



УДК 574.52/594.58

Промысловые виды и их биология

Особенности возраста и роста кальмаров *Berryteuthis septemdentatus* и *B. magister*

В.Р. Зимина¹, О.Н. Катугин²

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187; Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (ФГБОУ ВО «МГУ им. М.В. Ломоносова»), г. Москва, Ленинские горы д.1, стр. 12, Москва, 119234

² Тихоокеанский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), пер. Шевченко, 4, Владивосток, 690091
SPIN-код: В.Р. Зимина – 3433-2821; О.Н. Катугин – 8379-6601

Цель работы – выявить различия в особенностях возраста и роста кальмара *Berryteuthis septemdentatus* из Японского моря и командорского кальмара *B. magister* из Берингова моря по возраст-регистрающим структурам (статолитам).

Методы, использованные в работе, основаны на анализе возраст-регистрающих структур: обработка статолитов, включая фиксацию, заливку и шлифовку, и последующий анализ полученных шлифов (подсчёт точных приростов на срезах статолитов в проходящем свете и статистическая обработка счётных признаков для получения характеристик возраста и роста кальмаров).

Результаты позволили выявить видовые особенности роста кальмаров *B. septemdentatus* и *B. magister*; показано, что на ранних этапах онтогенеза у *B. septemdentatus* более высокие темпы роста, чем у *B. magister*; однако на более поздних этапах онтогенеза скорость роста *B. magister* выше, чем у *B. septemdentatus*.

Обсуждение выявленных различий в темпах роста двух морфологически и филогенетически близких видов кальмаров позволило предположить, что более высокий темп роста *B. septemdentatus* на более ранних онтогенетических стадиях может быть связан с тем, что у этого вида более крупные размеры зрелых яиц и, как следствие, предположительно более крупные начальные размеры параларвы после выхода из яйца. Однако с возрастом скорость роста *B. septemdentatus* становится меньше, чем у *B. magister*, по всей видимости, в виду того, что первый вид обитает в более холодных условиях глубоководья Японского моря по сравнению с температурными условиями глубоководья районов обитания *B. magister*.

Новизна данной работы заключается в получении первых результатов сравнения возраста и роста кальмаров *B. septemdentatus* и *B. magister* на основании подсчёта колец роста на возраст-регистрающих структурах (статолитах), а также в анализе возрастных характеристик сравнительно широкого размерного ряда особей *B. septemdentatus* с длиной мантии 141-203 мм.

Ключевые слова: *Berryteuthis septemdentatus*, *Berryteuthis magister*, статолиты, возраст, темпы роста, Японское море, Берингово море.

Age and growth patterns in squid *Berryteuthis magister* and *B. septemdentatus*

Victoria R. Zimina¹, Oleg N. Katugin²

¹ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okruzhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia; M.V. Lomonosov Moscow State University («MSU»), 1, build. 12, Leninskie Gory, Moscow, 119234, Russia

² Pacific branch of VNIRO («TINRO»), 4, per. Shevchenko, Vladivostok, 690091, Russia

The purpose of the study was to reveal differences in age and growth patterns in two closely related species: *Berryteuthis septemdentatus* from the Japan Sea and schoolmaster gonate squid *B. magister* from the Bering Sea based on the analysis of age determining structures such as statoliths.

Methods included preparation and processing of statoliths (extraction, gluing and grinding) and counting increments (growth lines) followed by further statistical analysis of daily increments and obtaining characteristics of squids' age and growth.

Results suggested that there were species-specific patterns in growth rates of these two squid species. It appeared that, at earlier ontogenetic stages, growth rates in *B. septemdentatus* are higher than in *B. magister*; however, at later ontogenetic stages, individuals of *B. magister* grow faster than *B. septemdentatus*.

Discussion on the revealed differences in growth patterns between these two morphologically and phylogenetically close species suggested that higher growth rates in *B. septemdentatus* at earlier ontogenetic stages might be related to larger size of ripe eggs and, henceforward, to larger size of newly hatched paralarvae. However, as the squid grow, growth rates in *B. septemdentatus* become slower than in *B. magister* presumably due to colder deepwater habitat in the Japan Sea for the former species compared to deep-sea areas occupied by the latter species.

Scientific novelty includes new information on growth rates and age in *B. septemdentatus* and its comparison with those in the schoolmaster gonate squid *B. magister* as revealed by the analysis of age-recording structures (statoliths), and the use of relatively large size range of *B. septemdentatus* with mantle length from 141 to 203 mm.

Keywords: *Berryteuthis septemdentatus*, *Berryteuthis magister*, statoliths, growth rates, the Japan Sea, the Bering Sea.

ВВЕДЕНИЕ

Из кальмаров семейства Gonatidae промысловое значение имеют представители рода *Berryteuthis* Naef, 1923, который в настоящее время представлен двумя видами. Широко распространённый в Северной Пацифике *B. magister* Berry, 1913 является важным промысловым видом и характеризуется достаточно хорошей степенью изученности [Несис, 1982; Roper et al., 2010; Katugin et al., 2013; Алексеев, 2020]. В том числе, достаточно подробно описаны особенности его роста [Arkhipkin et al., 1996]. Второй вид, *B. septemdentatus* Sasaki, 1915, является эндемиком Японского моря, считается потенциально промысловым видом [Шевцов, 1988; Бизиков, Филиппова, 1999], однако постоянного его промысла не существует. Вследствие этого он изучен в значительно меньшей степени. Полноценных исследований возраста, роста, а также популяционной биологии данного вида пока ещё не проводилось. В единственной работе, посвящённой оценке роста и возраста *B. septemdentatus* (авторы использовали название *B. magister shevtsovi*), приводятся оценки возраста и темпов роста по суточным отметкам на статолитах молоди и неполовозрелых особей кальмара [Lu et al., 2022]. Таким образом, любая новая информация о росте *B. septemdentatus* будет актуальна.

Целью настоящей работы является первоначальное описание характера темпов роста вида *B. septemdentatus*, определение возраста кальмаров из небольшой выборки, полученной из траловых уловов в северо-западной части Японского моря в 2014 году. Нами рассчитаны возраст (в днях) и темпы роста для более крупных особей из двух небольших выборок *B. septemdentatus* из Японского моря. В данной работе использованы оригинальные данные по определению возраста и темпов роста *B. septemdentatus*, а также приведено сравнение полученных данных с ранее опубликованными данными по возрасту и росту данного вида кальмара из Японского моря и данными по возрасту и росту близкородственного вида *B. magister*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Две выборки *B. septemdentatus*, были собраны из уловов донных тралений, выполненных на НИС «Бухоро» («ТИНРО-Центр») на материковом склоне в северо-западной части Японского моря в июле (табл.).

Для всех собранных кальмаров был выполнен биологический анализ, включающий определение пола, стадий зрелости репродуктивной системы, измерение длины мантии с точностью до 1 мм, массы тела с точностью до 1 г; у самок также измеряли длину

Таблица. Дата и район сбора проб *B. septemdentatus*

Table. Date and area of sampling *B. septemdentatus*

Дата	Координаты	Количество экз.
11.07.2014	42°24,5'с.ш.131°34,9'в.д.	19
18.07.2014	42°27,8'с.ш. 132°30,0'в.д.	19

нидаментальных желёз с точностью до 1 мм. Стадии зрелости гонад определяли по шкале стадий зрелости репродуктивной системы, используемой в ТИНРО [Федорец, 2006]: незрелые самки и самцы включают особей на 1 и 2 стадиях, созревающие самцы представлены особями на стадиях зрелости 3 и 4, зрелые самцы – на 5 стадии, созревающие самки – на стадиях 3-5, а зрелые самки представлены особями на стадии зрелости 6.

У всех проанализированных кальмаров извлекали левый и правый статолиты из органов равновесия,статоцистов, через разрез с вентральной стороны в основании головы позади воронки. Для хранения статолиты помещали в 96%-ный этиловый спирт.

Обработку статолитов для последующего подсчёта суточных отметок роста выполняли по стандартной методике [Arkhipkin, Shcherbich, 2012]. Статолиты шлифовывали с двух сторон. Перед шлифовкой статолиты монтировали на предметное стекло при помощи смолы Crystalbond 509. Шлифовку с каждой стороны статолита проводили наждачной бумагой зернистостью 1000 или 1500 грид, а затем полировали на бумаге зернистостью 3000 грид. Всего оценки возраста были выполнены у 36 экземпляров кальмаров (27 самок и 9 самцов), поскольку у двух кальмаров пол не был определён.

Подготовленные статолиты с каплей глицерина накрывали покровным стеклом. Подсчёт возраста осуществляли не менее трёх раз на увеличении 40× микроскопа Микмед-6. За возраст в днях принимали среднее арифметическое значение посчитанного количества отметок роста на статолите (рис. 1). Первую отметку (личиночный статолит) принимали за первые сутки жизни.

Обработку данных выполняли в программе Microsoft Excel, с построением графиков зависимости возраста кальмаров от длины мантии (раздельно по полам и определением коэффициента детерминации (R^2), по аналогии с тем, как это было выполнено в других подобных работах) [Arkhipkin et al., 1996; 1998; Arkhipkin, Shcherbich, 2012]. При выделении размерных классов по длине мантии кальмаров был использован шаг в 10 мм.

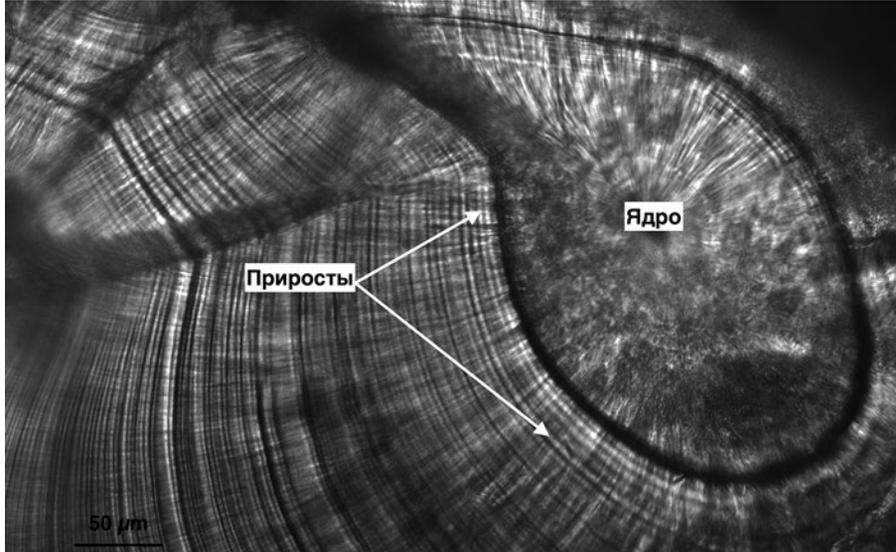


Рис. 1. Двухсторонний шлиф статолита кальмара *B. septemdentatus*

Fig. 1. Bilateral section of *B. septemdentatus* statolith

Ввиду малочисленности выборки и небольшого диапазона размерного ряда исследованных кальмаров (см. ниже), мы посчитали возможным пренебречь нелинейностью размерно-возрастной зависимости и в качестве функции линии тренда выбрать линейную зависимость $y = a + b x$, где: y – длина мантии в возрасте x ; a и b – оцениваемые параметры. Это обеспечило сопоставимость с полученными ранее данными о темпах роста *B. septemdentatus* [Lu et al., 2022].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего было исследовано 27 самок, имеющих длину мантии от 151 до 203 мм, и 9 самцов с длиной мантии от 141 до 183 мм. При этом оценки возраста самок составили от 162 до 246 суток, самцов – от 157 до 222 суток. Гистограммы размерно-возрастной зависимости показаны на рис. 2.

Получены линейные уравнения роста:

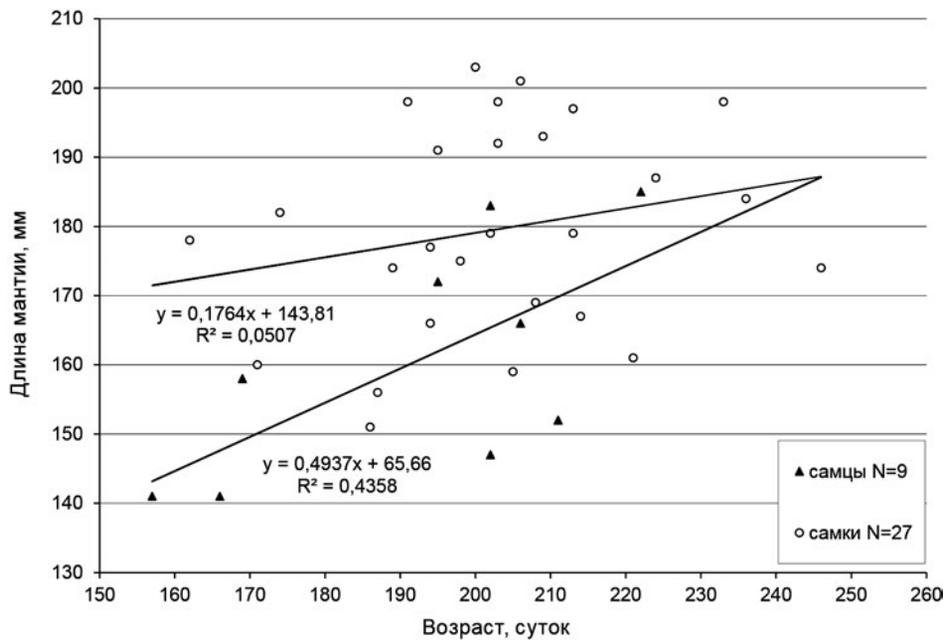


Рис. 2. Соотношение возраста и длины мантии у кальмаров *B. septemdentatus* из северо-западной части Японского моря

Fig. 2. Age and mantle length ratios in the squid *B. septemdentatus* from the northwestern Japan Sea

$y = 0,1764x + 143,81$ ($R^2 = 0,0507$) для самок,
 $y = 0,4937x + 65,66$ ($R^2 = 0,4358$) для самцов,
 где: y – значение длины мантии; x – значение возраста в днях.

В первый выделенный нами размерный класс кальмаров с длиной мантии 141-150 мм входят только самцы в количестве трёх экземпляров, что соответствует 33,3% от выборки самцов. Следующая группировка кальмаров с длиной мантии 151-160 мм включает двоих из девяти самцов. В размерные классы 161-170 и 171-180 мм входят по одному самцу. Последняя выделенная по размерам группировка, в которую попадают два оставшихся самца, составляет по длине мантии 181-190 мм.

Четыре из двадцати семи самок имеют длину мантии от 151 до 160 мм. Следующий размерный класс кальмаров с длиной мантии 171-180 мм составляют 25,9% самок (семь из двадцати семи особей). Три экземпляра оказались с длиной мантии 181-190 мм. В предпоследний выделенный нами размерный класс (191-200 мм) попадают снова 25,9% самок, а особей с длиной мантии больше 201 мм оказалось только две.

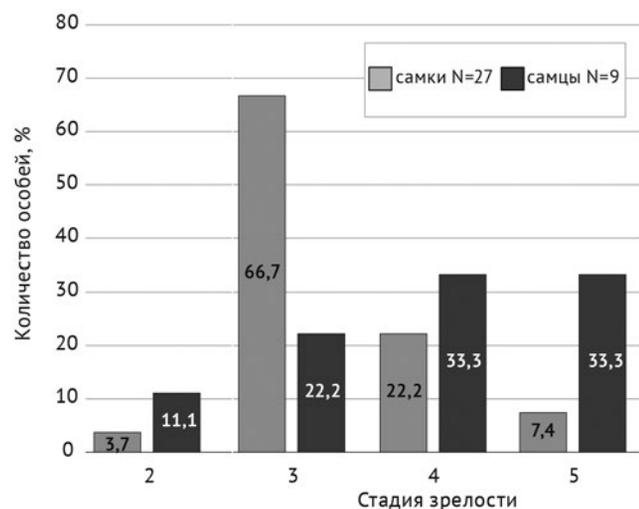


Рис. 3. Соотношение стадий зрелости у самок и самцов *B. septemdentatus*, выловленных в июле 2014 года в северо-западной части Японского моря, для которых определены размерно-возрастные характеристики

Fig. 3. Ratios of mature stages of females and males in *B. septemdentatus* with determined size and age, caught in July 2014 in the northwestern Japan Sea

В целом, самки превосходили самцов по размеру, что подтверждается уровнем значимости $p=0,01 (<0,05)$. Однако, при этом они немного отставали по темпам созревания: из девяти самцов по 33,3% от выборки приходилось на 4 и 5 стадии зрелости, двое самцов находились на стадии зрелости 3 и один

экземпляр – на стадии зрелости 2, в то время как из 27 самок 66,7% находились на 3 стадии, 22,2% – на стадии 4, две особи на стадии 5 и одна особь на стадии 2 (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Обращают на себя внимание полученные нами значения коэффициентов детерминации. Для самок значение $R^2 = 0,0507$ можно объяснить не только небольшой выборкой, но, в первую очередь, большим разбросом величин длины мантии кальмаров, что возможно связано с индивидуальными особенностями роста самок, составляющими в нашей работе большую выборку по сравнению с самцами. Ранее было отмечено, что в пределах различных внутривидовых группировок командорского кальмара встречаются как тугорослые, так и быстрорастущие особи [Архипкин, Бизиков, 1996]. Возможно, именно эти особенности роста командорского кальмара иллюстрируют наличие облака значений размеров мантии у самок.

Для сравнения можно привести лишь данные единственной публикации, в которой обсуждаются возраст и особенности роста *B. septemdentatus* [Lu et al., 2022] (в работе используется название *B. magister shevtsovi*). В этой работе были исследованы кальмары возрастом 51-166 суток и длиной мантии 90-148 мм, собранные в декабре 2018 г. в районе с координатами 35°00'0-39°00'0 с. ш., 130°35'0-134°00'0 в. д., на глубинах 200-600 м в юго-западной части Японского моря.¹ Указывалось, что кальмары находились на 2 и 3 стадиях зрелости (то есть незрелые и созревающие), определённых по универсальной шкале Архипкина [Arkhipkin, 1992]. Для анализа роста самок авторами была выбрана линейная функция, описываемая уравнением $y = 0,4328x + 75,893$ ($R^2 = 0,5939$, $n = 150$), где y – длина мантии в возрасте x . Для описания роста самцов авторы подобрали экспоненциальную модель $y = 74,092e^{0,0044x}$ ($R^2 = 0,6155$, $n = 111$).

Сравнительные данные размерно-возрастных характеристик кальмаров, изученных нами и Лю с соавторами [Lu et al., 2022], представлены на рис. 4. Для объединения этих данных были использованы средние значения возраста и длины мантии самцов и самок из работы коллег [Lu et al., 2022] (95, 39 суток и 116,88 мм; 93,39 и 112,06, мм, соответственно), а также средние значения по длинам мантии внутри выделенных нами размерных классов с соответствующим им средним возрастом. Уровень значимости объединённых данных по самкам составил $R^2=0,7857$,

¹ Указанные в данной работе сроки поимки и орудия лова дают основания предполагать, что в информации о поимке материала могла быть допущена ошибка.

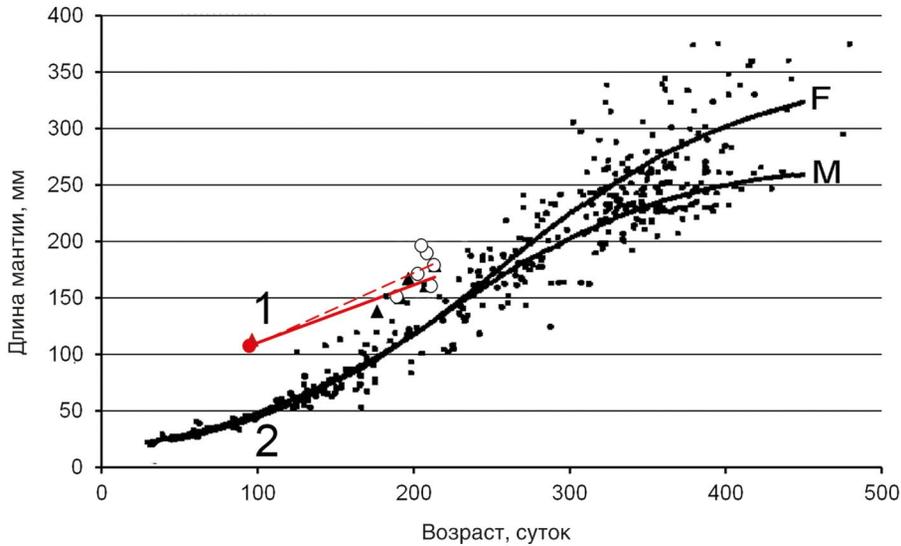


Рис. 4. Совмещённые диаграммы размерно-возрастной зависимости кальмаров *B. septemdentatus* из Японского моря в 2014 г. по нашим данным и 2018 г. по данным [Lu et al., 2022], точки обозначены красным, (1) и *B. magister* из Берингова моря [Arkhipkin et al., 1996] (2). Круги на графике (1) обозначают самок, треугольники – самцов, для графика (2): М – самцы, F – самки

Fig. 4. Combined diagrams of the size-age dependence of *B. septemdentatus* squid from the Japan Sea in 2014 according to our data and in 2018 according to [Lu et al., 2022], red points, (1) and *B. magister* from the Bering Sea [Arkhipkin et al., 1996] (2). Circles in graph (1) denote females, triangles denote males, for graph (2): M – males, F – females

по самцам – $R^2=0,8677$. Обращает на себя внимание сходный характер темпов роста кальмаров обоих полов при размерах мантии до 120 мм и возраста около 110 дней. Учитывая малую величину исследованной нами выборки, а также разные годы и сезоны сбора материала, обсуждать эти особенности темпов роста преждевременно. Однако на объединённом графике показано, что далее самки начинают несколько опережать самцов по темпам роста, что сходится с данными, полученными по командорскому кальмару [Arkhipkin et al., 1996].

Тем не менее, сравнение размерно-возрастных характеристик *B. septemdentatus* с выполненными ранее аналогичными оценками для командорского кальмара *B. magister* [Arkhipkin et al., 1996] указывает на наличие некоторых различий в особенностях роста этих двух близкородственных видов. В диапазоне размеров и возрастов кальмаров *B. septemdentatus*, которые были исследованы нами и Лю с коллегами [Lu et al., 2022], они опережали по темпам роста *B. magister* (см. рис. 4). Можно отметить, что для обоих видов различия в темпах роста самцов и самок были незначительными при длине мантии примерно до 150 мм. При этих размерах *B. septemdentatus* достигали при значительно меньшем возрасте, чем у *B. magister*. Это означает, что в течение первых этапов постэмбрионального развития *B. septemdentatus* опережает командорского кальмара по темпам роста.

Продолжительность жизненного цикла *B. magister* составляет около одного года, при максимально зарегистрированном возрасте до 400-450 суток [Архипкин и др., 1996; Алексеев, 2022]. Для *B. septemdentatus* максимальная продолжительность не известна, но оценка возможной продолжительности жизненного цикла также составляет один год [Алексеев, 2020]. При этом максимальные размеры, достигаемые кальмарами этих видов, сильно различаются. Максимальные размеры *B. magister* по длине мантии могут превышать 350 мм, средние размеры половозрелых самок составляют 250-260 мм, самцов – 220 мм [Arkhipkin et al., 1996; Федорец, 2006; Алексеев, 2020], тогда как размеры *B. septemdentatus* редко превышают 220 мм у самок и 170 мм у самцов [Katugin, 2000].

Предположительно, при сходной продолжительности жизни средние за весь период онтогенеза суточные линейные приросты у командорского кальмара выше, чем у *B. septemdentatus*. Поскольку для кальмаров *B. septemdentatus* в возрасте до 246 суток темпы роста превышают таковые для командорского кальмара (см. рис. 4), это означает, что на более поздних этапах онтогенеза темпы роста *B. septemdentatus* снижаются быстрее, чем у *B. magister*. Вследствие этого максимальные известные размеры командорского кальмара оказываются значительно больше.

К сожалению, имеющихся в нашем распоряжении данных недостаточно для обоснованного обсужде-

ния этих различий. Сложность сравнения усугубляется тем, что обсуждаемые в работе материалы были собраны в разные годы, сезоны и в разных районах. Однако можно высказать несколько предположений о причинах обнаруженных различий. Известно, что *B. septemdentatus* в сравнении с командорским кальмаром в большей степени тяготеет к К-типу репродуктивной стратегии. Это выражается меньшей плодовитостью при более крупных размерах ооцитов по сравнению с *B. magister* [Нигматуллин и др., 1996; Katugin, 2000]. Вследствие этого вышедшие из яиц параларвы *B. septemdentatus* могут иметь более крупные размеры.

Не исключено также, что на темпы роста могут влиять гидрологические условия в водоёмах, населяемых этими видами. Известно, что в летние месяцы средние температуры сезонного прогрева поверхностного слоя воды в Японском море значительно выше, чем в Беринговом [Ростов и др., 2001]. Именно в этом слое в конце весны и летом наиболее часто обнаруживаются параларвы и ранняя молодь *B. magister*. Мы не нашли упоминаний о поимках ранней молоди *B. septemdentatus*, можно только предполагать, что его жизненный цикл и сроки появления молоди сходны с командорским кальмаром [Алексеев, 2020].

Взрослые особи обоих видов обитают в придонных слоях при различающемся температурном режиме. Командорский кальмар в Беринговом море приурочен к тёплому промежуточному слою воды со значениями температуры порядка +3,5-4 °С, на глубинах 200-600 м [Архипкин, 1996; Верхунов, 1996, Федорец, 2006]. Для *B. septemdentatus* в качестве основных глубин обитания указывается диапазон порядка 600-1500 м [Шевцов, 1988; Katugin, 2000; 2004]. В Японском море в пределах таких глубин располагается глубинная холодная водная масса с температурой воды около +0,2-0,7 °С [Ростов и др., 2001].

Если допустить, что значения температуры воды в биотопах, населяемых рассматриваемыми видами кальмаров на разных этапах онтогенеза, могут сказываться на темпах их роста, то упомянутые выше особенности гидрологических режимов Берингова и Японского морей могут гипотетически рассматриваться в качестве факторов, определяющих описанные нами особенности темпов роста *B. septemdentatus* и *B. magister*. Оценка обоснованности такого предположения требует получения дополнительных данных.

Заключение

Различия в темпах роста *B. septemdentatus* и *B. magister* заключаются в более высоких темпах роста *B. septemdentatus* на более ранних этапах онтогенеза с последующим изменением соотношения и более

высокими темпами роста крупных особей *B. magister* на завершающем этапе онтогенеза. В качестве одной из гипотез, объясняющих такие различия, можно предложить, что они определяются более крупными «стартовыми» размерами ранней молоди *B. septemdentatus*. Ещё одним фактором, который может оказывать влияние на различия в темпах роста этих двух видов могут рассматриваться различия особенностей гидрологического режима в водных массах этих морей, служащих биотопами кальмаров на разных этапах их онтогенеза.

Благодарности

Авторы выражают благодарность В.А. Бизикову за обучение изготовлению и чтению двухсторонних шлифов статолитов, консультации по теме возраста и роста командорского кальмара. Также выражается благодарность Д.О. Алексееву за ценные научные консультации по вопросам экологии кальмаров рода *Berryteuthis*, О.А. Хорошутину за помощь с приобретением смолы, необходимой в изготовлении двухсторонних шлифов статолитов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

Соблюдение этических норм

В процессе исследования все этические нормы были соблюдены.

Финансирование

Работа не имела спонсорского финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Д.О. 2020. Пространственная биология командорского кальмара. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 49 с.
- Алексеев Д.О. 2022. Пространственно-функциональная структура популяций кальмаров рода *Berryteuthis* в дальневосточных морях России // Труды ВНИРО. Т. 188. С. 13-48.
- 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: научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе

- совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 145-148.
- Бизиков В.А., Филиппова Ю.А. 1999. Российский промысел головоногих моллюсков имеет шансы на возрождение // Рыбное хозяйство. № 3. С. 32-36.
- Верхунов А.В. 1996. Гидрологическая обстановка в августе и октябре 1995 г. // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: научные итоги беринговоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море. С. 25-37.
- Несис К.Н. 1982. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М: Легкая и пищевая пром-ть. 360 с.
- Нигматуллин Ч.М., Лептиховский В.В., Сабиров Р.М. 1996. Репродуктивная биология командорского кальмара // Промысл. аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 101-124.
- Ростов И.Д., Юрасов Г.И., Рудых Н.И., Мороз В.В., Дмитриева Е.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. Ильичева ДВО РАН. 106 с.
- Федорец Ю.А. Командорский кальмар *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) Берингова и Охотского морей (распределение, биология, промысел). 2006. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 24 с.
- 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.
- 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, Russian Malacological Journal. V. 32. № 2. P. 53-59. DOI 10.35885/ruthenica.2022.32(2).1
- Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Nesis K.N. 1996. Distribution, stock structure, and growth of the squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and fall in the western Bering Sea // Fishery Bulletin. V. 94. 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. V. 83. № 1. P. 45-54. DOI 10.1080/00364827.1998.10413668
- Arkhipkin A.I., Shcherbich Z.N. 2012. Thirty years' progress in age determination of squid using statoliths // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 92. № 6. P. 1389-1398. DOI 10.1017/S0025315411001585
- Arkhipkin A.I. 1992. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages // Journal of Northwest Atlantic Fishery Science. V. 12. P. 63-74.
- Katugin O.N. 2000. A new subspecies of the schoolmaster gonate squid, *Berryteuthis magister* (Cephalopoda: Gonatidae), from the Japan Sea // The Veliger. V. 43. № 1. P. 82-97.
- Katugin, O. N. 2004. Squids of the family Gonatidae from the North Pacific Ocean and their genetic differentiation: controversial issues in their systematics and phylogeny // Ruthenica, Russian Malacological Journal. V. 14. № 1. P. 73-87.
- 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 – Oegopsid squids. New York: Nova Science Publishers. P. 1-48.
- Lu H.J., Ou Y.Z., Teng Y., Chen Z.Y., Chen X. 2022. Age, growth and population structure analyses of the *Berryteuthis magister shevtsovi* in the Japan Sea by statolith microstructure // Fishes. V. 7. № 5. P. 215. DOI 10.3390/fishes7050215
- Roper C.F.E., Jorgensen E.M., Katugin O.N., Jereb P. 2010. Family Gonatidae Hoyle, 1886 // Cephalopods of the world: An annotated and illustrated catalogue of Cephalopod species known to date. V. 2. Myopsid and Oegopsid Squids. Rome: FAO. P. 200-222.

REFERENCES

- fishes of slope communities of the western Bering Sea. Moscow: VNIRO Publish. P. 101-124. (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.).
- Fedorets Yu.A. 2006. Commander squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) from the Bering Sea and the Okhotsk Sea (distribution, biology, fishing). Abstr. PhD diss. in biology. Vladivostok: TINRO. 24 p. (In Russ.).
- Shevtsov G.A. 1988 a. Instruction for fishing commander squid in the Kita-Yamato Bank of the Japan Sea. Vladivostok: TINRO Publish. 14 p. (In Russ.).
- Shevtsov G.A. 1988 b. Commander squid (*Berryteuthis magister*) from the Kita-Yamato Bank in the economic 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.).
- 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, Russian Malacological Journal. V. 32. № 2. P. 53-59. DOI 10.35885/ruthenica.2022.32(2).1
- Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Nesis K.N. 1996. Distribution, stock structure, and growth of the squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and fall in the western Bering Sea // Fishery Bulletin. V. 94. 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. V. 83. № 1. P. 45-54. DOI 10.1080/00364827.1998.10413668
- Arkhipkin A.I., Shcherbich Z.N. 2012. Thirty years' progress in age determination of squid using statoliths // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 92. № 6. P. 1389-1398. DOI 10.1017/S0025315411001585
- Arkhipkin A.I. 1992. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages // Journal of Northwest Atlantic Fishery Science. V. 12. P. 63-74.
- Katugin O.N. 2000. A new subspecies of the schoolmaster gonate squid, *Berryteuthis magister* (Cephalopoda: Gonatidae), from the Japan Sea // The Veliger. V. 43. № 1. P. 82-97.
- Katugin, O. N. 2004. Squids of the family Gonatidae from the North Pacific Ocean and their genetic differentiation: controversial issues in their systematics and phylogeny // Ruthenica, Russian Malacological Journal. V. 14. № 1. P. 73-87.
- 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 – Oegopsid squids. New York: Nova Science Publishers. P. 1-48.
- Lu H.J., Ou Y.Z., Teng Y., Chen Z.Y., Chen X. 2022. Age, growth and population structure analyses of the *Berryteuthis magister shevtsovi* in the Japan Sea by statolith microstructure // Fishes. V. 7. № 5. P. 215. DOI 10.3390/fishes7050215
- Roper C.F.E., Jorgensen E.M., Katugin O.N., Jereb P. 2010. Family Gonatidae Hoyle, 1886 // Cephalopods of the world: An annotated and illustrated catalogue of Cephalopod species known to date. V. 2. Myopsid and Oegopsid Squids. Rome: FAO. P. 200-222.

Поступила в редакцию 14.01.2025 г.

Принята после рецензии 15.02.2025 г.