Cephalopoda: Oegopsida) off Northern Hokkaido, Japan // Mem. Natl. Sci. Mus. Tokyo. No. 25. P. 111–123.
- Kubodera T., Jefferts K. 1984. Distribution and abundance of the early life stages of squid, primarily Gonatidae (Cephalopoda, Oegopsida), in the Northern North Pacific (part 2) // Bull. Natl. Sci. Mus. Ser. A. Vol. 10 (4). P. 165–193.
- Kubodera T., Pearcy W.G., Murakami K., Kobayashi T., Nakata J., Mishima S. 1983. Distribution and abundance of squids caught in surface gillnets in the Subarctic Pacific, 1977–1981 // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. Vol. 30 (1,2). P. 1–49.
- Nagasawa K., Ueno Y., Sakai J., Mori J. 1998. Autumn distribution of epipelagic fishes and squids in the Okhotsk Sea and Western North Pacific Ocean off the Kuril Islands and Southeast Hokkaido // Bull. Natl. Res. Inst. Far seas Fish. No. 35. P. 113–130.
- Nesis K.N. 1997. Gonatid squids in the Subarctic North Pacific: ecology, biogeography, niche diversity and role in the ecosystems // Adv. Mar. Biol. The Biogeography of the Oceans. V. 32. P. 245–325.
- Nesis K.N. 1998. The gonatid squid, *Berryteuthis magister* (Berry, 1913): distribution, biology, ecological connections and fisheries // Contributed papers to international symposium on large pelagic squids / Okutani T. (ed.). Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo, P. 233–249.
- Nesis, K.N., Nezlin N.P. 1993. Intraspecific groupings in gonatid squids // Rus. J. Aquatic Ecol. V. 2 (2). P. 91–102.
- Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I. 1998. A review of the biology of the diamond-back squid, *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae) // Contributed papers to international symposium on large pelagic squids / Okutani T. (ed.). Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo. P. 155–181.
- Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I., Sabirov R.M. 1995. Age, growth and reproductive biology of diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 124, No 1–3. P. 73–87.
- Okutani T. 1966. Studies on early life history of Decapodan Mollusca – II. Planctonic larvae of Decapodan Cephalopods from the Northern North Pacific in summer seasons during 1952–1959 // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. No. 45. P. 61–79.
- Okutani T. 1980. Useful and latent cuttlefish and squids of the World // Nat. Coop. Assoc. Squid Processors. 66 p.
- Okutani T., Kubodera T., Jefferts K. 1988. Diversity, distribution and ecology of gonatid squids in the subarctic Pacific: a review // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. 26 (1). P. 159–192.
- Okutani T., Tagawa M., Horikawa H. 1987. Cephalopods from continental shelf and slope around Japan. Tokyo. Toshio Printing Co., Ltd. 194 p.
- Springer A.M., McRoy C.P., Flint M.V. 1996. The Bering Sea Green Belt: shelf-edge processes and ecosystem production // Fisheries oceanography. Vol. 5 (3/4). P. 205–223.
- Stabeno P.J., Reed R.K. 1994. Circulation in the Bering Sea basin observed by satellite-tracked drifters: 1986–1993 // J. Phys. Res. Vol. 24. P. 848–854.
- REFERENCES**
- Alexeyev D.O. 1989. Settling by squids of the Loliginidae family of shallow waters remote from the shelf // Current problems of fisheries research. M.: VNIRO Publish. P. 29–39. (In Russ.).
- Alexeyev D.O. 2007. The role of North Kurile Islands area in functional structure of populations of schoolmaster squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) // Trudy VNIRO. V. 147. P. 246–265. (In Russ.).
- Alexeyev D.O. 2009. Influence of hydrometeorological factors on forming of commercial aggregations of schoolmaster squid off north Kurile Islands // Abstracts X All-Union. Conf. Probl. Fishery Forecasting. PINRO Publish. P. 14–15 (In Russ.).
- Alexeyev D.O. 2012 a. Influence of hydrometeorological factors on forming of aggregations of schoolmaster squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1911) (Cephalopoda, Mollusca) off north Kurile Islands // Voprosy rybolovstva. V. 2 (50). P. 353–264. (In Russ.).
- Alexeyev D.O. 2012 b. On possible approaches to the exploitation of stocks of the Commander squid *Berryteuthis magister*, taking into account the functional structure of areas of its populations // Materials Russ. Sci. Conf. devoted to 80th anniversary of KamchatNIRO. Petropavlovsk-Kamchatsky. KamchatNIRO. P. 249–257. (In Russ.).
- Alexeyev D.O. 2018. View on spatial and functional structure of the Okhotsk Sea schoolmaster squid *Berryteuthis magister* population // Voprosy rybolovstva. V. 19 (2). P. 150–162. (In Russ.).
- Alexeyev D.O., Bizikov V.A. 1986. Some peculiarities of biology and ecology of the Commander squid (*Berryteuthis magister*) in the area of Simushir Island in January 1985 // Resources and perspectives for the use of squid of the World Ocean. M.: VNIRO Publish. P. 50–57. (In Russ.).
- Alexeyev D.O., Bizikov V.A., Botnev D.A., Lishchenko F.V. 2018. The history of the development of the Commander squid fishery in the waters of Russia and its current state // Trudy VNIRO. V. 170. P. 90–104. (In Russ.).
- Alexeyev D.O., Bizikov V.A., Ponomarov A.A., Khromov D.N. 1989. Submarine observations on behavior and distribution of Commander squid and other cephalopods in the North Pacific Ocean // Submarine research in bioceanological and fishery purposes. M.: VNIRO Publish. P. 66–77. (In Russ.).
- Alexeyev D.O., Lishchenko F.V., Kivva K.K. 2017. New method of biomass assess of Schoolmaster squid *Berryteuthis magister* // Voprosy rybolovstva. V. 18 (2). P. 216–230. (In Russ.).
- Alexeyev D.O., Nigmatullin Ch.M. 1996. Feeding of schoolmaster squid in the Olutorsk-Navarin Area // Fishery aspects of

- biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 40–43.
- Arzhanova N.V., Zubarevich V.L., 1997 a. The chemical basis of the bioproductivity of the Sea of Okhotsk // Complex studies of the ecosystem in the Sea of Okhotsk. M.: VNIRO Publish. P. 86–92. (In Russ.).
- Arzhanova N.V., Zubarevich V.L., 1997 b. The seasonal variations in the nutrient stocks in the Sea of Okhotsk as a basis for the estimation of phytoplankton production // Complex studies of the ecosystems of the Sea of Okhotsk. M.: VNIRO Publish. P. 92–97. (In Russ.).
- Arzhanova N.V., Zubarevich V.L., Sapozhnikov V.V. 1995. Seasonal Variability of Nutrient Stocks in the Euphotic Zone and Assessment of Primary Production in the Bering Sea // Complex studies of ecosystems of the Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 162–178. (In Russ.).
- Arkhipkin A.I. 1996. Growth and age of the Commander squid in the Bering Sea // Fishery aspects of biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 88–95. (In Russ.).
- Arkhipkin A.I., Bizikov V.A. 1996. Age structure of the Commander squid juveniles // Fishery aspects of biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 96–101. (In Russ.).
- Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Verkhunov A.V. 1996. Size and age structure, vertical distribution and possible migration routes of the Commander squid juveniles // Fishery aspects of biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 145–148. (In Russ.).
- Atlas of the quantitative distribution of nekton in the Sea of Okhotsk.* 2003. Shuntov V.P., Bocharova L.N. Eds. M.: Nats. Fish. Resources. 1040 p. (In Russ.).
- Ayupov I.R. 2003. Some characteristics of the autumn distribution of potentially commercial cephalopods off Eastern Sakhalin // Trudy SakhNIRO. V. 5. P. 184–199. (In Russ.).
- Beklemishev V.N. 1960. Spatial and functional structure of populations // Bull. MOIP. Sect. Biol. V. 65 (2). P. 41–50. (In Russ.).
- Beklemishev K.V. 1969. Ecology and biogeography of pelagic. M.: Nauka. 291 p. (In Russ.).
- Bizikov V.A. 1996 a. Commander squid in the Bering Sea: its role in ecosystems and biocenological relationships, history and prospects of fishing and research tasks // Fishery aspects of biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 6–8. (In Russ.).
- Bizikov V.A. 1996 b. The size and sex composition of squid catches in 1995 // Fishery aspects of biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 96–101. (In Russ.).
- Bizikov V.A. 1996 c. Distribution and stock of Commander squid in the north-western part of the Bering Sea // Fishery aspects of biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 82–87. (In Russ.).
- Bogdanov K.T., Moroz V.V. 2000. Structure, dynamics and hydrological-acoustic characteristics of the waters of the Kurile Ridge straits. Vladivostok: Dalnauka Publish. 152 p. (In Russ.).
- Burkov V.A. 1963. Some results of oceanographical observations east- and southward of Japan by express-methods // Oceanological research. V. 9. P. 32–41. (In Russ.).
- Verkhunov A.V. 1996 a. Hydrological situation in August and October 1995 // Fishery aspects of biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 25–37. (In Russ.).
- Verkhunov A.V. 1996 b. The role of oceanographic factors in the formation of concentrations of Commander squid and bottom fishes // Fishery aspects of biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 150–155. (In Russ.).
- Verkhunov A.V., Reed R.K., Tkachenko Yu.Yu., Krugov V.V. 1995. Macroscale changeability of the circulation in the Bering Sea (on the results of the expeditions in 1990–1992) // Complex studies of the Bering Sea ecosystems. M.: VNIRO Publish. P. 39–52. (In Russ.).
- Gorbatenko K.M., Chuchukalo V.I., Shevtsov G.A. 1995. Daily Ratio of two Abundant Species of Squids in the Bering and Okhotsk Seas in Autumn-Winter Time // Complex studies of the Bering Sea ecosystems. M.: VNIRO Publish. P. 349–257. (In Russ.).
- Gorbatenko K.M., Shevtsov G.A., Chuchukalo V.I. 2003. Feeding of commander squid *Berryteuthis magister* and its trophic relations with walleye pollock on the continental slope of Simushir and Paramushir Islands in spring // Izvestiya TINRO. V. 135. P. 221–230/ (In Russ.).
- Zhabin I.A., Lobanov V.B., Watanabe S., Vakita M., Taranova S.N. 2010. Water exchange between the Bering Sea and the Pacific Ocean through the Kamchatka Strait // Meteorology and hydrology. № 3. P. 84–92. (In Russ.).
- Karpushin M.A., Sapozhnikov V.V., Tolmachev D.O. 1997. The Kashevarov Bank Eddy Structures and influence on the nutrient distribution // Complex studies of the ecosystems of the Sea of Okhotsk. M.: VNIRO Publish. P. 29–35. (In Russ.).
- Kotenev B.N. 1995. Water Dynamics and the Major Factor of the Long-term Variability of Marine Bioproductivity and reproduction of Fishery Resources in the Bering Sea // Complex studies of the Bering Sea ecosystems. M.: VNIRO Publish. P. 7–39. (In Russ.).
- Lapshina V.I., Muravieva O.E., Stepanenko I.G. 1990. Seasonal and annual changes in the quantitative characteristics of net plankton from the waters of the economic zones of the USSR and the DPRK // Izvestiya TINRO. V. 111. P. 133–145. (In Russ.).
- Lischenco F.V., Alexeyev D.O., Lischenco A.V. 2018. Scales of reproductive system maturity used in schoolmaster squid investigations // Trudy VNIRO. V. 171. P. 26–38. (In Russ.).
- Markina N.P., Khen G.V. 1990. Main elements of the functioning of pelagic communities of the Bering Sea // Izvestiya TINRO. V. 111. P. 79–93. (In Russ.).
- Marti Yu.Yu. 1980. Migrations of marine fishes. M. Pishevaya Promyslennost. 248 p. (In Russ.).

- Meshcheryakova I.M.* 1964. Quantitative distribution of plankton in the southeastern part of the Bering Sea in the summer of 1958 and 1959 // *Trudy VNIRO*. V. 51. P. 141–150. (In Russ.).
- Mordkovich V.G.* 2005. Fundamentals of biogeography. M.: Brodership of scientific publications KMK. 236 p. (In Russ.).
- Nesis K.N.* 1985. Oceanic cephalopods: Distribution, living forms, evolution // M.: Nauka Publishing. 286 p. (In Russ.).
- Nesis K.N.* 1989. Teuthofauna of the Sea of Okhotsk. Biology of squids *Berryteuthis magister* and *Gonatopsis borealis* // *Zoological J.V.* 68 (9). P. 45–56. (In Russ.).
- Nigmatullin Ch.M., Laptikhovsky V.V., Sabirov R.M.* 1996. Reproductive biology of the Commander squid // Fishery aspects of biology of schoolmaster gonate squid and fishes of slope communities of the western Bering Sea. M.: VNIRO Publish. P. 101–124. (In Russ.).
- Parin N.V.* 1968. Ichthiofauna of the oceanic pelagic. M.: Nauka Publish. 186 p. (In Russ.).
- Railko P.P.* 1979. Distribution and somre aspects of biology of Commander squid *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) in the Sea of Japan // Mollusks. General results of research. L.: Nauka Publish. P. 128–129. (In Russ.).
- Railko P.P.* 1983. Biology and distribution of the Commander squid *Berryteuthis magister* around Kurile Islands // Systematics and ecology of cephalopod mollusks. L.: ZIN AN USSR. P. 97–98. (In Russ.).
- Reznik Ya.I.* 1982. Some results of hystological research of female gonads of Commander squid *Berryteuthis magister* in the Olutorsk-Navarin region of the Bering Sea // *Izvestiya TINRO*. V. 106. P. 62–69. (In Russ.).
- Rostov I.D., Yurasov G.I., Rudykh N.I., Moroz V.V., Dmitrieva E.V., Rostov V.I., Nabiullin A.A., Khrapchenkov F.F., Bunin V.M.* 2001. Atlas of oceanography of the Bering and Japan Seas. Vladivostok: V.I. Il'ichev TOI FEO RAS. 106 p. (In Russ.).
- Selivanovsky D.A., Nigmatullin Ch.M.* 2002. On stationary population of schoolmaster squid *Berryteuthis magister* in mesopelagial of the Japan Sea // VI Russ. Conf. on commercial invertebrates. M.: VNIRO Publish. P. 169–172. (In Russ.).
- Skalkin V.G.* 1977. On distribution and biology of Commander squid in the Tatar Strait // All-Union Sci. Conf. res. commercial invertebrates for food, feed and techn. purposes. L.: Nauka Publish. P. 87–88. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A.* 1977. Biological characteristics of *Berryteuthis magister* from the slope of the Bering Sea in Autumn 1976 // All-Union Sci. Conf. res. commercial invertebrates for food, feed and techn. purposes. L.: Nauka Publish. P. 97–98. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A.* 1979. Some results of research of Commander squid *Berryteuthis magister* (Berry) in the Bering Sea // Mollusks. General results of research. L.: Nauka Publish. P. 122–123. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A.* 1983. Seasonal distribution of squid *Berryteuthis magister* in the western part of the Bering Sea // Systematics and ecology of cephalopod mollusks. L.: ZIN AN USSR. P. 129. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A.* 1986. Biology and stocks of squid *Berryteuthis magister* (Gonatidae) around Commander Islands // Resources and perspectives of exploitation of squids in the World Ocean. M.: VNIRO Publish. P. 57–66. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A., Didenko V.D., Railko P.P., Kravchenko N.E.* 1997 A. Biology of the squid *Berryteuthis magister* on the spawning grounds near the Commander Islands // *Izvestiya TINRO*. 122. P. 393–429. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A., Kozlova O.A.* 1986. Reproduction, fertility and abundance of *Berryteuthis magister* squid (Gonatidae) in the Bering Sea // Resources and perspectives for the use of squid of the World Ocean. M.: VNIRO Publish. P. 57–66. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A., Kozlova O.A.* 1988. Some peculiarities of distribution of Commander squid in the western part of the Bering Sea and at East Kamchatka // Resources and the biological basis of rational use of commercial invertebrates. All-Union Conf. Vladivostok: TINRO Publish. P. 74–78. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A., Kun M.S.* 1988. Food composition and feeding of Commander squid *Berryteuthis magister* off Kurile Islands in 1987 // Resources and the biological basis of rational use of commercial invertebrates. All-Union Conf. Vladivostok: TINRO Publish. P. 70–72. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A., Luchin V.A., Didenko V.D., Railko P.P., Kravchenko N.E.* 1997 Б. Conditions for formation of aggregations of the squid *Berryteuthis magister* off the Kuril Islands. *Izvestiya TINRO*. 122. P. 361–374. (In Russ.).
- Fedorets Yu.A., Railko P.P., Didenko V.D., Filatov V.N.* 2000. Manual for search of aggregations and fishery of Commander squid off Kurile Islands // Vladivostok: TINRO Publish. 26 p. (In Russ.).
- Filippova Yu. A.* 1983. Methods for research of cephalopod mollusks of the World Ocean. M.: VNIRO Publish. 31 p. (In Russ.).
- Filippova Yu.A., Alekseev D.O., Bizikov V.A., Khromov D.N.* 1997. Commercial and Mass Cephalopods of the World Ocean. M.: VNIRO Publish. 272 p. (In Russ.).
- Khen G.V.* 1997 A. Main regularities of multi-year changes of the ice cover of the Bering Sea and Sea of Okhotsk // Complex studies of the ecosystems of the Sea of Okhotsk. M.: VNIRO Publish. P. 64–67. (In Russ.).
- Khen G.V.* 1997 Б. Inter-annual dynamics of hydrological areas at the shelf of the western part of the Bering Sea due to meandering of Kamchatka Current // *Izvestiya TINRO*. V. 122. P. 484–496. (In Russ.).
- Khen G.V., Zaochny A.N.* 2009. Variability if the Kamchatka Current transport and water properties in the Kamchatka Strait // *Izvestiya TINRO*. V. 158. P. 247–260. (In Russ.).
- Shevtsov G.A.* 1974. Some features of the biology of the squid *Berryteuthis magister* from Commander Islands // Hydrobiology and biogeography of the shelves of cold and temperate waters of the World Ocean. L.: ZIN AN USSR. P. 68–69. (In Russ.).
- Shevtsov G.A.* 1988. Commander squid (*Berryteuthis magister*) fron the Kita-Yamato Bank in the economical zone of USSR in the Sea of Japan // Resources and the biological basis of rational use of commercial invertebrates. All-Union Conf. Vladivostok: TINRO Publish. P. 78–79. (In Russ.).
- Shevtsov G.A.* 1990. Features of distribution of Commander squid in pelagic off Kuril Islands // V All-Union Conf. on Commercial Invertebrates. M.: VNIRO Publish. P. 99–100. (In Russ.).

- Shuntov V.P. 2016. Why does the pollock (*Theragra chalcogramma*) abundance change // Izvestiya TINRO. V. 185(2). P. 31–48. (In Russ.).
- Shuntov V.P., Svirodov V.V. 2005. The Bering Sea ecosystems at the brink of 20 and 21 centuries // Izvestiya TINRO. V. 142. P. 3–29. (In Russ.).
- Shuntov V.P., Volkov A.F., Temnykh O.S., Dulepova E.P. 1993. Alaska pollock in the ecosystems of the Far Eastern Seas. Vladivostok: TINRO Publish. 426 p. (In Russ.).
- Alexeyev D.O., Katugin O.N., Bizikov V.A. 2022. Taxonomic status of squids of the genus *Berryteuthis* Naef, 1921 (Gonatidae, Oegopsida) inhabiting the Sea of Japan // Ruthenica (Русский малакологический журнал), 32 (2), P. 53–59.
- Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Krylov V.V. Nesis K.N. 1996. Distribution, stock structure and growth of the squid *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and autumn in the Western Bering Sea // Fish. Bull. 94 (1). P. 1–30.
- Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Verkhunov A.V. 1998. Distribution and growth in juveniles of the squid *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) in the Western Bering Sea // Sarsia. Vol. 83. P. 45–54.
- Drobny P., Norcross B.L., Bickford N. 2007. Age, growth and movement of the squid species *Berryteuthis magister* in the Eastern Bering Sea // The changing North Pacific: Previous patterns, future projections, and ecosystem impacts. PICES 16th Ann. Meeting. P. 74.
- Jefferts K. 1988. Zoogeography of cephalopods from the northeastern Pacific Ocean // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. 26 (1). P. 123–157.
- Jorgensen E.M. 2003. Identification of gonatid squid spawning areas in the Bering Sea and Gulf of Alaska based on paralarval distribution, with comments on paralarval taxonomy // Biology, recruitment and culture of cephalopods. The International workshop and symposium of CIAC. P. 42.
- Jorgensen E.M. 2007. Identification, distribution and relative abundance of paralarval gonatid squids (Cephalopoda: Oegopsida: Gonatidae) from the Gulf of Alaska, 2001–2003 // J. of Molluscan Studies, 173 (2). P. 155–165.
- Katugin O.N. 1995. Genetic differentiation in *Berryteuthis magister* from the North Pacific // ICES Mar. Sci. Symp. 199. P. 459–467.
- Katugin O.N. 2000. A new subspecies of the schoolmaster gonate squid, *Berryteuthis magister* (Cephalopoda: Gonatidae), from the Japan Sea // Veliger. V. 43. P. 82–97.
- Katugin O.V., Shevtsov G.A., Zuev M.A., Didenko V.D., Kulik V.V., Vanin N.S. 2013. *Berryteuthis magister*, Schoolmaster Gonate squid // Advances in squid biology, ecology and fisheries. Part II. Nova Science Publisher Inc. P. 1–48.
- Kim Y., Lee D.W., Wong K.B., Chun Y.Y. 2008. First record of three species of octopodidae and gonatidae, cephalopods in the East Japan Sea // J. Envir. Biol. Vol. 29 (4). P. 581–584.
- Kubodera T. 1992. Biological characteristics of the gonatid squid *Berryteuthis magister magister* (Cephalopoda: Oegopsida) off Northern Hokkaido, Japan // Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo. No. 25. P. 111–123.
- Kubodera T., Jefferts K. 1984. Distribution and abundance of the early life stages of squid, primarily Gonatidae (Cephalopoda, Oegopsida), in the Northern North Pacific (part 2) // Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. A. Vol. 10 (4). P. 165–193.
- Kubodera T., Pearcy W.G., Murakami K., Kobayashi T., Nakata J., Mishima S. 1983. Distribution and abundance of squids caught in surface gillnets in the Subarctic Pacific, 1977–1981 // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. Vol. 30 (1,2). P. 1–49.
- Nagasaki K., Ueno Y., Sakai J., Mori J. 1998. Autumn distribution of epipelagic fishes and squids in the Okhotsk Sea and Western North Pacific Ocean off the Kuril Islands and Southeast Hokkaido // Bull. Nat. Res. Inst. Far seas Fish. No. 35. P.113–130.
- Nesis K.N. 1997. Gonatid squids in the Subarctic North Pacific: ecology, biogeography, niche diversity and role in the ecosystems // Adv. Mar. Biol. The Biogeography of the Oceans. V. 32. P. 245–325.
- Nesis K.N. 1998. The gonatid squid, *Berryteuthis magister* (Berry, 1913): distribution, biology, ecological connections and fisheries // Contributed papers to international symposium on large pelagic squids / Okutani T. (ed.). Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo, P. 233–249.
- Nesis, K.N., Nezlin N.P. 1993. Intraspecific groupings in gonatid squids // Rus. J. Aquatic Ecol. V. 2 (2). P. 91–102.
- Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I. 1998. A review of the biology of the diamond-back squid, *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae) // Contributed papers to international symposium on large pelagic squids / Okutani T. (ed.). Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo. P. 155–181.
- Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I., Sabirov R.M. 1995. Age, growth and reproductive biology of diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 124, No 1–3. P. 73–87.
- Okutani T. 1966. Studies on early life history of Decapodan Mollusca – II. Planctonic larvae of Decapodan Cephalopods from the Northern North Pacific in summer seasons during 1952–1959 // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. No. 45. P. 61–79.
- Okutani T. 1980. Useful and latent cuttlefish and squids of the World // Nat. Coop. Assoc. Squid Processors. 66 p.
- Okutani T., Kubodera T., Jefferts K. 1988. Diversity, distribution and ecology of gonatid squids in the subarctic Pacific: a review // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. 26 (1). P. 159–192.
- Okutani T., Tagawa M., Horikawa H. 1987. Cephalopods from continental shelf and slope around Japan. Tokyo. Toshio Printing Co., Ltd. 194 p.
- Springer A.M., McRoy C.P., Flint M.V. 1996. The Bering Sea Green Belt: shelf-edge processes and ecosystem production // Fisheries oceanography. Vol. 5 (3/4). P. 205–223.
- Stabeno P.J., Reed R.K. 1994. Circulation in the Bering Sea basin observed by satellite-tracked drifters: 1986–1993 // J. Phys. Res. Vol. 24. P. 848–854.

Поступила в редакцию 25.04.2022 г.
Принята после рецензии 11.07.2022 г.