

На правах рукописи



Алексеев Дмитрий Олегович

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ КОМАНДОРСКОГО КАЛЬМАРА

03.02.10 - гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ
ДИССЕРТАЦИИ НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ
ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК**

Москва - 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО»)

Научный консультант: **Глубоковский Михаил Константинович**
доктор биологических наук
ФГБНУ «ВНИРО»

Официальные оппоненты: **Гебрук Андрей Викторович**
Доктор биологических наук
главный научный сотрудник, руководитель лаборатории донной фауны океана ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН)

Кантор Юрий Израилевич
Доктор биологических наук
ведущий научный сотрудник лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН)

Касумян Александр Ованесович
Доктор биологических наук
профессор кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Ведущая организация: Калининградский государственный технический университет (КГТУ), г. Калининград

Защита состоится 24 декабря 2020 г. в 11⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 307.004.04 при Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17.

Телефон: 8-499-264-69-83, электронный адрес sedova@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО»:
http://www.vniro.ru/files/disser/2020/alekseev_disser.pdf

Автореферат разослан «___» _____ 2020 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Седова
Марина Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Командорский кальмар *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) – один из наиболее массовых представителей кальмаров семейства Gonatidae в северной части Тихого океана. К настоящему времени это самый востребованный и единственный масштабно эксплуатируемый вид головоногих в водах России (Бизиков, 2002; Егорова, Сиренко, 2010; Алексеев и др., 2013, 2018; Jereb, Roper, 2010; Katugin et al., 2013; Arkhipkin et al., 2015). Годовой вылов командорского кальмара Россией колеблется от 80 до 100 тыс. т (Алексеев и др., 2018), составляя около 95 % суммарного вылова кальмаров в водах России.

Командорский кальмар играет существенную роль в экосистемах дальневосточных морей: он входит в рацион морских млекопитающих, птиц и хищных рыб (Акимушкин, 1954; Несис, 1971; Шевцов, 1974; Горбатенко и др., 2013; Ефимкин, 2014; Okutani et al., 1976, 1988; Kawakami, 1980; Gudmundson et al., 2006; Davis et al., 2009). Взрослый кальмар - наиболее многочисленный хищник придонных мезопелагических сообществ Северной Пацифики. Также существенна его роль в качестве «лифта», доставляющего питательное вещество из приповерхностных слоев в мезо- и батипалагиаль у шельфового склона (Орлов, 2000; Алексеев, Нигматуллин, 2002).

Важное промысловое значение определило высокий уровень исследовательского интереса к данному виду в России, по сравнению с другими видами головоногих (Раилко, 1986 А,Б; Несис, 1986, 1987; Шевцов, 1988; Федорец и др., 1999, 2000; Бизиков и др. 2002; Алексеев, 2012 А, Б; Катугин и др., 2014; Алексеев и др., 2017, 2018; Arkhipkin et al., 2005; Katugin et al., 2005 и др.). Популяционная структура и миграции командорского кальмара неоднократно обсуждались исследователями (Катугин, 1998, Федорец, 2006; Алексеев, 2006; Kubodera, 1982; Okutani, 1988; Okutani et al., 1988; Katugin 1995 А, В, 2000 и др.), однако большинство из этих работ не пошло далее определения примерных границ популяций. Между тем, отсутствие четкого представления о пространственной и функциональной структуре ареала командорского кальмара существенно усложнило практику управления его промыслом (Алексеев, 2013; Алексеев и др., 2018).

Изложенное выше определяет актуальность изучения пространственной популяционной биологии командорского кальмара, включающего в себя определение границ ареалов популяций, их пространственно-функциональной структуры, механизмов

поддержания устойчивости популяций, связей между популяциями и, в итоге, выяснение общей пространственно-функциональной структуры ареала командорского кальмара.

Цель и задачи исследования. В свете описанной выше актуальности изучения командорского кальмара, целью данной работы является создание научной основы рационального управления запасами командорского кальмара на базе понимания его популяционной биологии.

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующие задачи:

1. Уточнить особенности экологии командорского кальмара и на этой основе дать определение его видовой жизненной формы.
2. Установить условия, необходимые для существования самостоятельных самовоспроизводящихся популяций командорского кальмара с учетом особенностей его видовой жизненной формы и популяционной биологии.
3. Установить количество независимых популяций командорского кальмара. Определить функциональную структуру ареала и границы популяций, предложить районирование российских вод Дальнего Востока по принципу их роли в формировании ареала командорского кальмара.
4. Выявить общие, характерные в целом для данного вида, черты пространственной организации популяций командорского кальмара. Охарактеризовать особенности биологии командорского кальмара в каждой из выделенных популяций с учетом специфических особенностей населенных биотопов.
5. Рассмотреть статус населения командорского кальмара за пределами основных ареалов его популяций, взаимоотношения этого населения с существующими популяциями, а также роль районов соприкосновения или перекрытия ареалов отдельных популяций в формировании пространственной структуры ареала этого вида.
6. Установить особенности биологии, обеспечивающие устойчивое существование и воспроизводство популяций командорского кальмара.
7. На основании полученных результатов предложить научно обоснованную стратегию регулирования промысла командорского кальмара.

Научная новизна. Применен новый подход к описанию видовой жизненной формы командорского кальмара, основанный на учете особенностей его биологии на каждом этапе онтогенеза. Уточнена характеристика жизненной формы с учетом чере-

дования в течение онтогенеза планктонной эпипелагической жизненной формы парлар-вальных особей, микронектонной пелагической жизненной формы молоди и придонно-пелагической пассивно-нектонной жизненной формы взрослых особей.

Впервые показано, что пространственная и функциональная структура ареала командорского кальмара подчиняются единой закономерности строения, которая основывается на наборе необходимых и достаточных экологических требований, обеспечивающих возможность существования независимой популяции вида с учетом его видовой жизненной формы. Установлено, что необходимым условием существования независимой популяции командорского кальмара является наличие в ареале замкнутой макромасштабной циркуляции вод.

Показано, что в пределах ареала командорского кальмара может существовать ограниченное число независимых популяций в соответствии с числом замкнутых макромасштабных циркуляций Берингова, Охотского и Японского морей и залива Аляска.

Осуществлено пространственное и функциональное районирование всех популяций командорского кальмара. Акватории дальневосточных морей России районированы с учетом их роли в формировании популяционной структуры командорского кальмара.

Впервые описан комплекс биологических адаптаций командорского кальмара, способствующих достижению максимальной устойчивости популяций и вида в целом в условиях существования в населенных им высокопродуктивных слабо сбалансированных сообществах северной части Тихого океана.

Впервые разработана шкала оценки упитанности командорского кальмара (индексов размеров пищеварительной железы) для использования в полевых исследованиях.

Анализ пространственной и функциональной структуры ареалов популяций командорского кальмара, и их миграционных взаимоотношений, а также особенностей биологии кальмара позволяет предложить новую, обоснованную стратегию управления запасами и промыслом командорского кальмара в водах России, которая заключается в согласовании режимов эксплуатации кальмаров в районах промысла со значением этих районов для поддержания репродуктивного потенциала командорского кальмара.

Теоретическое и практическое значение работы. Разработана теоретическая основа для описания пространственной и функциональной структуры ареала пассив-

но-нектонного вида на примере командорского кальмара. Показано, что для него, так же как и для планктонных организмов, обязательным условием существования независимой популяции является наличие замкнутой крупномасштабной циркуляции вод, в которой возможно повторяющееся и устойчивое во времени осуществление полного миграционного и жизненного циклов.

Впервые описан комплекс биологических адаптаций командорского кальмара, обеспечивающих устойчивость его популяций в условиях существования в слабо сбалансированных высокопродуктивных сообществах в районах с существенной сезонной и межгодовой изменчивостью условий среды обитания.

Обосновано возможное количество независимых популяций командорского кальмара в пределах его видového ареала, определены их границы, показана невозможность существования устойчивых популяционных образований в иных границах.

Построение единой картины пространственной и функциональной структуры ареала командорского кальмара в водах России, с учетом особенностей онтогенетических изменений, обеспечивает возможность подхода к управлению запасами командорского кальмара с учетом пространственной и функциональной структуры его ареала и особенностей биологии, направленных на поддержание устойчивости популяций. На основании такого подхода предложена стратегия управления запасами и промыслом этого вида, которая заключается в установлении режима управления промыслом в разных районах в соответствии с ролью этих районов в функциональной структуре эксплуатируемых популяций.

Основные положения, выносимые на защиту. Особенности биологии командорского кальмара в сочетании со сменой в течение одного жизненного цикла пелагической планктонной и придонно-пелагической пассивно-нектонной жизненных форм определяют границы, в пределах которых может существовать самостоятельная популяция таких жизненных форм. Необходимым условием существования независимой самовоспроизводящейся популяции командорского кальмара является наличие в границах ареала замкнутой крупномасштабной циркуляции вод. В пределах акваторий, не отвечающих таким требованиям, возможно существование только псевдопопуляционных образований, которые неспособны к устойчивому самовоспроизводству.

Границы ареалов популяций командорского кальмара определяются особенностями циркуляции вод Северной Пацифики. В пределах ареала командорского кальмара

существуют условия для существования четырех самостоятельных популяций командорского кальмара – берингоморской, охотоморской, япономорской и аляскинской.

Существует единая закономерность формирования функциональной структуры ареалов популяций командорского кальмара. Каждая из популяций командорского кальмара, имеет пространственную организацию, отвечающую этим условиям. Вместе с тем, каждая популяция характеризуется уникальными особенностями организации и биологии, которые определяются особенностями горизонтальной и вертикальной структуры водных масс, формирующих ареал каждой популяции.

Комплекс особенностей репродуктивной стратегии с наличием растянутого периода нереста и сложной системы нерестовых участков, миграционной стратегии, выражающейся в формировании поливариантности миграционного цикла, и оппортунистической, но вместе с тем адаптированной к особенностям населяемых биотопов, пищевой стратегии командорского кальмара обеспечивает достижение максимальной устойчивости его популяций в условиях населяемых им биотопов.

Апробация работы. Основные положения работы представлялись на IV, V, VI, VII, VIII Всероссийских (Всесоюзных) конференциях по промысловым беспозвоночным (1986-2006 гг.), научно-практической конференции «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» (г. Петропавловск-Камчатский, 1999, V(XIV) совещания по изучению моллюсков (г. Санкт-Петербург, 1000 г.), X Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования (г. Мурманск, 2009), Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию ФГУП «КамчатНИРО» (г. Петропавловск-Камчатский, 2012), Первой научной школе молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии (г. Звенигород, 2013), симпозиумах Международного совета по изучению головоногих (СИАС) (г. Кембридж, Великобритания, 1993, г. Пхукет, Таиланд, 2003, г. Ираклион, Греция, 2017).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 42 работы, в том числе 16 работ в изданиях, рекомендованных ВАК, и 2 монографии.

Структура работы. Диссертация изложена на 378 страницах и состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы. Текст работы проиллюстрирован 121 рисунком и включает 23 таблицы. Список цитированной литературы состоит из 481 наименований, в том числе 136 на иностранных языках. 4 приложения имеют общий объем 21 стр.

Благодарности. Я выражаю огромную признательность за ценные консультации и самую разнообразную помощь как в сборе материала, его обработке и работе над рукописью научному руководителю ФГБНУ «ВНИРО» М.К. Глубоковскому, директору ФГБНУ «ВНИРО» по научной работе О.А. Булатову, сотрудникам ВНИРО В.А. Бизикову, А.И. Глубокову, А.И. Буяновскому, М.Г. Карпинскому, А.М. Орлову, С.И. Моисееву, Ф.В. Лищенко, Д.А. Ботневу, Д.О. Сологубу, Н.П. Зименко, П.Ю. Андронову, А.В. Лищенко, Е.С. Бочаровой, С.Ю. Леонтьеву, А.П. Селютину, Е.И. Феоктистову, профессору КГТУ Р.Н. Буруковскому, сотрудникам АтлантНИРО Ч.М. Нигматуллину, А.И. Архипкину, В.В. Лаптиховскому и А. Н. Голубу, сотрудникам ТИНРО Ю.А. Федорцу, О.Н. Катугину и М.А. Зуеву, сотруднику КамчатНИРО Р.Н. Новикову, сотрудникам СахНИРО А.К. Клитину, С.А. Низяеву и И.П. Смирнову. В завершение не могу не упомянуть моих учителей – К.В. Беклемишева, К.Н. Несиса, А.А. Нейман, Б.Г. Иванова, Ю.А. Филиппову, Р.Я. Маргулис.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы

В работе использовались данные, собранные в ходе 29 морских экспедиций в Беринговом, Охотском, Японском морях, у берегов Восточной Камчатки и Курильских островов с 1984 по 2016 гг. Всего было проанализировано 114080 экз. командорского кальмара из 2800 точек забора проб. Также были использованы данные отчетных материалов траловых съемок СахНИРО и материалы научных отчетов ТИНРО, СахНИРО и КамчатНИРО. В целом, районы сбора охватили практически весь ареал командорского кальмара в пределах российских вод (Рис. 1).

В исследованиях использовалась схема биологического анализа головоногих моллюсков ВНИРО (Филиппова, 1983). Определение параларв и ранней молоди командорского кальмара выполнялось на основе идентификационных ключей (Okutani, Clarke, 1992; Sweeney et al., 1996; Jorgensen, 2007). Оценки численности и биомассы выполнялись с помощью программы ГИС "Картмастер" v. 4.1 (Бизиков и др., 2007, 2013). Использовались данные по вылову командорского кальмара за период с 1979 по 2018 гг. из открытых источников (Состояние..., 2016, 2017).

Специализированная шкала стадий зрелости половой системы командорского кальмара (Лищенко и др., 2018), использовавшаяся в работе, была разработана на базе

шкалы, созданной ранее (Нигматуллин и др., 1996). Поскольку в работе использовались данные разных авторов, было выполнено сравнение и сопоставление оценок стадий зрелости по разным шкалам, применявшимся в отечественных исследованиях.

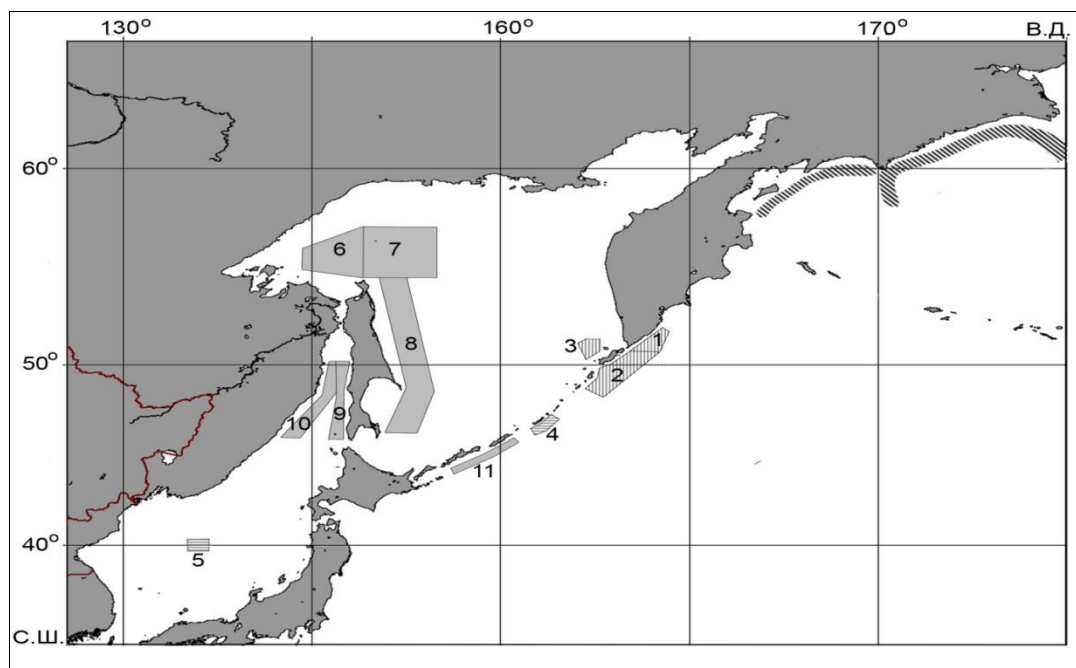



Рис. 1. Районы сбора материалов:  - район работ российско-японской экспедиции в 1993-2002 гг; Районы работ судов «Иоланта», «Министр Ишков», «Борисов», «Томи-мару № 82» в 2005-2016 гг: 1 – Юго-Восточная Камчатки, 2 – тихоокеанская сторона северных Курильских островов, 3 – охотоморская сторона северных Курильских островов. Районы работ НИС «Одиссей» в 1984-1985 гг.: 4 – тихоокеанская сторона островов Симушир и Кетой, 5 – банка Кита-Ямато. Районы траловых съемок СахНИРО в в 1993-2008 гг: 6 – Шантарский район, 7 – район банки Кашеварова, 8 – Восточный Сахалин, 9 – Западный Сахалин, 10 – северное Приморье.

Интенсивность питания оценивалась по 6-балльной шкале (Филиппова, 1973, 1982). Анализ состава пищевого комка выполнялся с 1996 по 2001 гг. (всего 690 желудков). При оценке состава пищевого комка кроме индекса встречаемости использовался «объемный индекс компонента питания» (VCI), который рассчитывался для выборки из n экземпляров по следующей формуле:

$$VCI = \sum_{1...n}(I \times C_v \times D_i)$$

где: I – доля компонента в пищевом комке, в %; C_v – коэффициент переваренности пищи (= 1 при степени переваривания от 0 до 30 %; = 1,5 при степени переваренности от 40 до 60 %; = 2 – при степени переваренности от 70 % и более); D_i – индекс наполнения желудка, в баллах.

Для сравнительного анализа выборок разного размера использовался относительный объемный индекс встречаемости VCI/N , где N – объем (число особей) в выборке.

Оценка упитанности выполнялась с использованием оригинальной 5-балльной шкалы визуальной оценки печени (Алексеев, 2017). С 1997 г. эта оценка была включена как обязательная в схему биоанализа, выполняемого при исследованиях во ВНИРО.

Оценка скоростей миграции выполнялась с учетом данных об изменениях размерного состава уловов, пассивных миграциях кальмара с течениями (Архипкин и др., 1996; Верхунов, 1996 Б; Алексеев, 2006) и оценок скоростей геострофических течений на разных горизонтах (Алексеев и др., 2017).

Названия рассматриваемых в работе водоемов и их частей, в целом, соответствуют действующему рыбохозяйственному районированию. Более дробные районы выделялись в Беринговом море: Наваринский – к востоку от 178° в.д., вплоть до российско-американской границы и к югу от Анадырского залива; Корякский, подразделяемый на две части: восточная часть – от 170° до 178° в.д. и западная часть – от 170° до 175° в.д.; Олюторский залив – в соответствии с принятыми географическими границами; хребет Ширшова – район к югу от м. Олюторский в соответствии с географическим названием (Атлас океанов, 1974) и район полуострова Озерной – от южной оконечности о. Карагинский до п/о Озерной. В Охотском море: Шантарский район – к западу от о. Ионы и к северу от о. Сахалин, район о. Ионы – участок, непосредственно окружающий о. Ионы, банка Кашеварова – участок акватории моря над банкой Кашеварова и ее склонами.

Глава 2. Краткое океанографическое описание рассматриваемого района

В главе приведена краткая характеристика некоторых особенностей океанологии этого района, наиболее существенно влияющих на биологию командорского кальмара и его распространение. В первую очередь это рельеф дна, динамическая вертикальная структура вод, температурный режим.

Район, рассматриваемый в работе, может характеризоваться наличием в его пределах четырех макромасштабных циклонических циркуляций (в Беринговом, Охотском, Японском морях и заливе Аляска), которые формируют определенные черты сходства режимов течений в четырех упомянутых водоемах. Все перечисленные системы течений не являются полностью замкнутыми и связаны с водными массами сопредельных районов входящими и исходящими течениями. Степень обособленности от сопредельных вод различна: минимальная в заливе Аляска и максимальная в

Японском море. Единственным крупным районом в пределах ареала командорского кальмара, в котором отсутствует замкнутая крупномасштабная система течений, является тихоокеанская сторона Курильских островов (вместе с участком с тихоокеанской стороны Камчатки).

Важной особенностью гидрологии большинства рассматриваемых районов (за исключением Японского моря), является наличие в вертикальной структуре вод заглобленного теплого слоя – это теплый промежуточный слой в вертикальной структуре вод Северной Пацифики (включая залив Аляска) и Берингова моря и теплый глубинный слой в Охотском море. Как будет показано в последующих главах, теплый заглобленный слой играет важную роль в биологии командорского кальмара, Уникальность Японского моря, с отсутствием такого теплого глубинного слоя, существенно сказалась и на биологии населяющего его командорского кальмара.

Глава 3. Система понятий и терминов, используемых в работе

В связи с существованием различных трактовок понятий, используемых при описании пространственно-функциональной структуры ареала и механизмов поддержания устойчивости популяций в главе приводится обсуждение и описание системы понятий и терминов, используемых в данной работе.

3.1. Определение пространственной биологии. В гидробиологии многократно и достаточно подробно обсуждалась «двойственность» биогеографии как пограничной дисциплины, сочетающей в себе элементы географии и биологии (Беклемишев, 1982; Лёвушкин, 1982; Кафанов, 2005; Жирков, 2010, 2017 и др.) и было предложено разделять «географическую» и «биологическую биогеографию». Жирков (2017) определил объектом биологической биогеографии крупномасштабную гетерогенность биосферы, строящуюся «на основе изучения ландшафтов, биоценозов, биот и стаций», то есть сообществ или систем, населенных сообществами. В противоположность этому, исследования в рамках «географической биогеографии» сводятся к ранжированию географических регионов по признаку своеобразия фауны (напр: Семёнов, 1982; Несис, 1985; Алексеев, 1991; Бандурин, Карпинский, 2015). Применение экологических признаков в биогеографическом районировании обычно считается недопустимым (Беклемишев, 1982; Голиков, 1982; Старобогатов, 1982; Кафанов, Кудряшов, 2000). Исследование, посвященное изучению особенностей пространственной организации единственного вида, с точки зрения «географической» биогеографии теряет

смысл, так как при таком исследовании невозможно определение географических границ таксонов. Тем более важным в исследовании одного вида становится изучение экологических аспектов пространственного распределения организмов.

В «биологической биогеографии» масштабом объектов предложено считать масштабы сообщества (Жирков, 2017) – возможно, потому, что они, в общем, сравнимы с масштабами классического биогеографического районирования. Следуя такой логике, предмет «биологической биогеографии» ограничивается предметами синэкологии. Для исследования демэкологического уровня (как настоящее), следуя логике «кластеризации» биологических дисциплин (Михайловский, Захваткин, 1986), также должна выделяться соответствующая дисциплина, которая пока не получила формального названия. В общем же случае пространственно-экологические исследования всех уровней можно объединить под названием «пространственная биология». Такое название достаточно точно отражает суть настоящей работы.

3.2. Определение популяции, внутривидовых и межвидовых отношений. Из множества определений популяции (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Наумов, 1977; Гиляров, 1990; Шилов, 1999; Буяновский, 2004; Северцов, 2013 и др.) за основу мной было принято экологическое определение популяции Арнольди (1957) и В.Н. Беклемишева (1960), незначительно трансформированное К.В. Беклемишевым (1969): «популяция есть совокупность особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих общий участок среды обитания, более или менее обособленный от участков, занятых другими популяциями того же вида». С учетом случаев симпатрии популяций у головоногих (Несис, 1977; Бизиков, 1996; Шевцов, Мокрин, 1998; Нигматуллин, 2002; Мокрин, 2006), такое определение следует немного уточнить: популяция – это совокупность особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой, совместно населяющих общий участок среды обитания и более или менее обособленных от других совокупностей особей того же вида.

Иерархия популяций, используемая в настоящей работе, была сформулирована В.Н. Беклемишевым (1960) и применена к морским видам К.Н. Беклемишевым (1969) и строится на экологических принципах, с определением отношений между популяциями и внутри них по степени внутривидового взаимодействия между формирующими ее особями, межвидового взаимодействия, и родственных отно-

шений между популяциями. С точки зрения внутривидового взаимодействия особей, в зависимости от размера и характера внутривидовых контактов, можно разделять простые популяции и суперпопуляции. Применение популярного в настоящее время понятия метапопуляции (Levins, 1969; Hanski, 1998, 1999) в условиях океанской пелагиали, с гораздо меньшей дискретностью элементарных биотопов и непостоянством положения экологических границ не очень удачно. Говорить о метапопуляционной структуре применительно к командорскому кальмару следует говорить с большой условностью.

С точки зрения межвидового взаимодействия популяции могут подразделяться на независимые и зависимые (В.Н. Беклемишев, 1960; К.В. Беклемишев, 1969). Псевдопопуляции могут иметь некоторые признаки, характерные для популяций, но существуют только за счет притока особей извне и не способны к самовоспроизводству. Чтобы исключить двусмысленности, в работе принято следующее определение: в псевдопопуляции невозможно самопополнение потомством особей, ее населяющих – в противном случае ее можно считать крайним случаем зависимой популяции.

3.3. Ареал вида и ареал популяции. Достаточно часто указывается на ограничение использования в биогеографическом исследовании термина «ареал» уровнем не ниже вида (напр.: Жирков, 2010, стр. 306). Тем не менее, в экологии понятие «ареала популяции» также давно используется (Беклемишев В.Н. 1960; Беклемишев К.В., 1967; Виноградов, 1969; Родин, 1985; Клитин, 2002; Буяновский, 2004; Первеева, 2005; Алексеев, 2012 Б; Карасёв, 2014; Сологуб и др., 2018; Карасёв, Карпинский, 2018). Понятие ареала имеет множество трактовок (Жирков, 2010). Применительно к пелагическим организмам К.В. Беклемишев (1969) использовал определение Гессе (1924). Это определение невозможно механически перенести на определение ареала популяции: поскольку ареал вида принимается в этой работе как элементарная единица биогеографического районирования, то есть в *географической биогеографии*, а ареал популяции – предмет рассмотрения экологической дисциплины – *пространственной биологии*. Однако, отталкиваясь от определения, сформулированного Беклемишевым, ареал популяции можно охарактеризовать как «область распространения популяции, в пределах границ, определяемых комплексом факторов среды, препятствующих ее расширению».

В пелагиали, с проницаемостью и подвижностью границ, возникает проблема подвижности границ ареалов (Беклемишев, 1967). Эта проблема многократно обсуждалась (Беклемишев, 1969; Яблоков, 1987; Шилов, 1999; Жирков, Леонтович, 2012). Беклемишев (1969) предложил считать границей ареала полосу, заключенную между точками, в которых исследуемый вид встречается при каждом исследовании, и точками, где вид не был встречен ни разу. Необходимости в таком формальном определении положения границ ареала популяции нет, если исходить из того, что экологическая граница в пелагиали вполне конкретна и определяется как градиент или комплекс градиентов среды, создающих преграду, определяемую пределами экологической реакции популяции.

Оказывается, что с переходом от географического к экологическому определению границ ареала сама собой снимается проблема подвижности границ. Например, южная граница распространения субарктических видов в заливе Аляска может, в зависимости от сезона, смещаться на несколько сотен миль. Но если определить границу ареала не линией или полосой на карте, а положением субарктической дивергенции, безотносительно к ее положению на текущий момент, проблема избыточной ширины границы ареала исчезает. Ширина градиентной зоны дивергенции на порядки уже её сезонного хода. Конечно, в практических целях требуется зафиксировать положение этой экологической границы на карте или в координатах. Это будет «моментальный снимок» - положение границы на момент исследования.

3.4. Онтогенез и жизненный цикл командорского кальмара. Обсуждение онтогенеза и жизненного цикла необходимо в связи с тем, что пространственная и функциональная организация ареала служит цели устойчивой реализации жизненного цикла, без чего невозможно существование популяции. У командорского кальмара, являющегося строго моноциклическим видом, жизненный цикл и онтогенез почти тождественны, с одной оговоркой: особи командорского кальмара способны прожить после завершения вымета половых продуктов, вероятно, не менее 1-2 месяцев. Эти особи должны считаться уже выпавшими из жизненного цикла. Это имеет значение для расчета продолжительности жизненного цикла и онтогенеза. В ряде работ (Нигматуллин и др., 1996; Лищенко и др., 2018) онтогенез по окончании периода эмбриогенеза разбивался на несколько этапов: этап параларв и ранней молодежи (эпипелагический), этап преобладающего соматического роста; этап преобладающего генератив-

ного роста, этап зрелости и размножения. Следующая за этапом размножения фаза выбоя и предсмертной дегенерации как часть жизненного цикла не рассматривалась, но, по всей видимости, все-таки может считаться этапом онтогенеза.

3.5. Пространственная и функциональная структура ареала и миграции. В настоящей работе был выбран подход к описанию структуры ареала Парина (1968) и Беклемишева (1967, 1969, 1977). Обобщение этой схемы приведено Беклемишевым (1969: рис. 25). Также была учтена схема пространственной организации ареала nektonных рыб («миграционный треугольник») Харден-Джонса (1968), Кушинга (1979) и Марти (1980). В этой схеме заложены, и указаны отдельно, как пассивные миграции с течениями, так и активные миграции независимо от течений.

В упомянутых схемах присутствует графическая иллюзия «встречных миграций», в связи с чем необходимо обсуждение фактора времени в составлении миграционных схем. Феномен «нелогичности миграционной схемы», с изображением «встречных миграций» или незамкнутых миграционных схем достаточно распространен (например: Федорец, 2003; Мельников, 2013). Между тем замкнутость миграционного цикла является необходимым условием реализации жизненного цикла и существования популяции (Кушинг, 1979). Миграции вполне могут происходить в противоположных направлениях по одному и тому же участку – но в разное время, или же в одно и то же время – но тогда в разных частях ареала (Рис. 2). Из этого следует необходимость анализа миграционных процессов не только в пространстве, но и во времени.

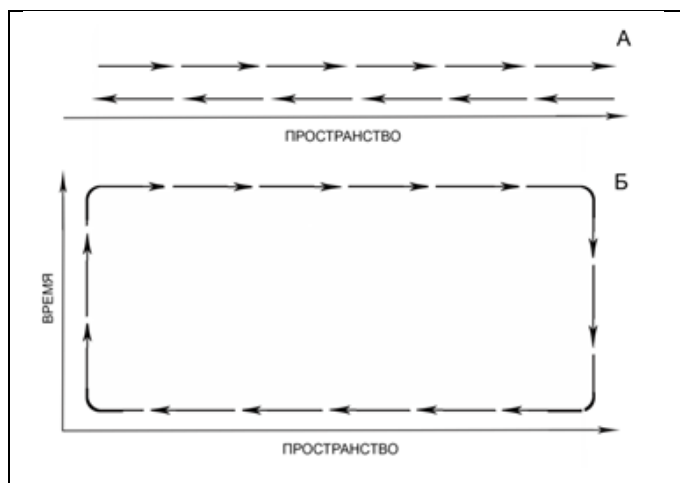


Рис. 2. Простейшая гипотетическая схема миграций без учета (А) и с учетом фактора времени (Б)

масштабе времени, в отличие от более актуального для нас «экологического» масштаба – в течение жизни одного или немногих поколений, однако в популяционных

Миграционный и жизненный циклы осуществляются одновременно и неразрывно в пространстве времени (Несис, Нигматуллин, 2000) что естественно вытекает из единства пространственного и временного аспектов существования всех биологических систем (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Вернадский, 1978). Заметим, что чаще речь идет об «эволюционном»

исследованиях понимание единства пространства и времени так же важно (Нигматуллин, 2004). Иными словами, любая биологическая система, в том числе популяция, существует в пространственно-временном континууме. Невозможно рассматривать реализацию миграционного и жизненного циклов вне пространства или времени. Такой подход будет применен при описании пространственного и функционального строения ареалов популяций командорского кальмара.

В основе описания пространственной и функциональной структуры ареала должно лежать понимание необходимости реализации в пределах ареала популяции жизненного цикла, устойчивая повторяемость которого является необходимым условием существования популяции. Далее из проверенной временем схемы иерархии популяций пелагических видов, разработанной К.Н. Беклемишевым, неизбежно вытекает обязательность сохранения организмами, образующими независимую популяцию, положения зоны размножения в пределах основы ареала (Беклемишев, 1969). Это актуально и для nektonных организмов, так как и они могут оказываться в ситуации, когда возвращение в основу ареала невозможно – то есть и для nektonных видов следует предусмотреть существование некоей области, аналогичной зоне выселения планктонных организмов.

Для nektonных организмов необходимым условием существования популяции является возможность устойчивой и бесконечной, в масштабах экологического времени, реализации не только жизненного, но и миграционного циклов. Поскольку сам по себе миграционный цикл для популяции не является самоцелью, а служит для реализации жизненного цикла, это приводит к признанию необходимости наличия устойчивых замкнутых миграционного и жизненного циклов как необходимого условия для существования независимой самовоспроизводящейся популяции.

В условиях суперпопуляций, населяющих океанические круговороты, прохождение всего миграционного цикла короткоживущими организмами невозможно. Для долгоживущих полициклических видов наоборот, в пределах одного жизненного цикла завершается несколько миграционных циклов. Из этого следует вывод: миграционный и жизненный циклы могут не совпадать по продолжительности, но для устойчивой независимой самовоспроизводящейся популяции обязательно существует некое общее кратное число для миграционных и жизненных циклов, при котором завершение миграционного цикла совпадает с завершением цикла жизненного. Применитель-

но к nektonным организмам область, в которой реализуется такой цикл, и является основной ареала.

Далее следует рассмотреть взаимоотношение основы ареала с областью размножения и зонами выселения. Под областью размножения понимается вся акватория, на которой вид сохраняет способность к размножению (Ekmann, 1953; Беклемишев, 1969; Жирков, 2017). Соответственно, границы области размножения шире границ основы ареала. Такое классическое понимание терминов «основа ареала» и «область размножения» соответствуют иерархии популяций по принципу межпопуляционных отношений. Иерархия пространственной структуры ареала: основа ареала – область нестерильного выселения – область стерильного выселения – оказывается строго согласована с иерархией популяций: независимая – зависимая – псевдопопуляция. Пока эта схема применялась к анализу планктонных популяций, она была вполне удовлетворительной.

Подвижность nekтона создает больше возможностей для усложнения пространственной структуры ареала. Предлагались детализированные схемы пространственной и функциональной структуры ареалов для nektonных видов и подвижного бентоса (Виноградов, 1969; Алексеев, 1991; Буяновский, 2004; Первеева, 2005; Глубоков, Котенев, 2006; Мельников, 2013; Карасёв, 2014; Карасёв, Карпинский, 2018; Сологуб и др. 2018). Выделяемые в этих работах участки, независимо от названия, данного им авторами, в настоящей работе будут называться «зонами» для того, чтобы подчеркнуть отличие от «областей» в понимании Беклемишева (1969).

Ранее мной (1991) для шельфовых кальмаров в пределах основы ареала было предложено выделять зону размножения, нагульную и зимовальную зоны. У командорского кальмара кроме зоны размножения можно выделить районы, населенные преимущественно незрелыми нагуливающимися особями. Соответственно, зона нагула в ареалах популяций командорского кальмара тоже может быть выделена без особых затруднений (Федорец, Козлова, 1986; Архипкин и др., 1996; Федорец и др., 1997 А; Бизиков и др., 1997; Аюпов, 2003; Алексеев 2007, 2012 Б, 2013, 2017, 2018).

Поскольку, командорский кальмар постоянно мигрирует вплоть до начала формирования нерестовых скоплений, говорить о транзитной зоне у командорского кальмара представляется излишним. Не выделяется в основе ареала и зимовальная зона. У командорского кальмара после непродолжительного пребывания ранней мо-

лоди в эпипелагиали жизнь протекает в заглубленном теплом слое воды, не испытывающем сезонной температурной динамики. Показатели среды в нем весьма стабильны и нет необходимости в «пережидании» неблагоприятных условий. Таким образом, целесообразно выделять только зоны размножения и нагула, с учетом того, что они могут существенно перекрываться.

Выделение областей стерильного и нестерильного выселения по отношению к нектону не очень удачно. Ранее (Алексеев, 2012 Б) для описания структуры ареалов популяций командорского кальмара предлагались названия «зона возвратных миграций» – зона, в которой кальмары сохраняют способность вернуться в основу ареала своей популяции; и «зона невозвратных миграций», в определенной мере сравнимая с зоной стерильного выселения планктонных организмов. В районах, которые будут отнесены к зонам невозвратных миграций, в принципе, нельзя исключать возможности спаривания или вымета яиц отдельными особями. Однако самовоспроизводство (пусть самое минимальное) в таких группировках невозможно (Беклемишев, 1960). Важно, что для материнской популяции особи, попавшие сюда, безвозвратно утрачены.

Еще одна важное отличие зон возвратных и невозвратных миграций командорского кальмара в том, что они могут быть также зонами смешения разных независимых популяций. Для нектонного вида, у которого границы своего круговорота не являются непреодолимой преградой, существование таких участков смешения популяций не должно рассматриваться как нечто неординарное. В зависимости от системы течений и положения основ ареалов таких соприкасающихся популяций определенные участки могут иметь разный статус – например, быть зоной возвратного выселения для одной и невозвратного выселения для другой популяции. Эти участки должны: (1) включаться в ареал популяции; (2) рассматриваться как отдельная зависимая популяция только в случае, если у них имеются ключевые внешние признаки популяции (наличие некоей структуры, динамики биологического состояния, наличие признаков размножения, устойчивых скоплений), если таких признаков нет, то эта зона не имеет никакого популяционного статуса; (3) такие зоны могут принадлежать одновременно нескольким популяциям и для особей каждой из них определяется свой статус; (4) попадание особи одной популяции в основу ареала другой популяции приводит к ее объединению с популяцией-реципиентом (Алексеев, 2012 Б).

3.6. Уточнение определения жизненной формы командорского кальмара.

Определение жизненной формы обычно имеет «экстравертную» направленность – в целях «экологической классификации» – для построения некой иерархической системы жизненных форм (Шарова, 1981; Несис, 1985; Нехаев, 2009) . В пространственной биологии такой подход очевиден в случае использования понятия жизненной формы на синэкологическом уровне (Зевина, 1981-1982; Свешников, 1982; Несис, 1985; Свешников, Кантор, 1985). В демэкологических исследованиях понятие «жизненной формы» приобретает «интровертную» направленность – как формулировка основных экологических характеристик вида с учетом всех стадий онтогенеза.

Такой подход к определению жизненной формы предполагает или ее определение в целом, с учетом происходящих в онтогенезе изменений, или же для каждой фазы онтогенеза (Шарова, 1981). Для командорского кальмара, как почти для всех других видов кальмаров, не характерен метаморфоз, и смена стадий онтогенеза происходит без резких изменений в морфологии. Поэтому для него правильнее давать единую характеристику его жизненной формы с учетом всех стадий онтогенеза. В качестве отправной точки при таком подходе к обсуждению жизненной формы командорского кальмара я исхожу из ее понимания как «обобщающей морфоэкологической характеристики» (Несис, 1985; Несис, Нигматуллин, 2000, 2003).

При определении видовой жизненной формы командорского кальмара следует охарактеризовать его положение в толще воды и отношение к двум границам между средами: водной поверхности и поверхности дна. Ранее применялось определение «батипелагический» (Nishimura, 1968) или «нектобентосный» (Несис, 1973 Б, 1985; Несис, Нигматуллин, 2000, 2003). При этом понимание этого определения Несисом не соответствует определению нектобентоса Беклемишева (1980), в котором указывается на обитание вида на дне. Определение командорского кальмара как «бентопелагического» (Katugin, 2002) слишком неконкретное и не раскрывает особенностей экологии вида. Термин «демерсальный» – «вид, проводящий большую часть своей жизни в придонном слое воды» (Жирков, 2017) – исключает оценку принадлежности рассматриваемого объекта к бентическим организмам и также использовался Катугиным с соавторами (Katugin et al., 2006 В). Однако иногда термин «демерсальный» трактуется шире, с отнесением к нему и донных видов (Jefferts, 1983, Moyle, Cech, 2004; Горбатенко, 2018). Взрослый командорский кальмар обитает в придонном слое,

но почти все время держится в толще воды (Алексеев и др., 1986; Селивановский, Нигматуллин, 2002, Kubodera et al., 2009). Опускание на грунт является эпизодической поведенческой реакцией (Алексеев и др., 1989). Поэтому логичнее характеризовать его как придонно-пелагический вид в понимании Парина (1988).

По критерию подвижности командорский кальмар относится к нектону. Однако, определение подвижности нектона иногда бывает недостаточно четким (напр.: Беклемишев, 1977). Командорский кальмар способен активно перемещаться в толще воды (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1986, 1989), скорость передвижения позволяет ему некоторое время направленно передвигаться против течения, но длительное время двигаться против течения он не способен, совершая в течение жизни, в основном, миграции с попутными течениями (Алексеев и др., 2017). С учетом этого характеристика командорского кальмара как «нектонного» вида требует уточнения. Парин (1968) использовал для таких относительно малоактивных видов термин «нектопланктонные», Нигматуллин с соавторами (Nigmatullin et al., 1995; Nigmatullin, Arkhipkin, 1998) – «планктонный нектер». Если разделить нектон по признаку двигательной способности на «активный» (способный мигрировать независимо от направления течений) и «пассивный» (не имеющий такой способности), то можно уточнить характеристику жизненной формы: придонно-пелагический пассивно-нектонный вид.

Учитывая смену в процессе онтогенеза стадий планктонной эпипелагической молодежи и нектонных придонно-пелагических взрослых кальмаров, в характеристику жизненной формы следует добавить уточнение «с эпипелагической планктонной стадией в онтогенезе». В результате, полная характеристика видовой жизненной формы командорского кальмара может быть сформулирована как придонно-пелагический пассивно-нектонный вид с эпипелагической планктонной стадией в онтогенезе.

Глава 4. Особенности биологии командорского кальмара

4.1. Распространение и вертикальное распределение. Ареал командорского простирается в северной части Тихого океана от Корейского пролива и о. Хонсю до северной Калифорнии (Несис, 1973, 1982, 1985; Nesis, 1993, 1998; Филиппова и др. 1997; Катугин, 1998; Федорец, 2003; Okutani, 1967, 1976, 1988; Bernard, 1980; Kubodera, 1982, 1996; Okutani et al., 1987; Gillespie, 1997; Jorgensen, 2003, 2007; Drobny et al., 2007; Kim et al., 2008; Hunsicker et al., 2010; Katugin et al., 2013) (Рис. 3). Он

населяет толщу воды от поверхности и, по крайней мере, до 1100 м (Несис, 1971, 1982, Федорец, 1977, 1979, 1983, 1999; Федорец, Козлова, 1986; Бизиков, 1996; Филиппова и др., 1997; Kubodera, 1992; Nesis, 1995; Jereb, Roper, 2010). Диапазоны глубин обитания существенно разнятся для разных стадий онтогенеза – от приповерхностного слоя для параларв и эпипелагической молодежи (Jefferts, 1983, 1988; Архипкин и др., 1996; Jorgensen, 2003) до верхней батии для зрелых кальмаров. Диапазон обитания взрослого командорского кальмара достаточно хорошо коррелирует с положением теплых глубинных вод в разных водоемах.

4.2. Рост, продолжительность жизни и возраст. Максимальные оценки возраста командорского кальмара составляют около 16 месяцев, обычно не более 14 месяцев (Архипкин, 1996; Arkhipkin et al., 1996; Мельниченко, 2007; Drobny et al., 2007; Lischenko et al., 2017 A). Половозрелость достигается в 9-12 месяцев. Прямые оценки продолжительности эмбриогенеза отсутствуют, различные расчеты дают оценки от 2 месяцев до 2 лет (Несис, 1999; Лаптиховский, 2005), и размерно-весовые зависимости, значительные индивидуальные различия в темпах роста и наличие быстрорастущих и тугорослых группировок описаны Архипкиным с соавторами (Архипкин, 1996; Архипкин и др., 1996; Arkhipkin et al., 1996) и Лищенко (2017).

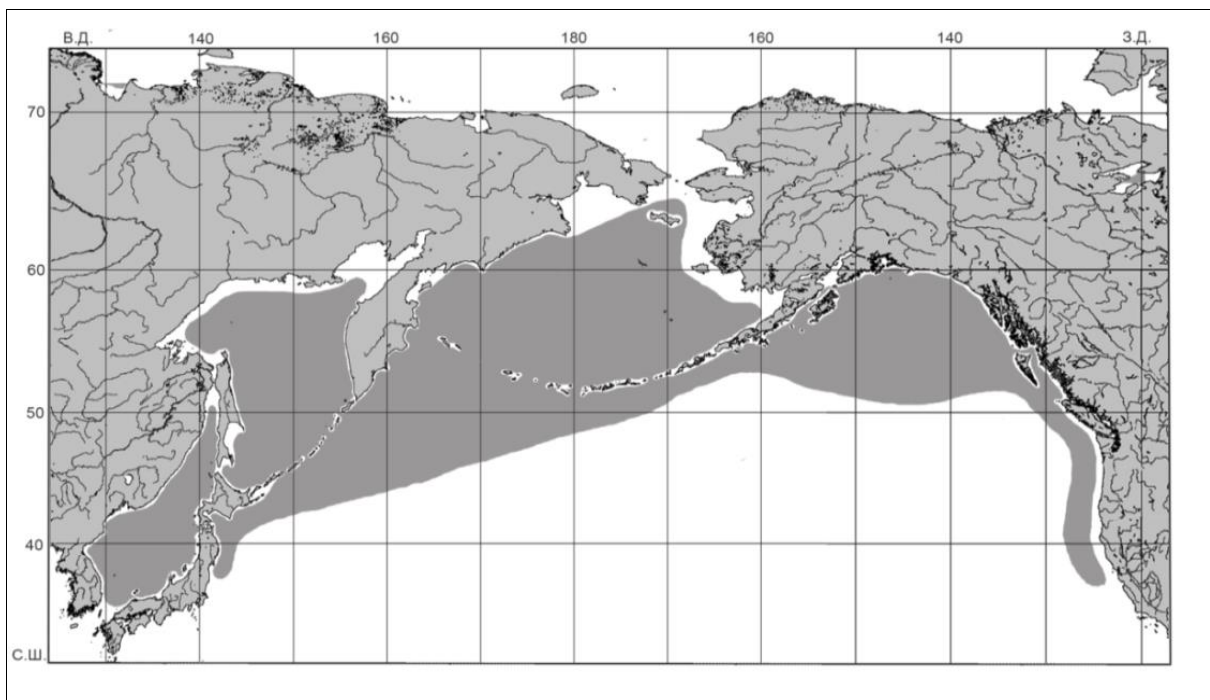


Рис. 3. Ареал командорского кальмара (включая распространение планктонной и придонно-пелагических стадий и районы случайных находок в зонах стерильного выселения)

4.3. *Репродуктивная стратегия, размножение.* Командорский кальмар характеризуется как моноциклический порционнно-нерестующий вид. (Федорец, Козлова, 1986; Nigmatullin, Laptikhovsky, 1994; Лаптиховский, 1995; Nesis, 1996). Потенциальная индивидуальная плодовитость номинативного подвида, в зависимости от размеров, оценивается в 20-115 тыс. ооцитов, в среднем около 45 тыс. ооцитов (Федорец, 1979; Резник, 1983; Федорец, Козлова, 1986; Нигматуллин и др., 1996). Потенциальная плодовитости подвида *B. magister shevtsovi* составляет 1,5-2-10 тыс. ооцитов (Шевцов, 1988 А; Kubodera, 1992; Nesis, 1998; Катугин, 1998; Katugin, 2000).

Для вида характерен феномен компенсаторной резорбции части фонда ооцитов (Нигматуллин и др., 1996, 2000; Лаптиховский, 2005), являющийся своеобразным механизмом для обеспечения длительного порционного нереста энергетическими резервами в условиях недостаточного нагула особей. Доля резорбируемых таким образом ооцитов может составлять от 10-15% до 40%, изредка до 70 % средней величины потенциальной плодовитости. Таким образом, утрата части фонда реализованной плодовитости способствует созданию благоприятных условий для нормального хода нереста.

Рядом авторов предполагается наличие сезонных нерестовых группировок (Бизиков, 1996 Д; Нигматуллин, 1996; Раилко и др., 1996; Nesis, 1998; Федорец, 2006). Альтернативная гипотеза предполагает наличие одного растянутого сезона нереста (Федорец, 1983, 1997 А; Алексеев, 2013) и подтверждается расчетами сроков выклева (Архипкин и др., 1996, 1998), показывающими наличие периода непрерывного нереста продолжительностью около 6 месяцев, а возможно и больше.

4.4. *Онтогенез и смена жизненных форм.* Общая схема онтогенеза командорского кальмара сформулирована Кубодерой (1982) и уточнена Катугин с соавторами (2013). После гипотетической кратковременной придонной параларвальной фазы, существование которой документально не подтверждено, следует подъем параларв в эпипелагиаль. Далее фаза эпипланктонной молодежи сменяется придонно-пелагической фазой, в которой с нагулом и созреванием происходит постепенное опускание кальмаров на большие глубины. Нерест происходит у нижней границы диапазона глубин обитания. Кладки яиц предположительно донные, но до сих пор не обнаружены (кроме одного предварительного сообщения: Катугин и др., 2013).

Вертикальные миграции. На наличие вертикальных суточных миграций командорского кальмара указывалось многократно (Горбатенко и др., 1995; Arkhipkin et al.,

1998). Диапазон вертикальных миграций планктонной молодежи ограничивается слоем сезонного прогрева воды. Опускание молодежи кальмара и усиление ее связи с дном происходит постепенно. Какое-то время она держится в мезопелагиали на некотором удалении от дна. Переход к придонному образу жизни происходит при длине мантии 140-160 мм (Несис, 1989), после чего кальмары совершают суточные вертикальные миграции, ограничивающиеся сверху верхней границей теплого промежуточного слоя (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1989).

4.5. Питание, пищевая стратегия и трофические связи. Командорского кальмара можно охарактеризовать как одного из наиболее массовых консументов 3-4 порядка мезопелагиали Северной Пацифики. Он характеризуется, в целом, оппортунистической стратегией питания, адаптированной к сезонной динамике сообществ Северной Пацифики (Алексеев, Нигматуллин, 2000; Нигматуллин, 2010). Отмечаются изменения спектра кормовых объектов и их доли в диете с ростом кальмара и его морфогенезом. К настоящему времени в диете командорского кальмара установлены 1 вид щетинкочелюстных, 20 видов ракообразных, 11 видов головоногих и 22 вида рыб (преимущественно мезопелагических), 1 вид крылоруких моллюсков, а также ряд таксономических групп без идентификации по видам (Горбатенко и др., 1995, 2003; Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000, 2002; Алексеев и др., 2020). В питании малоразмерных особей преобладают планктонные ракообразные, с ростом происходит увеличение доли рыб и головоногих (Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000; Федорец, 1997 Б, 2006; Несис, 1989; Nesis, 1998; Drobny et al., 2007; Hunsicker et al., 2010). Сезонные изменения в питании отражают изменения размерного состава кальмаров в течение годовичного жизненного цикла. Определенную роль в изменении диеты играет различная доступность кормовых объектов в разные сезоны (Алексеев, Нигматуллин, 1996; Бизиков и др., 1997) (Табл. 1). Установлены также межгодовые изменения значимости отдельных компонентов в питании, что, вероятно, отражает изменения их доступности в разные годы.

Величина суточного потребления пищи командорским кальмаром оценивается в 2,3-4 % от массы тела (Горбатенко и др., 1995; Чучукало, 2006). Оценка накопления кальмаром энергетических запасов (упитанности) возможна по индексу размера пищеварительной железы («печени»). Межгодовое сравнение этого показателя позволяет оценить различия в условиях нагула (Алексеев, 2017) (Рис. 4).

Таблица 1

Изменения спектра питания командорского кальмара (частота встречаемости, %) пищевых объектов в западной части Берингова моря в августе-декабре 1995 г. (по: Алексеев, Нигматуллин, 1996)

Группы пищевых объектов	Месяцы				
	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь
Ракообразные	83,6	56,4	59,7	13,3	5,8
Кальмары	8,2	22,2	17,2	72,7	65,7
Рыбы (все виды)	8,3	23,3	23,0	16,6	28,8
Исследовано желудков	239	918	87	482	274

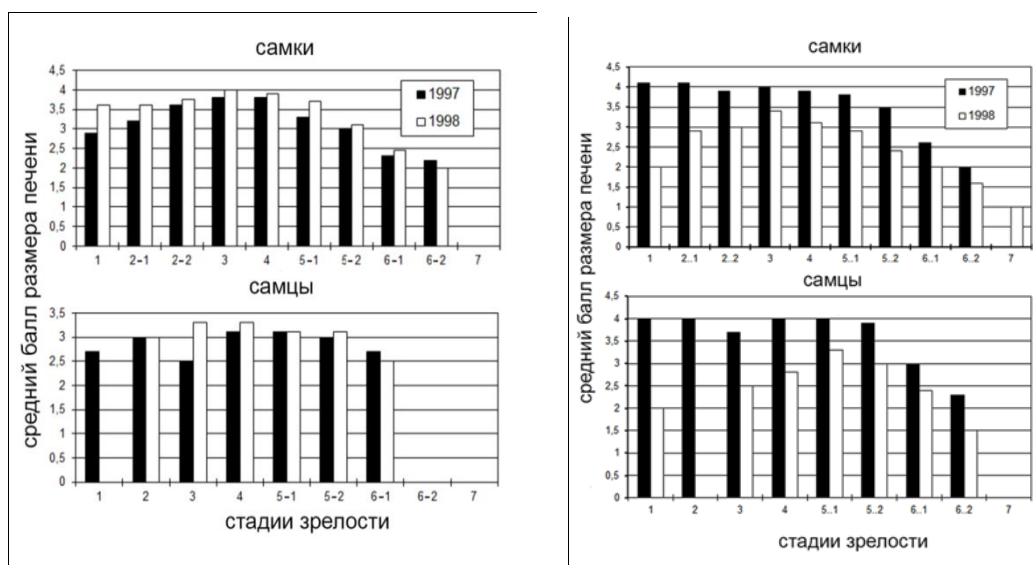


Рис. 4. Средний индекс размера печени командорского кальмара в Олюторском заливе в мае 1997 г. (N=1435) и 1998 г. (N=303), а также в сентябре 1997 г. (N=6230) и 1998 г. (N=1439) (по: Алексеев, 2017)

Сам командорский кальмар отмечен в рационе большинства хищников эпи- и мезопелагиали Северной Пацифики (Орлов, 2000; Ефимкин, 2014; Okutani et al., 1976; Kawakami, 1980; Okutani et al., 1988; Ohizumi et al., 2000; Gudmundson et al., 2006; Davis et al., 2009). На эпипелагическом этапе онтогенеза командорский кальмар выступает конкурентом планктоноядных пелагических рыб, в первую очередь молоди минтая (Глубоков и др., 2000; Алексеев, Нигматуллин, 2002). По мере погружения в придонные слои воды командорский кальмар вступает в конкурентные пищевые отношения с рыбами мезопелагического комплекса (Нигматуллин, Чесалин, 2008). При этом он начинает играть существенную роль в вертикальном переносе энергии из эпипелагиали в мезо- и батипелагиаль (Алексеев, Нигматуллин, 2000).

4.6. Генетические исследования и идентификация популяционной принадлежности. Исследования полиморфизма белков (Шевцов, Эпштейн, 1986, Катугин, 1989, 1993, 1998), а впоследствии - митохондриальной и ядерной ДНК командорского

кальмара (Бочарова, Толочкова, 2012; Katugin, 2002, Katugin et al., 2006; 2015) показали, что в пределах ареала командорского кальмара четко выделяются популяция Японского моря и популяция залива Аляска. Пространственная и экологическая изоляция япономорской популяции почти полная и, видимо, достаточно длительная, достигшая таксономического (подвидового) уровня. Популяция залива Аляска характеризуется достаточной степенью своеобразия, однако не позволяющей говорить о ее таксономической самостоятельности. В пределах Берингова и Охотского морей и прибрежных вод Тихого океана от Японии до западных Алеутских островов, существует огромное надпопуляционное образование с незначительными генетическими различиями внутри него. Наиболее вероятным представляется существование открытых по отношению друг к другу популяций в Беринговом и Охотском морях, генетические различия между которыми минимальны.

Глава 5. Пространственная организация популяций и особенности экологической стратегии командорского кальмара

5.1 Популяции командорского кальмара. Характеристика командорского кальмара как пассивно-нектонного вида с планктонной параларвальной стадией означает, что реализация миграционного и жизненного цикла может осуществляться исключительно с использованием замкнутых циркуляций, которые обеспечивают попадание растущих кальмаров в районы, пригодные для нереста, оттуда – попадание планктонной молодежи в районы, где они, перейдут к придонному образу жизни, и далее возвращение взрослых особей нерестилищам. Такая циркуляция формирует основу ареала популяции, в пределах которой есть возможность для выделения репродуктивной и нагульной зон.

В Северной Пацифике этим требованиям отвечают циркуляции вод в заливе Аляска, Японском море и в Беринговом и Охотском морях. В этих районах население кальмара обладает набором признаков, достаточных для признания популяционного ранга в экологическом смысле. Последняя совокупность рассматривается скорее как единая суперпопуляция по результатам молекулярно-генетических исследований (Катугин, 1998; Katugin, 2006 А), но наличие двух крупномасштабных круговоротов в Охотском море и в Беринговом море (с прилегающим участком Тихого океана) скорее свидетельствуют о наличии двух открытых по отношению друг к другу популяций – охотоморской и берингоморской. Это подтверждается различиями в биоло-

гии кальмара в Охотском и Беринговом морях, скорее характерных для разных популяций. Недавние работы (Лищенко, Лищенко, 2017; Lischenko et al., 2017), показавшие различия в морфологии статолитов, указывают на то, что различия между охотоморской и берингоморской популяциями могут оказаться глубже, чем сейчас представляется.

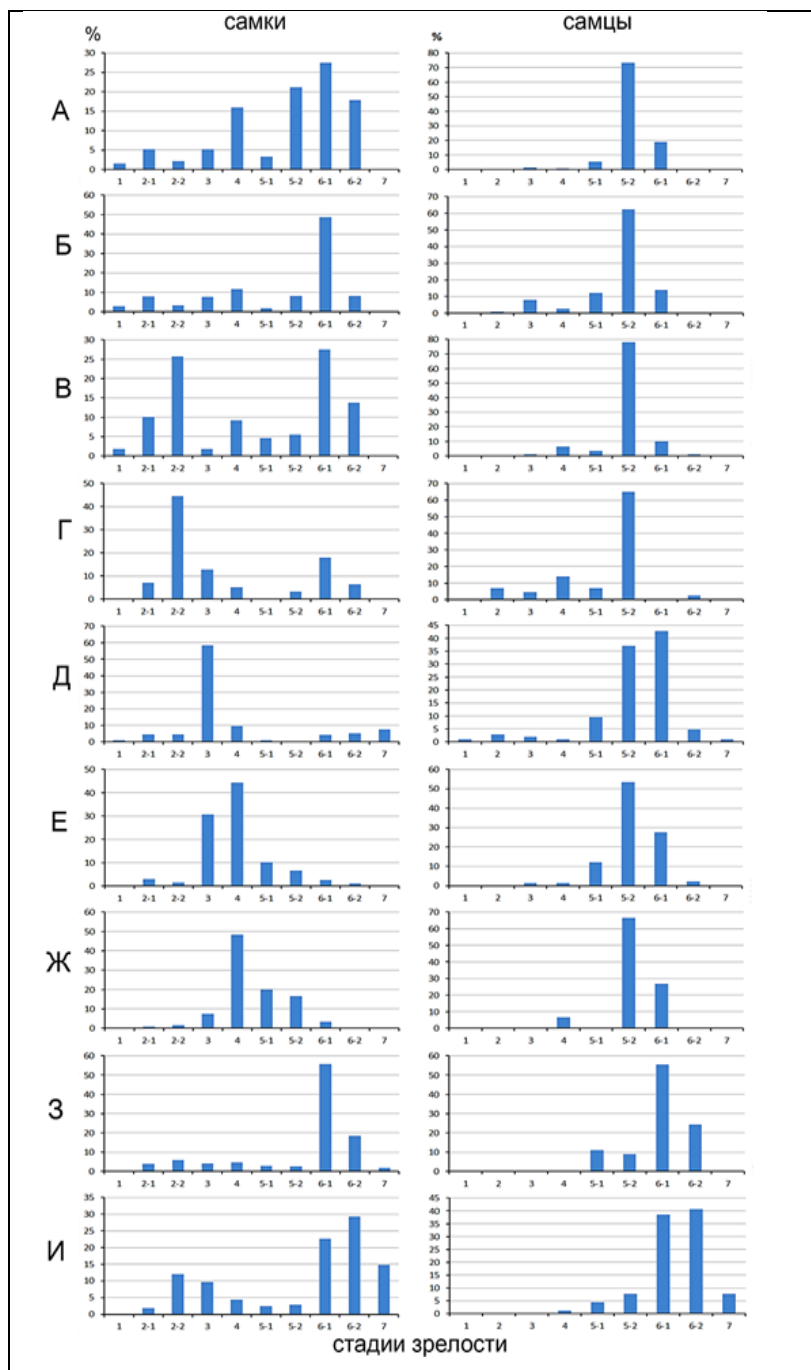


Рис. 5. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в Олюторском заливе с апреля по декабрь 1998 г. (А – апрель, Б – май, В – июнь, Г – июль, Д – август, Е – сентябрь, Ж – октябрь, З – ноябрь, И – декабрь)

5.2. Берингово море.

Схема миграционного цикла основана на системе субарктического циклонического круговорота, занимающего большую часть Берингова моря и участок акватории Тихого океана вдоль Камчатки к югу от Командорских островов (Архипкин и др., 1996; Бизиков, 1996 Г; Бизиков и др. 1996 Д, 1997; Федорец, 1997 А; Алексеев, 2006, 2007, 2009, 2012 А; Arkhipkin et al., 1996, 1998). Районы нереста в Беринговом море располагаются у Командорских и Алеутских о-вов и хребте Бауэрс и на ряде участков вдоль Корякского берега (Шевцов, 1974; Федорец, 1983, 1997 А; Бизиков и др., 1996, 1997). Не исключена вероятность нереста у северо-

восточных берегов Камчатки от м. Наварин до восточных Алеутских островов. Оценки сроков

нереста по поимкам зрелых нерестящихся особей командорского кальмара (Федоренц, 1986 Б, 2006; Архипкин и др., 1996; Бизиков, 1996 В, Д; Бизиков и др., 1997) показывают наличие нерестовых особей в течение большей части года (Рис. 5). Нерест одного поколения командорского кальмара оказывается растянут практически на весь год, включая в себя период интенсификации нереста сроком до 7-8 месяцев, а также «преднерест» и «посленерест», продолжительностью 2-3 месяца. Основные миграции происходят в системе присклоновых течений, формирующих в Беринговом море, в целом, циклоническую циркуляцию Западного Субарктического круговорота (Рис. 6).

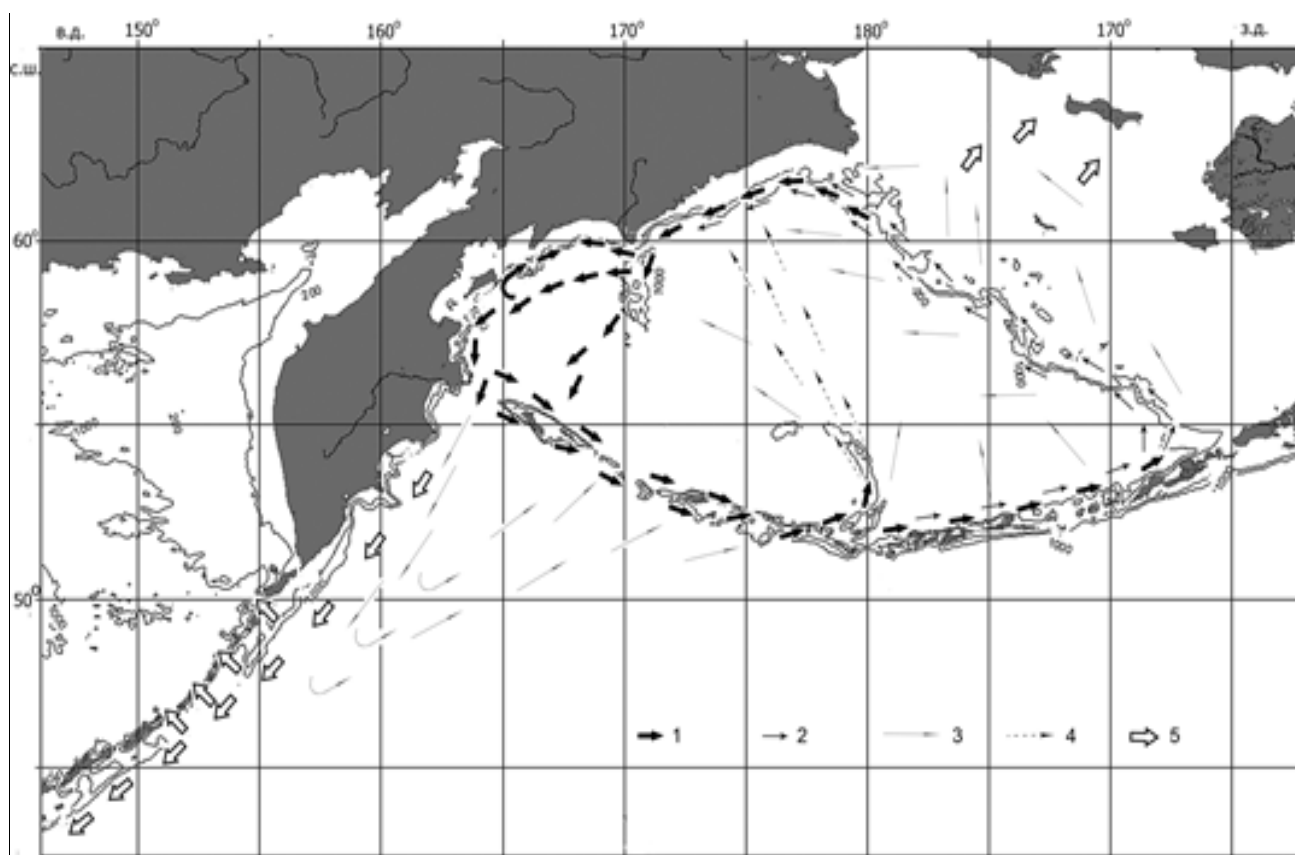


Рис. 6. Схема миграций командорского кальмара берингоморской популяции. 1 - миграции созревающих и зрелых кальмаров, 2 – миграции пелагических параларв и молоди, 3 – вынос молоди нагульных кальмаров в зону возвратных миграций, 4 – нерегулярные миграции молоди через центральную часть Берингова моря, 5 – выселение в зону невозвратных миграций.

Часть населения кальмара выносится из Берингова моря на юг с Камчатским течением и либо мигрирует далее к Курильским островам, либо возвращается в Берингово море с течениями обратного направления (Алексеев, 2006, 2007, 2012 Б). Скорость и направление миграций командорского кальмара зависит от изменений гидрологического режима (Верхунов и др., 1995; Котенев, 1995, 1996 Б; Хен, 1997;

Хен, Заочный, 2009; Arkhipkin et al., 1998). В периоды ослабления циркуляции возникают условия для миграций кальмара через центральную часть моря вдоль хребта Бауэрс к Корякскому берегу (Федорец, 2006).

Пространственное и функциональное районирование ареала берингоморской популяции командорского кальмара показано на рисунке 7. Зоны нагула и размножения частично перекрываются: нагульная занимает восточную и северную, а зона размножения – западную и южную части шельфового склона Берингова моря. Вдоль Юго-Восточной Камчатки расположена зона возвратных миграций: отсюда кальмары сохраняют возможность вернуться в Берингово море с ответвлениями Северотихоокеанского течения. Далее на юг, вдоль Курильских островов, находится зона невозвратных миграций.

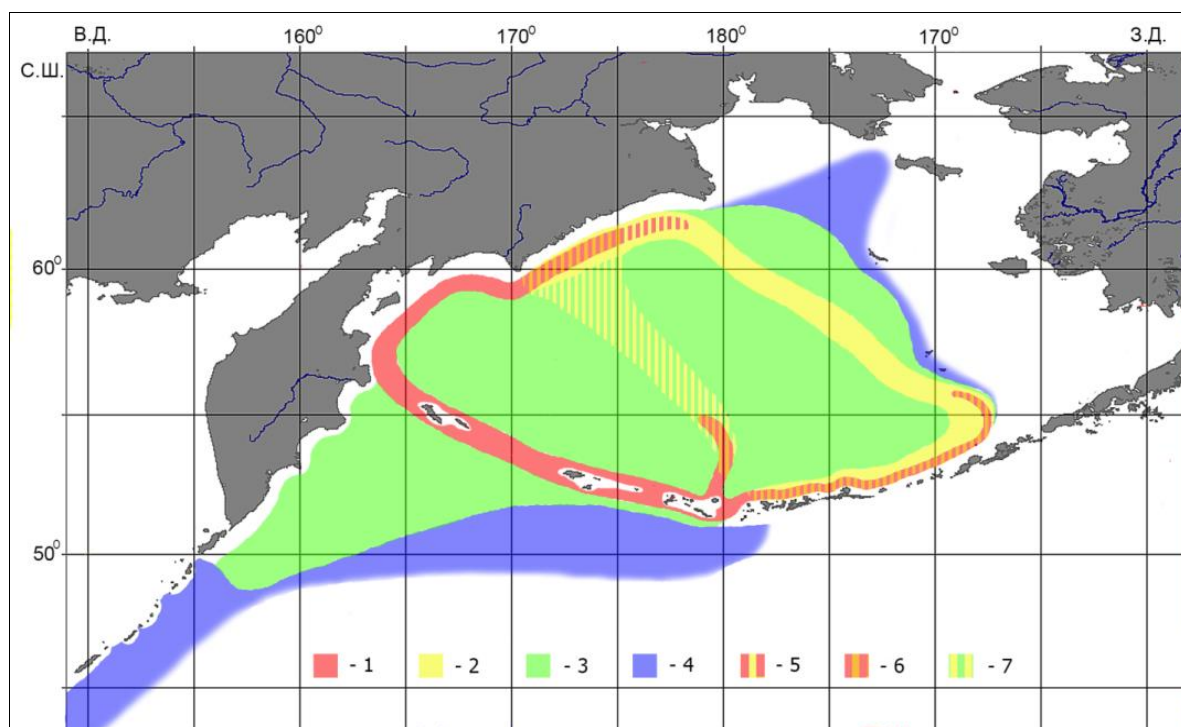


Рис. 7. Пространственно-функциональная структура берингоморской популяции командорского кальмара. 1 – репродуктивная зона, 2 – нагульная зона, 3- зона возвратных миграций, 4 – зона невозвратных миграций, 5 – зона переменного значения – нагульного или репродуктивного; 6 – репродуктивная зона с продолжающимся нагулом части особей; 7 – зона переменного значения – возвратных миграций или нагульная

Функциональное значение двух районов может меняться: южнее м. Наварин в квазистационарном присклоновом круговороте (Верхунов, 1996 А), в годы интенсивной циркуляции накапливаются нагульные особи, а в годы ослабления общей циркуляции может происходить нерест. Также меняется функциональное значение участка

в центральной части моря от хребта Бауэрс к Корякскому берегу: в периоды интенсивной циркуляции туда выносятся небольшое число особей и этот район может рассматриваться как зона возвратных миграций. В периоды ослабления циркуляции происходит перенос молоди через центральную часть моря к Корякскому склону, и тогда центральная часть моря может рассматриваться как зона нагульных миграций.

5.3 Охотское море. К настоящему времени достоверно определен участок нереста у северных Курильских о-вов (Алексеев, 2007, 2018). Имеются данные о нересте от Юго-Восточного Сахалина до средних Курильских островов. Пелагическая молодь наиболее многочисленна у северных Курильских островов и в северной части моря (Kubodera, Jefferts, 1984; Nasagawa et al., 1998; Атлас..., 2003). От Курильских островов пелагическая молодь выносятся течением в северную часть моря и далее к банке Кашеварова и в Шантарский район и Восточному Сахалину. Вихри циклонической циркуляции могут выносить молодь и в центральную часть моря. Большинство данных о находках нагульных кальмаров относится к районам западной части моря от о. Ионы, вдоль сахалинского берега (Аюпов, 2003), и южной части моря (Kubodera, 1992). При этом прослеживается рост и созревание кальмаров по мере продвижения на юг вдоль Восточного Сахалина (Алексеев, 2018).

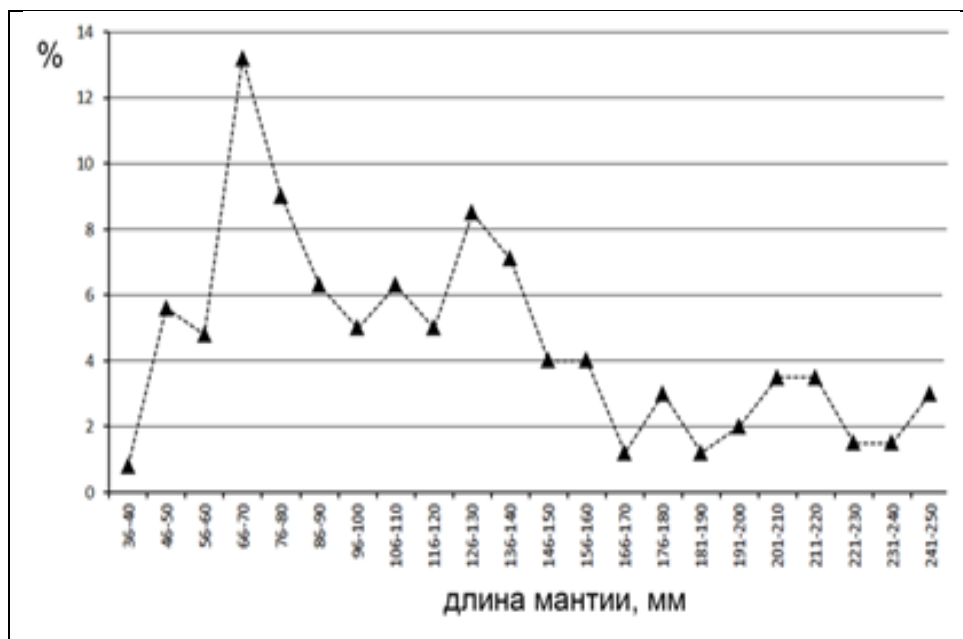


Рис. 8. Размерный состав уловов командорского кальмара на траверзе залива Терпения (по данным комплексной траловой съемки СахНИРО на НИС «Дмитрий Песков», август-сентябрь 2002 г.)

Сокращение продолжительности миграции через центральную часть моря или, наоборот, удлинение пути при заносе в Шантарский район, приводит к усложнению размерного и функционального состава населения кальмара у берегов Юго-

Восточного Сахалина (Рис. 8). Обобщение приведенных выше сведений об изменениях размерного состава и физио-логического состояния кальмаров позволяет предложить

схему миграций кальмара в Охотском море (Рис. 9). От Юго-Восточного Сахалина, по пути циклонического круговорота, вдоль охотоморского шельфового склона Хоккайдо и Курильских островов растягивается цепочка участков нереста охотоморской популяции.

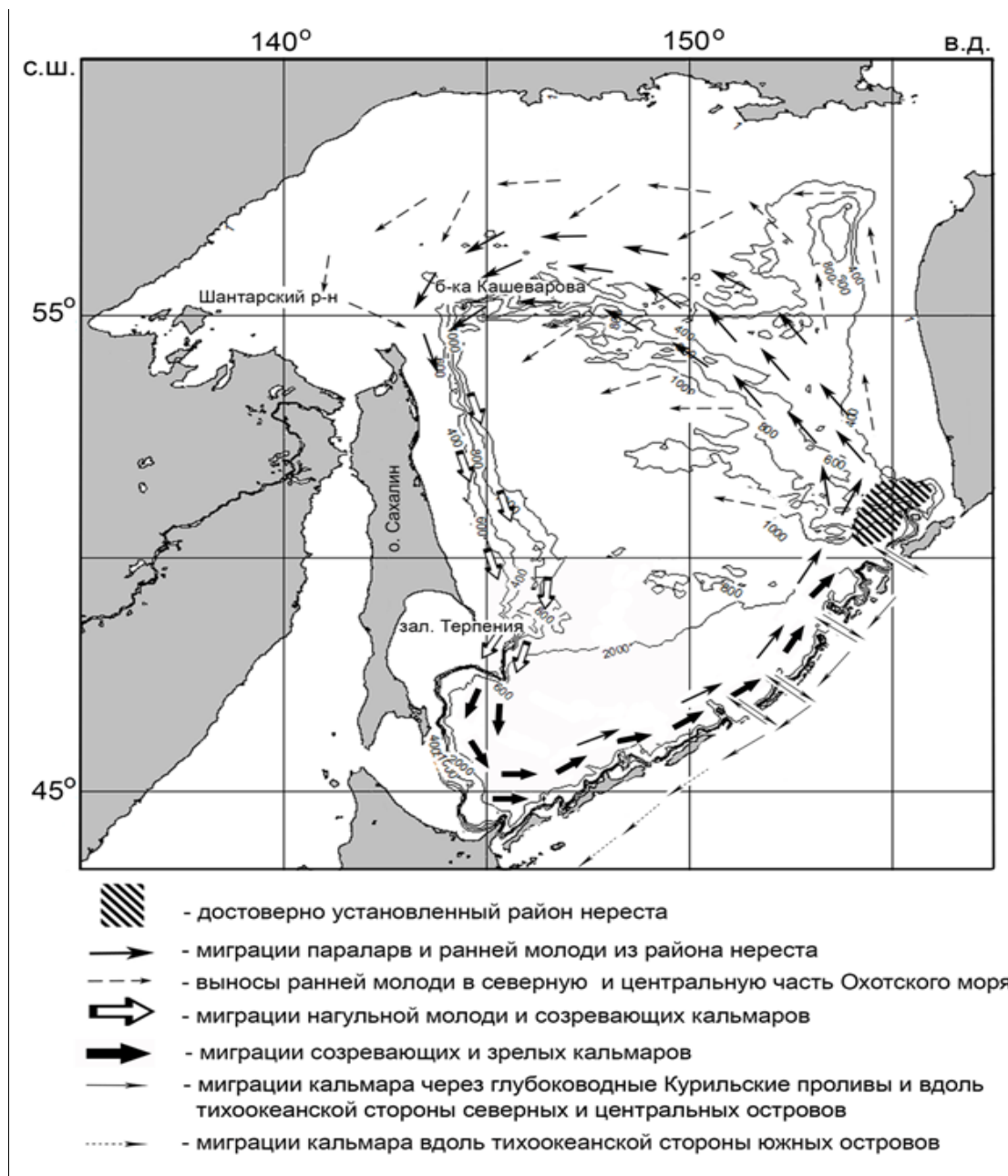


Рис. 9. Схема миграций командорского кальмара в Охотском море

В северной части моря и далее, вдоль Северо-Восточного Сахалина, располагается зона нагула, а от южной части шельфового склона о. Сахалин, где отмечаются первые зрелые кальмары, начинается цепочка участков нереста – там располагается зона размножения. Таким образом, замыкается схема функциональной структуры охотоморской популяции командорского кальмара (Рис. 10).

Связь охотоморской популяции с акваторией с тихоокеанской стороны Курильских островов обеспечивается через проливы. Течения в Курильских проливах обеспечивают вынос, преимущественно через проливы северной и средней части гряды, части особой охотоморской популяции в Тихий океан, где они попадают в Курильское течение и имеют возможность для нагула. Возможно возвращение части таких кальмаров в Охотское море. Исходя из этого, тихоокеанская сторона северных и средних Курильских островов может рассматриваться как нагульная зона охотоморской популяции (Алексеев, 2007, 2012).

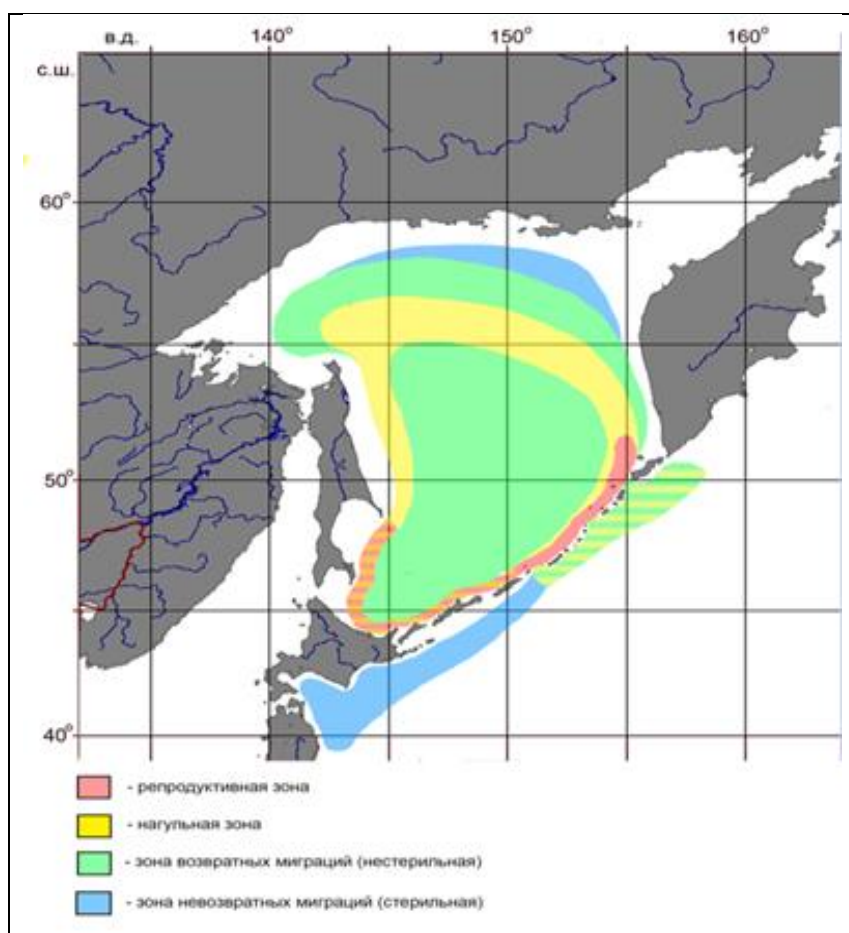


Рис. 10. Пространственно-функциональная структура охотоморской популяции командорского кальмара

Южнее пролива Бусоль кальмары утрачивают возможность вернуться в репродуктивную зону своей популяции из-за мелководности проливов. Этот район должен рассматриваться как зона невозвратных миграций. Обмен охотоморской популяции с Японским морем практически невозможен, так как мелководный пролив Лаперуза является для них почти непреодолимой преградой, хотя единичные случаи попадания япономорских кальмаров в Охотское море, видимо, могут иметь место (Nesis, Nezhlin, 1993).

5.4 Тихоокеанская сторона Камчатки и Курильских островов. В тихоокеанских прикурильских скоплениях кальмар всегда представлен преимущественно незрелыми особями и там никогда не наблюдался массовый нерест кальмара (Алексеев, 2006, 2007, 2012 Б; Алексеев, Бизиков, 1986). Изменения размерного состава и соотношения стадий зрелости не носят закономерного характера, как это наблюдается в районах нереста. Биологическое состояние кальмара здесь более со-

ответствует нагулу во все сезоны наблюдений. При этом постоянно наблюдаются две группировки, различающиеся по размерам и соотношению стадий зрелости (Рис. 11).

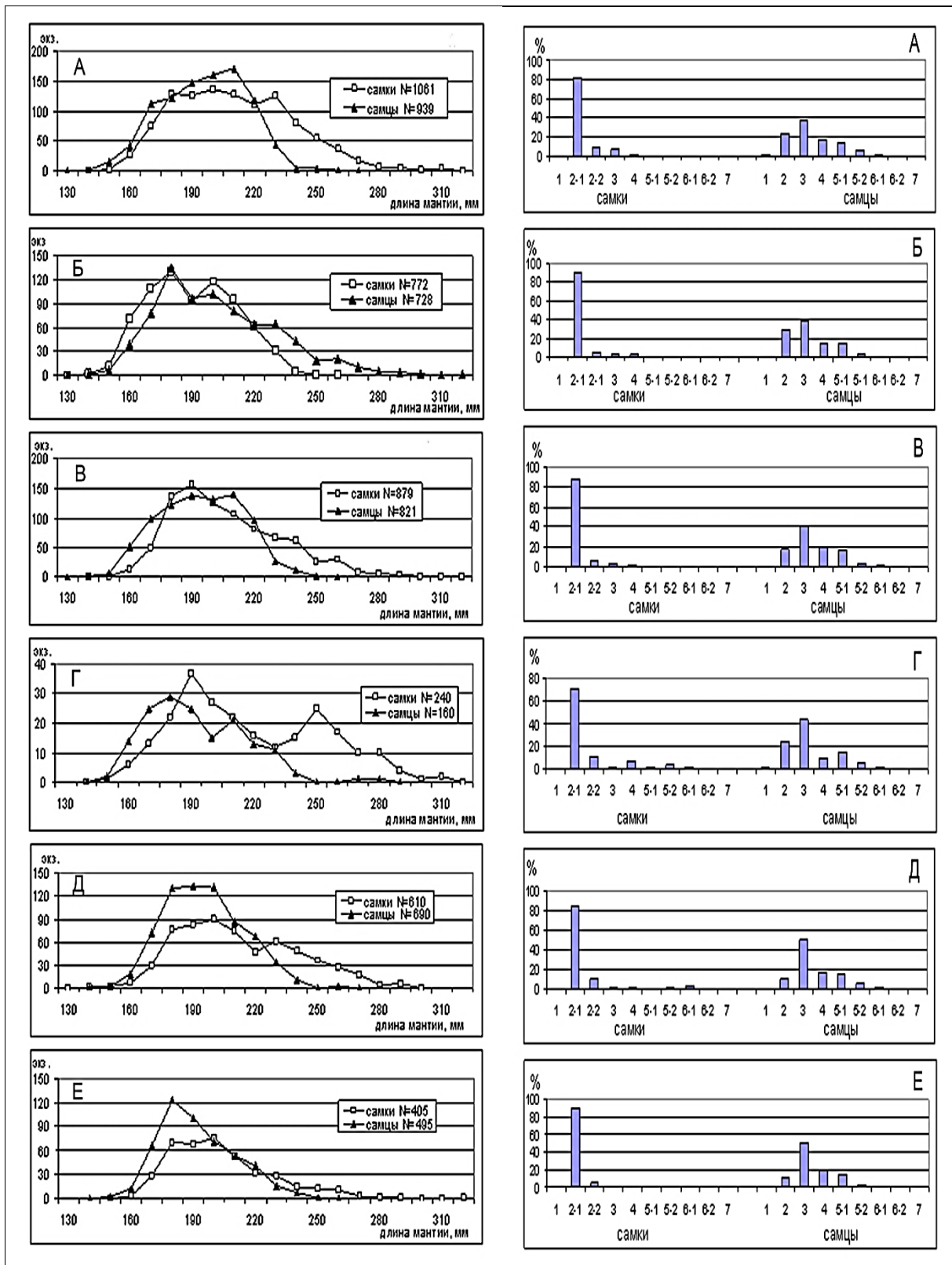


Рис. 11. Размерный состав и соотношение стадий зрелости в уловах командорского кальмара на траверсе Четвертого Курильского пролива (участок, ограниченный широтами 49°15' и 49°45' с.ш.) 17-31 августа (А), 1-10 сентября (Б), 11-19 сентября (B), 13-15 октября (Г), 22-30 октября (Д) и 1-10 ноября (Е) 2005 г (по: Алексеев, 2007, рис. 3).

Краткосрочные изменения состава уловов здесь могли быть даже более существенными, чем при сравнении по месяцам, (Алексеев, 2007). Можно говорить о том, что такие изменения показывают прохождение через район работ различных группировок, различающихся по размерному составу и стадиям зрелости.

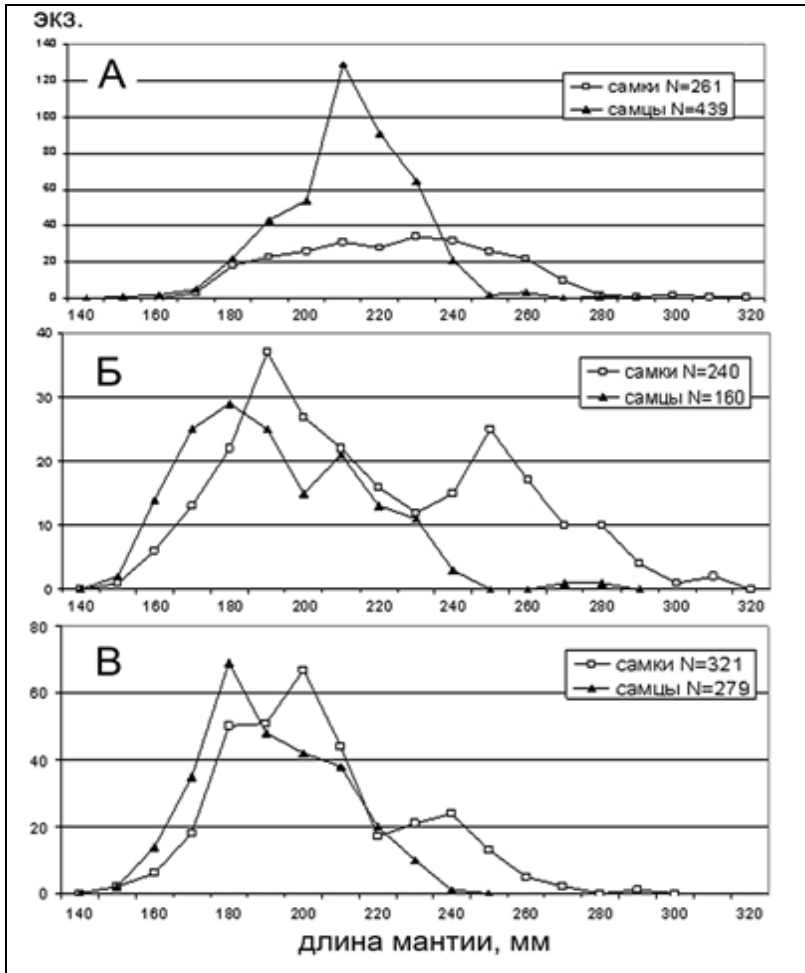


Рис. 12. Размерный состав уловов командорского кальмара у Юго-Восточной Камчатки (А), Четвертого Курильского пролива (В) и островов Шиащкотан - Скалы Ловушки (С) в октябре 2005 г. (по: Алексеев, 2007, рис. 9, с изменениями)

к Командорским островам и берегам Камчатки, значительная часть кальмаров захватывается Восточно-Камчатским течением и выносится через Камчатский пролив далее на юг. Таким образом, основу уловов командорского кальмара у Юго-Восточной Камчатки составляют кальмары берингоморской популяции.

На уровне Четвертого Курильского пролива, в уловах появляются также кальмары ранних стадий зрелости. Логичным объяснением появления этой группировки является выход кальмаров через Курильские проливы из Охотского моря (Алексеев, 2006, 2007, 2009). Естественно предположить, что после попадания в воды с тихооке-

В этот же период наблюдений в районе Юго-Восточной Камчатки в уловах присутствовали преимущественно созревающие и физиологически зрелые кальмары. В более южных районах с тихоокеанской стороны Курильских островов (у о. Шиащкотан), наоборот, была выше доля мелкоразмерных незрелых кальмаров (Рис. 12). Наиболее четко одновременное присутствие в уловах этих двух группировок проявляется на траверзе Четвертого Курильского пролива.

Можно предположить, что при миграциях от Корякского склона и м. Олюторский

анской стороны Курильских островов, эти кальмары мигрируют далее в южном направлении вместе с кальмарами берингоморского происхождения. По мере продвижения на юг, доля кальмаров охотоморского происхождения увеличивается, достигая на уровне о-вов Шиашкотан - Скалы Ловушки приблизительно 90% численности.

Массового нереста здесь не наблюдается, но показано постоянное перемещение кальмара вдоль шельфового склона в юго-западном направлении. Возникающие скопления являются временными и распадаются в срок от 2-3 дней до 2 недель (Алексеев, 2006, 2007; Алексеев и др., 2017). Южнее пролива Буссоль рельеф дна препятствует обмену между населением кальмаров между Охотским морем и тихоокеанскими водами. Единственным направлением миграции остается продвижение на юг с Курильским течением до его соприкосновения с водами Куроисио. Можно допустить существование там своеобразной квазипопуляции. В итоге, в районе тихоокеанского склона северных Курильских островов не может существовать самостоятельного населения командорского кальмара, имеющее хотя бы какой-то популяционный ранг. Этот район является, одновременно, зоной нестерильного и стерильного выселения берингоморской и охотоморской популяций, и частично зоной нагула охотоморской популяции (см. рис. 7, 10).

5.5 Японское море. Объем доступной информации о реализации миграционного и жизненного цикла командорского кальмара в Японском море невелик (Шевцов, 1988; Nazumi et al., 1979; Yukii, Kitazawa, 1986; Kubodera, 1992). Для интерпретации этих данных, с учетом их неполноты, я предлагаю гипотезу о том, что и в Японском море пространственная и функциональная организация популяции подчиняется тем же общим принципам, что и установленным в Беринговом и Охотском морях.

Можно предположить следующую пространственную и функциональную организацию япономорской популяции: общее направление миграций командорского кальмара в Японском море – с циклоническим круговоротом в Японском море. Поимки зрелых кальмаров, которые могут указывать на нерест, имеются на подводных возвышенностях в центральной части моря (Раилко, 1979; Шевцов, 1988 А, Б; Алексеев и др., 1989) и в юго-западной (Yuuki, Kitazawa, 1986; Kim et al., 2008) и юго-восточной части моря (Nazumi et al., 1979). Такие данные позволяют говорить о наличии участков нереста кальмара на всем протяжении шельфового склона от юго-восточной части моря и далее вдоль склона шельфа до Юго-Западного Сахалина

(Kubodera, 1992). Молодь, выклевывающаяся в районе банок Ямато и Кита-Ямато, по всей видимости, может переноситься в восточном направлении к шельфовому склону западной Японии, сливаясь с миграциями молоди от участков нереста в южной части моря вдоль шельфового склона. Нельзя исключить также путь поступления молоди из районов выклева в южной части моря к нерестовым участкам в центральной части моря с ответвлением Цусимского течения в северо-западном направлении. Далее на север, и с поворотом шельфового склона в обратном направлении вдоль берегов Приморья располагается зона нагула. Вероятно, это единственная популяция, у которой положение зон возвратных миграций ограничивается открытыми участками моря, а зона невозвратных миграций практически отсутствует.

Связь япономорской популяции с сопредельными популяциями минимальна. С точки зрения связи с сопредельными водоемами может иметь значение только Сангарский пролив, характеризующийся достаточными глубинами и преобладающим направлением течений из Японского моря в Тихий океан (Бурков, 1963). Через него возможно проникновение особей япономорской популяции на тихоокеанскую сторону Японии.

5.6 Залив Аляска. Существование в водах Северо-Восточной Пацифики, от тихоокеанской стороны Алеутских островов до северной Калифорнии независимой популяции командорского кальмара общепризнано (Катугин, 1998; Nesis, 1998; Jereb, Roper, 2010; Katugin et al., 2013; Arkhipkin et al., 2015). Основой для существования популяции в этом районе служит Аляскинский круговорот. Наиболее вероятным районом нереста является участок вдоль шельфового склона с океанской стороны полуострова Аляска и восточной части Алеутской гряды (Jorgensen, 2003) и у Британской Колумбии (Gillespie, 1997; Katugin et al., 2013). Можно предположить наличие цепи участков нереста от Британской Колумбии, вероятно, до о. Кодьяк. Нерест приходится, предположительно, на осень и зиму (Okutani, 1988; Katugin et al., 2013). Поимки ранней молоди командорского кальмара отмечены в западной мористой части залива (Okutani et al., 1988; Okutani, Clarke, 1992; Jorgensen, 2007). Можно ожидать, что рост, нагул и созревание происходят по ходу круговорота в направлении американского берега. Попадание особей в Берингово море через проливы Алеутской гряды возможно, но вряд ли имеет существенное значение из-за мелководности восточных Алеутских проливов.

Закономерность пространственной организации популяций командорского кальмара. Приведенные описания пространственной и функциональной структуры ареалов популяций командорского кальмара демонстрируют реализацию в каждой из популяций единого плана пространственной организации с учетом специфических особенностей каждого морского района. Единство схем организации охотоморской и берингоморской популяции наглядно проявляется при представлении карт обоих районов (Рис. 13).

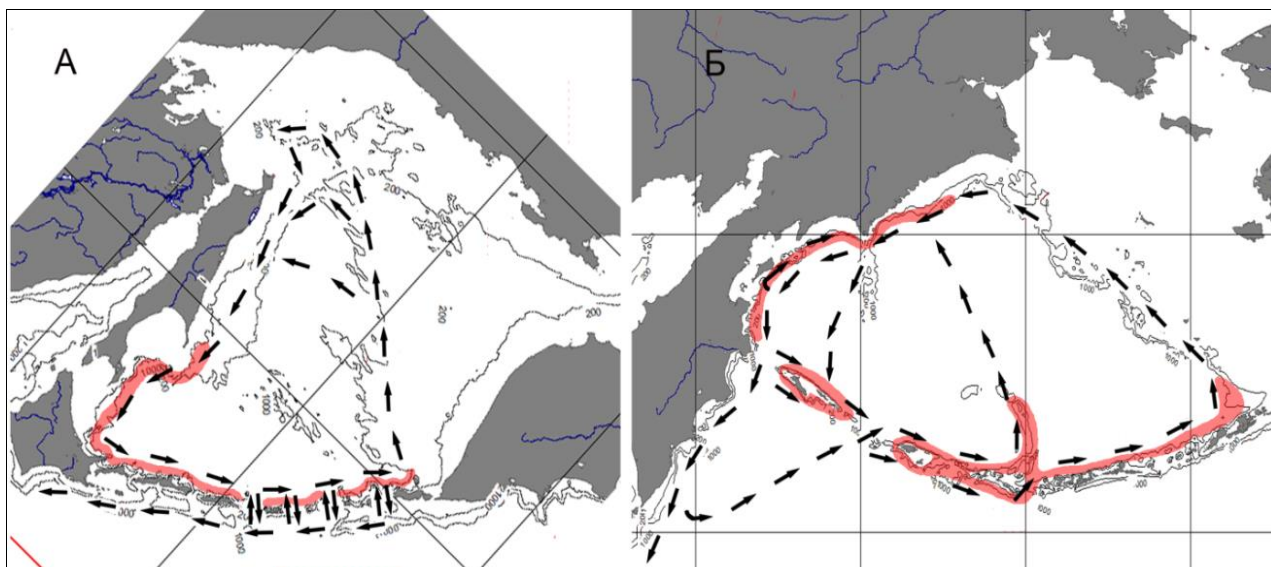


Рис. 13. Схема миграционного цикла с его отношением к зоне размножения в охотоморской (А) и берингоморской (Б) популяциях командорского кальмара. Стрелками показаны генеральные направления миграций, красной заливкой выделены районы нереста.

В основе ареалов популяций лежит крупномасштабная циклоническая циркуляция и видны общие черты структуры ареалов и миграционных циклов: в пределах основного круговорота выделяется зона нагула, приблизительно соответствующая районам повышенной продукции; положение зоны размножения связано с участками существования сложных вихревых образований, которые облегчают существование стабильных нерестовых скоплений. Расположение зоны размножения в противоположной, по сравнению с зоной нагула, части круговорота можно рассматривать как способ минимизации каннибализма в популяции. Обмен популяции с сопредельными регионами осуществляется путем двустороннего перемещения особей через проливы островной дуги, создавая вдоль ее внешнего края зону возвратных миграций, что может рассматриваться как способ расширения нагульного ареала популяции. С нагульной зоной в обоих случаях соприкасается обширная мелководная область моря, которая может служить для расширения нагульного ареала молодежи; схемы миграций

предполагают наличие альтернативных путей, вследствие чего представляется не обязательным возвращение очередного поколения (или его части) к месту выклева, и наоборот вследствие протяженности зоны размножения обеспечивается возможность нереста на других участках.

Японское море является гораздо более замкнутым, однако и в нем реализовалась принципиально та же схема, что и в описанных выше случаях (Рис. 14). Миграционный цикл также опирается на циклоническую циркуляцию, имеются альтернативные пути миграций, а предполагаемый район нагула совпадает с районами, характеризующимися повышенной продукцией.

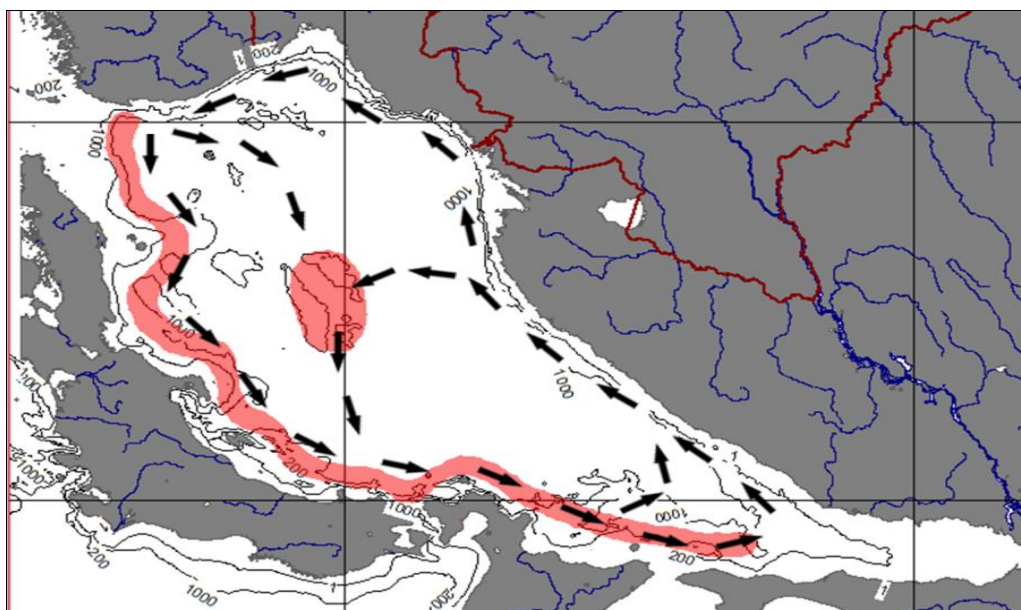


Рис. 14. Схема миграционного цикла с его отношением к зоне размножения в япономорской популяции командорского кальмара. Стрелками показаны генеральные направления миграций, красной заливкой выделены районы нереста.

5.8 Устойчивость популяций командорского кальмара. Сведения об основных чертах биологии и пространственно-функциональной организации ареалов командорского кальмара позволяют оценить особенности реализации жизненной стратегии вида. Командорский кальмар является самым многочисленным и имеющим наибольшую биомассу хищником, консументом 3-4 порядков в сообществах мезопелагиали прибрежных бореальных вод Северной Пацифики, где он может считаться ведущей формой сообщества. На эпипелагическом этапе онтогенеза он является консументом 2-3 порядков и важным компонентом питания консументов 3-4 порядков эпипелагиали. Он является видом-генералистом (Алексеев, Нигматуллин, 1996; Бизиков, 1996 Б; Горбатенко и др., 2003; Nesis, 1998; Katugin et al., 2013) с экологической стратегией,

основывающейся на высокой пластичности популяции (Беклемишев, 1969; Вдовин, Смирнов, 1992; Мордкович, 2005; Глубоков, 2005). Для командорского кальмара воздействие внешних факторов может повлечь более серьезные изменения состояния популяции в целом, чем для полициклических видов. Его возможности компенсации негативного воздействия сильно ограничены моноциклической, малой продолжительностью жизни и слабой способностью к компенсаторным изменениям размера ареала в силу привязанности ареала к системе течений. В таком случае возрастает роль компенсационных механизмов, связанных с пространственным перераспределением и миграциями в пределах ареала популяции.

Особенности репродуктивной стратегии и реализация жизненного и миграционного циклов. В числе наиболее важных особенностей районов Северной Пацифики, населенных командорским кальмаром, можно отметить четко выраженную сезонность. Приуроченность к сезонной периодичности смены этапов онтогенеза командорского кальмара достаточно очевидна. Период наиболее присутствия молоди в эпипелагиали согласуется с периодом весеннего «цветения» (Верхунов, 1995, 1997; Верхунов и др., 1995; Архипкин, Бизиков, 1996; Архипкин и др., 1996). Более долгопериодные изменения гидрологического режима вод Северной Пацифики (Котенев, 1995; Хен 1997; Шунтов, Свиридов, 2005; Лучин, 2008) также сказываются на характере миграций (Верхунов, 1996) и положении районов формирования скоплений (Алексеев, 2012; Лищенко и др., 2016).

Общей особенностью всех популяций является наличие протяженной зоны размножения. В Беринговом море это непрерывная полоса протяженностью более полутора тысяч миль. В Охотском море порядка 900 миль, в Японском море – около 1000 миль (см. рис. 11, 12). При этом не все участки в пределах таких протяженных зон реализуются для нереста ежегодно (Бизиков, 1996; Бизиков и др., 1997; Katugin et al., 2013). Наличие цепи нерестовых участков имеет важное адаптивное значение в условиях нестабильности гидрологических режимов в морях, населенных кальмаром. Снижение скорости циркуляции в «теплые» годы (Верхунов, 1996) неизбежно должно сказываться на скорости миграций кальмара. В соответствии с этим в годы ослабления общей циркуляции нерестовые скопления в Беринговом море располагались в водах восточной части Корякского района, а в годы интенсивной циркуляции – в западной части Корякского района. В Олюторском заливе в годы ослабленной циркуляции

они были особенно многочисленными. Сходное смещение районов нереста указывалось у Алеутской гряды (Федорец, 1997). В годы ослабления циркуляции отмечались случаи подхода молоди кальмара в Корякскому берегу, минуя восточную часть моря, через центральную часть моря от хребта Бауэрс. Таким образом обеспечивалось осуществление нереста на участках, которых достигала основная масса созревающих кальмаров в зависимости от скорости их миграций с течениями.

Описанные изменения положения нерестилищ и путей миграций командорского кальмара позволяют говорить о существовании механизма поливариантности миграционных путей (см. рис. 11, 12) как адаптации миграционного цикла командорского кальмара к изменчивым гидрологическим условиям. При этом существуют своеобразные «узловые» точки, в которых и возможна «смена» одной миграционной схемы на другую. В целом, в пределах ареалов всех популяций командорского кальмара сформировалась «миграционная сеть», позволяющая достигать разных районов в пределах ареала в разные сроки. Благодаря ей командорский кальмар реализует оптимальную в условиях его биотопа жизненную стратегию. В условиях неустойчивости внешней среды и невозможности компенсировать случайную элиминацию одного поколения, усилия популяции направлены не на обеспечение максимальной, по возможности, выживаемости поколения, а на гарантированном выживании хотя бы его части.

Репродуктивная стратегия командорского кальмара (Нигматуллин и др., 1996; Katugin et al., 2013) согласуется с описанной миграционной стратегией. Важной особенностью, объединяющей направленность миграционной и репродуктивной стратегии на увеличение протяженности нерестового периода, является порционность нереста (Резник, 1982; Федорец, Козлова, 1986), вследствие чего кальмары могут сохранять способность к участию в нересте до 1-2 месяцев (Arkhipkin et al., 1996). Следствием растянутости периода нереста становится и растянутость периода выклева нового поколения. В течение года наблюдается один растянутый период присутствия ранней молоди с пиком, в конце весны – начале лета (Архипкин и др., 1996; Kubodera, Jefferts, 1984 B; Arkhipkin et al., 1998), что соответствует типу нерестовой стратегии с растянутым, почти асезонным периодом размножения (Boyle, Voletzky, 1996).

Положение нагульных зон командорского кальмара ограничивается водами в пределах циклонических циркуляций. Прилегающие к ним зоны возвратных мигра-

ций можно считать нагульными только с оговорками, поскольку не известно каков возврат из них в пределы основы ареала. Нагульные зоны во всех популяциях скоррелированы с участками повышенной продуктивности. В Беринговом море это, в основном, восточные и северные районы моря, в Охотском – северная и северо-западная части моря. Частичное перекрывание нагульных и нерестовых участков позволяет созревающим кальмарам нереститься в районе огромной протяженности. Наличие «миграционной сети» - позволяет созревающим кальмарам попадать в одни и те же участки нереста из разных частей зоны нагула. В зависимости от климатического типа года могут сдвигаться сроки нереста (Бизиков, 1996 В). Существенная индивидуальная изменчивость роста и созревания (Архипкин и др., 1996; Arkhipkin et al., 1998) растягивает сроки нереста и выклева еще больше. В результате в течение всего года наблюдается минимальное «фоновое» количество нерестовых особей кальмара. Последний фактор, который пока трудно оценить – изменчивость сроков эмбриогенеза. Оценок такой изменчивости не существует по причине отсутствия наблюдений самого эмбриогенеза. Однако такая изменчивость, безусловно, существует, сказывается на сроках выклева и расширении срока выклева.

Описанные особенности миграционной и репродуктивной стратегий командорского кальмара 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».

Протяженность миграционного пути должна имеет определенные ограничения, определяемые продолжительностью постэмбрионального периода онтогенеза и скоростями миграций. Так, в Беринговом море протяженность пути миграции может оценочно варьировать от 2-2,2 тыс. миль (вдоль шельфовых склонов Берингова моря и Командорско-Алеутской гряды) до 800 миль (от западной части Алеутской гряды вдоль шельфового склона к Корякскому берегу). При скоростях миграции порядка 9 миль в сутки (Алексеев, 2012; Алексеев и др., 2017), показывают, что путь протяженностью около 2200 миль может быть пройден за 245 суток, что позволяет преодолеть его в течение одного постэмбрионального периода онтогенеза – около 270 суток (Архипкин, 1996; Arkhipkin et al., 1996). В периоды ослабления циркуляции, продолжительности жизни кальмара, очевидно, недостаточно для прохождения такого пути. В

этом случае становится понятен смысл существования протяженной цепи участков нереста, позволяющих реализовать в течение периода роста, нагула и созревания командорского кальмара миграции по путям, протяженность которых может различаться более чем в 2 раза.

Адаптивные особенности пищевой стратегии. Пищевая стратегия командорского кальмара также адаптирована к особенностям сообществ пелагиали Северной Пацифики, характеризующихся слабой сбалансированностью и относительно небольшой сложностью трофических сообществ. В целом, командорский кальмар характеризуется как классический широкий пищевой оппортунист (Федорец, Кун, 1988; Горбатенко и др., 1995, 2003; Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000, 2002; Федорец, 2006; Katugin et al., 2013). Вместе с тем, на способность командорского кальмара к потреблению широкого спектра пищевых объектов накладываются общие особенности реализации жизненного цикла. Изменения пищевого спектра определяются взаимно влияющими друг на друга пищевыми предпочтениями в зависимости от изменения размеров, сезонных изменений численности и доступности разных компонентов – это приводит к формированию своеобразной сезонной оппортунистической специализации.

Глава 6. Эксплуатация и управление запасами командорского кальмара

В настоящее время командорского кальмара составляет более 90 % в российском вылове головоногих моллюсков. При этом ресурсы командорского кальмара сильно недоиспользуются (Бизиков, 1996 Б; Бизиков и др., 2002; Алексеев и др., 2013; Arkhipkin et al., 2015). Суммарно для популяций Берингова и Охотского морей, с учетом прикурильских вод, можно ориентировочно говорить о величинах биомассы командорского кальмара в придонной фазе его жизненного цикла не менее 2-3 млн. тонн, что, даже при осторожном подходе, указывает на возможность изъятия до 1 млн. т кальмара.

6.1 История развития промысла командорского кальмара и его современное состояние. Добыча командорского кальмара начала развиваться с 1960-х годов. Наиболее эффективен специализированный донный траловый промысел (Филиппова и др., 1997; Алексеев, 2013; Алексеев и др., 2018; Jereb, Roper, 2010; Katugin et al., 2013). Его добыча ведется, в небольших объемах, США, где в 1970-1980 гг. объемы вылова достигали 6-8 тыс. т в год, а в настоящее время не превышают 2,5 тыс. т

(Ormseth, 2016). Япония добывает небольшие объемы в качестве прилова. Отечественный вылов командорского кальмара достигает 100 тыс. т и на порядок превышает суммарный вылов всеми другими странами.

Динамика объемов отечественного вылова командорского кальмара показывает общую тенденцию к росту, при наличии ряда флуктуаций, наиболее существенные из которых связаны с экономическим кризисом начала 1990-х годов и совпадением падения спроса и резкого падения запасов в 2014-2015 гг. (Рис. 15). В последние годы вылов стабилизировался на уровне 80-100 тыс. т в год.

Промысел командорского кальмара начался с шельфа Командорских островов (Шевцов, 1974; Федорец и др., 1997 А), затем сместился к средним Курильским островам, где вплоть до 1986 г. вылавливалось до 90 % всего добываемого кальмара (Рис. 16). Поиск новых участков для развития промысла привел к обнаружению скоплений кальмара с океанской стороны северных Курильских островов. С начала 1990-х годов вылов у о-вов Парамушир и Онекотан превышает 50 % суммарного вылова. С 2005 г. началось промысловое освоение командорского кальмара у Юго-Восточной Камчатки, где добывается около 10 тыс. т кальмара. Также с 2004 г. постепенно развивается промысел в Южно-Курильской зоне. С 2004-2005 гг. в небольших масштабах возобновился промысел кальмара в северной части Берингова моря – в районах, которые были обнаружены в 1990-е годы.

Изменения в освоении запасов кальмара в разных районах завершились, в целом, к 2009-2010 гг. После этого, вплоть до настоящего времени, в системе управления промыслом командорским кальмаром не происходило резких изменений, и структура вылова кальмара по основным районам промысла остается достаточно стабильной.

К настоящему времени сформировалась структура флота на промысле командорского кальмара с достаточно устойчивым соотношением среднетоннажных и крупнотоннажных траулеров (Алексеев и др., 2018). Доля крупнотоннажных судов наиболее высока в Северо-Курильской зоне, где ведется наиболее масштабный специализированный промысел командорского кальмара и отсутствуют ограничения по типам используемых судов. Величина вылова кальмара среднетоннажными судами в Северо-Курильской зоне относится, в основном, к району островов Симушир и Кетой.

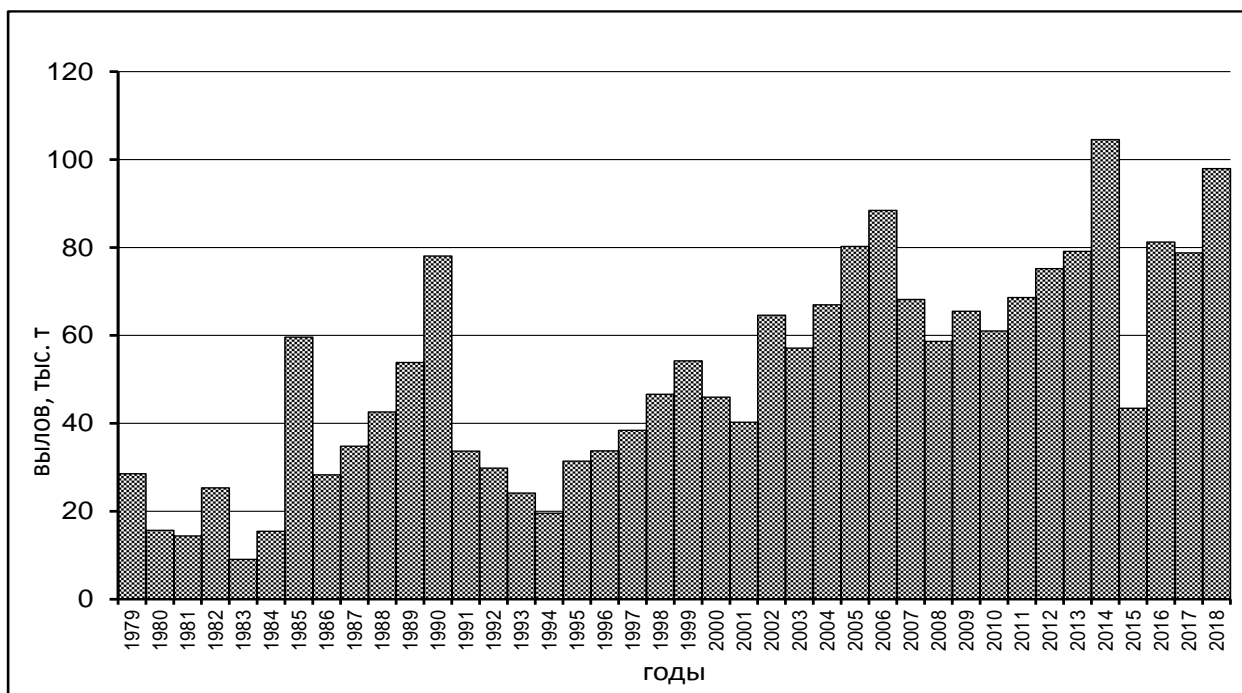


Рис. 15. Суммарный вылов командорского кальмара в водах СССР/России с 1979 по 2018 гг.

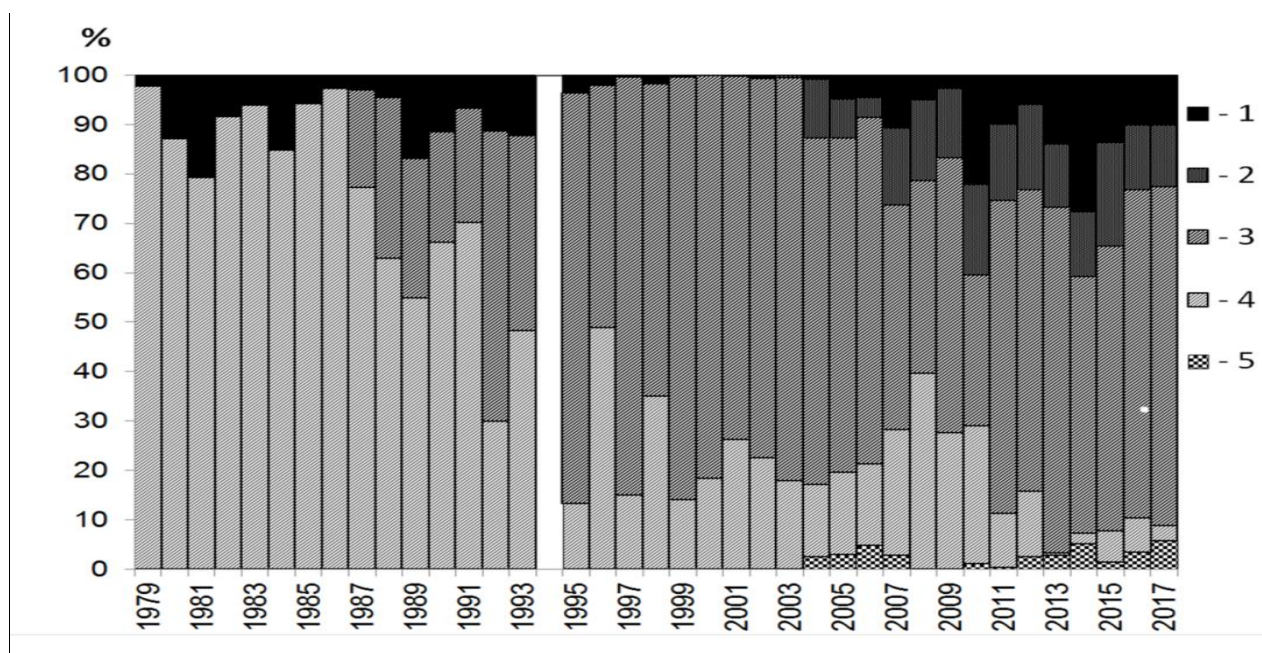


Рис. 16. Доля разных районов промысла в суммарном вылове командорского кальмара (в %) в водах России в 1979-2017 гг. 1 – Берингово море (включая Командорские острова), 2 – Юго-Восточная Камчатка, 3 – район островов Парамушир, Онекотан и Шиащкотан, 4 – район островов Симушир и Кетой, 5 – южные Курильские острова. Данные о вылове в 1994 г. не включены из-за отсутствия информации о раздельном вылове у о-вов Симушир-Кетой и Парамушир-Онекотан (по: Алексеев и др., 2018, рис. 3). Для 1994 г. отсутствовали данные промысловой статистики по районам.

Возможность изменения сложившейся структуры промысла командорского кальмара будет зависеть от возможных изменений режима управления запасами командорского кальмара. В случае повсеместного перехода к управлению запасами в

режиме рекомендованного вылова можно ожидать кратковременного снижения суммарных годовых уловов в связи с отменой обязательного требования освоения не менее 70 % выделенных квот. Впоследствии должен установиться баланс ежегодного вылова, потребностей рынка и цен на продукцию. Экономические факторы станут определяющими в отношении объема ежегодного вылова до тех пор, пока вылов не приблизится к величине, определяемой предельным уровнем эксплуатации доступной сырьевой базы. Пока объемы вылова остаются заведомо ниже этого уровня, будет отсутствовать стимул к развитию и совершенствованию системы управления запасом командорского кальмара в соответствии с концепцией MSY, рекомендованной в качестве основы при разработке научных основ управления отечественным рыболовством (Бабаян, 2000; Бабаян и др., 2018).

б.2. Возможности совершенствования управления промыслом командорского кальмара на основе данных о его пространственно-популяционной биологии. Сравнение схем пространственной и функциональной организации популяций кальмара, затронутых промыслом показывает, что участки специализированного лова в Беринговом море совпадают с зоной размножения берингоморской популяции в Олюторском заливе и у Корякского берега. Вместе с тем, именно в этих районах действует наиболее мягкий режим управления промыслом кальмара, налагающий наименьшие ограничения на ведения промысла.

С точки зрения воздействия промысла на репродуктивный потенциал популяций, наиболее безопасен промысел в районах за пределами зон размножения. Таково положение района промысла у Юго-Восточной Камчатки, которая представляет собой зону возвратных миграций для особей берингоморской популяции. Промысел командорского кальмара у Северных Курил также не затрагивает зоны размножения берингоморской и охотоморской популяций. Для берингоморской популяции это зона невозвратных миграций, для охотоморской популяции – зона возвратных миграций и (частично) зона нагула. В целом, трудно ожидать в таком районе существенно негативного влияния промысла на репродуктивный потенциал берингоморской и охотоморской популяций.

Наиболее полно освоение рекомендованных объемов изъятия в Северо-Курильской зоне. Оно стабильно превышает 50 %, а в отдельные годы приближается к 100 %. Однако такие результаты не сказывается сколько-нибудь существенно на со-

стоянии популяций, формирующих скопления. В целом, действие в Северо-Курильской зоне режима определения ОДУ обосновано формальными причинами – высоким уровнем освоения и не обосновано с точки зрения биологии кальмара. Группировка командорского кальмара в Южно-Курильской зоне, где также устанавливается ОДУ, фактически является частью единого с Северо-Курильской зоной запаса и в этом районе также можно было бы рекомендовать его изъятие без действующих ограничений. В Японском море в настоящее время командорский кальмар эксплуатируется на очень низком уровне, что вполне соответствует действующему там мягкому режиму управления.

Можно сделать вывод о том, что действующая система регулирования промысла командорского кальмара плохо согласуется с особенностями пространственной и функциональной структуры популяций. Только у Командорских островов в запретной зоне заповедника обеспечивается надежная защита нерестилищ командорского кальмара. В остальных районах режим регулирования или неоправданно мягок с биологической точки зрения (Берингово море), или необоснованно жесток и зарегулирован (режим ОДУ у Восточной Камчатки и Курильских островов).

Общие рекомендации по совершенствованию управления запасами командорского кальмара сводятся к следующему: в Беринговом море, в случае роста вылова, следует рассмотреть вопрос об ужесточении режима добычи, в том числе путем введения режима установления ОДУ, так как промысел ведется, в основном, в зоне размножения. У Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов действующий режим управления, подразумевающий установление ОДУ, представляется излишне жестким. У южных Курильских островов меры регулирования промысла командорского кальмара с биологической точки зрения, вообще излишни, так как это район является зоной невозвратных миграций командорского кальмара.

Выводы

1. Взрослая форма командорского кальмара обитает в придонных слоях пелагиали. Кратковременные контакты с дном не дают основания считать бенталь средой ее обитания. Молодь ведет планктонный образ жизни в эпипелагиали. Миграционный цикл командорского кальмара привязан к системе морских течений, к миграциям против течения этот вид не способен. Эти особенности экологии позволяют охарактеризовать командорского кальмара как придонно-пелагический пассивно-нектонный вид с эпипелагической планктонной стадией в онтогенезе.

2. Условием существования независимой самовоспроизводящейся популяции командорского кальмара является наличие замкнутых в пространстве и времени жизненного и миграционного циклов. Для пассивно-нектонного вида с планктонной стадией в онтогенезе реализация такого цикла допустима только при наличии замкнутой крупномасштабной водной циркуляции, в пределах которой возможно полное завершение миграционного цикла. В условиях сообществ с ярко выраженной сезонной динамикой завершённый миграционный и жизненный циклы командорского кальмара должны быть кратны году.

3. Существование самостоятельных самовоспроизводящихся популяций командорского кальмара возможно в Беринговом, Охотском и Японском морях. В основе формирования каждой популяции лежит крупномасштабная циркуляция морских вод. Условия для существования самостоятельной популяции командорского кальмара имеются также в заливе Аляска.

4. Популяции командорского кальмара Берингова и Охотского морей имеют единую закономерность формирования пространственной и функциональной структуры ареала. Для нее характерно наличие протяженных репродуктивной и нагульной зон (иногда с частичным перекрытием), а также зон возвратных и невозвратных миграций, связанных с выносом особей течениями за пределы основы ареала. Зоны возвратных миграций берингоморской и охотоморской популяций частично перекрываются, чем обеспечивается генетический обмен между популяциями. Гипотетическая схема пространственной организации япономорской популяции укладывается в общую закономерность формирования пространственной и функциональной организации самовоспроизводящихся популяций командорского кальмара.

5. Особенности вертикального распределения командорского кальмара показывают общее тяготение на придонной стадии онтогенеза к теплему заглубленному слою в вертикальной структуре вод Берингова и Охотского морей. В Японском море эта закономерность нарушена, поскольку теплый заглубленный слой в этом море отсутствует. Япономорская популяция имеет генетические и морфологические отличия, достигшие уровня подвидовой таксономической дифференциации.

6. Воды Тихого океана к югу от Камчатского пролива являются для берингоморской популяции областью возвратных миграций для особей, находящихся на планктонной стадии онтогенеза. В то же время для особей придонной стадии онтогенеза этот район является зоной невозвратных миграций. Воды с тихоокеанской стороны Курильских островов являются для кальмаров берингоморской популяции зоной невозвратных миграций. Однако эти особи могут пополнить охотоморскую популяцию. Для охотоморской популяции тихоокеанская сторона Курильских островов от о. Шумшу до о. Симушир является зоной возвратных миграций, южнее этой границы располагается зона невозвратных миграций. В пределах тихоокеанской стороны Курильских островов нет возможности для существования замкнутого миграционного цикла командорского кальмара. Население этого района смешанное, состоит из

особей берингоморской и охотоморской популяций и не имеет самостоятельного популяционного статуса.

7. Жизненная стратегия командорского кальмара, являющегося моноциклическим видом, в условиях обитания в слабо сбалансированных высокопродуктивных сообществах бореальных вод Тихого океана, с выраженной сезонной и межгодовой изменчивостью условий среды обитания, направлена на гарантированное выживание хотя бы части потомства. Это обеспечивается пластичностью в реализации миграционного и жизненного циклов, а также наличием в пределах основы ареала миграционной сети, обеспечивающей альтернативные пути миграции в зависимости от изменений факторов среды, и существованием протяженной зоны размножения из цепочки нерестовых участков. В зависимости от особенностей реализации миграционного цикла положение центров нереста и сроки нереста кальмара могут меняться.

8. Для командорского кальмара характерны порционность нереста, длительность периода нереста и выклева, а также изменчивость темпов созревания. Такими особенностями биологии кальмара обеспечивается своевременное и гарантированное достижение хотя бы частью особей районов нереста. Широкоопportunистическая пищевая стратегия с чертами сезонной специализации и феномен компенсаторной резорбции ооцитов у командорского кальмара позволяют обеспечивать процесс нереста энергетическими ресурсами.

9. Стратегия регулирования рыболовства командорского кальмара должна базироваться на дифференцированном подходе к эксплуатации по районам (рыбопромысловым зонам и подзонам) в соответствии с их значением для сохранения устойчивости существующих популяций. Наиболее строгий режим регулирования должен применяться в районах, соответствующих зонам размножения самовоспроизводящихся популяций. К ним относятся Корякский берег Берингова моря, Олюторский залив и шельф Командорских островов. Промысел в зонах возвратных и невозвратных миграций у Юго-Восточной Камчатки и с тихоокеанской стороны Курильских островов не может оказать существенного влияния на репродуктивный потенциал популяций и к нему может применяться более мягкий режим регулирования, без установления ОДУ.

10. Использованный в настоящей работе подход к изучению особенностей биологии и формирования популяций в пространстве на примере командорского кальмара показал свою теоретическую актуальность, а также значимость с практической точки зрения. Это направление заслуживает признания в качестве самостоятельного направления исследований – пространственной биологии, а применительно к гидробионтам – пространственной гидробиологии.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в журналах, входящих в Web of Science или Scopus

1. Алексеев Д.О., Горничных А.В. Новый вид брюхоногого моллюска *Vuccinum fraussenii* sp. nov. (Gastropoda, Vuccinidae), с замечаниями о внутривидовой структуре *Vuccinum scalariforme* Beck in Møller, 1842 // *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 2009. Т. 19 (1). С. 1-18.
2. Алексеев Д.О., Фролов Д.С. Первая находка брюхоногого моллюска *Hexaplex trunculus* (L., 1758) в северной части Черного моря // *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 2007. Т. 17 (1-2). С. 83-84.
3. Алексеев Д.О. Описание кладок и зародышевой раковины брюхоногого моллюска *Trichamathina nobilis* (Gastropoda, Capulidae) с замечаниями по взаимоотношению этого вида с двустворчатым моллюском *Chlamys behringiana* // *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 2006. Т. 16 (1-2). С. 43-46.
4. Alexeyev D.O. New data on the distribution and biology of squids from the Southern Pacific. // *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 1994. Т. 4 (2). С. 151-166.
5. Alexeyev D.O. *Enoploteuthis (Paraenoploteuthis) semilineata*, a new species of squid (Cephalopoda, Oegopsida, Enoploteuthidae) from the Southern Pacific // *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 1994. Т. 4 (2). С. 167-171.
6. Alexeyev D.O., Fraussen K. *Neptunea alabaster* sp.nov., a new species of genus *Neptunea* (Neogastropoda, Vuccinidae) from the Bering Sea. // *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 2005. Т. 15 (1), С. 13-22.
7. Vecchione M., Shea E., Bussarawit S., Anerson F., Alexeyev D., Lu C.C., Okutani T., Roeleveld M., Chotiyaputta C., Roper C., Jorgensen E., Sukramongkol N. Systematics of Indo-West Pacific Loliginids. // *Phuket Mar. Biol. Center Res. Bull.*, 2005. Vol. 66. P. 23-26.

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Алексеев Д.О. Систематическое положение имеющих фотофоры кальмаров семейства Loliginidae (Cephalopoda, Myopsida) // *Зоол. ж.*, 1992. Т. 71 (11). С. 12-23.
2. Алексеев Д.О. Роль Северных Курильских островов в функциональной структуре ареала популяций командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) // *Тр. ВНИРО*, 2007. Т. 147. С. 246-265.
3. Алексеев Д.О. Влияние гидрометеорологических факторов на формирование скоплений командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1911) (Cephalopoda, Mollusca) у северных Курильских островов // *Вопросы рыболовства*, 2012. № 2 (50). С. 353-364.
4. Алексеев Д.О. Индекс размера пищеварительной железы кальмаров как индикатор их биологического состояния на примере командорского кальмара // *Тр. ВНИРО*, 2017. Т. 166. С. 32-42.

5. Алексеев Д.О. Представление о пространственно-функциональной структуре ареала охотоморской популяции командорского кальмара *Berryteuthis magister* // Вопросы рыболовства, 2018. Т. 19 (2). С. 150-162.
6. Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Ботнев Д.А., Лищенко Ф.В. История развития промысла командорского кальмара в водах России и его современное состояние // Тр. ВНИРО, 2018. Т. 170. С. 90-104.
7. Алексеев Д.О., Буяновский А.И., Бизиков В.А. Принципы построения единой стратегии регулирования промысла крабов и крабоидов морях России. Вопросы рыболовства, 2018. Т. 18 (1). С. 21-41.
8. Алексеев Д.О., Зименко Н.П., Нигматуллин Ч.М. Новые данные об особенностях питания командорского кальмара в Беринговом море // Тр. ВНИРО, 2020. Т. 177. С. 21-37.
9. Алексеев Д.О., Лищенко Ф.В., Кивва К.К. Новый метод оценки биомассы командорского кальмара *Berryteuthis magister* // Вопросы рыболовства, 2017. № 18 (2). С. 216-230.
10. Антонов Н.П., Кловач Н.В., Орлов А.М., Датский А.В., Лепская В.А., Кузнецов В.В., Яржомбек А.А., Абрамов А.А., Алексеев Д.О., Моисеев С.И., Евсеева Н.А., Сологуб Д.О. Рыболовство в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2013 г. // Тр. ВНИРО, 2016. Т. 160. С. 133-211.
11. Бизиков В.А., Сидоров Л.К., Алексеев Д.О., Буяновский А.И. Динамика численности и размерного состава камчатского краба в Баренцевом море в период 2003-2016 гг. // Тр. ВНИРО, 2018. Т. 172. С. 91-127.
12. Буяновский А.И., Алексеев Д.О. Промысловая статистика как индикатор состояния запаса промысловых беспозвоночных // Вопросы рыболовства, 2017. № 18(3). С. 368-382.
13. Игнатова Т.А., Родина Т.В., Лищенко Ф.В., Моисеев С.И., Алексеев Д.О. Изменения качества и пищевой ценности мантии командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) в зависимости от продолжительности его хранения в накопителе судна // Тр. ВНИРО, 2019. Т. 176. С. 133-144.
14. Лищенко Ф.В., Алексеев Д.О., Лищенко А.В. Использование шкал стадий зрелости репродуктивной системы в исследованиях командорского кальмара // Тр. ВНИРО, 2018. Т. 171. С. 26-38.
15. Сологуб Д.О., Алексеев Д.О., Горянина С.В. Пространственное распределение функциональных групп баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио в районе его промысла в 2013-2017 гг. // Тр. ВНИРО, 2018. Т. 172. С. 49-69.
16. Alexeyev D.O. Systematics and phylogeny of bioluminescent Loliginidae // Bull. Mar. Sci. 1991. Vol. 49 No. 1-2. P. 660.

Монографии

1. Алексеев Д.О. Атлас прижизненных окрасок головоногих моллюсков (портреты головоногих моллюсков) // М. Изд-во ВНИРО. 2013. 208 с.

2. Филиппова Ю.А., Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Хромов Д.Н. Справочник-определитель промысловых и массовых головоногих моллюсков Мирового океана // М. Изд-во ВНИРО. 1997. 272 с.

Публикации в других изданиях

1. Алексеев Д.О. Анализ результатов экспериментального промысла командорского кальмара в 1993-1995 гг. // 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. М. Изд-во ВНИРО. 1996. С. 37-38.

2. Алексеев Д.О. Влияние гидрометеорологических факторов на формирование промысловых скоплений командорского кальмара у Северных Курильских островов. // Тез. докл. X Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования. Мурманск. Изд-во ПИНРО. 2009. С. 14-15.

3. Алексеев Д.О. О возможных подходах к эксплуатации запасов командорского кальмара *Berryteuthis magister* с учетом функциональной структуры ареалов его популяций. // Мат. Всерос. научн. конф. посв. 80-летию юбилею ФГУП "КамчатНИРО". Петропавловск-Камчатский. 2012. С. 249-257.

4. Алексеев Д.О. Периодизация промысла командорского кальмара в водах России. // Промысловые беспозвоночные: VIII Всерос. науч. конф. по промысловым беспозвоночным: мат. докл. Калининград: Изд-во ФГБОУ ВПО "КГТУ". 2015. С. 170-172.

5. Алексеев Д.О., Бизиков В.А. 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. 1986. С. 50-57.

6. Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Буяновский А.И. Современное состояние ресурсов беспозвоночных и перспективы их промысла. // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов: материалы первой научной школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии. М., Изд-во ВНИРО. 2013. С. 51-77.

7. Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Помозов А.А., Хромов Д.Н. 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. 1989. С. 66-77.

8. Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Хромов Д.Н. Подводные наблюдения за командорским кальмаром. IV Всесоюзная конференция по промысловым беспозвоночным. Севастополь. Тез. докл. 1986. С. 126-127.

9. Алексеев Д.О., Лищенко Ф.В. О возможности использования данных промысловой статистики для определения запаса командорского кальмара. Промысловые беспозвоночные: VIII Всерос. науч. конф. по промысловым беспозвоночным: материалы докладов. Калининград: Изд-во ФГБОУ ВПО "КГТУ". 2015. С. 173-176.

10. Алексеев Д.О., Нигматуллин Ч.М. Питание командорского кальмара в Олюторско-Наваринском районе. // 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. М. Изд-во ВНИРО. 1996. С. 40-43.
11. Алексеев Д.О., Нигматуллин Ч.М. Питание командорского кальмара *Beryteuthis magister* и его роль в питании некоторых массовых видов рыб западной части Берингова моря. // Морские моллюски. Вопросы таксономии, экологии и филогении. Автореф. докл. 5 (14) совещания по изучению моллюсков, СПб., 27-30 ноября 2000 г. 2000. С. 17-18.
12. Алексеев Д.О., Нигматуллин Ч.М. Трофические взаимоотношения командорского кальмара *Beryteuthis magister* с двумя массовыми видами рыб – *Albatrossia pectoralis* и *Theragra chalcogramma* в Беринговом море. VI Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО. 2002. С. 126-129.
13. Бизиков В.А., Алексеев Д.О. Ресурсы командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря и перспективы их рационального использования. // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Тез. науч.-практ. конф. Петропавловск-Камчатский, 1999. С. 45.
14. Глубоков А.И., Алексеев Д.О., Бизиков В.А. О каннибализме минтая в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопросы рыболовства, 2000. №1 (4), С. 91-97.
15. Бизиков В.А., Филиппова Ю.А., Алексеев Д.О. Российский промысел головоногих моллюсков: прошлое, настоящее, перспективы развития. VI Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М., Изд-во ВНИРО. 2002. С. 11-14.
16. Alexeyev D.O. A sight on a system and phylogeny of myopsid squids // Biology, recruitment and culture of cephalopods. The International workshop and symposium of CIAC. Phuket, Thailand. P. 1.
17. Lishchenko A., Lishchenko F., Alexeyev D. Size and weight of commander squid *Berriteuthis magister* in 2005 and 2016. "Cephalopod Science from Biology to Welfare", Cephs. In Action & CIAC Meeting, Heraklion Crete Abstracts. 2017. P. 38.