

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»
(ФГБНУ «ВНИРО»)

на правах рукописи



**Алексеев
Дмитрий Олегович**

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ КОМАНДОРСКОГО
КАЛЬМАРА**

03.02.10 – Гидробиология

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук
М.К. Глубоковский

Москва, 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|-----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 3 |
| 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ..... | 14 |
| 2. КРАТКОЕ ОКЕАНОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАССМАТРИВАЕМОГО РАЙОНА..... | 34 |
| 2.1. Берингово море..... | 34 |
| 2.2. Охотское море..... | 40 |
| 2.3. Акватории, сопредельные с Курильскими островами..... | 46 |
| 2.4. Японское море..... | 50 |
| 2.5. Залив Аляска..... | 53 |
| 3. СИСТЕМА ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ В РАБОТЕ..... | 58 |
| 3.1. Определение пространственной биологии..... | 58 |
| 3.2. Определение популяции, внутривидовых и межвидовых отношений..... | 62 |
| 3.3. Ареал вида и ареал популяции..... | 69 |
| 3.4. Онтогенез и жизненный цикл командорского кальмара..... | 73 |
| 3.5. Пространственно-функциональная структура ареала и миграции..... | 75 |
| 3.6. Уточнение жизненной формы командорского кальмара..... | 90 |
| 4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ КОМАНДОРСКОГО КАЛЬМАРА..... | 104 |
| 4.1. Распространение и вертикальное распределение..... | 107 |
| 4.2. Рост, продолжительность жизни и возраст..... | 118 |
| 4.3. Репродуктивная стратегия, размножение..... | 123 |
| 4.4. Онтогенез и смена жизненных форм..... | 132 |
| 4.5. Пищевая стратегия и трофические связи..... | 138 |
| 4.6. Генетические исследования и идентификация популяционной принадлежности..... | 167 |
| 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ КОМАНДОРСКОГО КАЛЬМАРА..... | 177 |
| 5.1. Популяции командорского кальмара..... | 177 |
| 5.2. Берингово море..... | 180 |
| 5.3. Охотское море..... | 211 |
| 5.5. Тихоокеанская сторона Камчатки и Курильских островов..... | 235 |
| 5.4. Японское море..... | 266 |
| 5.6. Залив Аляска..... | 277 |

| | |
|---|------------|
| 5.7. Единство пространственной организации популяций командорского кальмара..... | 280 |
| 5.8. Устойчивость популяций командорского кальмара..... | 283 |
| 6. ЭКСПЛУАТАЦИЯ И УПРАВЛЕНИЕ ЗАПАСАМИ КОМАНДОРСКОГО КАЛЬМАРА..... | 301 |
| 6.1. История развития промысла командорского кальмара и его современное состояние..... | 306 |
| 6.2. Возможности совершенствования управления промыслом командорского кальмара на основе данных о его пространственно-популяционной биологии..... | 322 |
| 7. ВЫВОДЫ..... | 330 |
| ЛИТЕРАТУРА..... | 333 |

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы

Командорский кальмар *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) – один из наиболее массовых представителей кальмаров семейства Gonatidae в северной части Тихого океана и единственный вид головоногих моллюсков, имеющих существенное промысловое значение в России. Он распространен в Беринговом, Охотском и Японском морях – до острова Хонсю и Корейского полуострова на юге, а также в водах Тихого океана вдоль Курильских, Командорских и Алеутских островов, и далее на восток вдоль берегов Америки до Британской Колумбии, Орегона и северной Калифорнии (Зуев, Несис, 1971; Несис, 1982; Катугин, 1998; Катугин, Шевцов, 2012; Jefferts, 1983; Nesis, 1998). В водах России обитает два подвида. Номинативный подвид *Berryteuthis magister magister* (Berry, 1913) населяет обширные пространства шельфа и шельфового склона от северной части Берингова моря до Южных Курильских островов, а также все Охотское море. Недавно описан второй подвид: *Berryteuthis magister shevtsovi* Katugin, 2000, который обитает исключительно в Японском море.

К числу промысловых видов командорский кальмар относится со сравнительно недавнего времени: вплоть до начала 1970-х годов он не рассматривался даже в качестве потенциально промыслового вида (Шпарлинский, 1932; Кондаков, 1941; Акимушкин, 1963; Кизеветтер, 1962; Филиппова, 1973). Однако, с развитием техники глубоководного тралового промысла и обнаружением потенциально промысловых скоплений кальмара у Командорских островов (Шевцов, 1974; Шевцов, Федорец, 1975, 1979) промысел командорского кальмара стал быстро развиваться и к настоящему времени это самый востребованный, более того, единственный достаточно масштабно эксплуатируемый вид головоногих моллюсков в водах России. В восточной части Берингова моря и у Алеутских островов этот вид постоянно отмечается в качестве прилова при траловом промысле рыб, в основном минтая (Федорец, 2006; Gillespie, 1997; Katugin et al. 2006 B; Ormseth, 2014, 2016; Arkhipkin et al., 2015), при этом он никогда не рассматривался как самостоятельный объект промысла.

В Японии командорский кальмар ценится очень низко и как самостоятельный объект промысла, как и в США, не рассматривается (Sugiyama et al., 1989). Отношение к командорскому кальмару как к крайне малоценному виду сохранилось в Японии по настоящее время. Японские траулеры добывали командорского кальмара в небольших

количествах при осуществлении промысла в российских водах в Беринговом море и у северных Курильских островов при освоении сблокированных многовидовых квот вылова (Алексеев, 1996). По устным сообщениям членов экипажей японских судов, принимавших участие в экспериментальном промысле командорского кальмара в Беринговом море, на которых работали автор и другие сотрудники ФГБНУ «ВНИРО» с 1994 по 2001 г., единственный вид продукции, который мог в то время производиться в Японии из командорского кальмара – мелко рубленый кальмар, заквашенный и частично ферментированный в измельченной собственной печени. Такой продукт используется в качестве вкусовой добавки к традиционному японскому вареному рису.

В России, напротив, командорский кальмар – важный объект специализированного промысла (Филиппова и др., 1997; Бизиков и др., 2002; Нигматуллин, 2006; Алексеев и др., 2013, 2018, Антонов и др., 2016; Алексеев, 2015; Nesis, 1998; Jereb, Roper, 2010; Katugin et al., 2013; Arkhipkin et al., 2015). В настоящее время это наиболее массовый из всех видов головоногих моллюсков, встречающихся в розничной продаже, а его пищевые качества признаны высокими (Справочник..., 1999; Иванов, Сысоев, 2009; Игнатова и др., 2019). После прекращения отечественного промысла аргентинского кальмара, совпавшего по времени с распадом СССР, командорский кальмар абсолютно лидирует в объемах вылова всех головоногих моллюсков в России.

Объемы вылова командорского кальмара в России значительно превышают вылов таких головоногих, как тихоокеанский кальмар и кальмар Бартрама. Последние являются важными промысловыми видами Северной Пацифики, составляя основу промысла кальмаров других стран дальневосточного региона - Японии, КНДР, Южной Кореи и Китая. В настоящее время российскими рыбаками ежегодно добывается около 80-100 тысяч тонн командорского кальмара – в основном, с тихоокеанской стороны Курильских островов (до 70 тысяч тонн в год). В меньших объемах он добывается в других районах – 10-15 тыс. тонн у берегов Восточной Камчатки и 5-10 тыс. тонн в Беринговом море (Бизиков, Алексеев, 1999; Алексеев, 2012 Б; Алексеев и др., 2015, 2017, 2018). Имеются резервы для расширения промысла командорского кальмара и в российской части Японского моря, где по самым скромным оценкам может добываться не менее 6-8 тыс. тонн в год (Шевцов, 1988). В целом, объемы вылова командорского кальмара составляют около 30 % суммарного вылова промысловых беспозвоночных в

водах России (Антонов и др., 2016). Для сравнения: доля других видов кальмаров (тихоокеанского и кальмара Бартрама) составила в 2018 г. в общем российском вылове кальмаров всего 4,8 % (всего 4934 тонны, при вылове командорского кальмара, равном 97735 тонн).

Командорский кальмар играет также весьма существенную роль в экосистемах дальневосточных морей. Обитающая в эпипелагиали ранняя молодь кальмара входит в рацион морских птиц и эпипелагических хищных рыб (в первую очередь минтая) (Глубоков и др., 2000, Горбатенко и др., 2013). Взрослый командорский кальмар - наиболее значимый по численности и биомассе хищник придонных мезопелагических сообществ Северной Пацифики. Благодаря высокой численности и особенностям онтогенеза, может рассматриваться как важный «лифт», обеспечивающий доставку питательного вещества из приповерхностных слоев воды на глубину. Сначала, с переходом молоди от эпипелагического к придонному мезопелагическому образу жизни, осуществляется такой перенос из эпипелагиали в мезопелагиаль. Затем, достигнув половой зрелости, особи командорского кальмара опускаются к верхней границе батии. Там командорский кальмар является одним из основных объектов питания крупных мезопелагических и батипелагических хищников (акул, макрурусов, угольной рыбы и некоторых других) (Орлов, 2000; Алексеев, Нигматуллин, 2002). Также командорский кальмар является достаточно постоянным компонентом в питании морских млекопитающих (Несис, 1971; Егорова, Сиренко, 2010; Шевцов, 1974; Акимушкин, 1954; Ефимкин, 2014; Gudmundson et al., 2006; Kawakami, 1980; Okutani et al., 1988; Okutani, Nemoto, 1964; Nesis, Nikitina, 1995; Okutani et al., 1976).

Важное промысловое значение определило достаточно высокий уровень исследовательского интереса к этому виду в России, по сравнению с другими видами головоногих. Большое число работ посвящено различным аспектам промысла командорского кальмара (Раилко, 1986 А,Б; Шевцов, 1988; Бизиков, Алексеев, 1999; Федорец и др., 1999, 2000; Бизиков и др. 2002; Алексеев, 2012 А, Б; Катугин и др., 2014; Алексеев и др., 2018; Буяновский, Алексеев, 2017; Алексеев и др., 2017; Лищенко, Лищенко, 2016; Федорец, 2006; Филиппова и др., 1997; Katugin et al., 2013; Arkhipkin et al., 2015). Серия работ К.Н. Несиса с соавторами была посвящена уточнению систематического положения командорского кальмара и его положению в теутоценозах дальневосточных морей (Несис, 1986, 1987; Nesis, Nikitina, 1995).

Популяционная структура командорского кальмара в водах России также обсуждалась ранее (Катугин, 1989 А, 1998; Бизиков 1996 Б; Федорец, 2006; Алексеев, 2007, 2012 Б, 2018; Katugin 1995 А, В, 2000). Обсуждались миграционные пути командорского кальмара (Kubodera, 1982; Okutani, 1988; Okutani et al., 1988; Аюпов, 2003; Федорец, 2006; Алексеев, 2006 А, 2007, 2012 А, Б, 2018). Однако столь разностороннее изучение командорского кальмара не пошло далее по пути определения функциональной структуры ареала этого вида и взаимоотношения между его популяциями. Лишь в сравнительно небольшом количестве работ было обращено внимание на сложную пространственную организацию его популяций. Зачастую связь между установленными районами нереста и нагула командорского кальмара оценивалась чисто формально, без учета особенностей его биологии, и оценки возможной принадлежности населения таких участков к той или иной популяции кальмара. В результате иногда предлагались миграционные схемы, трудно поддающиеся объяснению с точки зрения биологии кальмара и океанологических характеристик рассматриваемых акваторий.

Между тем, отсутствие четкого представления о пространственной и функциональной структуре ареала командорского кальмара, и, как следствие, отсутствие четкого понимания роли различных районов морей Дальнего Востока России в пространственно-функциональной структуре его популяций, их значения в воспроизводстве и формировании промыслового запаса, существенно усложнило практику научно обоснованного рационального управления запасами этого вида. В частности, отсутствие ясного понимания значения районов промысла командорского кальмара с точки зрения их роли в функциональной структуре его популяций, и даже затруднения с определением популяционной принадлежности тех или иных эксплуатируемых скоплений кальмара, приводило иногда к нерациональным и необоснованным решениям по управлению запасами командорского кальмара (Алексеев, 2013; Алексеев и др., 2018).

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

итоге, выяснение общей пространственно-функциональной структуры ареала командорского кальмара.

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 населяемых биотопов.

5. Рассмотреть статус населения командорского кальмара за пределами основ ареалов его популяций, взаимоотношения этого населения с существующими популяциям, а также роль районов соприкосновения или перекрывания 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 чередования в течение онтогенеза планктонной эпипелагической жизненной формы паралар-вальных особей, микронектонной пелагической жизненной формы молодежи 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 пассивно-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 видового 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 не способны 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 населенных биотопов, пищевой стратегии командорского кальмара обеспечивает достижение максимальной устойчивости его популяций в условиях населенных 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 рыбного промыслового прогнозирования (г. Мурманск, 2009), Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО» (г. Петропавловск-Камчатский, 2012), Первой научной школе молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии (г. Звенигород, 2013), международной рабочей группе и симпозиуме Международного совета по изучению головоногих (CIAC) (г. Пхукет, Таиланд, 2003), международном симпозиуме по

изучению головоногих моллюсков Южного океана Международного совета по изучению головоногих (СИАС) (г. Кембридж, Великобритания, 1993), международном симпозиуме «Исследование головоногих – от изучения биологии к обеспечению благосостояния» Международного совета по изучению головоногих (СИАС) (г. Ираклион, Греция, 2017). Материалы диссертации неоднократно докладывались на расширенных коллоквиумах лаборатории промысловых беспозвоночных и водорослей ФГБНУ «ВНИРО», заседаниях биологической секции Ученого совета и на заседаниях Ученого совета ФГБНУ «ВНИРО».

Публикации

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

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

За время работы над рукописью мне приходилось обращаться за помощью ко многим коллегам. Я выражаю огромную признательность за ценные консультации 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. Мне оказали большую помощь в подборе и обработке материалов к настоящей работе сотрудники ФГБНУ «ВНИРО» Д.А. Ботнев, Д.О. Сологуб, Н.П. Зименко, П.Ю. Андронов, А.В. Лищенко, Е.С. Бочарова. Чрезвычайно важными были для меня научные консультации и моральная поддержка со стороны профессора КГТУ Р.Н. Буруковского и сотрудника ФГБНУ «АтлантНИРО» Ч.М. Нигматуллина. В ходе многочисленных экспедиций меня поддерживали в работе сотрудники ВНИРО С.М. Гончаров, С.Ю. Леонтьев, А.П. Селютин, Е.И. Феоктистов; сотрудники АтлантНИРО

А.И. Архипкин, В.В. Лаптиховский и А. Н. Голуб; сотрудник ТИНРО-Центра Ю.А. Федорец; сотрудник КамчатНИРО Р.Н. Новиков. Большую помощь в поиске материалов к диссертации мне оказали сотрудники СахНИРО А.К. Клитин, С.А. Низяев и И.П. Смирнов; сотрудники ТИНРО-Центра О.Н. Катугин и М.А. Зуев. В завершение, с глубочайшей признательностью и самыми теплыми чувствами я должен вспомнить о людях, которых я считаю своими научными руководителями. Без их участия я не состоялся бы как ученый – К.В. Беклемишеве, К.Н. Несисе, А.А. Нейман, Б.Г. Иванове и Ю.А. Филипповой; к сожалению, я давно потерял связь с Р.Я. Маргулис и ничего не знаю о ее судьбе после отъезда из России.

1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

1.1. Материалы экспедиционных исследований

В настоящей работе использована информация, собранная в ходе 29 морских экспедиций в Беринговом, Охотском, Японском морях и в водах Тихого океана у берегов Восточной Камчатки и Курильских островов. В том числе самим автором собирались материалы в в Японском море (материалы 1 рейса), 3 рейсах у Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки (материалы 3 рейсов), в юго-восточной части Охотского моря (1 рейс), и в Беринговом море (10 рейсов) (приложение 1). В работе, за редким исключением (материалы рейса судна «Томи-мару № 82» в ноябре-декабре 2002 г.) использовались данные биологических анализов, методика выполнения которых описана ниже. Также использованы результаты научно-исследовательских и научно-промысловых рейсов с участием сотрудников ВНИРО, материалы, собиравшиеся сотрудниками СахНИРО, КамчатНИРО и ТИНРО-Центра, нашедшие отражение в рейсовых и научных отчетах (приложения 2,3).

Большая часть использованной в работе оригинальной информации о миграционном и жизненном цикле командорского кальмара в берингоморском субарктическом круговороте получены из западной части моря. На рисунке 1.1 показан основной район сбора материалов в рамках исследований ВНИРО командорского кальмара с 1994 по 2001 г. (в отдельные годы в силу организационных причин из района исследований исключался Олюторский залив, или район расширялся на участок мелководья севернее м. Наварин, но в целом границы района исследований сохранялись в течение всего периода исследований).

Таким образом, исследованиями, результаты которых использованы в работе, охвачена большая часть ареала командорского кальмара в водах России, за исключением вод, омывающих Командорские острова (информация по данному району была почерпнута, в основном, из работ сотрудников ТИНРО-Центра Г.А. Шевцова и Ю.А.Федорца), Восточного Сахалина и Японского моря (использовалась информация из рейсовых отчетов ТИНРО и СахНИРО).

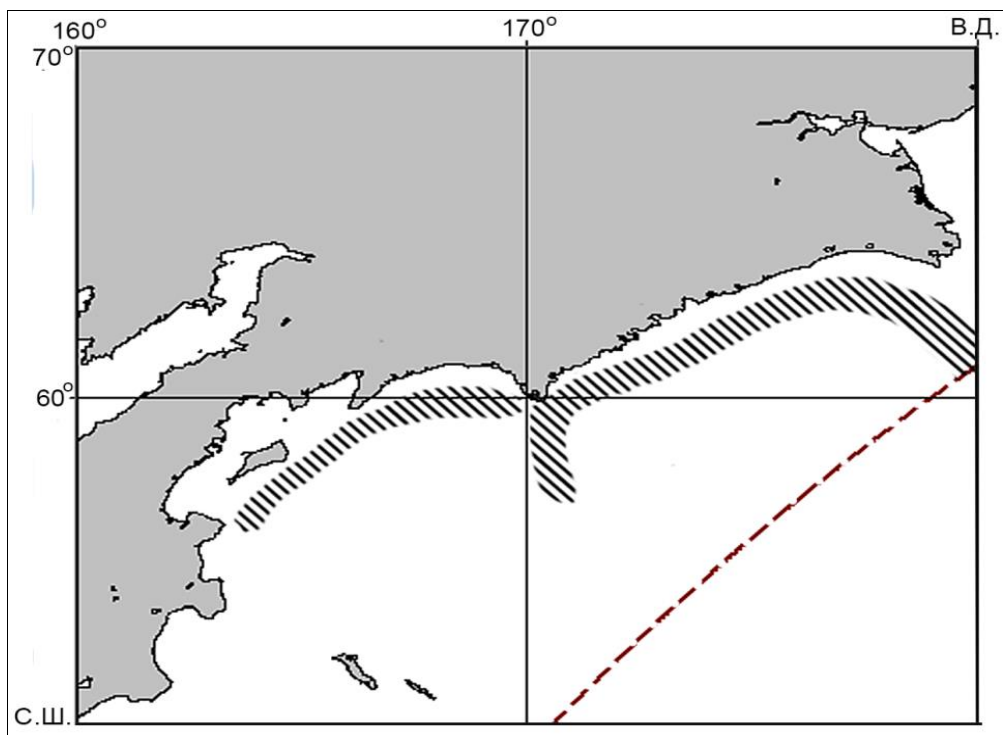


Рис. 1.1. Район исследований командорского кальмара в Беринговом море, выполнявшихся ВНИРО с 1993 по 2001 гг. Пунктиром показана граница исключительных экономических зон России и США

1.2. Методы сбора проб в экспедиционных исследованиях

При выполнении собственных экспедиционных исследований за основу была взята схема биологического анализа головоногих моллюсков, разработанная во ВНИРО (Филиппова, 1972, 1983). Методики измерения и взвешивания кальмаров в ходе работ не менялись. В рекомендации по проведению биологического анализа (определение стадий зрелости репродуктивной системы, регистрация спаривания, наполнения желудков и анализа состава питания, определение упитанности) с учетом специфики проводимых исследований претерпевали некоторые изменения и дополнения (Алексеев, 1996, 2017, 2018).

Определение параларв и ранней молоди командорского кальмара выполнялось на основе идентификационных ключей для определения ранних онтогенетических стадий иллюстрированных описаний ранней молоди кальмаров (Okutani, Clarke, 1992; Sweeney et al., 1996; Jorgensen, 2007).

Оценки численности и биомассы кальмара выполнялись с помощью программного обеспечения ГИС "Картмастер" v. 4.1 (Бизиков и др., 2007, 2013). Оценки были выполнены методом сплайн-аппроксимации с использованием следующих параметров: коэффициент влияния глубины – 100; коэффициент сглаживания – 1000; коэффициент уловистости трала – 0,5; горизонтальное раскрытие трала – 25 м для

среднетоннажных траулеров типа «хокутен» и МФТ, и 35 м для крупнотоннажных траулеров.

1.3. Использование рыбопромысловой статистики

В ходе научно-исследовательских рейсов, перечисленных в приложении 1, научными наблюдателями собирались копии ведущихся на судах траловых журналов. При этом дополнительно осуществлялось наблюдение за выборкой тралов с независимой от судового экипажа оценкой величины улова. Таким образом, контролировалась точность данных промысловой статистики, полученных в ходе рейсов с присутствием на борту научных наблюдателей. Также использовались данные по величинам вылова командорского кальмара, приводимые в открытых прогнозных материалах (Состояние..., 2016, 2017). В работе использовались данные по суммарному годовому вылову командорского кальмара в целом в водах СССР/России и отдельно по рыбопромысловым районам за период с 1979 по 2018 гг.

1.4. Биологический анализ командорского кальмара.

Шкала стадий зрелости половой системы командорского кальмара.

Вплоть до 1995 г. в работе использовалась шкала стадий зрелости кальмаров, разработанная Р.Н. Буруковским с соавторами (1977). Данная шкала была разработана на основе изучения репродуктивной биологии океанических кальмаров-оммастревид, однако в течение некоторого времени, за отсутствием других разработок, воспринималась как универсальная и использовалась на первых этапах отечественных исследований командорского кальмара специалистами ВНИРО и АтлантНИРО. Во ВНИРО эта шкала использовалась в исследованиях командорского кальмара в 1980-е годы. Эта же шкала была использована в первые годы исследований командорского кальмара по совместной российско-японской программе с 1993 по 2001 г.

Оригинальная универсальная шкала стадий зрелости половой системы была предложена в ТИНРО Г.А. Шевцовым (1971), насчитывающая 4 стадии зрелости, кроме не включаемых в шкалу ювенильных, а также выбойных (закончивших нерест, агонизирующих) особей. Определение стадий зрелости самок ограничивалось определением размера и цвета нидаментальных желез (кроме последней, четвертой стадии, основным признаком которой предлагалось считать наличие зрелых яиц). У самцов определение стадий зрелости сводилось к определению сперматофоров в

нидхемовом мешке и их числу. Применительно к командорскому кальмару эта шкала применялась в ТИНРО (Федорец и др., 1997 а, б). Со временем диагностика стадий была доработана (Федорец, 2006), с привлечением дополнительных признаков (Табл. 1.1). Эта же шкала зрелости была принята за основу и в СахНИРО с одним изменением: выбойным особям кальмара была присвоена дополнительная, пятая стадия зрелости (Аюпов, 2003). Примерно одновременно с работой Шевцова во ВНИРО Ю.А. Филипповой (1972, 1983) была предложена шкала стадий зрелости, ориентированная, в основном, на океанических кальмаров семейства *Ommastrephidae*. Основным отличием шкалы Филипповой было выделение в отдельную стадию преднерестовых самок и самцов - соответственно со зрелыми ооцитами в яичниках и первыми сформировавшимися сперматофорами в сперматофорном комплексе органов (стадия 4 – созревающие особи). Особенности порционного нереста командорского кальмара ни одна из перечисленных шкал не учитывали.

Необходимость разработки специализированной шкалы для командорского кальмара возникла в связи с тем, что этот вид имеет ряд особенностей гаметогенеза и репродуктивной стратегии (Нигматуллин и др., 1996), ограничивающих возможности применения универсальных шкал, разработанных, в основном, на основе исследований кальмаров семейства *Ommastrephidae* (Lipinski, 1979; Arkhipkin, 1992; Juanico, 1983) которые исходили из одномоментного вымета икры в процессе нереста. Командорский кальмар – вид с многократными спариваниями и порционным выметом икры, его нерест имеет значительную продолжительность, а морфология кальмаров претерпевает в процессе такого длительного нереста определенные изменения. Более детализированная периодизация этапов физиологической и функциональной зрелости, которая учитывала бы особенности репродуктивной биологии командорского кальмара, была разработана по результатам исследований командорского кальмара в Беринговом море в 1993-1995 гг. (Нигматуллин и др., 1996). В новой шкале предлагалось выделять 7 стадий, с разбиением некоторых стадий на подстадии. Фактически, эта шкала достаточно точно учитывала особенности развития половой системы. Однако использование этой шкалы в полевых условиях показало наличие ограничений в ее применении в практике экспедиционных исследований, в связи с чем в ходе доработки была разработана ее новая версия, которая используется в исследованиях ВНИРО с 1996 г. (Лищенко и др.,

2018 А) и является основной шкалой стадий зрелости, применявшейся в ходе настоящей работы.

Изменения в последней шкале коснулись разделения стадии преобладающего соматического роста (нагула) самок – стадии 2 по версии шкалы Нигматуллина с соавторами (1996), на две подстадии: 2-1 (стадия 2 ранняя) и 2-2 (стадия 2 поздняя). Разделение 5 стадии на три подстадии с практической точки зрения было признано избыточным. Более простым, с практической точки зрения, стало разделение пятой стадии на две подстадии. У самок они соответствуют первой и второй половинам 5 стадии. В характеристики 5 и 6 стадий зрелости самцов были внесены изменения. Наличие следов спаривания у самцов однозначно трактуется как критерий отнесения к стадии функциональной зрелости (6), в отличие от стадии физиологической зрелости (5), в течение которой происходит накопление зрелых половых продуктов, без их вымета во внешнюю среду.

Также было переработано описание стадий с тем, чтобы сделать его максимально удобным для применения в полевых условиях. Описания были дополнены внешними признаками кальмаров, а описания гистологии гонад сокращены. Получившиеся, таким образом, описания стадий зрелости отражают этапы не только гаметогенеза, но и онтогенеза в целом:

1 – ранняя молодь, стадия быстрого соматического роста.

2 – нагульная молодь, стадия опережающего соматического роста с постепенным ростом репродуктивной системы. Замедление соматического роста к концу стадии.

3 – нагульные созревающие кальмары, замедление соматического роста, накопление энергетических резервов, опережающий рост и начало созревания репродуктивной системы.

4 – созревающие кальмары, сильное замедление соматического роста и замедление накопления энергетических резервов у самок, ускорение созревания репродуктивной системы.

5 – физиологически зрелые кальмары, сильное замедление соматического роста и накопления энергетических резервов у самцов, достижение репродуктивной системой физиологической зрелости (готовность к нересту).

6 – функционально зрелые кальмары, почти полная остановка соматического роста, резкое сокращение интенсивности активного питания и расходование энергетических резервов, спаривание и нерест.

7 – посленерестовые погибающие (выбойные) кальмары, постепенная деградация всех систем органов.

Созданная в результате шкала стадий зрелости командорского кальмара приводится в приложении 4.

Поскольку в настоящей работе приводятся данные исследований, выполненных с применением разных шкал зрелости, приводится таблица сравнимости оценок стадий зрелости командорского кальмара по разным шкалам, применявшимся в отечественных исследованиях (Табл. 1.1).

Таблица 1.1

Соответствие различных стадий зрелости, использовавшихся отечественными авторами при изучении командорского кальмара (по Лищенко и др., 2018).

| Шевцов, 1971; Федорец, 2006 | Аюпов, 2003 | Филиппова, 1983 | Буруковский и др., 1977 | Нигматуллин и др., 1996 | ВНИРО, современная | |
|--|---|--------------------|---|--|--|-------|
| | | | | | самки | самцы |
| Ювенильные (без определения стадии) | Ювениль- ные (без определен ия стадии) | 1 | Ювенильн ые (без определения стадии) | Ювенильные (без определения стадии) | Ювенильные (без определения стадии) | |
| 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 2 | | | 2 | 3 | 4 | 4 |
| | 2 | 2 | | | | |
| 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| 4 | 4 | 4 | 5-1 | 5-1 | 5-1 | 5-1 |
| | | | | 5-2 | | |
| | | | | 5-3 | 5-2 | 6-1 |
| | | 5 | 5-2 | 6-1 | 6-1 | |
| | | 5-3 | 6-2 | 6-2 | 6-2 | |
| Выбойные (без определения стадии) | 5 | 6 | 6 | 7 | 7 | 7 |

1.5. Методика изучения питания и трофических связей

Оценка интенсивности питания (накормленности).

Интенсивность питания (наполненность желудков пищей) оценивалась в баллах по шкале, предложенной в методических рекомендациях по изучению кальмаров (Филиппова, 1972, 1983). В отличие от стандартной шкалы степени наполнения желудка, применяемой в ихтиологических исследованиях, для кальмаров в этих методических рекомендациях была предложена (и использовалась в наших работах) 6-балльная шкала (Табл. 1.2). Вместе с тем, в ряде работ (напр. Федорец и др., 1997 А), выполненных в ТИНРО, применялась и традиционная 5-балльная ихтиологическая шкала зрелости. Оценка наполнения в этих двух шкалах совпадает с 0 до 3 балла. 4 и 5 баллы шкалы Филипповой соответствуют 4 баллу ихтиологической шкалы.

Таблица 1.2

Шкала оценки степени наполнения желудков кальмаров (по Филиппова, 1973, 1982, с небольшими изменениями).

| Степень наполнения, в баллах | Описание степени наполнения |
|------------------------------|--|
| 0 | Пища в желудке отсутствует |
| 1 | В желудке имеются следы пищи (объем пищевого комка значительно менее 10 % объема желудка) |
| 2 | Пищевой комок занимает менее половины объема желудка |
| 3 | Пищевой комок занимает более половины объема желудка, но не весь его объем |
| 4 | Пищевой комок занимает весь объем желудка, желудок не увеличен в размерах, его стенки не растянуты, полупрозрачные |
| 5 | Желудок заполнен пищей и сильно увеличен в размерах, его стенки растянуты, почти прозрачные |

При исследовании наполнения желудков регулярно отмечались желудки с наполнением 5 (наполнены пищей, сильно растянуты), заполненные почти свежими (почти без следов переваривания) и достаточно крупными кусками тканей взрослого командорского кальмара. во многих случаях куски даже не отделены полностью друг от друга и могут быть составлены в достаточно крупный фрагмент тела командорского кальмара. Из анализа наполнения желудков и состава пищевого комка такие желудки исключались, так как с высокой долей вероятности это результат «травматического питания» кальмаров, уже находящихся в кутке трала или, может быть, и в бункере-накопителе судна (Алексеев, Нигматуллин, 1996; Нигматуллин, 2007, 2010 Б).

Оценка качественного состава желудков в процессе биологического анализа выполнялась в первые годы исследований (до 1995 г.), однако впоследствии от таких оценок отказались ввиду малой информативности грубой оценки («ракообразные-рыба-кальмары-неопределенные остатки») и отмеченных впоследствии частых ошибок в идентификации содержимого (например, фрагменты *Hyperiidae* и *Mystophidae* при визуальной оценке содержимого желудка в полевых условиях бывают трудно различимы).

Анализ состава пищевого комка в лабораторных условиях выполнялся с 1996 по 2001 гг. Всего за этот период было проанализировано 690 желудков командорского кальмара. Для оценки качественного состава питания командорского кальмара в процессе проведения биологического анализа отбирались желудки с наполнением не менее 2 балла, содержимое которых изучалось в лабораторных условиях незамедлительно после окончания биологического анализа кальмаров. Собранные желудки до их обработки хранились в холодильнике при температуре +4-6°C накрытые влажной тканью, смоченной в морской воде. Содержимое желудков по одному разбиралось под бинокулярным микроскопом при увеличении $\times 10$ - $\times 60$ по компонентам.

Вся пища, поступающая в желудок кальмара, измельчается до фрагментов размером не более 2-3 мм (Несис, 1982; Федорец, 2006). Исключение представляют только твердые фрагменты, измельчение которых радулой кальмаров затруднительно. Определение компонентов пищевого комка осуществлялось по эталонным образцам из уловов тралений. У образцов описывались и измерялись фрагменты тела, встречающиеся в составе пищевого комка кальмаров (чешуя, статолиты кальмаров и отоилиты рыб, клювы кальмаров, характерные фрагменты карапакса ракообразных, глаза (у эвфаузиид). Размеры жертв оценивались по размерам фрагментов тел эталонных экземпляров. Определение систематической принадлежности каждого компонента осуществлялось до минимального таксономического уровня, который мог быть определен для изучаемых остатков в пищевом комке. Объем каждого компонента пищевого комка оценивался визуально по объему, с определением его доли в общем объеме пищевого комка с точностью 5 %. Степень переваренности каждого компонента оценивалась визуально в % (с точностью до 10 %).

На основании полученных результатов оценивалась встречаемость пищевых объектов в желудках (доля желудков, в которых отмечен данный объект, к общему числу желудков, содержащих пищу). Также использовался показатель, условно

названный «объемным индексом компонента питания», учитывающий долю компонента в пищевом комке и изменение объема рассматриваемой фракции в зависимости от степени ее переваренности (в отличие от использовавшегося нами «объемного индекса встречаемости»: Глубоков и др., 2000). Для его определения были использованы данные анализа состава пищевых комков из желудков кальмара, исследованных во время экспедиционных исследований командорского кальмара в Беринговом море в 1996-2001 гг. (приложение 1). Объем собранного материала по составу питания командорского кальмара приведен в таблице 1.3. Объемный индекс компонента питания (volumetric component index - VCI) рассчитывался для выборки из n экземпляров по следующей формуле:

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

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:

$$VCI/N$$

где N – объем (число особей) в выборке.

Также рассчитывалась относительная доля VCI каждого компонента питания от суммы VCI всех компонентов питания.

Таблица 1.3

Материалы по составу пищевых комков из желудков командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря, использованные в работе

| Год | Месяцы сбора материала | Проанализировано желудков, экз. |
|------|------------------------|---------------------------------|
| 1996 | июнь-октябрь | 317 |
| 1997 | октябрь-декабрь | 157 |
| 1998 | август-октябрь | 54 |
| 1999 | декабрь | 10 |
| 2000 | июль-август | 41 |
| 2001 | сентябрь | 111 |

Оценка накопленных энергетических запасов (упитанности)

Первоначально в наших исследованиях оценивалась масса пищеварительной железы (печени) при проведении расширенных биологических анализов. Масса печени определялась с точностью до 10 мг, также рассчитывалась относительная масса печени (по отношению к массе всего кальмара). Такая оценка достаточно точна, однако тотальное индивидуальное взвешивание всех анализируемых кальмаров оказалось невозможным. Возможности выполнения работы ограничивались, фактически, только редкими периодами практически полного отсутствия волнения моря. Даже при незначительном волнении точность взвешивания падала, а процедура взвешивания сильно затягивалась.

В связи с этим параллельно была проведена работа по созданию шкалы визуальной оценки печени, удобной для применения в условиях проведения массовых биологических анализов в море. В разработке шкалы индексов размера печени и предварительном тестировании ее применимости были использованы данные исследований на промысловом судне «Тенью-мару № 57» в 1997-1998 г. в Беринговом море (1435 экз. в мае 1997 г., 6230 экз. в сентябре 1997 г., 2685 экз. в мае-октябре 1998 г.).

Визуально изменения в размерах печени довольно хорошо различимы (Рис. 1.2). В связи с этим была разработана шкала визуальной оценки размера печени (Табл. 1.4). Опытным путем, как наиболее удобная, была выбрана пятибалльная шкала – от 1 балла (печень очень маленькая) до 5 баллов (печень очень большая).

Для оценки корректности визуальной оценки было выполнено сравнение визуальной оценки в баллах и индекса печени (Рис. 1.3). Сравнение было выполнено на 348 особях кальмара. Первоначально при проведении биологического анализа размеры печени оценивались в баллах по данной шкале, затем анализируемый экземпляр и печень взвешивались, определялась относительная масса печени к массе кальмара. Сравнение не было выполнено для редко встречающейся и очень маленькой печени (1 балл). Оценка размера печени по балльной системе удовлетворительно соответствовала различиям в массе печени в соответствии с разработанной шкалой. В заданные весовые диапазоны уложилось около 90% визуальных оценок, доля грубых ошибок не превысила 2-3%.

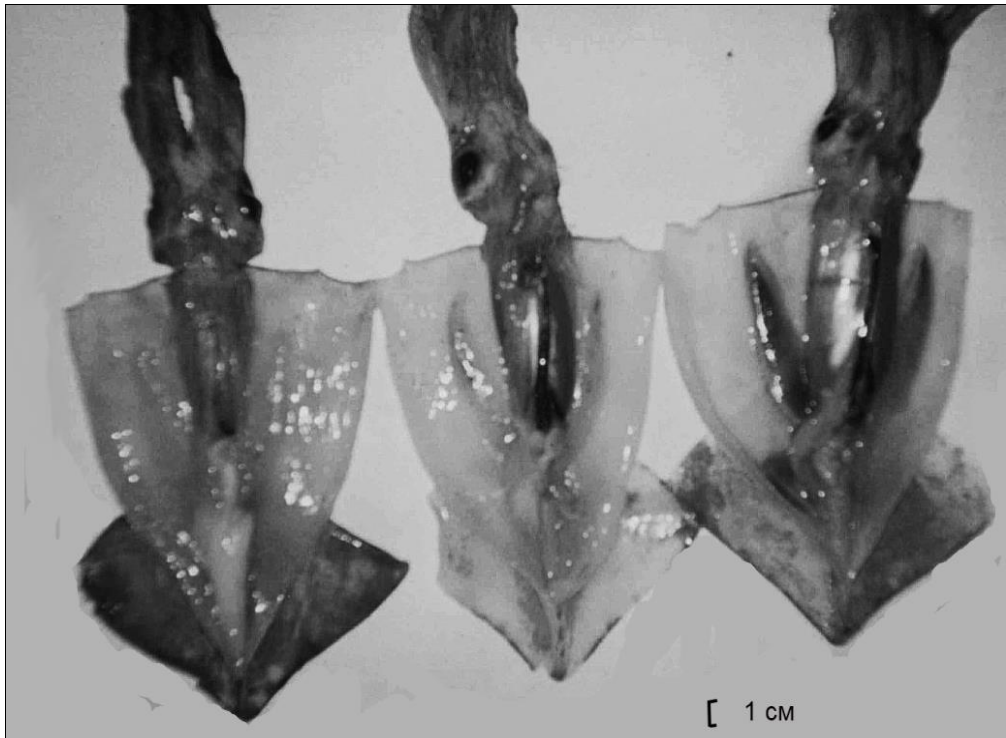


Рис. 1.2. Самцы командорского кальмара со вскрытой мантийной полостью и пищеварительными железами (слева направо) размерами, соответствующими 2, 3 и 4 баллу по шкале визуальной оценки размера печени.

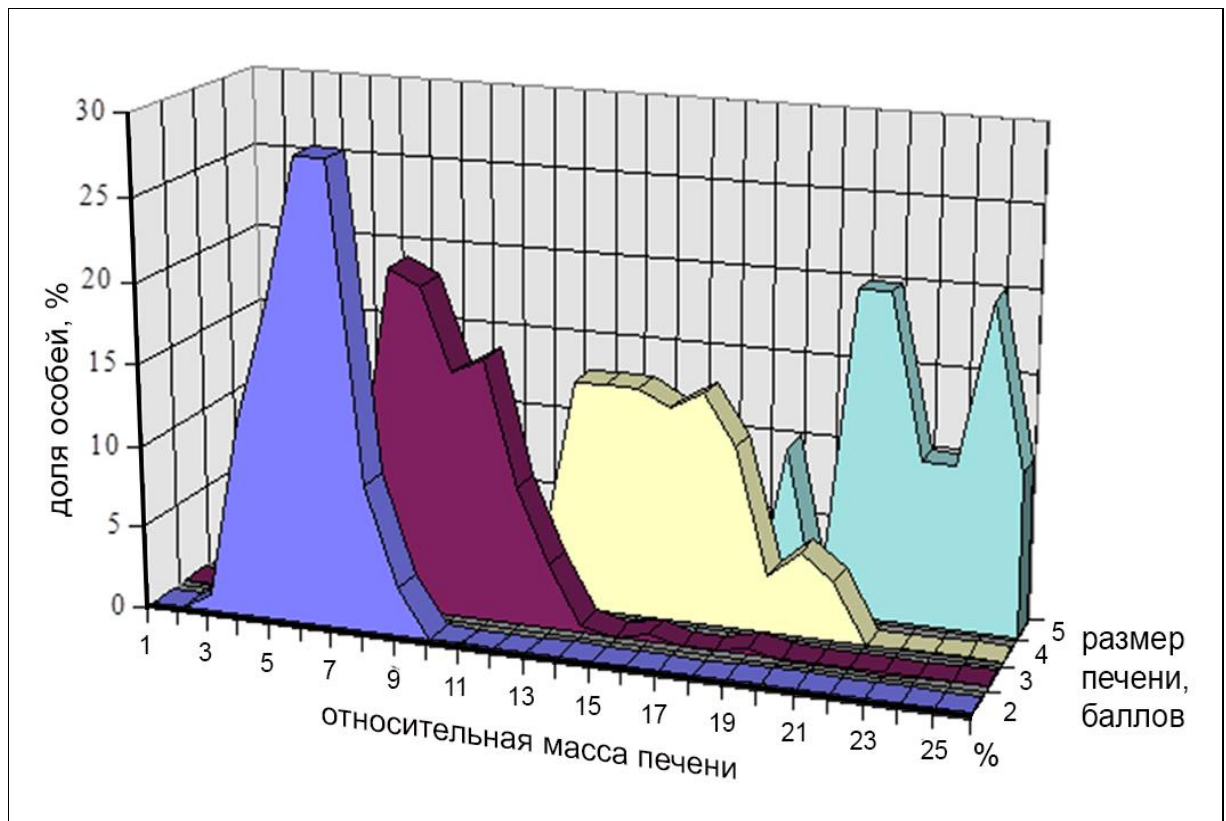


Рис. 1.3. Результаты визуальной оценки размеров пищеварительной железы (печени) кальмаров в баллах (для 2-5 баллов по предлагаемой шкале) в сравнении с относительной массой печени (масса печени к массе кальмара в %).

Шкала определения индекса размера пищеварительной железы (печени) в баллах (по Алексеев, 2017, с изменениями)

| Индекс размера пищеварительной железы (в баллах) | Описание внешнего вида | Примечания |
|--|---|--|
| 1 | Печень очень маленькая. Длина печени менее 1/3 длины мантии, ширина значительно меньше ширины основания воронки. | Масса печени составляет менее 5% массы кальмара, встречается редко, преимущественно у выбойных особей (VII стадии зрелости) |
| 2 | Печень маленькая. Длина печени менее 1/2 длины мантии, ширина примерно равна или немного меньше ширины основания воронки; или длина печени примерно равна 1/2 длины мантии и ширина значительно меньше ширины основания воронки. | Масса печени составляет около 5-8 % массы кальмара |
| 3 | Печень средних размеров. Длина печени около 1/2 длины мантии, ширина примерно равна ширине основания воронки; или длина печени немного меньше 1/2 длины мантии и ширина несколько больше ширины основания воронки. | Масса печени составляет 8-12 % массы кальмара. Встречается наиболее часто |
| 4 | Печень большая. Длина печени более 1/2 длины мантии, ширина примерно равна или немного больше ширины основания воронки; или длина печени около 1/2 длины мантии и ширина значительно больше ширины основания воронки. | Масса печени составляет около 13-20% массы кальмара |
| 5 | Печень очень большая. Длина печени заметно больше 1/2 длины мантии, ширина значительно больше ширины основания воронки. | Масса печени более 20% массы кальмара. Встречается редко, преимущественно у преднерестовых особей III-IV стадий зрелости. Максимальная зарегистрированная относительная масса печени - 30% |

1.6. Генетические исследования

Во ВНИРО работа выполнялась непродолжительный период времени в попытке найти маркеры индивидуальной принадлежности кальмаров к охотоморской или берингоморской популяциям (Табл. 1.5). Основная работа была выполнена сотрудницами лаборатории молекулярной генетики ВНИРО Е.С. Бочаровой и М.Е.

Толочковой (Бочарова, Толочкова, 2013). Выделение ДНК из образцов выполнялось с помощью кита Wizard® SV Genomic DNA Purification System (Promega) по прилагаемой методике. Выделенную ДНК использовали для постановки полимеразной цепной реакции (ПЦР) в амплификаторе по стандартному протоколу (Табл. 1.6).

Таблица 1.5

Материал и районы сбора материалов, использованных для анализа митохондриальной ДНК командорского кальмара

| Район исследований | Количество экземпляров |
|---|------------------------|
| Охотское море, район о. Атласова, 51°03,1' N 154°37,0' E | 55 |
| Тихоокеанская сторона северных Курильских островов, 49°2,8' N 155°26,5' E | 34 |
| Юго-Восточная Камчатка, 51°50,6' N 158°38,6' E | 27 |
| Берингово море, 61°51,0' N 176°58,4' E -61°49,44' N 176°49,8' E | 49 |

Таблица 1.6

Протокол полимеразной цепной реакции (ПЦР) для анализа митохондриальной ДНК командорского кальмара

| Компонент ПЦР | Концентрация стока | Количество на 1 реакцию |
|--------------------------|--------------------|-------------------------|
| Тaq-буфер | 10-кратный | 0,2 мкл |
| MgCl ₂ | 25 mM | 1,5 мкл |
| dNTPs | 2,5 mM | 1,5 мкл |
| Прямой праймер (polCO) | 10 пмоль/мкл | 0,6 мкл |
| Обратный праймер (polCO) | 10 пмоль/мкл | 0,5 мкл |
| Coloured-Taq полимераза | 2,5 ед./мкл | 0,5 мкл |
| ДНК | 50 нг/мкл | 2 мкл |
| Вода | | до 15 мкл |

В ПЦР-реакции использовались универсальные праймеры для митохондриального гена COI: polCO и polCO. Последовательности были получены секвенированием после переосаждения, стандартной сиквенсовой реакции и еще одного переосаждения ПЦР-продуктов. Сиквенсы обрабатывались в программе Applied Biosystems Sequencing Analysis 3.7, Geneious 4.8.5, TCS 1.21.

1.7. Использование в работе материалов гидрологических и метеорологических наблюдений

Анализ возможного влияния изменений атмосферного давления на численность командорского кальмара в районе промысла у северных Курильских островов был выполнен с использованием данных промысловой статистики, собранных в сентябре-

ноябре 2008 г. для проверки эмпирически отмеченной зависимости роста уловов командорского кальмара у северных Курильских островов от прохождения через район циклонов (Алексеев, 2009). На распределение кальмара и формирование его плотных скоплений могут оказывать влияние изменения течений в районе Курильских островов. Хорошо известны сложные приливно-отливные течения (Верхунов, 1997; Ростов и др., 2007). Существенное влияние на характер таких течений может оказывать изменение атмосферного давления. Также возможны сезонные изменения интенсивности течений через проливы (Верхунов, 1997; Седаева, Шевченко, 2001).

Изменение атмосферного давления на 1 мБар вызывает изменение высоты поверхности моря приблизительно на 1,33 см (Давыдов, Дмитриева, Конкина, 1973). При площади поверхности Охотского моря порядка 1603000 км^2 (Ростов и др., 2007), изменение атмосферного давления над поверхностью моря на 10 мБар может повлечь изменение объема воды в Охотском море приблизительно на 208 км^3 . По приблизительным оценкам, такой объем воды может быть компенсирован однонаправленным течением через все Курильские проливы со скоростью в 1 узел в течение 1 часа. В реальных условиях максимально наблюдавшиеся скорости течения в проливах оценивались в 5-6 узлов, а скорости течений в глубоководных проливах в среднем оцениваются в 1-1,5 узла (Люция..., 1974).

Зона влияния циклона редко охватывает все море (Рис. 1.4). С другой стороны, амплитуда колебания атмосферного давления намного превышает упомянутую выше условную величину 10 мБар. Также должно учитываться, что компенсация избытка или недостатка воды в разных частях моря не может компенсироваться равномерно через все проливы - вызываемые такими атмосферными явлениями изменения течения будут тем сильнее, чем ближе проливы к ядрам атмосферных вихрей. Кроме того, влияние изменения атмосферного давления с одной стороны островной гряды может дополнительно усиливаться или ослабляться изменением давления над водами с противоположной стороны Курильской гряды.

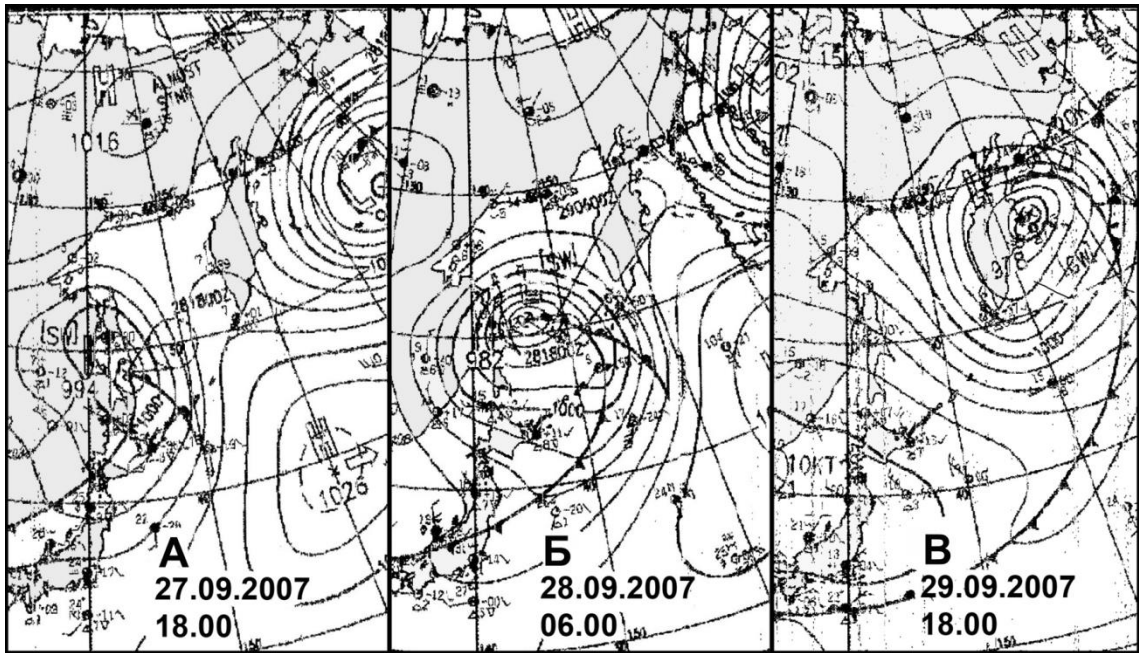


Рис. 1.4. Пример прохождения циклона над акваторией Охотского моря. А – приближающийся к Охотскому морю циклон над о. Сахалин, атмосферное давление в зоне влияния циклона Охотского моря 1004 – 1016 мБ; Б – зона пониженного атмосферного давления распространяется на центральную и южную часть моря, понижение атмосферного давления до 982-1000 мБ; В – циклон переместился на тихоокеанскую сторону Камчатки, атмосферное давление над Охотским морем повысилось до 992-1016 мБ, с тихоокеанской стороны северных Курильских островов произошло понижение атмосферного давления до 992-1000 мБ. Выполнено по картам атмосферного давления над северной частью Тихого океана ASAS JMH SURFACE ANALYSIS. Время по Гринвичу (по: Алексеев, 2009, рис. 1, с небольшими изменениями)

Таким образом, изменения атмосферного давления над поверхностью Охотского моря и прилегающими акваториями могут приводить к изменению направления, интенсивности и продолжительности течений в отдельных проливах на срок от нескольких десятков минут до нескольких часов. Усиление стока из Охотского моря через проливы может способствовать усилению переноса командорского кальмара из Охотского моря на тихоокеанскую сторону островов, и наоборот, при усилении подтока в Охотское море возникнут благоприятные условия для усиления миграции кальмара с тихоокеанской стороны островов в Охотское море.

Для оценки описанных выше процессов была проанализирована метеорологическая обстановка в районе работ и на сопредельных участках на основании факсимильных карт атмосферного давления у поверхности моря северо-западной части Тихого океана, распространяемых Японским метеорологическим и гидрографическим агентством ASAS JMH SURFACE ANALYSIS, принимавшихся 2 раза в сутки. Расчетная высота уровня воды в районе Четверного Курильского пролива определялась по

таблицам приливов ГУГМС для вод азиатской части России и прилегающих зарубежных районов по точке определения бухта Закатная, о. Шиашкотан ($48^{\circ}47'$ с.ш. $154^{\circ}02'$ в.д.), расположенной ближе всего к Четвертому Курильскому проливу.

Описанному выше влиянию изменений атмосферного давления, с приливно-отливными течениями, присваивалось значение в условных баллах, которые составляли от -1 (условия, соответствующие сочетанию значительного падения атмосферного давления над Охотским морем и значительного роста атмосферного давления с океанской стороны островов) до +1 (условия, соответствующие значительному росту атмосферного давления над Охотским морем и падению атмосферного давления с океанской стороны островов), с дискретностью оценки в 0,25 для промежуточных оценок, которые присваивались иным сочетаниям характера приливов и атмосферного давления. Изменения атмосферного давления рассматривались над всей поверхностью Охотского моря, а с океанской стороны Курильских островов – над акваторией, которая сравнима по площади с Охотским морем. Принималось допущение, что на большом удалении от проливов Курильской гряды влияние атмосферных явлений не может оказать существенного влияния на изменения течений в проливах.

Характеру приливно-отливных течений, так же, как и для изменений давления, присваивалась оценка возможного влияния, в зависимости от амплитуды приливно-отливных явлений, в баллах: 0,5 (полусуточный характер приливов), +0,5 (суточный характер приливов) или 0 (смешанный характер приливов). Абсолютная величина индексов была выбрана условно, с учетом того, что положительные корреляции изменения уловов с приливами отмечались реже, чем положительные корреляции с описанными выше изменениями атмосферного давления. Итоговый индекс возможного влияния на вынос кальмара через проливы в Тихий океан рассчитывался как сумма индексов влияния атмосферного давления и приливов. Выполнялось сравнение динамики среднесуточных уловов на усилии (по данным вылова судна МФТ «Иоланта» по судовому траловому журналу) с оценками влияния метеорологических процессов и приливно-отливных течений. Сравнение выполнялось методом кросс-корреляций в программе STATISTICA 6.0 (модуль times series forecasting), определялись коэффициенты корреляции, достоверные ($p < 0,05$) для рядов из 27 наблюдений в 2007 г. и 66 наблюдений в 2008 г.

Оценка скоростей миграции командорского кальмара.

Оценка скоростей миграции командорского кальмара была выполнена по результатам наблюдений за составом уловов кальмара с тихоокеанской стороны северных Курильских островов. Оценка выполнялась исходя из допущения, что кальмар постоянно и однонаправленно мигрирует через район промысла в указанном районе, пассивно перемещаясь, приблизительно со скоростью течения. Подобная картина наблюдается как в Беринговом море (Архипкин и др., 1996; Верхунов, 1996 Б), так и у Курильских островов (Алексеев, 2006 А). При выполнении оценок скоростей миграции кальмара для определения скорости течения вдоль восточного побережья Камчатки и Северных Курильских островов, кроме литературных данных, использовался массив данных скорости течений YoMaHa'07 (Lebedev et al., 2007), анализ которого был выполнен сотрудником ВНИРО К.К. Киввой. Оценка возможных скоростей миграции командорского кальмара выполнена для района Тихого океана от северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки до западной части Берингова моря. Для горизонта 1000 м средние за ряд лет скорости течений в районе исследований составили примерно 5-12 см/сек (Рис. 1.5). Исходя из постепенного снижения скоростей Восточно-Камчатского течения (ВКТ) с глубиной можно предположить, что на горизонте 300-400 м кальмар мигрирует с Восточно-Камчатским течением со скоростью около 20 см/сек.

Сходные оценки скоростей Восточно-Камчатского и Курильского течений приводятся в ряде публикаций. Для августа 2004 г. Жабин с соавторами приводит максимальную скорость геострофической составляющей ВКТ в Камчатском проливе 32 см/с. При этом на глубинах 300-400 м наблюдалось геострофическое течение со скоростями около 20 см/сек (Жабин и др. 2010). Данные прямого измерения дрейфа буёв в системе Камчатского течения, выполненные американскими исследователями в 1986-1993 гг. (Stabeno, Reed, 1994), являются единственными опубликованными данными прямых измерений дрейфа в Камчатском течении. Измерения показали, что у восточного побережья Камчатки течения весьма изменчивы и не прямолинейны. В пределах ВКТ наблюдались многочисленные меандры и завихрения. В частности, в районах заливов Камчатский, Кроноцкий и Авачинский регулярно наблюдались устойчивые вихри. Дрейф от Командорских до Северных Курильских островов занимал от 1 до 3 месяцев в зависимости от ситуации, что, в целом, соответствует приведенным выше оценкам продолжительности дрейфа, полученным нами.

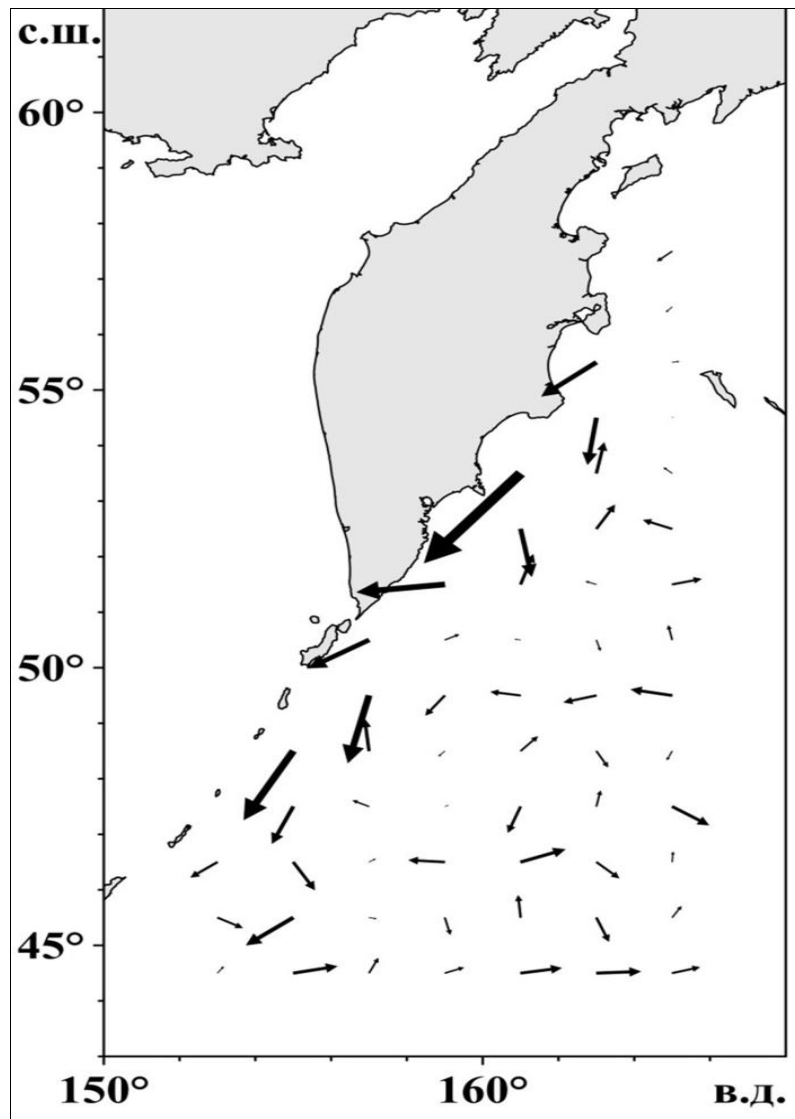


Рис. 1.5. Средние направления и скорости течения на горизонте 1000 м по данным буёв Арго. Размер стрелки соответствует скорости течения. Максимальная скорость составляет 11,1 см/сек (по: Алексеев и др., 2017, рис. 5).

Приведенные данные удовлетворительно согласуются с оценкой скорости миграции командорского кальмара на участке от Юго-Восточной Камчатки до Четвертого Курильского пролива, выполненной на основании наблюдений за изменениями состава уловов кальмара у северных Курильских островов и Восточной Камчатки (Алексеев, 2007). При условии миграции кальмара со средней скоростью 20 см/сек, средние сроки миграции командорского кальмара от Камчатского пролива до мыса Лопатка составляют примерно 45 суток, а от мыса Лопатка до пролива Буссоль (то есть в пределах Северо-Курильской зоны) – 37 суток.

1.8. Районирование рассматриваемых в работе водоемов

Районирование Берингова моря

Упомянутое в тексте деление Берингова моря на районы было принято в ходе исследований командорского кальмара в 1993-2001 гг. и применялось нами для исследуемых участков шельфа и шельфового склона. Выделяемые районы: Наваринский – к востоку от 178° в.д., вплоть до российско-американской границы и к югу от Анадырского залива; Корякский район, подразделяемый на две части: восточная часть Корякского района – от 175° до 178° в.д. и западная часть Корякского района – от 170° до 175° в.д.; Олюторский залив – в соответствии с принятыми географическими границами; хребет Ширшова – район подводных возвышенностей к югу от м. Олюторский в соответствии с географическим названием (Атлас..., 1974); район полуострова Озерной – участок шельфового склона от южной оконечности о. Карагинский до полуострова Озерной. В ряде наших публикаций 1990-х годов для перечисленных районов использовались иные названия, от которых я решил отказаться в настоящей работе ввиду возможной некоторой двусмысленности их трактовок (для Корякского района ранее применялось также название Олюторско-Наваринский район, для Наваринского района – Наваринско-Матвеевский район).

Районирование Охотского моря.

В Охотском море использовалось деление моря на подзоны в соответствии с рыбохозяйственным районированием (Правила рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Приказ... 2013). Также в тексте упоминаются районы, не имеющие четко установленных границ, но традиционно выделяемые в рыбохозяйственных исследованиях: Шантарский – западная часть моря, к западу от о. Ионы, с юга ограничен северной оконечностью о. Сахалин; район о. Ионы – участок, непосредственно окружающий о. Ионы; банка Кашеварова – участок акватории моря над банкой Кашеварова и ее склонами (см. рис. 2.6).

Районирование Японского моря.

Японское море в его российской части традиционно разделяется в рыбохозяйственных исследованиях на восточную (Западно-Сахалинская подзона) и западную (подзона Приморье) части. Татарский пролив – северная часть моря, в настоящей работе понимался в границах от пр. Невельского (граница с Охотским морем) примерно до траверза м. Ламанон.

Районирование Курильской гряды.

Разделение районов исследований на тихоокеанскую и охотоморскую стороны Курильских островов выполнялось в соответствии рыбохозяйственным районированием (Правила рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Приказ... 2013). На практике это означает, что в проливах граница проходит приблизительно по кратчайшей линии, соединяющей мысы островов с двух сторон пролива в его самой узкой части.

Рыбохозяйственным районированием предполагается также разделение Курильской гряды на северные (от о. Шумшу до о. Симушир) и южные (от о. Уруп до о. Кунашир и Малой Курильской гряды) Курильские острова. Однако в практике исследований также часто использовалось понятие «средние Курильские острова», под которыми понимался участок гряды от о. Симушир до о. Матуа, который отделен от более южных и более северных островов широкими глубоководными проливами.

2. КРАТКОЕ ОКЕАНОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ **РАССМАТРИВАЕМОГО РАЙОНА**

Акватория, населенная командорским кальмаром, исследована достаточно тщательно и ее описанию посвящено очень большое количество работ. Даже самое краткое изложение всех аспектов океанологии Северной Пацифики оказалось бы слишком объемным. Поэтому в данной главе предлагается только краткая характеристика некоторых особенностей океанологии этого района, существенно влияющих на биологию командорского кальмара и его распространение. В первую очередь это рельеф дна, динамическая вертикальная структура вод, температурный режим.

2.1. Берингово море

По классическому определению Берингово море является краевым частично обособленным морем с наличием свободного водообмена с Тихим океаном (Зенкевич, 1963). На севере оно имеет связь с арктическим бассейном через неширокий и мелководный Берингов пролив. На юге связь с водами Тихого океана обеспечивается многочисленными проливами Командорско-Алеутской гряды. Суммарная протяженность проливов Командорско-Алеутской гряды составляет 731 км при глубине некоторых из них до 4400 м, с суммарным сечением 734 км². Это обеспечивает значительно более тесную связь с северной Пацификой, особенно в западной части моря, по сравнению с Северным Ледовитым океаном, воды которого могут проникать в Берингово море через Берингов пролив с суммарным сечением около 3 км² (Плахотник, 1962 А; Ростов и др. 2007). На долю вод, поступающих в Берингово море из Тихого океана приходится до 93 % всего объема водообмена (Плахотник, 1962 А). Поступление небольшого количества арктической воды в Берингово море происходит, в основном, вдоль западного берега Берингова пролива (Гурикова и др., 1964: рис. 2).

Центральные районы моря образуют глубоководную котловину, частично подразделенную благодаря особенностям рельефа дна (Рис. 2.1). Максимальная ее глубина – 4400 м в Камчатском проливе, где она соединяется с Тихим океаном. Идущая от мыса Олюторский на юг и юго-восток гряда подводных гор (хребет Ширшова) и сходная структура, идущая в северном и северо-западном направлении от Алеутской

гряды (хребет Бауэрс) частично разделяют море на самую большую Алеутскую котловину (центральная и восточная часть моря), Командорскую котловину (западная часть моря) и небольшую котловину Бауэрс (южная часть моря). Не являясь непреодолимой преградой для формирования циркуляции вод в Беринговом море в целом, эти подводные хребты, тем не менее, способствуют временному отклонению ветвей течений.

Ширина шельфа в разных частях моря существенно варьирует. Вдоль Командорско-Алеутской гряды и азиатского берега шельф узкий и ограничен достаточно крутым склоном на расстоянии от нескольких километров до нескольких десятков километров от берега, во многих местах изрезанным каньонами. От мыса Наварин по направлению к американскому берегу шельф начинает расширяться и образует в северной и восточной части моря обширное мелководное плато с глубинами менее 200 м.

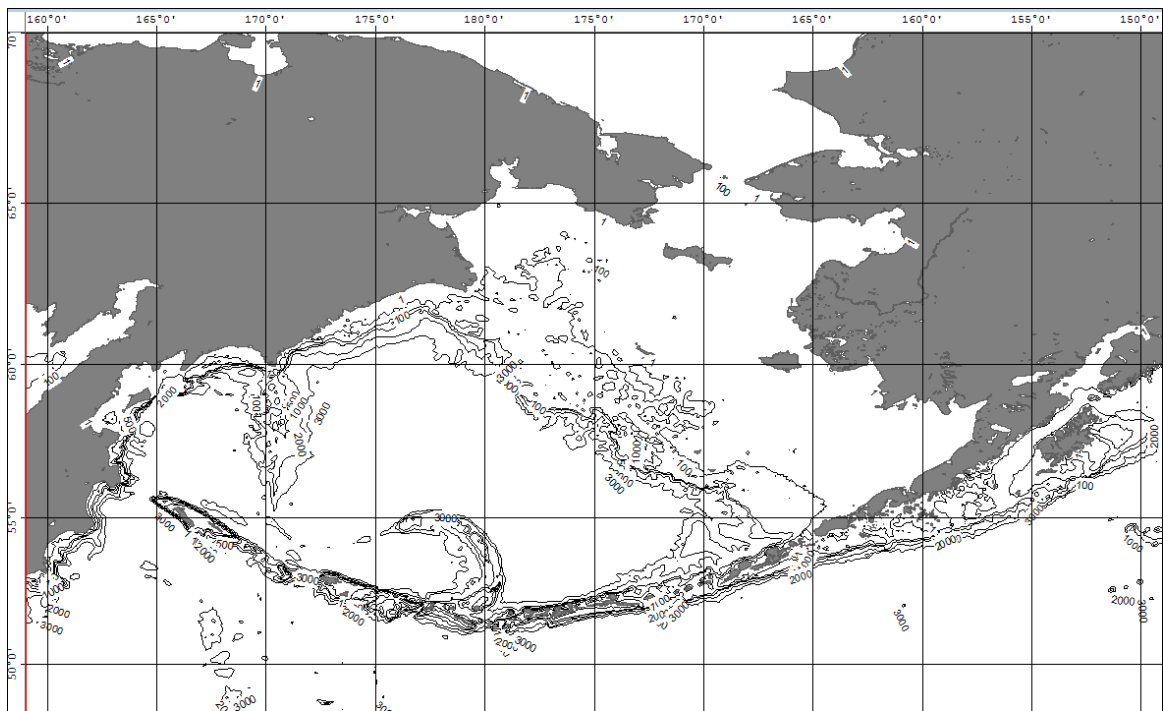


Рис. 2.1. Рельеф дна Берингова моря

Режим течений Берингова моря формируется под влиянием рельефа и связи Берингова моря с Тихим океаном и Арктическим бассейном. Циркуляция вод Берингова моря образует циклонический круговорот, занимающий большую часть акватории моря, вдоль склона шельфа. Во многих источниках указывается также на существование еще

одного, менее масштабного антициклонического круговорота над мелководьем в восточной части моря (Ростов и др., 2007).

Преобладающий водообмен с Тихим океаном обеспечивает в Беринговом море существование структуры вод, сходной с сопредельными районами Тихого океана. Система течений обеспечивается поступлением вод через проливы Командорско-Алеутской гряды. Наибольший объем поступает в Берингово море через проливы Ближний и Амчитка (Баталин, 1964; Атлас..., 1974). Через проливы средней части Алеутской гряды также происходит преимущественно поступление вод в Берингово море, но в меньших объемах. (Рис. 2.2). При этом водные массы, поступающие через пролив Ближний и Амчитка являются частью Западного субарктического круговорота (Котенев, 1995; Верхунов и др., 1995). Через более восточные проливы поступают воды Аляскинского круговорота, идущие в западном направлении вдоль Алеутской гряды с Аляскинским течением (Атлас..., 1974; Верхунов, 1995).

Общая схема течений в Беринговом море описывалась неоднократно (Натаров, 1963; Арсеньев, 1967; Добровольский, Залогов, 1982; Ohtani, 1973; Pavlov, Pavlov, 1996 и др.). При разногласиях в деталях, схемы течений всех авторов показывают, что водные массы в пределах Берингова моря перемещаются преимущественно в циклоническом направлении, огибая глубоководную котловину Берингова моря. (Рис. 2.2). Вынос вод из Берингова моря происходит, в основном, через Камчатский пролив в южном направлении с Камчатским течением.

Сток Камчатского пролива коррелирует с интенсивностью циркуляции в пределах моря. На величину стока оказывает влияние положение Алеутского минимума (области пониженного атмосферного давления в Северной Пацифике, обычно с центром над восточной частью Берингова моря и Алеутскими островами). Камчатское течение (и, соответственно, величина стока через камчатский пролив) интенсифицируется при западном или смешанном положении Алеутского минимума, и минимально при его восточном положении (Хен, Заочный, 2009). Также отмечена зависимость интенсивности стока камчатского течения от развития ледового покрова, снижение интенсивности стока коррелирует с уменьшением ледового покрова, то есть с общим потеплением режима Берингова моря (Хен, 1997 А).

Далее Камчатское течение переходит в Курильское течение вдоль тихоокеанской стороны Курильских островов, мористая периферия которого частично отклоняется на

северо-восток под влиянием встречного Северотихоокеанского течения. Возвращение этих вод в Берингово море происходит через проливы Алеутской гряды к востоку от Командорских островов (Рис. 2.3).

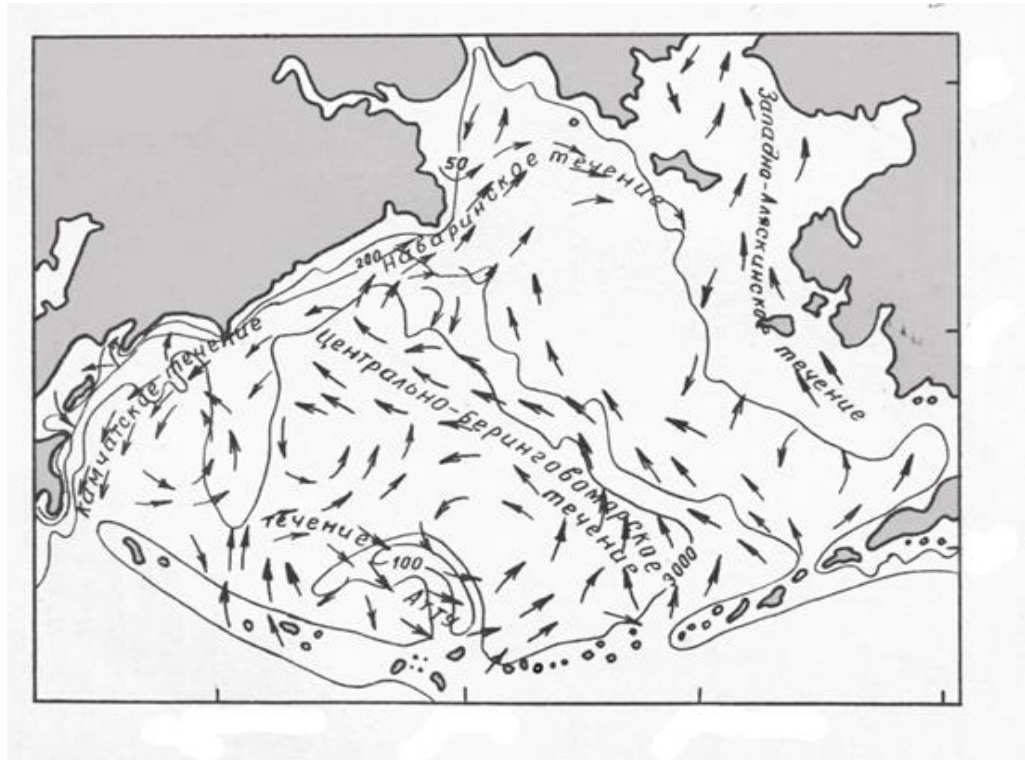


Рис 2.2. Генерализованная схема течений Берингова моря (по: Маркина, Хен, 1990, с изменениями)

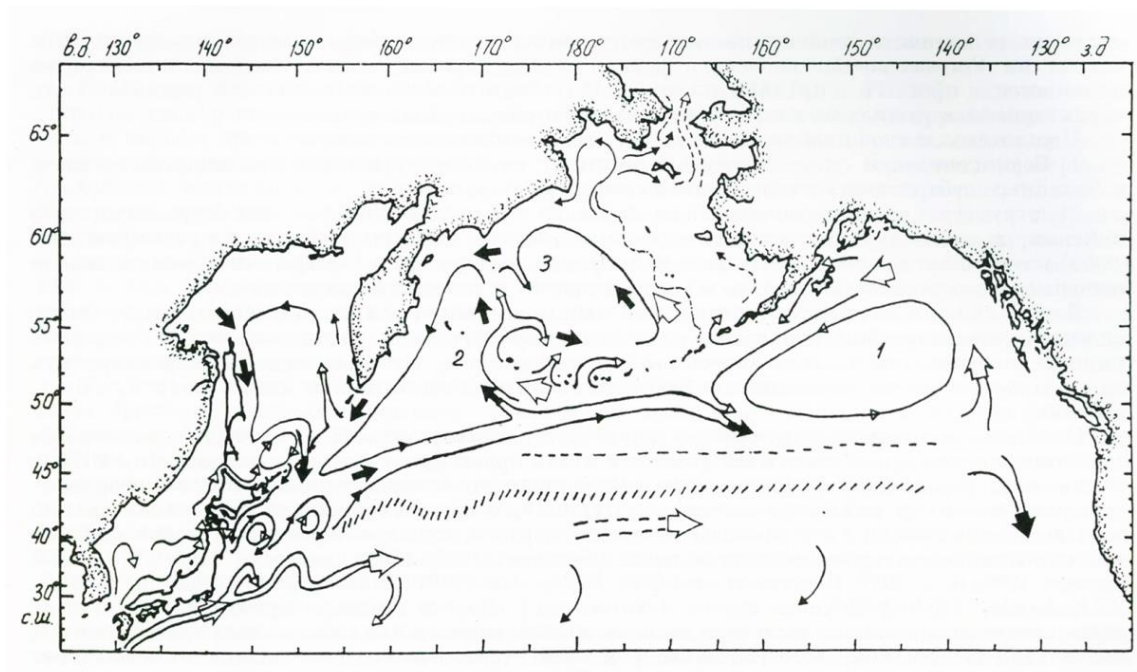


Рис. 2.3. Общая схема крупномасштабных круговоротов в северной части Тихого океана . 1 – Аляскинский субарктический круговорот, 2 – Западный субарктический круговорот, 3 – круговорот Берингова моря (по: Ohtani, 1991 по Котенев, 1995: рис. 1, стр. 12).

Межгодовая изменчивость циклонической системы циркуляции в Беринговом море определяется, в значительной степени, особенностями водообмена Берингова моря с Тихим океаном. Степень развития Алеутской депрессии и Северотихоокеанского максимума оказывает влияние на формирования разных типов циркуляции в Аляскинском субарктическом круговороте (Котенев, 1995; Верхунов и др., 1995). При интенсификации Алеутской депрессии и Северотихоокеанского максимума происходит активизация Алеутского течения и усиление поступления вод в восточную часть Берингова моря (Котенев, 1995, стр. 13-14, рис. 2). В периоды теплых зим, наоборот, интенсивность циклонической циркуляции ослабевает, скорость генерального течения вдоль свала шельфа Берингова моря снижается, а само течение в крайнем случае может распадаться на цепочку мезомасштабных вихрей, положение которых определяется особенностями рельефа дна. Некоторые из этих вихрей достаточно постоянны по существованию во времени и по положению (Верхунов, 1995, 1996 А, Б; Хен, 1997 Б).

Сезонная изменчивость течений в Беринговом море затрагивает поверхностные и подповерхностные слои и определяется, в основном, годовыми изменениями атмосферной циркуляции. Общая циклоническая направленность циркуляции при этом сохраняется, скорость течений усиливается осенью и зимой и ослабевает весной и летом.

В вертикальной структуре водных масс Берингова моря выделяется четыре слоя. Толщина слоя сезонного прогрева (поверхностной водной массы), в зависимости от сезона и района моря составляет 20-50 м. Толщина слоя больше в открытой части моря. В зимний сезон слой подвергается сильному выхолаживанию, летом – прогреванию. Годовой ход температур у поверхности в среднем от +2 зимой до +10-12°C летом. Глубже этого слоя сезонные изменения температуры сильно сглажены (Рис. 2.4).

Залегающий ниже промежуточный холодный слой формируется за счет опускающихся охлажденных поверхностных вод в осенне-зимний период. Горизонт залегания слоя – от 30-50 до 200 м с температурой в ядре около +2-2,2°C. Ниже холодного подповерхностного слоя, в диапазоне приблизительно от 150 до 800 м, выделяется теплый промежуточный слой. В ядре слоя, располагающемся от 200 до 600 м, температура составляет 3,5-4°C.

Котловина моря от 800 м и до дна заполнена однородной глубинной водной массой. Температура воды плавно понижается от верхней границы слоя, где составляет

+2,7-3°C, до дна. Минимальная температура в глубинном слое у дна составляет около +1,7°C.

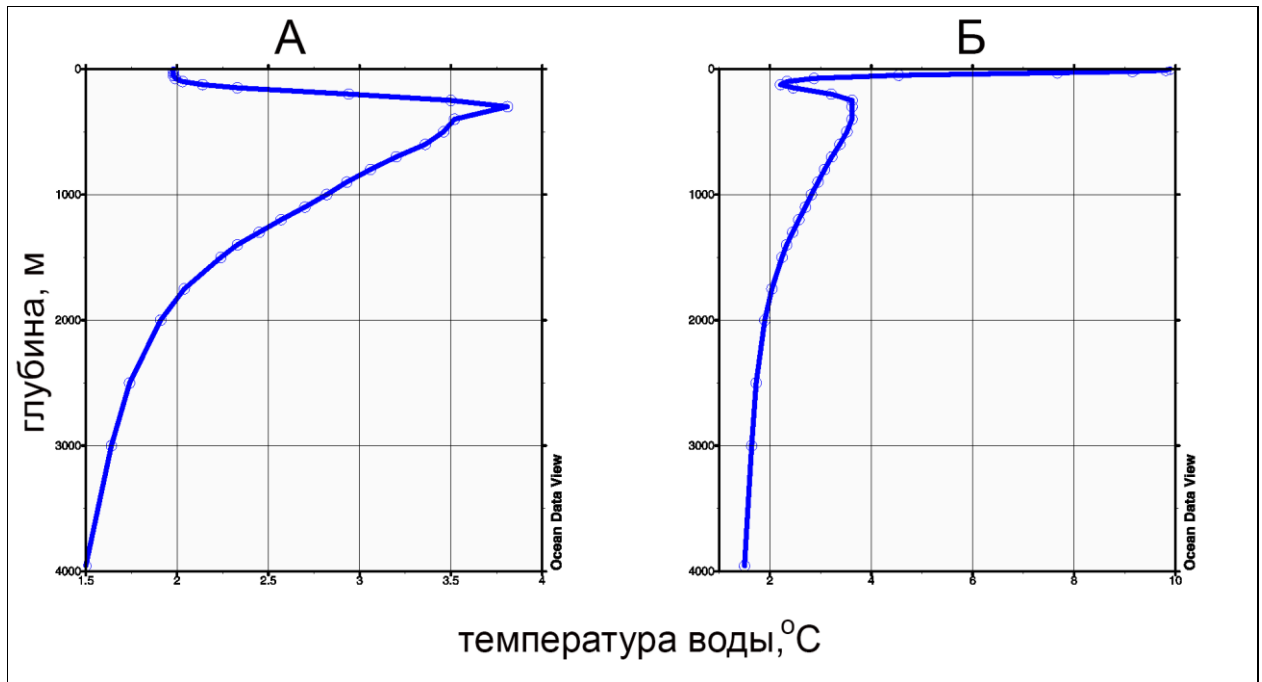


Рис. 2.4. Осредненный вертикальный разрез температур в западной части Алеутской котловины Берингова моря: А - зимой (февраль) и Б - летом (август) (по Ростов и др., 2007, с изменениями)

Соленость поверхностных вод Берингова моря определяется комплексом факторов, в котором вклад материкового стока сравнительно невелик. В целом, в поверхностном слое моря соленость достигает максимума в зимний период, а минимума весной. В пространственном плане соленость в поверхностном слое возрастает с севера на юг. С увеличением глубины как пространственные, так и сезонные градиенты солености уменьшаются. В целом, с увеличением глубины соленость возрастает (Рис. 2.5), а на глубинах более 200 м пространственные изменения солености определяются происхождением водных масс в общей циркуляции Берингова моря. В глубоководной части моря увеличение солености с глубиной замедляется, а ее значения составляют 34,5-34,65‰ (Ростов и др. 2007). В районах обитания командорского кальмара даже в приповерхностных слоях значения солености превышают 33‰ и не могут оказывать ограничительного воздействия на распространение кальмара.

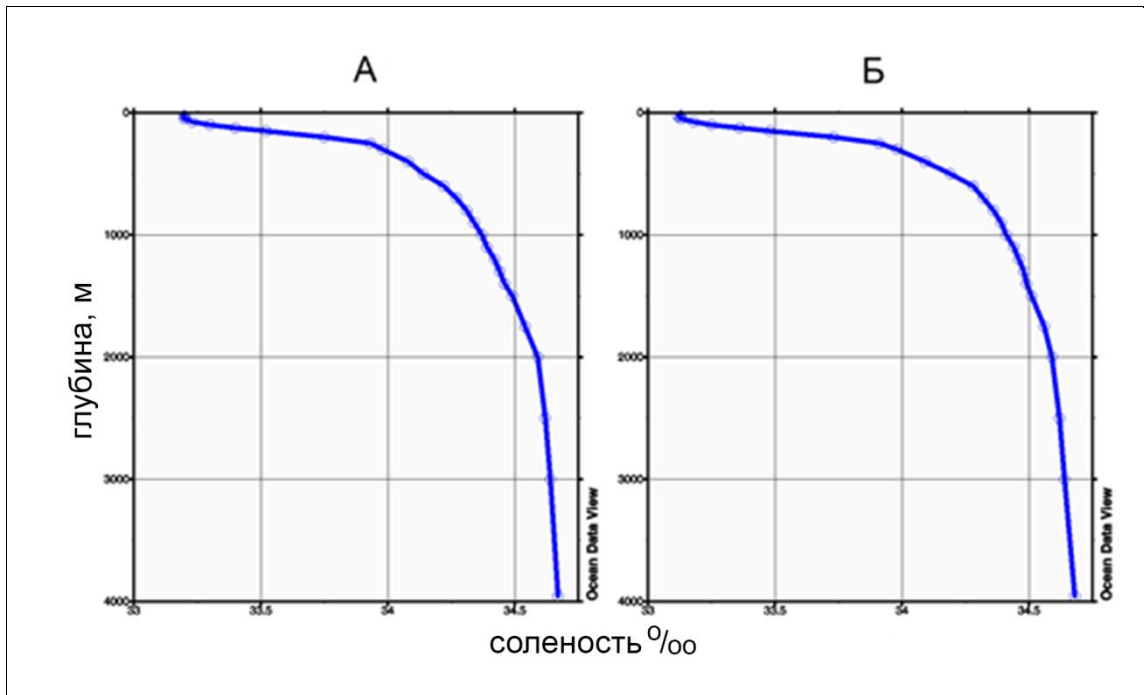


Рис. 2.5. Вертикальные разрезы солености в западной части Алеутской котловины Берингова моря: А - зимой (февраль) и Б - летом (август) (по: Ростов и др., 2007, с изменениями).

2.2. Охотское море

Так же, как и Берингово, Охотское море классифицируется как краевое частично обособленное море, при этом объемы его водообмена примерно втрое меньше, чем у Берингова моря, что способствовало формированию в Охотском море собственной, отличной от сопредельных вод, структуры водных масс.

Рельеф дна Охотского моря характеризуется огромным, очень обширным шельфовым мелководьем в северной части моря (с несколькими локальными впадинами). Относительно пологий шельфовый склон и погруженный шельф, занимают центральную часть моря, градиенты глубин в этом районе невелики, глубины, в основном, около 1000 м, максимальные – порядка 1200-1400 м. Глубоководная котловина занимает сравнительно небольшую по площади южную часть моря (Рис. 2.6).

Все предлагаемые схемы циркуляции вод в Охотском море едины в том, что основной чертой крупномасштабной циркуляции в Охотском море является наличие общей циклонической циркуляции, охватывающей практически все море (Морошкин, 1966; Верхунов, 1997). Связь с Тихим океаном осуществляется через проливы Курильской гряды, с преимущественным подтоком вод в Охотское море через северные проливы, и выносом вод из Охотского моря через южные (Рис. 2.7).

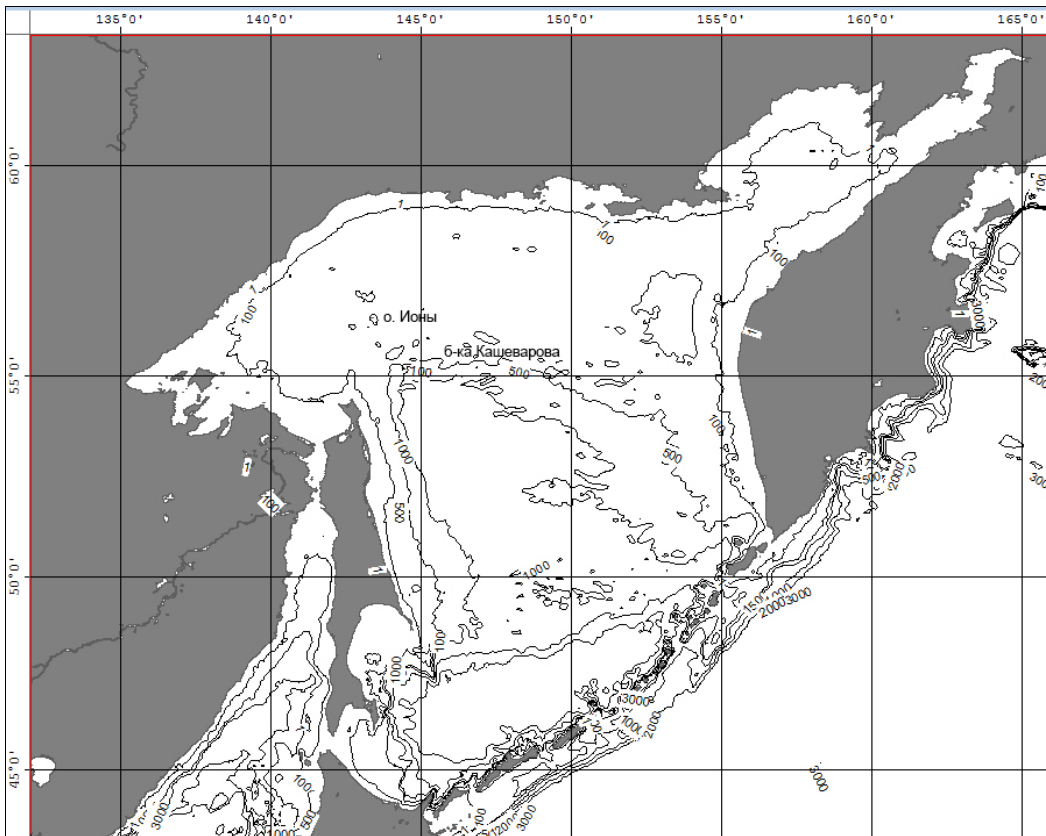


Рис. 2.6. Рельеф дна Охотского моря

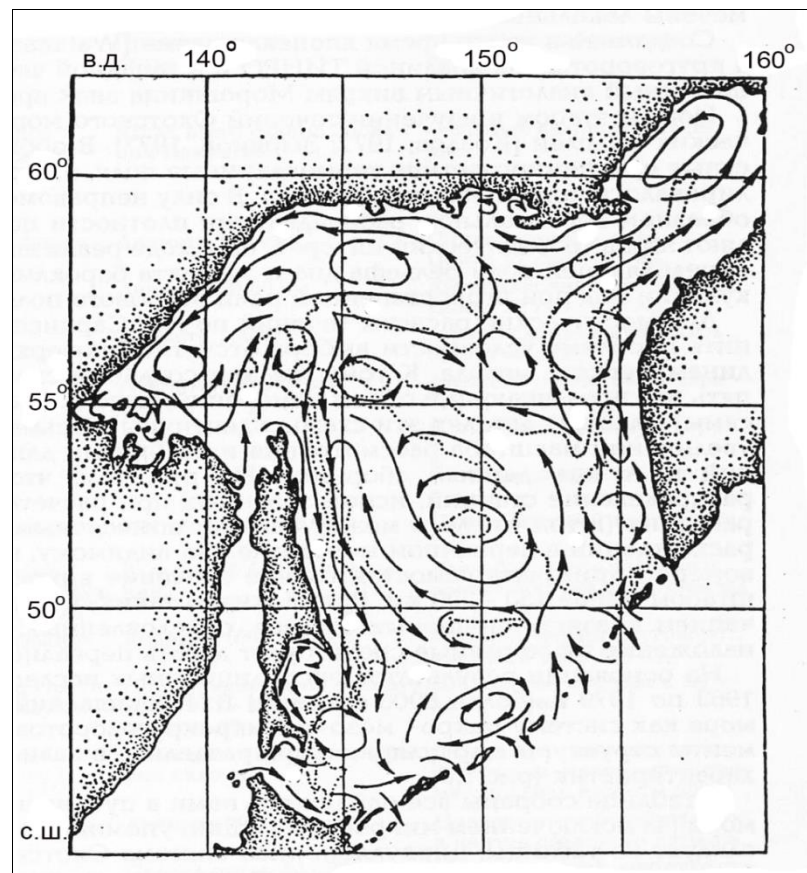


Рис. 2.7. Общая схема циркуляции вод в Охотском море (Морошкин, 1966, по: Верхунов, 1997, с изменениями)

Идущее вдоль сахалинского берега Восточно-Сахалинское течение осуществляет перенос вод в южном направлении. Оно лучше выражено в зимние сезоны и ослабевает летом (Мороз, 2011 Б). Также отмечается увеличение ширины потока течения в южном направлении – от 100 км у северной оконечности Сахалина до 200 км на траверзе м. Терпения. Скорость Восточно-Сахалинского течения составляет 12-15 см/сек у поверхности и уменьшается с глубиной. Также отмечено, что в летние месяцы ослабление Восточно-Сахалинского течения может способствовать образованию вихрей над склоном шельфа Восточного Сахалина (Мороз, 2008).

У южной оконечности Сахалина, встречаясь с идущим из Японского моря теплым Цусимским течением, воды Восточно-Сахалинского течения разделяются. Основная их часть поворачивает на восток, вдоль шельфового склона, часть прибрежных вод вдоль берегов южного Сахалина поворачивает в сторону Японского моря, образуя в северной части пролива Лаперуза поток холодных вод, противоположного, по сравнению с Цусимским течением, направления (Мороз, 2011 Б). Учитывая глубины в проливе Лаперуза, понятно, что в Японское море направляется, в основном, вода подповерхностного холодного охотоморского слоя.

Основная часть потока Восточно-Сахалинского течения, встречаясь у южной оконечности Сахалина с поступающими из Японского моря водами Цусимского течения, направляется вдоль шельфового склона на восток, вдоль берегов Хоккайдо к Курильским островам. Часть вод (преимущественно теплых вод субтропического происхождения течения Цусимское-Сои) выносятся далее через южные Курильские проливы в Тихий океан, где они контактируют с Курильским течением.

Более холодные воды, глубина залегания которых больше максимальных глубин мелководных проливов, направляются по большей части вдоль охотоморского склона шельфа Курильских островов на север. Эти воды имеют изначально охотоморское происхождение, но в районе северных глубоководных Курильских проливов они в значительной степени трансформируются под воздействием проникающих через проливы тихоокеанских вод.

В проливах формируется сложная система течений, зачастую имеющих реверсивный характер, в связи с приливно-отливными явлениями. Сложная система разнонаправленных течений через Курильские проливы способствует также образованию целой череды вихрей, зачастую разной направленности, вдоль Курильской

гряды (Верхунов, 1997: рис. 2, 5; Дарницкий, Булатов, 1997: рис. 1). Общее направление переноса в северном направлении, тем не менее, как правило, сохраняется.

По достижении северных Курильских островов и Юго-Западной Камчатки, направление переноса вод отклоняется на запад, в соответствии с рельефом шельфового склона. Здесь течение также пополняется водами тихоокеанского происхождения, поступающими через северные Курильские проливы. Для целей настоящего исследования имеет существенное значение тот факт, что водообмен через северные глубоководные проливы позволяет проникать через них глубинным водам Тихого океана (Ростов и др., 2007), в то время как глубина южных проливов невелика и основные объемы выносимой из Охотского моря воды образованы поверхностными водами теплого течения Сои, преимущественно япономорского происхождения.

В северной, мелководной части моря существует ряд локальных течений и противотечений. Благодаря им над северной частью моря возникает достаточно сложная система небольших течений и вихрей (Ростов и др., 2007). Из таких локальных течений в северной части моря можно указать Западно-Камчатские течение и противотечение. Многими авторами показывается наличие квазистационарного вихря в северо-западной части моря, у банки Кашеварова (Леонов, 1960; Карпушин и др., 1997).

В целом, общее направление течения вдоль склона североохотоморского шельфа в западном направлении, с затоком в Шантарский район. Достигнув северного Сахалина, эти воды дают начало Восточно-Сахалинскому течению, замыкая общую циклоническую циркуляцию в Охотском море (см. рис. 2.7). В описанной схеме не упоминается водообмен с Японским морем через Амурский лиман и пролив Невельского в силу крайней незначительности этого обмена.

Вертикальная структура водных масс Охотского моря, за исключением прикурильских вод, испытывающих сильное влияние вод Тихого океана, проникающих через проливы, формируется четырьмя основными слоями (Лучин, 2008). Поверхностный слой образован водами, испытывающими влияние сезонного хода атмосферных температур, залегает от поверхности до 25-50 м в северной и до 175 м в южной части моря. Сезонный ход температур в поверхностном слое значителен: в летние месяцы поверхностный слой прогревается до $+11^{\circ}\text{C}$ в северной и до $+18-19^{\circ}\text{C}$ в южной части моря; зимой температура поверхностного слоя может понижаться до -1°C .

В летний сезон в центральной части моря поверхностная температура воды повышается до $+12-13^{\circ}\text{C}$ (Рис. 2.8).

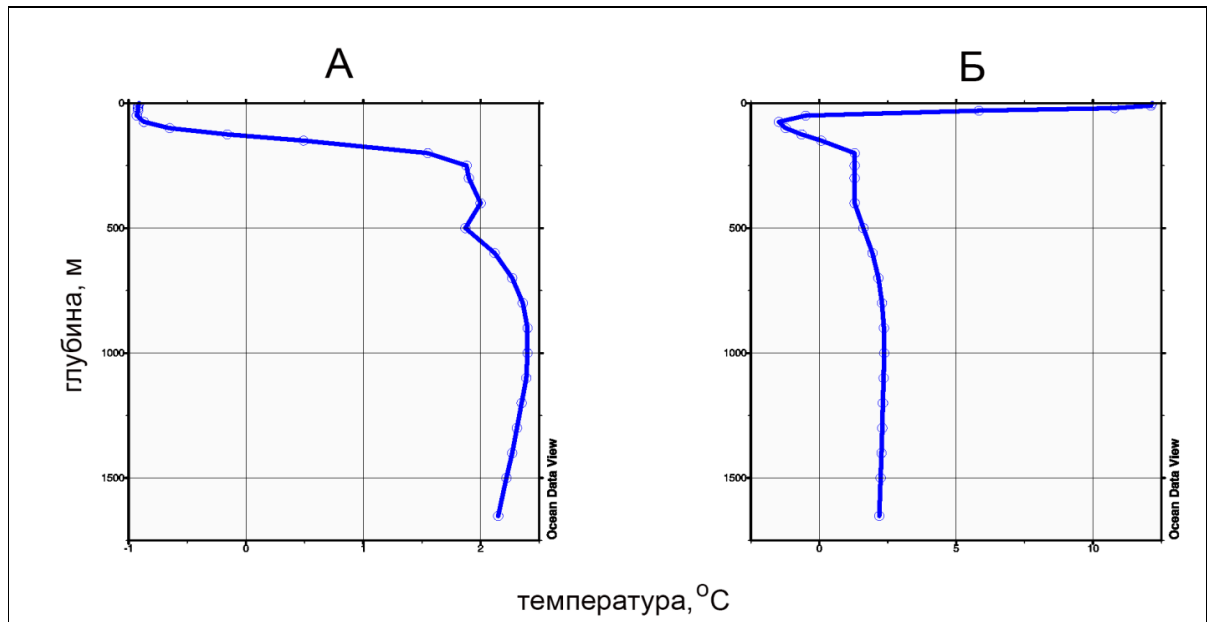


Рис. 2.8. Осредненный вертикальный разрез температур в центральной части Охотского моря: А - зимой (февраль), Б - летом (август) (по Ростов и др., 2007, с изменениями)

Холодный промежуточный слой формируется опусканием охлаждаемых в зимний период поверхностных вод. В теплый сезон этот слой отделяется от поверхностных вод хорошо выраженным термоклином, в холодный сезон температурные различия между поверхностных и подповерхностным слоем исчезает. В верхней части слоя еще наблюдается существенный сезонный ход температур – минимальные температуры наблюдаются зимой и могут достигать $-1,5-1,7^{\circ}\text{C}$. Ядро холодного слоя залегает в горизонте 40-120 м в центральной части моря и заглубляется в его южной и юго-восточной части (Глуховский и др., 1998: рис. 4.58). Ниже ядра холодного промежуточного слоя температура начинает повышаться, его нижняя граница располагается на глубине 200-250 м в северо-западной части моря и 600 м в юго-восточной части моря. Температура воды у нижней границы этого слоя составляет около $+1,5-2^{\circ}\text{C}$. Горизонт залегания холодного подповерхностного слоя у берегов Сахалина в Восточно-Сахалинском течении от 100 до 250 м (Мороз, 2011 Б, рис. 5).

Глубинная теплая водная масса формируется проникающими в Охотское море тихоокеанскими водами. Верхняя граница слоя залегает на глубине 500-600 м в южных и восточных районах, поднимаясь до 200-250 м к северу и западу. Нижняя граница слоя

располагается на уровне около 1200 м. В ядре слоя температура может достигать примерно $+2,5^{\circ}\text{C}$. Ниже 1200 м залегает придонная масса с температурами $+1,7-1,9^{\circ}\text{C}$, незначительно понижающимися с глубиной.

В распределении солености в поверхностном слое Охотского моря важной особенностью обсуждения в последующих главах настоящей работы имеет значительное опреснение вод в северо-восточной части моря, в Амурском лимане. Вкупе с небольшими глубинами это создает непреодолимую преграду для командорского кальмара.

Район Охотского моря, непосредственно прилегающий к Курильским островам, формируется водами, имеющими специфическую структуру, возникающую вследствие смешения собственно охотоморских водных масс, с тихоокеанскими водами, проникающих через многочисленные Курильские проливы в Охотское море. Вертикальная структура прикурильских охотоморских вод ближе к тихоокеанской, с наличием теплого промежуточного слоя. Однако, этот слой располагается несколько глубже, чем с тихоокеанской стороны островов. Имея более высокую соленость и плотность, воды теплого промежуточного слоя тихоокеанского происхождения, соприкасаясь с холодными промежуточными водами Охотского моря, заглубляются под них. Ядро теплого слоя с температурой около $+2,5^{\circ}\text{C}$ залегает на глубинах около 1000 м (Рис. 2.9).

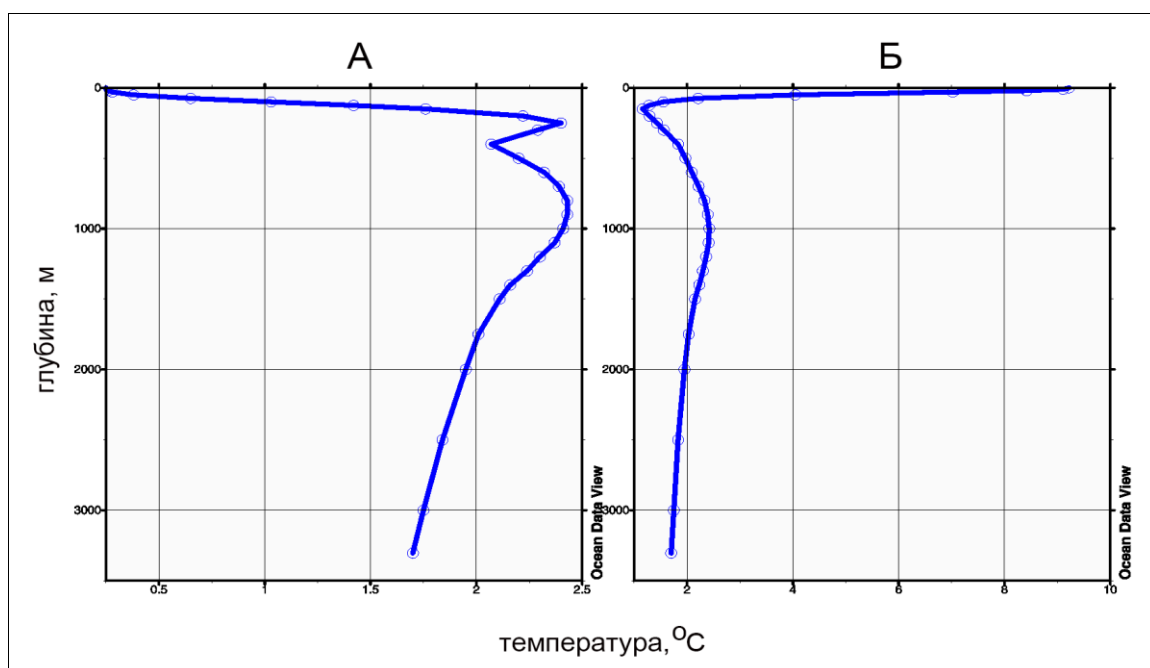


Рис. 2.9. Осредненный вертикальный разрез температур в прикурильской части Охотского моря: А - зимой (февраль) и Б - летом (август) (по Ростов и др., 2007, с изменениями)

Следует учитывать, что в Охотское море поступают не собственно тихоокеанские глубинные воды. В районе Курильских проливов происходит смешение тихоокеанских вод с охотоморскими водами (Мороз, 2011 А). Тем не менее, вертикальная структура вод прикурильских районов Охотского моря более напоминает тихоокеанскую (Ростов и др., 2007).

2.3. Акватории, сопредельные с Курильскими островами

Особенности гидрологического режима с охотоморской стороны Курильских островов описаны выше, в разделе «Охотское море», поэтому в данном разделе дается краткая информация о водах с тихоокеанской стороны Курильских островов и особенностях их связи с Охотским морем.

Рельеф дна в районе Курильских островов, а также основные проливы, соединяющие Тихий океан с Охотским морем, а также острова Курильской гряды, упоминаемые в тексте, показаны на рисунке 2.10. Шельф с тихоокеанской стороны Курильской гряды относительно широкий вплоть до о. Шиашкотан, с выдающимся в океан мелководным шельфовым «языком», достигающим примерно траверза о. Шиашкотан. В этой части наиболее значительный пролив – Четвертый Курильский, с глубоководным желобом между островами Парамушир и Онекотан, но отделенный от Тихого океана порогом, имеющем на большей части глубины менее 200 м, но имеющем небольшой канал с глубиной до 400 м. Разделяющий острова Харимкотан и Шиашкотан пролив Севергина достаточно протяженный, но мелководный, с глубинами в районе порога менее 200 м.

В средней и южной части гряды, к югу от о. Шиашкотан, шельф узкий, с крутым склоном, изрезанным многочисленными каньонами и рассекаемый глубоководными проливами, из которых наибольшее сечение и глубину имеют пролив Крузенштерна (сечение около 41 км², максимальная глубина в районе глубоководного желоба – 1990 м) и Буссоль (сечение около 84 км², максимальная глубина в районе глубоководного желоба 2340 м). Далее в южном направлении ширина шельфа увеличивается. К югу от пролива Буссоль проливы мелководные, глубина пролива Фриза не превышает 500 м, Екатерины – 200 м, Кунаширского – менее 100 м.



Рис. 2.10. Курильские острова с основными упоминаемыми в тексте проливами и островами.

Динамическая структура вод с тихоокеанской стороны Курильских островов определяется мощным Курильским течением, являющимся продолжением Восточно-Камчатского течения и идущем вдоль Курильской гряды в юго-западном направлении вдоль шельфового склона. Скорость течения составляет, в среднем, у поверхности около 30 см/сек и около 20 см/сек на глубине порядка 200 м (Алексеев и др., 2017; Жабин и др., 2010). Оценки скорости течения могут существенно варьировать с зависимости от сезона и года.

Основная ветвь Курильского течения идет вдоль свала шельфа тихоокеанской стороны Курильских островов. Воды мористой периферии течения, контактируя с направленными на северо-восток водами Северотихоокеанского течения, являющегося продолжением течения Куроисио, могут отклоняться на восток и северо-восток, поворачивая в обратном направлении (Рис. 2.11) и возвращаясь в Берингово море через проливы Алеутской гряды.

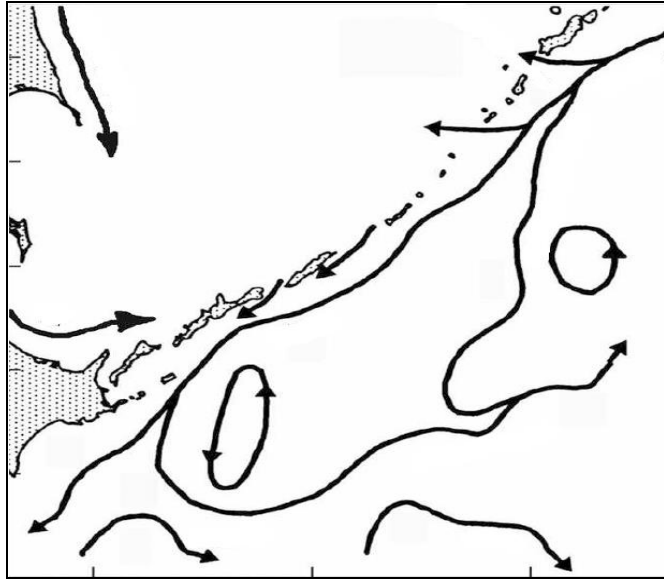


Рис. 2.11. Обобщенная схема основных направлений течений с тихоокеанской стороны Курильских островов (из: Самко, Новиков, 2003 по Алексанин, Алексанина, 2006: рис. 5, с изменениями)

На юг воды Курильского течения проникают до островов Хоккайдо и северного Хонсю, где рельеф шельфового склона и соприкосновение Курильского течения и Кюросио создают условия для существования локальных вихрей, в первую очередь в районе изгиба береговой линии на стыке островов Хоккайдо и Хонсю (Бурков, Павлова, 1963) (Рис. 2.12). Перенос вод из этого района происходит в восточном и северо-восточном направлении и связан с переходом Кюросио в Северотихоокеанское течение.

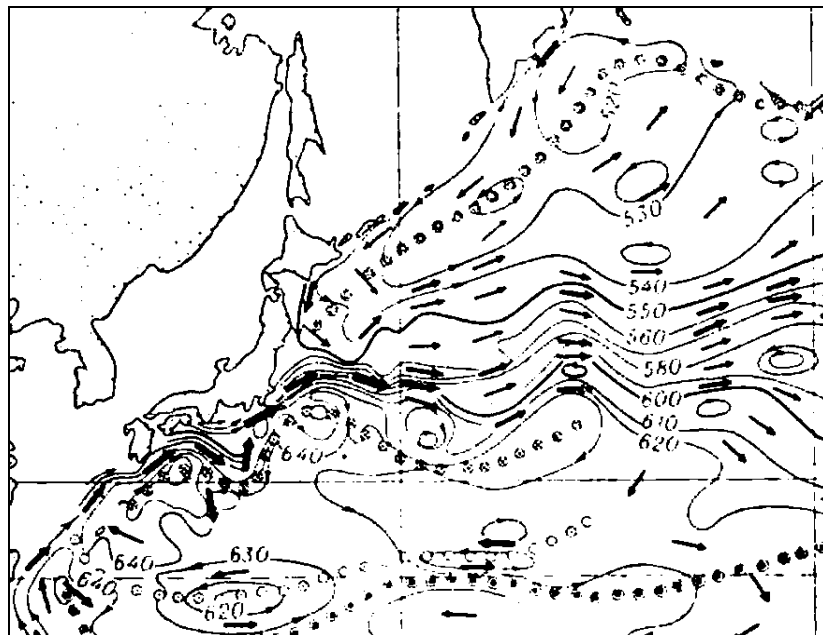


Рис. 2.12. Схема геострофических течений у поверхности с тихоокеанской стороны Японии в летний период (по: Бурков, Павлова, 1963)

Обращенная к островам периферия потока Курильского течения находится под сильным влиянием течений через проливы. Эти течения имеют как приливно-отливную, так и ветровую природу. Их направленность может меняться течение суток. Возможно также изменение скорости и направления течений в проливах в связи с изменениями атмосферного давления (Алексеев, 2012 А). Имеют место сезонные изменения интенсивности течений через проливы (Верхунов, 1997; Седаева, Шевченко, 2001).

В зависимости от объемов стока воды из Охотского моря разные проливы в разное время могут работать и на сток, и на поступление воды в Охотское море (Мороз, 2011 А). Даже в глубоководных проливах северной части Курильской гряды, работающих преимущественно на поступление воды в Охотское море, отмечается разнонаправленный перенос с преобладанием стока из Охотского моря в слое 0-200 м и поступлением тихоокеанских вод, преимущественно в горизонтах глубже 600-800 м. Через мелководные проливы южной части гряды осуществляется только сток, самые южные проливы, через которые, вероятно, еще возможно поступление океанских вод в Охотское море – проливы Дианы и Надежды (Мороз, 2011 А). В большинстве проливов скорость течений может достигать 5-6 узлов, скорости течений в глубоководных проливах в среднем оцениваются в 1-1,5 узла (Люция..., 1974). Взаимодействие вод Курильского течения с выносимыми через проливы охотоморскими водами приводит к образованию вдоль Курильской гряды череды мезомасштабных вихрей (Дарницкий, Булатов, 1997: рис. 3; Алексанин, Алексанина, 2006: рис. 3).

Вертикальная структура прикурильских вод, образованных Курильским течением, сходна со структурой вод Берингова моря. В них обычно выделяются пять слоев. Поверхностный слой (слой сезонного прогрева) залегает от поверхности до глубин около 60 м. Далее, приблизительно от 60 до 200 м, располагается подповерхностный холодный слой с температурой в ядре (на глубинах порядка 100 м) около $+0,3^{\circ}\text{C}$. Глубина залегания холодного слоя – примерно до 200 м. Теплый промежуточный слой (ТПС) занимает горизонт от 200 до 800 м, температура в ядре, залегающем в диапазоне от 300 до 500 м – около $+3,5^{\circ}\text{C}$. Глубже ТПС располагаются глубинный и придонный слои, в которых температура достаточно плавно понижается, составляя у дна в батииали около $+1,5^{\circ}\text{C}$. Соленость во всем водном столбе возрастает с глубиной.

2.4. Японское море

В отличие от других рассматриваемых морей Японское море является внутренним морем с очень незначительным водообменом с Восточно-Китайским морем, Тихим океаном и Охотским морем. По особенностям рельефа дна в Японском море можно выделить относительно мелководную северную часть (примерно по широте 44с.ш.) образованную достаточно широким шельфом Западного Сахалина и северного Приморья, образующим в самой северной части Татарского пролива мелководный порог с глубинами менее 100 м, и достаточно пологим шельфовым склоном, опускающемся к глубоководной котловине, занимающей центральную и южную часть моря. Котловина в свою очередь, частично подразделяется на восточную и западную части обширной подводной возвышенностью Ямато (включая ее северную часть – Кита-Ямато), расположенной в центральной части моря (Рис. 2.13).

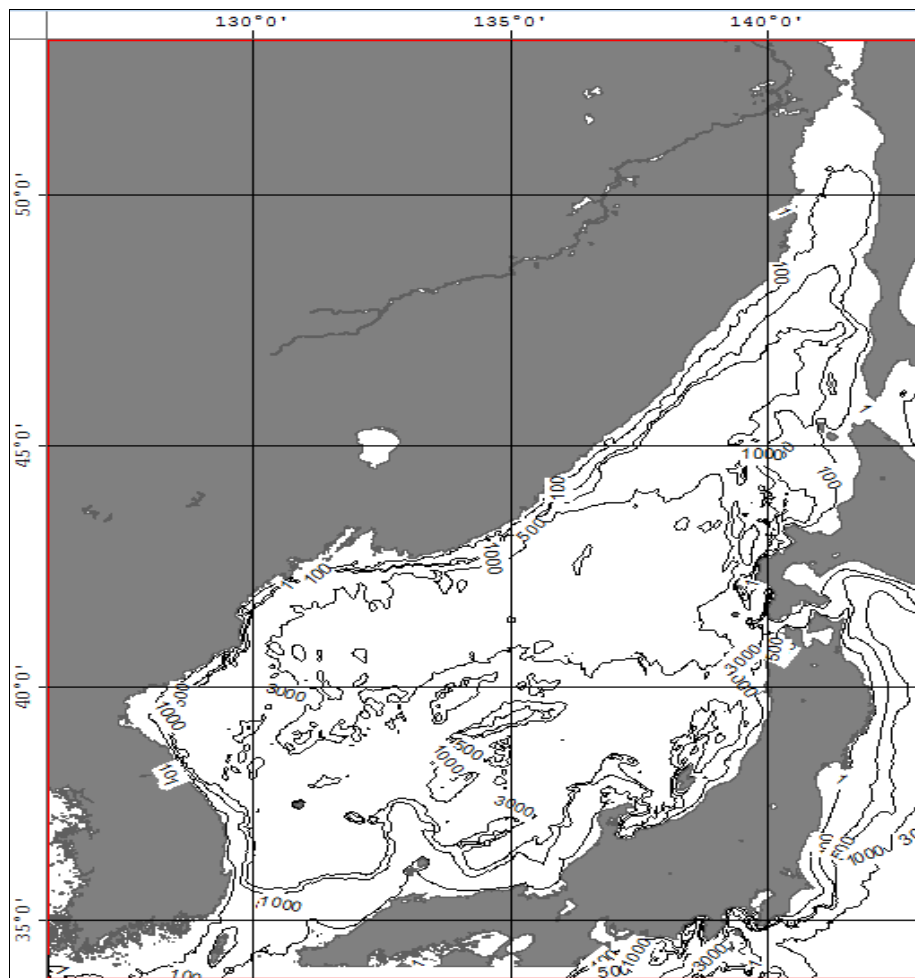


Рис. 2.13. Рельеф дна Японского моря

Основное поступление воды в Японское море происходит через Корейский пролив, а сток – через Сангарский и, в меньшей степени, через пролив Лаперуза (Радзиховская, 1961 Б). Объемы обмена через Татарский пролив незначительны ввиду его узости и малой глубины в районе пролива Невельского.

Циркуляция вод в поверхностных слоях Японского моря носит, в целом, циклонический характер и охватывает все море (Сизова, 1961; Ростов и др., 2007). Поступающие в Японское море через Корейский пролив воды формируют Цусимское течение, основная ветвь которого направлена вдоль берегов Японии. Ответвление этого течения направлено в Тихий океан через Сангарский пролив. Идущее далее на север вдоль японских берегов течение разделяется у северной оконечности Хоккайдо. Одна ветвь течения направляется через пролив Лаперуза в Охотское море, вторая – на север, вдоль берегов Сахалина, где, достигнув северной части Татарского пролива, в соответствии с рельефом дна поворачивает в обратном направлении, вдоль берегов Приморья. Здесь эта ветвь объединяется с поступающими через пролив Невельского холодными водами Охотского моря, образуя холодное Приморское течение. Последнее идет вдоль западных берегов Японского моря в южном направлении, где у берегов Кореи встречается с западной ветвью Цусимского течения, которая идет от Корейского пролива на север вдоль берегов Кореи. В результате встретившиеся воды Приморского и восточной ветви Цусимского течения отклоняются на восток и достигают восточной ветви Цусимского течения, тем самым замыкая общий циклонический круговорот. В периоды усиления Цусимского течения летом его западная ветвь продвигается дальше на север, отклоняя Приморское течение на восток севернее – так, что сливаясь они проходят над центральной частью моря. В зимний период Цусимское течение ослабевает и южная часть крупномасштабного циклонического круговорота проходит в районе шельфового склона южной части моря (Сизова, 1961: рис. 41, 42) (Рис. 2.14).

В более глубоких слоях циркуляция вод в Японском море носит, в целом, тот же характер, что и поверхностная циркуляция, однако в районе пролива Лаперуза, вследствие его мелководности, основной поток направляется на север, вдоль шельфового склона Западного Сахалина. При этом в глубинных слоях становится более выражен мезомасштабный вторичный круговорот, возникающий западнее пролива Лаперуза. у юго-западного Сахалина и о. Монерон. Также ряд мезомасштабных круговоротов образуется в центральной части моря, над банкой Ямато (и ее северной

частью, банкой Кита-Ямато) вследствие встречи здесь западной ветви Цусимского течения и идущего с севера Приморского течения.

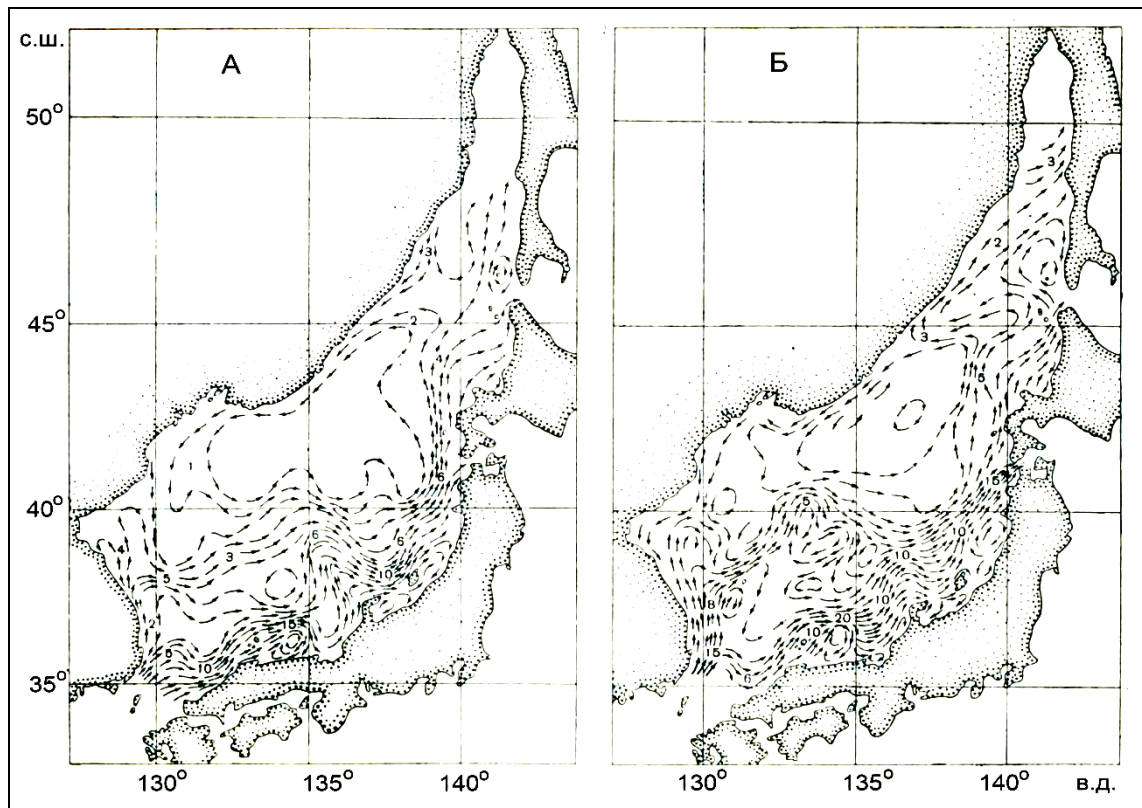


Рис. 2.14. Общая схема циркуляции вод в Японском море на глубине 100 м: А – зимой, Б – летом (по: Сизова, 1961, рис. 44, с изменениями)

Вертикальная структура вод японского моря несколько проще, чем в Охотском и Беринговом морях. Под слоем сезонного прогрева располагается холодный подповерхностный слой, который по своему происхождению аналогичен холодному подповерхностному слою субарктической Пацифики, но практически не дифференцирован от подлежащих холодных глубинных вод, фактически являясь верхним слоем этих холодных вод (Зуенко, 1994 Б). Особенно слабо он дифференцирован в зимний сезон, когда практически сливается с глубинных холодным слоем (Радзиховская, 1961 А). Таким образом, за исключением поверхностного слоя сезонного прогрева (который отделяется термоклином от глубинных вод только в теплый сезон), вся толща вод Японского моря представляет собой практически однородную водную массу (Зуенко, 1994 А) (Рис. 2.15). В отличие от Охотского, Берингова морей и тихоокеанских вод, заглубленный слой повышенных температур в Японском море отсутствует. На горизонте 300-500 м происходит замедление темпов

снижения температуры с глубиной, после чего идет очень плавное понижение температуры до глубин 100-1300 м, далее температура воды изменяется очень незначительно в диапазоне $+0,2-0,7^{\circ}\text{C}$.

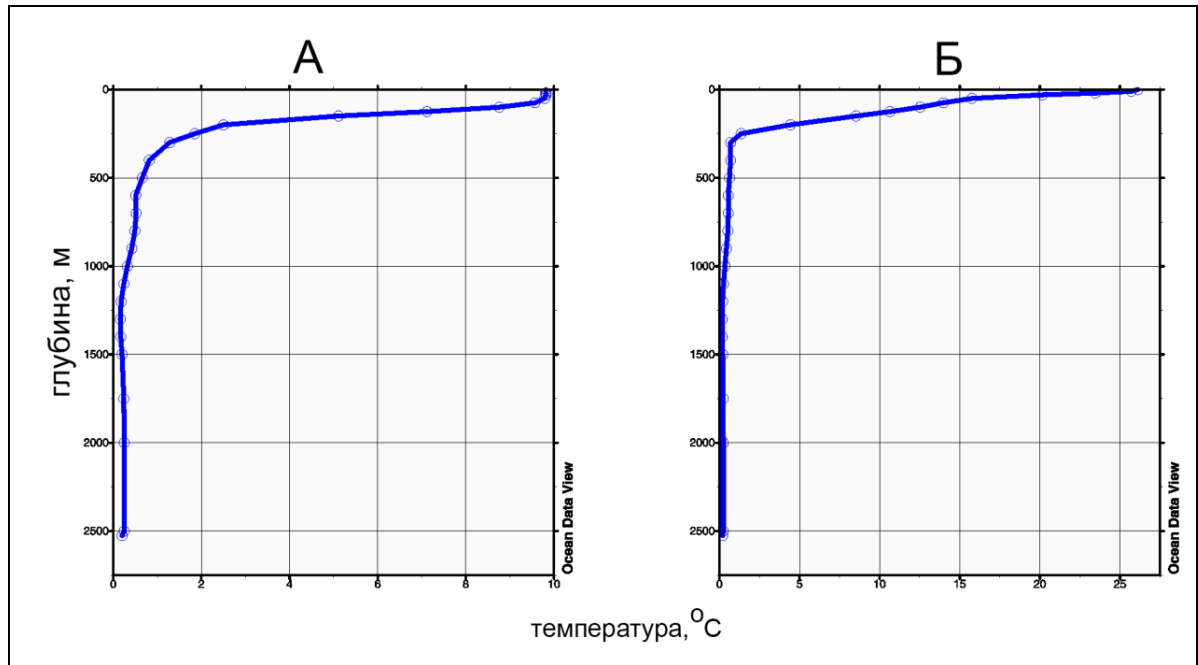


Рис. 2.15. Осредненный вертикальный разрез температур в центральной части Японского моря: А - зимой (февраль) и Б - летом (август) (по Ростов и др., 2007, с изменениями)

В Японском море поверхностный слой характеризуется наиболее высокой соленостью в южной части моря, в районах, прилегающих к Корейскому проливу, через который в Японское море поступают соленые воды Восточно-Китайского моря. В северной части моря соленость понижается по направлению к Татарскому проливу и заливу Петра Великого. Минимальные значения солености наблюдаются в северной части Татарского пролива, в августе она может понижаться до 25-30 ‰. В осенний период соленость в Татарском проливе повышается в результате подъема глубинных соленых вод, вызываемого сгонными ветрами. Сезонные изменения солености быстро уменьшаются с глубиной: не более 0,5 ‰ на горизонте 100 м и не более 0,1 ‰ на горизонте 200 м.

2.5. Залив Аляска

По сравнению с рассмотренными выше морями залива Аляска представляет собой гораздо более открытую систему. Аляскинский субарктический круговорот (см.

рис. 2.3), являющийся основой циркуляции в заливе Аляска, не ограничен с юга островными дугами или рельефом дна и имеет свободный обмен с сопредельными водами Тихого океана. При этом южная часть существующего в заливе Аляска круговорота не соприкасается ни с какими преградами, сформированными рельефом дна или береговой линией (Плахотник, 1964).

Северная часть круговорота образована Аляскинским течением, идущим вдоль берегов залива в северо-западном, западном и юго-западном направлении вдоль полуострова Аляска и Алеутских островов, где оно переходит в Алеутское течение. Далее часть вод Алеутского течения может проникать в восточную часть Берингова моря через проливы восточной части островной гряды, другая же часть поворачивает на юг и далее на восток, однонаправленно с Северотихоокеанским течением. Образуя южную часть круговорота это течение подходит к берегам Америки у Орегона-Северной Калифорнии, где разделяется на ветви северного и южного направления. Северная ветвь замыкает круговорот, давая начало Аляскинскому течению.

Положение Аляскинского круговорота подвержено существенной сезонной изменчивости, в зависимости положения от «поджимающих» его с юга субтропических вод. В летний сезон Аляскинский круговорот сжимается, зона дивергенции располагается примерно на 50° с.ш., зимой площадь круговорота увеличивается, зона дивергенции может опускаться примерно до 42° с.ш. (Плахотник, 1962) (Рис. 2.16). Ширина района, занимаемого водами Аляскинского круговорота, соответственно, изменяется, в зависимости от сезона, на 150-300 миль.

Интенсивность Аляскинского круговорота также подвержена периодическим изменениям. При усилении Алеутского минимума и Северотихоокеанского максимума, усиливается северная ветвь Северотихоокеанского течения, при этом повышается поверхностная температура воды и заглубляется термоклин, интенсивность Аляскинского круговорота, в целом, возрастает. Наоборот, при ослаблении Алеутского минимума и Северотихоокеанского максимума скорость течения в Аляскинском круговороте ослабевает, а поверхностная температура понижается (Котенев, 1995, стр. 14, рис. 2).

В северо-западной части круговорота, в районе движения вод вдоль полуострова Аляска и далее вдоль Алеутской гряды (западная часть Аляскинского течения и Алеутское течение) постоянно регистрируются многочисленные вихревые образования,

вызываемые сложным рельефом шельфового склона. Количество и положение таких образований может меняться год от года (Плахотник, 1964: рис. 4).

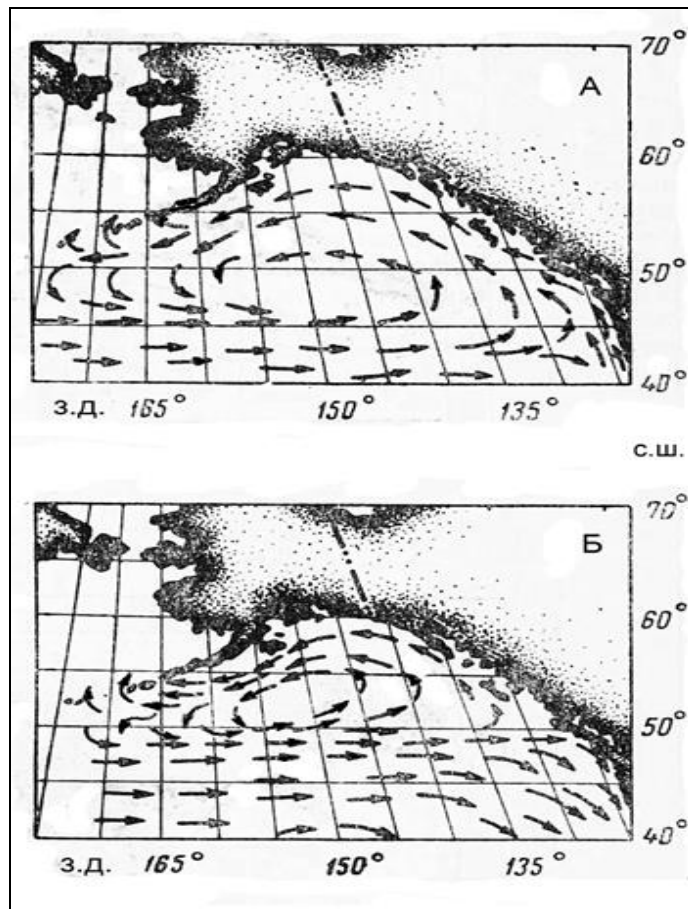


Рис. 2.16. Общая схема циркуляции вод в зимний (А) и летний (Б) сезоны (по: Плахотник, 1964, стр. 21, рис. 3, с изменениями).

Вертикальная структура вод в Аляскинском круговороте типична для вод северной Пацифики. Для верхнего слоя сезонного прогрева характерны сезонные и географические изменения температуры воды. В зимний период поверхностная температура воды в заливе Аляска может опускаться ниже $+4^{\circ}\text{C}$ в северной части залива и до $+7-8^{\circ}\text{C}$ в южной, мористой части, у зоны дивергенции, где сказывается влияние теплого Северотихоокеанского течения. В летний сезон поверхностная температура составляет от $+16^{\circ}\text{C}$ в юго-восточной части круговорота, в районе образования Аляскинского течения до $+10^{\circ}\text{C}$ с океанской стороны Алеутских островов. Соленость приповерхностных вод невысокая – около 32,0-32,8‰.

Под слоем сезонного прогрева в западной части Аляскинского круговорота отмечено существование квазистационарного холодного ядра на глубине 100-130 м, лучше выраженного в зимний сезон (Плахотник, 1962 Б). Его положение соответствует

холодному подповерхностному слою, указанному ранее для Берингова моря и прикурильских вод Пацифики.

Ниже подповерхностного слоя залегает теплый промежуточный слой. Теплое ядро вод Аляскинского течения по мере его продвижения вдоль американского берега в западном направлении постепенно заглубляется под более холодные подповерхностные воды: максимальная температура залегает на глубине около 150 м в восточной части круговорота, после ответвления от Северотихоокеанского течения, с температурой в ядре до $+6,5^{\circ}\text{C}$. В западной части, с переходом в Алеутское течение, ядро теплых вод погружается до 250-300 м, с максимальной температурой около $+5,0^{\circ}\text{C}$. В восточной части течения больше также толщина ядра теплых вод (Рис. 2.17). В этом слое начинается повышение солености вод с глубиной, примерно до 33,8-33,9 ‰ у нижней границы слоя.

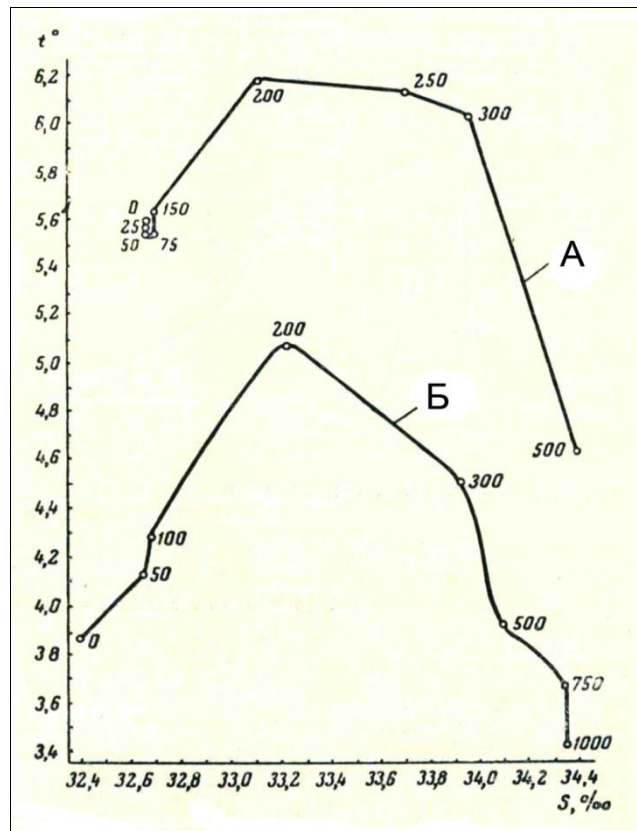


Рис. 2.17. Т-S кривые в восточной (А, точка с координатами $59^{\circ}29'$ с.ш. $144^{\circ}50'$ з.д., глуб. 555 м) и западной (Б, точка с координатами $53^{\circ}56'$ с.ш. $161^{\circ}47'$ з.д., глуб. 1000 м) частях Аляскинского течения в зимние сезоны 1961-1962 гг. (по: Плахотник, 1964, стр. 45, рис. 12, с изменениями). Цифрами на кривых показана глубина.

У верхней границы слоя температура заметно варьирует в зависимости от географического положения, составляя около $+5,5-6^{\circ}\text{C}$ в более теплой части круговорота до около $+4,5^{\circ}\text{C}$ в холодной части круговорота. Максимум температуры

достигает в ядре, на глубине порядка 200 м (около $+6,2^{\circ}\text{C}$ в теплой и около $+5^{\circ}\text{C}$ в холодной части круговорота). С дальнейшим увеличением глубины температура плавно понижается до, соответственно, $6,0$ и $4,5^{\circ}\text{C}$ у нижней границы ТПС, располагающейся в диапазоне 300-350 м. В нижележащих слоях температура непрерывно понижается с глубиной до $+3^{\circ}\text{C}$ на горизонте 1000 м и до $1,5-1,7^{\circ}\text{C}$ у дна в батиалях. Соленость при этом постоянно возрастает с глубиной, составляя около $34,5\text{‰}$ на горизонте 1000 м и до $34,7\text{‰}$ у дна.

Таким образом, весь 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 систем течений в четырех упомянутых водоемах. При этом, все перечисленные системы течений не являются полностью замкнутыми и связаны с водными массами сопредельных районов входящими и исходящими течениями. Степень их обособленности различная – она минимальна в заливе Аляска и максимальна 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 от Камчатского пролива до оконечности Камчатского полуострова).

Важной особенностью гидрологии большинства рассматриваемых районов (за исключением Японского моря), которая, как будет показано в последующих разделах настоящей работы, играет важную роль в биологии командорского кальмара, является наличие в вертикальной структуре вод заглубленного 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. Уникальность Японского моря, с отсутствием такого теплого глубинного слоя, существенно сказалась и на биологии населяющего его командорского кальмара, как будет показано ниже.

3. СИСТЕМА ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ В РАБОТЕ

Значительная часть настоящей работы посвящена описанию и анализу пространственной структуры популяций командорского кальмара, изучению особенностей функциональной организации, этих популяций. В связи с этим, прежде, чем приступать собственно к описанию этих популяций, представляется целесообразным описать и обосновать систему понятий и терминов, применяемых в работе.

3.1. Определение пространственной биологии

Начать обсуждение системы понятий, которые будут использоваться при рассмотрении пространственной и функциональной структуры ареалов популяций командорского кальмара, как мне кажется, логично начать с выяснения взаимных отношений экологии и биогеографии. Применение экологических признаков в биогеографическом районировании считалось большинством классиков российской биогеографии недопустимым (Беклемишев, 1982; Голиков, 1982; Старобогатов, 1982; Кафанов, Кудряшов, 2000; Абдурахманов и др., 2003). Впрочем, декларирование такого принципа не всегда соблюдалось на практике. Некоторые из тех же авторов все же использовали экологические характеристики в построении биогеографических систем – например, предлагали выделять «гидротермальную область абиссального царства» (Кафанов, Кудряшов, 2000: стр. 55). Соответственно, речь идет об области, с одной стороны – выделяемой в системе биогеографического районирования, с другой стороны – определенной исключительно по океанологическим (экологическим), а не географическим признакам. В данном случае, конечно, такое отступление от декларированных принципов было вынужденным – слишком уж уникально население гидротермальных зон.

Тем не менее, другими авторами вполне осознанно указывалось, что районирование океана по экологическим признакам тоже вполне возможно (Нейман, 1988). При этом А.А. Нейман не отказывалась от принадлежности такого районирования к биогеографии. Термин «ландшафтное районирование» применительно к районированию Мирового океана также использовался рядом авторов (Нейман, 1974; Федоров, Гильманов, 1980). Интересно, что это было использовано применительно к

районированию бентоса – то есть сработал стереотип, согласно которому термин «ландшафт» обычно применяется к сообществам с растительным компонентом, для которого необходимо укоренение в почве – «на твердой поверхности». При этом в качестве критерия районирования использовалась вполне экологическая характеристика: трофическая структура бентоса. Осуществлялось и экологическое районирование в микромасштабе, на основе использования нескольких критериев, в том числе характера грунтов, численности гидробионтов и видового состава (Стрельцов и др., 1974).

В результате мы оказываемся перед выбором в вопросе, является ли исследование пространственно-функциональной структуры ареала вида и ареалов популяций внутри него предметом биогеографии. Положении биогеографии (в широком понимании) в системе наук указывает на двойственность этой дисциплины, сочетающей в себе элементы как географии, так и биологии (экологии) (Кафанов, 2005 А: стр. 14). В других пограничных науках сторонники преобладания той или иной составляющей решали вопрос по-разному: например, биологи оставили себе молекулярную биологию, уступив химикам биохимию. А вот на границе биологии и биофизики вроде бы существует единая биофизика, но я, имея в свое время некоторый опыт общения со студентами кафедр биофизики биологического и физического факультетов МГУ, пришел к заключению, что первые из них – это биологи, интересующиеся физикой, а вторые – физики, интересующиеся биологией.

На существовавшие еще в XVIII веке представления о наличии двух наук – «зоологической географии» и «географической биологии» указал Лиховид (2001) и в настоящее время это, так или иначе, признается (Беклемишев, 1982; Лёвушкин, 1982; Жирков, 2010, 2017). Достаточно детальный обзор литературных источников, лежащих в основе разделения биогеографии на «биологическую» и «географическую», привел Кафанов (2005 А), подразделяя далее «биологическую» биогеографию на биогеографию «таксономическую», «биотическую» и «биоценотическую» (экологическую) (Кафанов, 2005 А: стр. 134). Я воздержусь в настоящей работе от дискуссии о положении биогеографий «таксономической» и «биотической»¹.

¹ По моему мнению, выделение таких дисциплин несколько искусственно: в задачах таксономии определение границ ареалов – лишь один из многих, причем не самый важный инструмент в определении валидности таксонов. Разница между «биотической» биогеографией и ландшафтоведением мне не понятна: сам А.И. Кафанов пишет, что задача такой дисциплины – изучение покрова Земли (стр. 134) – чисто географическая.

В нашем исследовании актуальна «экологическая» биогеография. Именно ее, в первую очередь, имел в виду И.А. Жирков (2010, 2017), говоря о существовании двух дисциплин, формально объединенных под названием «биогеография» которые он также назвал соответственно «биологическая биогеография» и «географическая биогеография». Не вдаваясь подробно в эту проблему, весьма подробно изложенную в упомянутых работах, я ограничусь признанием того, что исследование, связанное с изучением пространственных аспектов существования популяций и использующее в качестве аппарата исследования экологические подходы, следует относить к «биологической биогеографии», Однако имеется одно обстоятельство: И.А. Жирков определяет объектом биологической биогеографии крупномасштабную гетерогенность биосферы, строящуюся «на основе изучения ландшафтов, биоценозов, биот и стаций» (Жирков, 2017: стр. 16) – то есть сообществ или систем, населенных сообществами. Исследования же биологических объектов в рамках «географической биогеографии» неизбежно сводятся к сортировке таксонов (не сообществ) по областям, провинциям, регионам и т.п. – то есть к определению места определенного географического региона в существующем биогеографическом районировании (например: Семёнов, 1982; Несис, 1985; Алексеев, 1991; Алексеев, Горничных, 2009; Бандурин, Карпинский, 2015; Alexeyev, 1991, 1994 А,Б; Alexeyev, Fraussen, 2005).

Мне трудно судить, почему И.А. Жирков посчитал масштаб объектов «биологической биогеографии» именно масштабы сообщества – возможно, потому, что они, в общем, сравнимы с масштабами классического биогеографического районирования – то есть на бытовом уровне достаточно просто принять, что масштабы минимальных выделов в биогеографии сравнимы с масштабами небольших («элементарных») – не вдаваясь в дискуссию о смысле этого термина) сообществ. Следуя такой логике, следует ограничить предмет «биологической биогеографии» предметами синэкологии.

Однако как поступить с дисциплинами экологии меньших масштабов – демэкологии и аутэкологии, в которых также затрагиваются аспекты существования популяций и организмов в пространстве? Например, применительно к предмету моего исследования (командорскому кальмару): изучение особенностей распространения единственного вида, когда объектом исследования являются популяции, относится к

задачам демэкологии². Наши знания о биологии этого вида пока еще настолько неполны, что аутоэкологические исследования находятся в самом зачаточном состоянии, если не считать несколько не очень значительных работ, в которых затрагиваются отдельные вопросы поведения и распределения (в весьма ограниченном пространстве) небольших стайных формирований и отдельных особей командорского кальмара (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1989). Тем не менее, даже на этом примере понятно, что по мере понижения ранга экологического исследования, оно все менее сравнимо с классическим биогеографическим исследованием.

При разделении дисциплин, изучающих пространственные аспекты каждого из уровней экологии, в соответствии с логикой «кластеризации» биологических дисциплин, так, как это предложено, например, Михайловским и Захваткиным (1986), дисциплина «биологическая биогеография» соответствует уровню синэкологии. Для более низких уровней (пространственных аспектов изучения экологии популяций и организмов) специальных названий дисциплин, судя по всему, не предлагалось, хотя смысл их понятен. В общем же случае пространственно-экологические исследования всех уровней можно объединить под названием «пространственная биология», с пониманием под «пространством» как трехмерного пространства, так и времени. Мне кажется, это достаточно точно отражает суть этой области моего исследования – его я и буду использовать в настоящей работе.

Применительно к морским организмам пространственная биология, безусловно, является одной из дисциплин гидробиологии как раздела экологии, несмотря на имеющие место, на мой взгляд спекулятивные, попытки противопоставления гидробиологии и экологии (Протасов, 2010) под надуманным предлогом разделения предмета исследования – якобы организмов в гидробиологии и биологических систем в экологии. Такая трактовка в принципе отказывает гидробиологии в исследовании надорганизменных систем что, на мой взгляд, не выдерживает критики.

3.2. Определение популяции, внутривидовых и межвидовых отношений

Поскольку основными единицами, рассматриваемыми в настоящей работе, будут популяции командорского кальмара, естественно начать построение системы терминов

² Удивительно, что некоторыми авторами пространственные аспекты функционирования популяций вообще не перечисляются в числе вопросов демэкологии (например: Наумова, Миркин, 2005)

с определения популяции. Имеется множество определений популяций, причем основы определений, как правило, достаточно близки, а различия между ними скорее можно назвать акцентами в зависимости от задач исследования и круга интересов автора, дающего определение. Например, определение «популяция – относительно устойчивая совокупность организмов одного вида, непосредственно или через эстафету связанных друг с другом и занимающих определенную территорию» (Наумов, 1977) определенно акцентирует внимание на внутривидовых отношениях. В другом случае «популяция – любая, способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида (Гиляров, 1990)» больший упор делается на самовоспроизведение популяции. А.И. Буяновский (2004) в своем определении следует, в основном, за определением Гилярова, считая популяцией «любую, способную к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, связанных между собой непосредственно или через эстафету, более или менее изолированную в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида», дополнив ее указанием на внутривидовые отношения и тем самым объединив подходы А.М. Гилярова и Н.П. Наумова. Рассматривая популяцию под углом вопросов эволюционного развития, А.С. Северцов, не формулируя собственного определения, предлагает определение Н.В. Тимофеева-Ресовского «совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции (Тимофеев-Ресовский и др., 1973 по: Северцов, 2013, стр. 9-10). Обратим внимание: эволюционная направленность определения практически игнорирует вопрос о границах популяции («определенное пространство») как не столь существенный при решении задач эволюционного исследования.

В еще одном определении И.А. Шилов (1999), пытаясь достичь его полноты, характеризует популяцию как «группировку особей одного вида, населяющих определенное пространство и характеризующихся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных связей». Из такого определения я вынужден сделать вывод о том, что стремление к

«универсализации» определения влечет за собой усложнение применения такого определения на практике. Действительно, для огромного большинства популяций гидробионтов наличие специфичного генофонда подразумевается, но до сих пор не показано (а значит этот критерий просто «не работает» на практике), в пределах огромных океанических ареалов говорить об устойчивых функциональных связях между особями невозможно, а понятие «определенного пространства» слишком неопределенно. Очевидно, что определение популяции, справедливое для малочисленных (условно – по сравнению с огромными популяциями водных животных) популяций высших наземных позвоночных оказывается не очень удачным применительно к океаническим животным. Поэтому, имея в виду наиболее общие определения популяции, в конкретной работе целесообразнее пользоваться определением, сформированным с учетом вопросов, рассматриваемым исследованием. В нашем случае, таким образом, логично брать за основу определения популяции, использовавшиеся для океанических пелагических животных.

Сравнение определений популяции можно продолжать достаточно долго. Не вдаваясь далее в обсуждение, я принял за основу достаточно простое, и вместе с тем достаточно емкое определение, разработанное К.В. Арнольди (1957) и В.Н. Беклемишевым (1960) и незначительно трансформированное применительно к пелагическим видам К.В. Беклемишевым (Беклемишев, 1969: стр. 21) *«Популяция есть совокупность особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих обширный участок среды обитания, более или менее обособленный от участков, занятых другими популяциями того же вида»*. В целом я готов согласиться с таким определением, с одной оговоркой: в таком определении делается упор на обособленность *участков, населенных популяциями*. Действительно, в огромном своем большинстве популяции аллопатричны, но известны и исключения из правила: например, Несисом (1977) и Бизиковым (1996) описаны симпатрические популяции кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* в Индийском океане, Строго говоря, о настоящей симпатрии говорить не приходится – они частично разобщены, но не в географических координатах, а батически, но если применять к ним методы классической биогеографии, их ареалы совпадают. Так же безусловные популяционные черты имеют сезонные группировки тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus* (Шевцов, 1978; Филиппова и др., 1997; Шевцов, Мокрин, 1998; Мокрин, 2006; Млынар, 2011; Jereb, Roper, 2010) или

аргентинского иллекса *Illex argentinus* (Нигматуллин, 2002). Эти группировки достаточно хорошо дифференцированы репродуктивно, но не пространственно, а по срокам нереста, так же, как это происходит, например, у лососевых рыб (Глубоковский, 1995). У командорского кальмара также имеются примеры частичной симпатрии популяций (правда, только на участках за пределами основы ареала) (Алексеев, 2006 А, 2012 А; Алексеев и др. 2017). Кроме того, далеко не всегда очевидны причины положения тех или иных границ между популяциями (хотя, безусловно, существуют некие экологические факторы, ограничивающие популяции). Поэтому более корректным мне представляется такая редакция определения популяции: 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. «За скобками» остается важная оговорка о репродуктивном единстве и устойчивом воспроизводстве, что является безусловно важнейшим и обязательным условием определения независимой (самостоятельной) популяции, но не учитывает возможность существования популяций разной степени зависимости, о чем будет сказано ниже. Я не включаю в определение также широко распространенное сейчас упоминание о генетическом своеобразии популяций, не забывая, однако, и об этом. Дело в том, что любая независимая популяция, безусловно, обладает генетическим своеобразием, но еще далеко не для всех видов и популяций это своеобразие обнаружено, просто по причине недостаточной исследованности.

Иерархия популяций, может рассматриваться с точки зрения ранжированности образований, называемых популяциями, по подчиненности, с присвоением каждому из них разного популяционного ранга. Так, Н.П. Наумовым (1963) и А.С. Северцовым (2013) была разработана система, последовательно включающая в себя подвиды, «географические популяции», «экологические популяции», «элементарные популяции» и «парцеллы», в которой образования каждого последующего уровня выступают в качестве компонентов предшествующего уровня. Применительно к частному случаю особенностей популяционной организации командорского кальмара, такая иерархическая схема кажется не пригодной. С моей точки зрения, «подвид» вообще относится к системе понятий таксономии и имеет к экологии только опосредованное отношение, «географическая популяция» – понятие сугубо географическое,

представляющее собой проекцию «популяции экологической» (как единственно возможной) на поверхность Земли. При этом неправильно считать, что продолжительность жизни экологической популяции может ограничиваться одним поколением (Северцов, 2013, стр. 16). «Элементарные популяции» (внутри популяции экологической) для океанических видов с огромными ареалами и несравнимо более слабой, чем у наземных позвоночной, внутренней структурированностью, правильнее называть внутрипопуляционными группировками, не имеющие собственного ранга. Возможно, иерархическое построение обоснованно применительно к гораздо более детально изученным популяциям наземных млекопитающих, но для пелагических морских видов с огромными ареалами такое деление непригодно.

Применительно к командорскому кальмару важнее иерархия межпопуляционных отношений, которая в общих чертах была сформулирована В.Н. Беклемишевым (1960) и строится на экологических принципах, с определением отношений между популяциями и внутри них по степени внутрипопуляционного взаимодействия между формирующими ее особями, межпопуляционного взаимодействия, и родственных отношений между популяциями. Построение такой иерархии, естественно, имеет смысл только в случае существования более чем одной популяции вида.

С точки зрения внутрипопуляционного взаимодействия особей, в полном соответствии с представлениями В.Н. Беклемишева (1960) и К.В. Беклемишева (1969) можно разделять *простые популяции* (когда размеры популяции и двигательные способности животных обеспечивают возможность взаимодействия между любыми особями популяции) и *суперпопуляции* (когда размеры популяции настолько велики что двигательных способностей особей, ее населяющих, недостаточно, чтобы обеспечить свободное взаимодействие между особями из удаленных друг от друга ее частей, в результате чего в разных ее частях особи существуют практически независимо, вплоть до разнонаправленных эволюционных процессов в удаленных частях суперпопуляции). В такие определения, конечно, заложена некоторая абстракция – на практике трудно найти популяцию, в которой все особи популяции действительно взаимодействуют друг с другом – тут важен не столько фактический контакт, сколько его теоретическая возможность. Встречающийся иногда термин «гиперпопуляция» на мой взгляд не более чем большая суперпопуляция.

В отношении обсуждаемого далее в настоящей работе беринговоморско-охотоморского комплекса популяционных единиц можно, вероятно, применить и популярное в настоящее время понятие метапопуляции (Levins, 1969; Hanski, 1998, 1999). Однако само это понятие было сформулированное в оригинале для наземных видов с ярко выраженным «кружевом ареала». Строго говоря, это мало чем отличается от описания системы субпопуляций в кружеве ареала, описанной В.Н. Беклемишевым, а смысл, вкладываемый в определение «субпопуляций» достаточно точно соответствует пониманию «элементарных популяций» в понимании Левинса и Хански. В сложных наземных системах биоценозов они, скорее всего, на самом деле соответствуют также определению «временных или периодически возникающих популяций» В.Н. Беклемишева – «элементарным популяциям» в метапопуляционной схеме.

Нужно также оговориться, что возможности взаимного обмена между населением Берингова и Охотского морей еще до конца не понятны. Возможно, здесь правильнее говорить о родственных отношениях «материнская-дочерняя» (см. ниже), или об отношении охотоморского населения к беринговоморскому как крайне незначительно «зависимой» популяцией в континуальном ряду отношений зависимости (Беклемишев, 1960).

В условиях океанской пелагиали, с гораздо меньшей дискретностью элементарных биотопов и размытостью и непостоянством положения экологических границ, говорить о метапопуляционной структуре вообще следует с большой осторожностью. Применительно к командорскому кальмару – обитателю пелагического биотопа с небольшим количеством резких градиентов внутри ареала, находящемуся в состоянии почти постоянной миграции, с протяженностью миграций в сотни и тысячи миль, рассмотрение его ареала с точки зрения самого понятия метапопуляции, в моем представлении, не актуально.

С точки зрения межпопуляционного взаимодействия популяции могут подразделяться на независимые и зависимые популяции (В.Н. Беклемишев, 1960; К.В. Беклемишев, 1969). Исходя из самого названия, независимые популяции могут существовать неограниченно долго в масштабах экологического времени (в понимании Азовского, 2003: стр. 4), то есть на протяжении многих онтогенетических циклов (однако недостаточного для проявления эволюционных изменений – масштаба

эволюционного времени)³. На протяжении такого времени они не нуждаются в каком-либо пополнении извне. Сложнее обстоит дело с зависимыми популяциями: обычно указывается, что они могут существовать некоторое время, но для устойчивого существования в течение длительного времени (сравнимого по протяженности со временем существования независимой популяции) необходим приток в нее особей другой популяции.

Псевдопопуляции – по мнению практически всех упомянутых выше авторов – это совокупности особей, которые могут иметь некоторые признаки, характерные для популяций (например, населять ограниченный район, в определенной мере обособленный от других районов обитания вида). Псевдопопуляция существует только за счет притока особей извне и не способна к самовоспроизводству даже в минимальных объемах, недостаточных для устойчивого состояния на протяжении смены нескольких поколений.

На самом деле, границы между зависимой популяцией и псевдопопуляцией оказываются весьма зыбкими: как долго, в случае прекращения притока особей извне, может существовать псевдопопуляция? Следует ли считать истинной псевдопопуляцией ту, которая полностью исчезнет по завершении одного онтогенеза, или отдельные особи все-таки могут родиться и достичь репродуктивного состояния в пределах псевдопопуляции? Ситуация осложняется тем, что рассмотренные К.В. Беклемишевым псевдопопуляции относились к планктонным видам, и там снос особей течением в район образования псевдопопуляции, исключал их возвращение в основу ареала породившей их популяции. В случае с nektonными организмами, в зависимости от их подвижности и способности к активным миграциям, отдельные особи получают возможность вернуться в основу ареала из крайне удаленных районов, в том числе и против течения. Чтобы исключить двусмысленности, я принимаю следующее определение: в псевдопопуляции невозможно пополнение потомством особей, ее населяющих – в противном случае ее можно считать хоть и крайне зависимой – но именно зависимой популяцией, что вполне соответствует обсуждению В.Н. Беклемишева крайних степеней зависимости популяционных образований (1960).

³ такой масштаб времени для описания процессов, происходящих в популяции представляется мне более правильным, чем «биологическое время» в понимании Смирновой с соавторами (2011), масштаб которого определяется сроками достижения климакса экосистемы, что отличается от временных масштабов циклических изменений в популяциях (поселениях) в демэкологических исследованиях (Буяновский, 2004).

Необходимость такого уточнения станет ясна при обсуждении группировок, не имеющих популяционного статуса (глава 5 настоящей работы).

С точки зрения исторических родственных отношений, по моему мнению, можно выделять: сестринские популяции, обособившиеся друг от друга в результате предшествовавшего расширения ареала и превращения популяции сначала в суперпопуляцию, а затем обособления отдельных частей, без явно выраженного доминирования одной из этих частей; материнские и дочерние популяции – классическое отношение независимой и связанной с ней зависимой популяций, а также в том случае, когда возникшая зависимая популяция постепенно обособливается и адаптируется к новой станции, в результате формирует собственный репродуктивный потенциал, достаточный для независимого существования.

С точки зрения обмена генами популяции можно подразделять на закрытые (изолированные) и открытые. Во втором случае степень открытости может быть самой разной. Тут, опять же, есть некоторая двусмысленность – крайней формой соседства двух открытых популяций является одна суперпопуляция.

В моём анализе не нашлось места классификации популяций по степени их развития, как это было сделано, например, для преимущественно неподвижных или относительно малоподвижных бентосных видов (Буяновский, 2004). Причина отказа от рассмотрения сукцессионных аспектов состояния популяций и сравнения их между собой кроется в особенностях биологии командорского кальмара: моноцикличность и крайне малая продолжительность жизни (о чём будет сказано ниже), непрерывное мигрирование особей в течение всей жизни, с прохождением всех этапов онтогенеза «в движении» (за исключением относительно стабильного положения нерестилищ) и огромные пространства, населенные популяциями. В результате пространственно-временная классификация популяций по стадиям сукцессии оказывается невозможной – происходящие в них процессы слишком динамичны и слабо привязаны в определенным участкам населенного популяцией пространства.

На основе комбинации приведенных выше определений в дальнейшем будут характеризоваться популяции командорского кальмара.

3.3. Ареал вида и ареал популяции

Описание пространственной структуры ареалов видов пелагиали, получившее развитие благодаря работам К.В. Беклемишева, с его точки зрения является предметом биогеографии. Однако, принимая такую точку зрения, мы тут же мы сталкиваемся с противоречием: такое утверждение справедливо до тех пор, пока предметом исследования является некая совокупность видов (Лёвушкин, 1982; Абдуллаев, 2009), но если предметом работы является единственный вид, его ареал или, тем более, рассматриваемые по отдельности ареалы его популяций, то они уже не могут служить целям описания (районирования) поверхности Земли (в нашем случае – океана). Сужение объекта исследования до одного вида (или более того, популяции) сразу же исключает исследование из круга биогеографических.

Поскольку при рассмотрении ареала популяции предметом исследования является один вид, занимающий все рассматриваемое пространство (в нашем случае акваторию), то с точки зрения классической биогеографии здесь нет предмета для рассмотрения – раз рассматриваемая акватория может быть разделена только по экологическим признакам и внутри нее невозможно выделить ни одной границы ареала – так же, как в биогеографии бесполезны космополитические виды, распространение которых не позволяет провести на карте вождленную «границу ареала»: «Космополитические формы... не интересны для зоогеографа» (Кожевников, 1908 – цит. по: Лёвушкин, 1982, стр. 33). Таксономический принцип районирования исследуемой акватории в этом случае становится бесполезен – проводить границы ареалов таксономических единиц внутри ареала единственного исследуемого вида еще возможно при наличии подвидов (хотя исследование методами классической биогеографии на основе исследования границ ареалов подвидов единственного вида и кажется скорее каким-то схоластическим занятием), но внутри ареала вида, не имеющего подвидов, проведение каких-либо границ, кроме экологических, вообще невозможно. Видимо эта причина на интуитивном уровне заставляет многих авторов ограничивать применение термина «ареал» уровнем не ниже вида. Например, у Жиркова (2010, стр. 306) ему дается следующее определение «область распространения таксонов (преимущественно видов) и их комплексов (экосистем, биомов. ЦС и т.п.) по поверхности Земли». Некоторые коллеги при обсуждении результатов моей работы

активно возражали против использования словосочетания «ареал популяции», настаивая на том, что только систематическому таксону пристало иметь ареал.

Как, в таком случае, называть область распространения популяции? Понятие «станции» близко (Беклемишев, 1969: стр. 7), но несет в себе более «экологичное» содержание, как участок среды, населенной видом (или популяцией), то есть, все-таки, совокупность организмов в пределах, населенных видом, которые имеют свою экологическую особенность, которая определяет и границы вида (популяции), и состав населения станции, то есть границы станции по своей сути экологические ⁴.

Само понятие ареала имеет множество трактовок. Это разнообразие определений проиллюстрировано И.А. Жирковым, начиная с почти бессмысленного «определенная территория, населенная группой животных» (Дарлингтон, 1966, цит. по: Жирков, 2010, стр. 306) и кончая достаточно конкретными определениями Кафанова и Кудряшова (2000) и Петрова (2007). «Географическое» биогеографическое определение можно сформулировать из воспроизведения К.В. Беклемишевым (1969) определения Гессе 1924 года (приводится несколько перефразированно): «ареал – это участок земной поверхности, ограниченный линией, соединяющей самые крайние точки нахождения вида». Иногда, в таких случаях, единичные находки могут приводить в значительному «расширению» границ ареала (напр.: Алексеев, Фролов, 2007). Очевидна принадлежность такого определения к системе понятий географической биогеографии – в качестве субъекта ареала называется вид (элементарная единица биогеографического районирования), а границы определяются сугубо географическим методом – это линия между точками, положение которых легко выразить, например, в географических координатах, но ничего не говорится об экологическом смысле положения этих точек

⁴ Тут следует сделать отступление: весьма показательным, что К.В. Беклемишев в изложении своей концепции пространственно-функциональной структуры ареала постоянно сбивается с понятия «ареал вида» на «ареал популяции». Это легко объяснимо, поскольку основным предметом его исследований были преимущественно эпипелагические планктонные организмы, формирование ареалов которых наиболее жестко согласуется с границами макромасштабных океанических круговоротов (водных масс), и для огромного числа таких видов понятия «ареал вида» и «ареал популяции» полностью тождественны. В случае, когда распространение вида ограничено одной водной массой ареал планктонного вида есть и ареал единственной суперпопуляции. Ареалы популяций, если их несколько, обычно изолированы друг от друга (биполярные или амфиокеанические виды), и обсуждать взаимоотношения между популяциями нет необходимости – их просто нет. А вот случаев населения одним видом двух смежных водных масс не так много – это возможно для самых эврибионтных видов. Поэтому описание пространственно-функциональной структуры популяции планктонного организма легко применимо и для ареала вида.

(Замотайлов и др., 2009). Резюме сущности «географической биогеографии» можно взять, например, в определениях К.М. Петрова (2007), который вполне недвусмысленно написал: «В морской биогеографии общепринятым является районирование (*естественно, поверхности Земли – прим. мое*), основанное на картографировании ареалов отдельных таксонов» (стр. 157). То есть и предмет исследования (поверхность Земли) и методы (картографирование) без всяких оговорок относятся к науке географической, биологические системы же (вид ли, иной ли таксон или некая иная биологическая система) – лишь инструмент для решения задач географической дисциплины, находящейся, в моем понимании, на стыке картографии и ландшафтоведения.

Имеется и другое определение (Абдурахманов и др., 2003; Михайлов, 2018): «Ареал - часть земной поверхности или акватории, в пределах которой достаточно длительное время постоянно встречаются популяции определенного вида или другого систематического таксона живых организмов». Мне такое определение кажется избыточным – не очень понятно, при чём в таком определении упоминание популяций, ведь совокупность особей любого биологического вида организована в одну или несколько популяций? Однако тут уже мы обращаем внимание на следующее: равно как совокупность особей вида равна совокупности особей всех его популяций, а ареал популяции населен совокупностью особей этой популяции, так и совокупный ареал вида есть сумма ареалов популяций. Этот силлогизм очевиден до банальности, но он подводит к признанию реальности существования и правомочности понятия «ареал популяции», уже в системе понятий не географических, а биологических.

Применительно к водным организмам «биогеографическое» определение ареала вида я обнаружил у Петрова (2007: стр. 150): «Ареал гидробионта – акватория, в пределах которой встречается данный вид организма». Применительно к пелагическим организмам К.В. Беклемишев (1969, стр. 102) использовал определение Гессе (1924). Это определение невозможно механически перенести на определение ареала популяции: поскольку ареал вида постулируется в этой работе как элементарная единица биогеографического районирования, то есть термин из системы понятий, применяемых в *географической биогеографии*, а ареал популяции – предмет рассмотрения экологической дисциплины – *пространственной биологии*. Соответственно, положение границы ареала на карте, конечно, будет иметь значение для решения тех или иных

практических задач, но в определении ареала популяции и его границы следует опираться на экологические понятия. Например, ареал популяции можно охарактеризовать как «область распространения популяции, в пределах границ, определяемых комплексом факторов среды, препятствующих ее расширению». Конечно, эти «факторы среды» часто выступают в виде географических преград, которые, естественно, имеют и четкие географические границы.

В пелагиали различия между экологическим и биогеографическим определением границы становятся более существенными. На проницаемость и подвижность географических границ в океане обратил внимание К.В. Беклемишев (1967). Он же указывает, что биогеографическая граница в пелагиали – это «полоса, заключенная между двумя линиями на карте: а) – линией, внутри которой эти популяции вида найдены при каждом обследовании ареала и б) – линией, вне которой они не найдены ни при одном обследовании» (Беклемишев, 1969: стр. 102, с небольшими изменениями). Примерно такое же отношение к границам ареала популяции я встретил у И.А. Шилова, который указал, что границы популяций «весьма эфемерны и скорее стохастичны, чем линейны» (Шилов, 1999: стр. 2). Простое и, вместе с тем, чисто механическое решение для определения границ популяции предложил Яблоков, предложив понятие радиуса репродуктивной активности, представляющего собой расстояние между местом образования и местом рождения 95% особей данного поколения [Яблоков, 1987]. Тем не менее, по моему мнению, необходимости в таком формальном определении нет – экологическая граница популяции вполне конкретна и представляет собой градиент или комплекс градиентов среды, создающих непроницаемую (естественно, с определенной долей условности) границу, определяемую пределами экологической реакции популяции⁵.

Несколько иначе подошли к проблеме подвижности границы ареала Жирков и Леонтович (2012), указывая на бóльшую неопределенность границ, определяемых по положению градиентов среды, по сравнению с границами биомов (или ценологических систем). Вероятно, для бентических видов, которыми оперируют авторы, это справедливо. Действительно: изменение положения градиентных зон в воде над дном гораздо более динамично, чем изменения границ ценологических систем бентоса. Однако

⁵ Здесь интуитивно хочется написать «экологической реакции вида», однако, на самом деле, в процессе адаптации к среде в пределах своего ареала у разных популяций неизбежно возникают и некоторые различия в границах экологической реакции – первый шаг к возможной таксономической радиации. У командорского кальмара это, в результате, и произошло.

для пелагических животных такое утверждение представляется не столь очевидным – границы биомов в пелагиали куда более пластичны, а для nektonных видов смена нескольких ценологических систем в течение жизни – явление обычное. И, главное: все эти заключения справедливы в том случае, если мы фиксируем границы (установленные хоть по градиентным зонам среды, хоть по границам биологических систем) *в системе географических координат*.

Проблема в том, чтобы отказаться от определения положения границ методами географии – тогда оказывается, что с переходом от географического к экологическому определению границ ареала сама собой снимается и проблема подвижности границ в морской среде. Действительно: географическая граница ареала может «гулять» по карте в очень широких пределах. Например, южная граница распространения субарктических видов в заливе Аляска, как было описано выше, может в зависимости от сезона смещаться на несколько сотен миль (см. рис. 2.15), что приводит в необходимости принимать ширину «полосы» (по определению границы ареала К.В. Беклемишева) в сотни миль. Но если определить границу ареала популяции такого вида не линией или полосой на карте, а субарктической дивергенцией (*явлением, а не его положением*), безотносительно к ее положению на любой текущий момент на поверхности Земли (к югу от которой субарктические виды не проникают, за исключением совсем уж экзотических случаев очевидно стерильного выселения), то проблема избыточной ширины границы ареала исчезает. Ширина градиентной зоны субарктической дивергенции на порядки уже ее сезонного хода – обычно в пределах нескольких миль. Конечно, в практических целях мы можем и, более того, обязательно будем вынуждены зафиксировать положение этой экологической границы на карте или в координатах, при этом понимая, что получаем лишь «моментальный снимок» - положение границы на момент исследования, с пониманием того факта, что к моменту обнаружения того или иного положения границы (например, в публикации) положение этой границы неизбежно изменится.

3.4. Онтогенез и жизненный цикл командорского кальмара

Очень короткое замечание о соотношении онтогенеза и жизненного цикла необходимо в связи с тем, что сама по себе пространственно-функциональная организация ареала, речь о которой пойдет ниже, формируется для устойчивой

реализации жизненного цикла, без которой невозможно существование популяции. Традиционно онтогенез определяется как процесс индивидуального развития организма, что, само по себе не является циклическим процессом, начинаясь с момента оплодотворения и заканчиваясь смертью организма. Вместе с тем в обиходе достаточно часто подразумевается, что завершение онтогенеза совпадает с завершением жизненного цикла.

Я оставляю в стороне проблему связи онтогенеза и жизненного цикла у полициклических видов, так как у них каждое завершение цикла гаметогенеза дает начало новому онтогенезу – и при этом отнюдь не приводит к смерти родительской особи. В результате для таких видов правильнее говорить об *онтогенетической сети*, с последующей сложностью соотнесения ее с жизненным циклом. К счастью, применительно к командорскому кальмару (впрочем, как и ко всем колеоидным головоногим), такой проблемы не возникает, так как он является строго моноциклическим видом. В этом случае жизненный цикл и онтогенез почти тождественны, с одной маленькой оговоркой. Жизнь командорского кальмара не заканчивается одновременно с выметом последней партии половых продуктов. Полученная Архипкиным с соавторами (Arkhipkin et al., 1996) максимальная индивидуальная оценка продолжительности жизни командорского кальмара составляет около 420-430 суток, при том, что первые особи, способные к размножению, в их материалах имели возраст около 250 суток, а наиболее часто регистрируемый ими возраст зрелых особей составлял 310-340 суток. Немногочисленные оценки возраста отнерестившихся особей составляли минимум 330-340 суток (Arkhipkin et al., 1996: fig. 14, 15). Это означает, что особи командорского кальмара способны прожить после завершения вымета половых продуктов, вероятно, не менее 1-2 месяцев. При этом они уже полностью утратили способность к воспроизводству и с точки зрения их роли в воспроизводстве популяции уже являются своеобразными «живыми мертвецами». Иными словами, такие особи, называемые нами постнерестовыми или выбойными, правильнее считать уже выпавшими из жизненного цикла. Это имеет значение для расчета продолжительности жизненного цикла и онтогенеза и, соответственно, периодичности жизненного цикла, так как впоследствии будет показано, что во многих случаях она рассчитывалась без учета этого факта.

В наших работах онтогенез по окончании периода эмбриогенеза разбивался (достаточно условно) на несколько этапов: этап параларв и ранней молодежи (эпипелагический), этап преобладающего соматического роста; этап преобладающего генеративного 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 является этапом онтогенеза. Очевидно, что эти этапы онтогенеза не тождественны «компонентам жизненного цикла» (Бигон и др., 1989 Б) под которыми понимаются скорее важнейшие факторы, как внешние (среды) так и внутренние (особенности биологии организмов), которые определяют формирование тех или иных жизненных циклов. Однако, безусловно, выделение этапов онтогенеза происходило с учетом важнейших изменений среды обитания, и связанные с этим изменения биологии, происходящие в процессе онтогенеза, а также важнейшие этапы развития половой системы и гаметогенеза.

3.5. Пространственно-функциональная структура ареала и миграции

Имеется несколько различных подходов к описанию структуры ареала. Один из таких подходов предполагает под термином «структура ареала» его на зонирование на ряд областей с разной плотностью населения (Второв, Дроздов, 2001). Очевидно, что такой подход вообще не рассматривает функциональные аспекты организации ареала. Зувев и Нигматуллин с соавторами (Александронец и др., 1983; Зувев и др., 1985; Nigmatullin, 1991) использовали весьма простое деление функциональной структуры ареалов нектонных кальмаров, разделяя их на нагульную и репродуктивную части упоминая, что биотопический подход, первоначально разработанный для планктонных организмов, применим и к описанию ареалов нектонных кальмаров (там же, стр. 66). Такому заключению в значительной степени способствовало то, что океанические эпипелагические нектонные кальмары не связаны в сколько-нибудь значительной степени ни с берегами (и трансформированными шельфовыми водами) ни с дном. Как и у планктона, их жизненный цикл реализуется в пределах крупномасштабных круговоротов. Отличие от реализации жизненных циклов планктона в таких круговоротах сводится к тому, что за время завершения водами этих круговоротов одного цикла происходит смена множества поколений планктонных организмов (Беклемишев, 1969), что заставляет рассматривать их популяции в пределах таких

круговоротов в качестве суперпопуляций (по классификации, предложенной К.В. Беклемишевым), в то время как гораздо некоторые более подвижные нектонные кальмары способны перемещаться в пределах огромных круговоротов в течение одного жизненного цикла (то есть для них такие круговороты могут рассматриваться как основа простых популяций).

В целом, такой подход близок к схеме описания структуры ареала, вошедшей в обиход биогеографических исследований благодаря работам Н.В. Парина (1968) и К.В. Беклемишева (1967, 1969, 1977 (с соавторами)). При выборе терминов и понятий, необходимых для описания пространственно-функциональной структуры ареала в целом, и каждой из популяций командорского кальмара в качестве основы мной была взята именно эта простая и, вместе с тем логичная схема описания пространственно-функциональной структуры ареалов пелагических видов. В результате этих работ схема организации ареалов планктонных организмов получилась гораздо более проработанной и завершённой (Беклемишев, 1969: рис. 25). Предложенная на том же рисунке схема пространственно-функциональной структуры ареала для нектонных видов оказалась гораздо проще и схематичнее, хотя, казалось бы, разнообразие жизненных форм и, соответственно, путей пространственной организации реализации жизненного цикла у нектонных организмов больше, чем у планктонных. В этой схеме был сделан акцент на способность нектонных организмов свободно перемещаться в пределах основы ареала (Рис. 3.1).

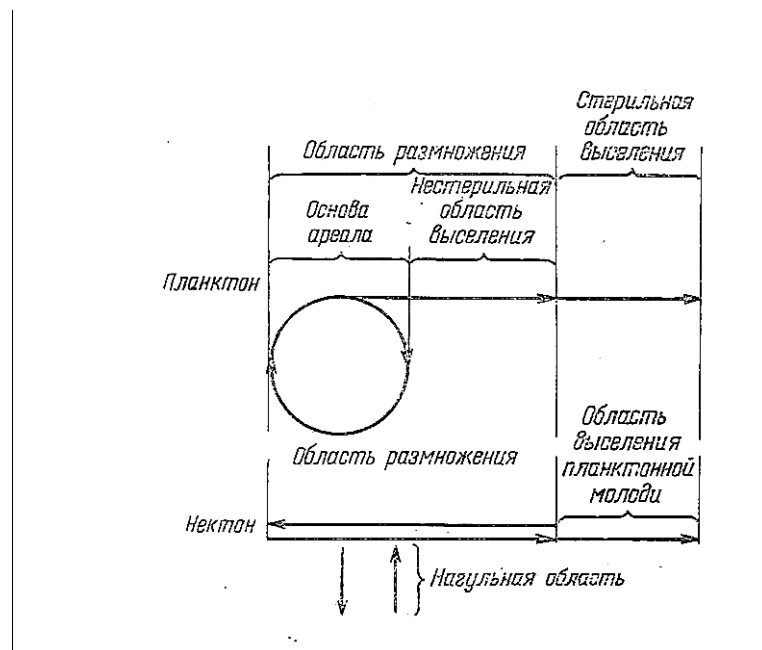


Рис. 3.1. Схема пространственно-функциональной структуры ареала нектона, предложенная Н.В. Париним и К.В. Беклемишевым (по: Беклемишев, 1969, рис. 25).

Простая схема с миграциями противоположного направления в пределах основы ареала, дополняемая миграциями в «нагульную область» и обратно, с не очень ясным отношением этой области к основе ареала вызывает вопросы. Не надо забывать при этом, что в зоне размножения речь идет не о нагульных миграциях – они показаны на рисунке отдельно и «перпендикулярно» - чем подчеркивается их отличие от репродуктивных миграций. Пространственно более логичная схема – так называемый «миграционный треугольник» - была предложена Харден-Джонсом (Harden-Jones, 1968 по: Кушинг, 1979). Очень похожая схема миграционного цикла, также вполне укладывающаяся в схему «миграционного треугольника», была предложена Ю.Ю. Марти (1980). Суть этой схемы показана на рисунке 3.2. В оригинальную схему (Кушинг, 1979, рис. 25) внесены некоторые дополнения, в частности, уточнено, что миграции подростовой молодежи в места нагула взрослых особей могут происходить как по, так и против течения, как это показано, например, у Марти (1980, рис. 82) и у Глубокова (2005, рис. 14). Осуществление нектонными видами таких миграций объяснено упомянутыми выше авторами стремлением вида к максимально возможному расширению ареала для оптимального обеспечения новых поколений энергетическими ресурсами (Марти, 1980, стр. 208-209). Очевидно, что такая схема, на самом деле, выходит за рамки описания миграционного цикла и является, на самом деле, еще одной схемой пространственно-функциональной организации ареалов нектонных видов.

Описанная выше схема может быть применена широко, для описания миграционных циклов активных нектонных животных. Последнее уточнение важно, так как в схему заложены, и указаны отдельно как пассивные миграции с течениями, так и активные миграции независимо от течений. Поскольку рыбы в большинстве своем являются полициклическими видами, в этой схеме также присутствует графическая иллюзия «встречных миграций» по пути многократного перемещения полициклических видов их районов размножения к районам нагула и обратно. Фактор времени в описании миграций долгоживущих видов воспринимается при этом настолько самим собой разумеющимся, что даже не обсуждается.

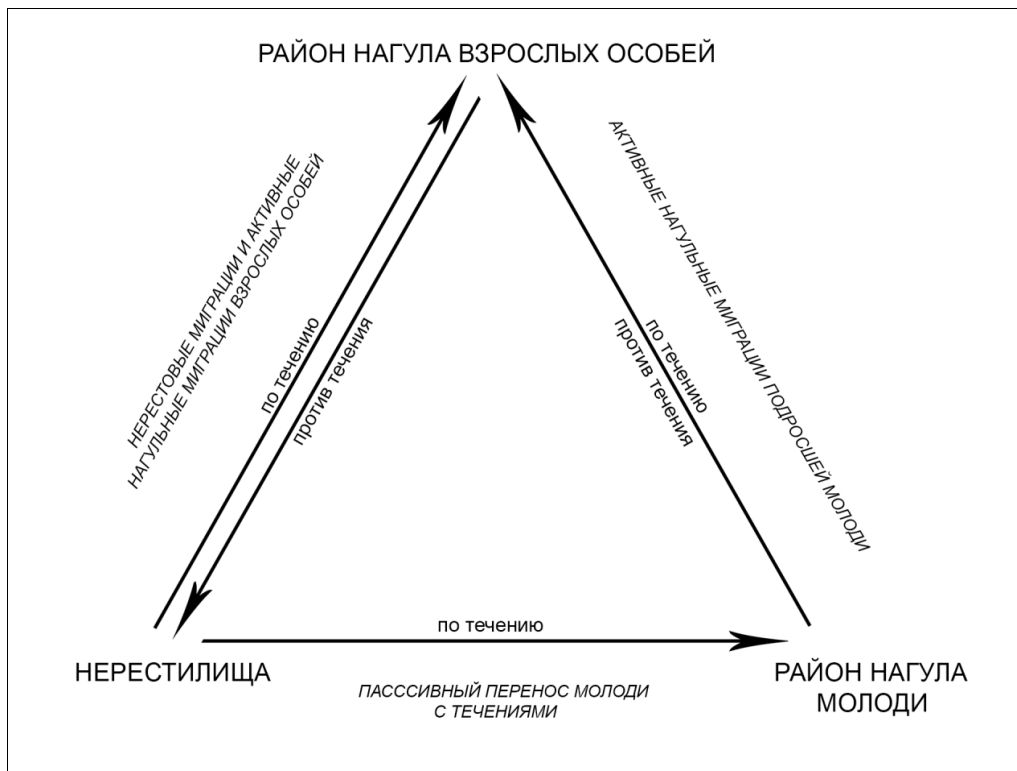


Рис. 3.2. Схема «миграционного треугольника» нектонных рыб (по: Кушинг, 1979; Марти, 1980, с изменениями)

Этот момент является самым подходящим для отступления, которое необходимо для понимания одного важного фактора, который всегда имеется в виду, но почему-то постоянно забывается сразу, как только наступает время составления формальной схемы реализации жизненного цикла, без которой невозможно перейти к описанию пространственно-функциональной структуры ареала. Феномен «нелогичности миграционной схемы» при описании ареалов нектонных видов достаточно распространен. При не критическом взгляде на такие схемы трудно понять, что побуждает животных, мигрировать «из ниоткуда в никуда» или совершать миграции по одному маршруту, но в прямо противоположных направлениях. Если бы такое происходило в действительности, то неизбежно создавало проблемы для особей своего же вида, движущихся навстречу друг другу. Это совершенно нелогично, хотя бы потому, что между встречающимися особями на разных этапах онтогенеза (или между разновозрастными особями) с высокой долей вероятности возникнут отношения «хищник-жертва» - то есть без видимой причины будет провоцироваться каннибализм. Выход из этой логической ловушки часть авторов находят в разрыве общей схемы на две части, с отдельной демонстрацией миграций молодежи и взрослых особей, как будто бы они не являются составными частями одного миграционного цикла (Рис. 3.3).

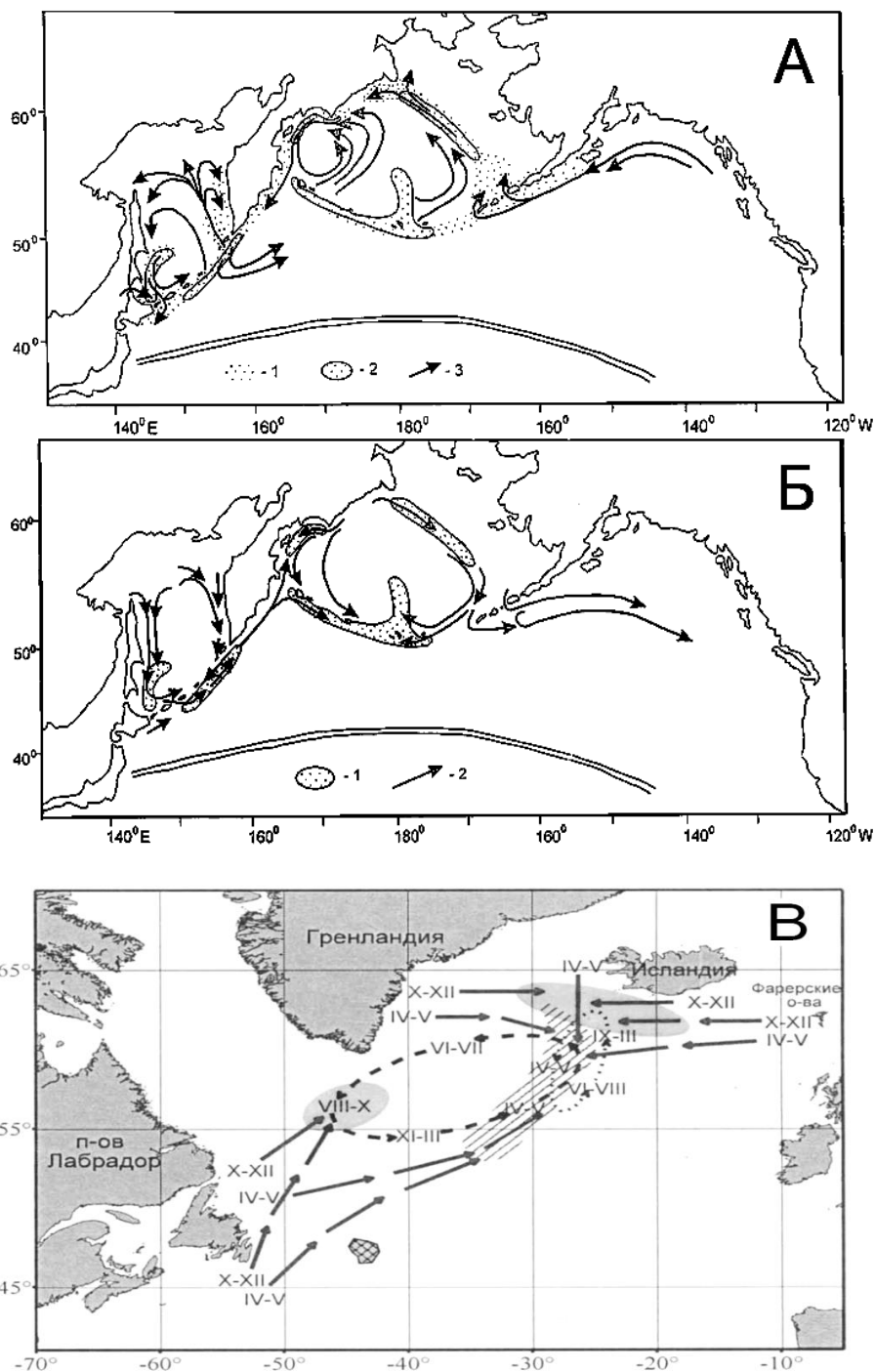


Рис. 3.3. Схемы миграций nekтонных видов: А – нагульные миграции молоди командорского кальмара, Б – миграции созревающих и зрелых кальмаров в районы нереста (по: Федорец, 2006, рис. 21 Б, В, с изменениями); В – схема сезонных миграций половозрелого окуня-клювача *Sebastes mentella* в Атлантическом океане (по: Мельников, 2013, рис. 5, с изменениями)

Объяснение кажущейся незавершенности миграционных схем дали Нигматуллин и Архипкин (Nigmatullin, Arkhipkin, 2009) предложив классификацию миграций кальмара, в которой миграции, связанные с реализацией одной текущей задачи на определенном этапе онтогенеза (например, нагульные или репродуктивные миграции) в сумме формируют «миграции второго уровня» – «полный популяционный

миграционный круговорот» который, как было правильно подмечено, осуществляется не только в пространстве, но и во времени. Однако этот момент почему-то часто остается в стороне, а авторы в описании миграций о нем умалчивают, ограничиваясь отдельным рассмотрением миграций на разных этапах онтогенеза. В чем недостаток рассмотрения миграций без учета фактора времени показано на рисунке 3.4. Между тем замкнутость миграционного цикла является необходимым условием реализации жизненного цикла и существования популяции (Кушинг, 1979).

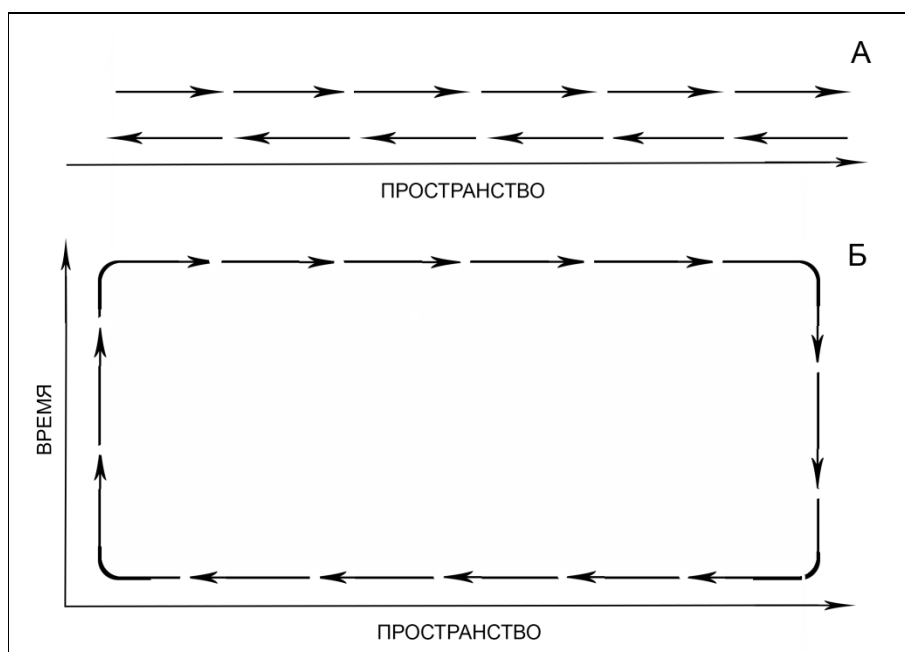


Рис. 3.4. Схема миграций противоположной направленности гипотетического нектонного организма с простейшей схемой миграций без учета (А) и с учетом фактора времени (Б).

Как видно из рисунка, бессмысленная схема миграций сразу же становится понятной и логичной, если в ней учитывается фактор времени. Миграции вполне могут происходить в противоположных направлениях по одному и тому же участку поверхности земли – но в разное время, или же в одно и то же время – но тогда в разных частях ареала. Это подводит к неизбежности анализа миграционных процессов не только в пространстве, но и во времени.

Континуальность процессов в любых биологических системах особому сомнению не подвергается (Гиляров, 1990; Кафанов, 2005 Б; Петров, 2007; Иванов, 2013). Однако часто эта континуальность воспринимается, в первую очередь, как континуальность биосферы в трехмерном пространстве (Петров, 2007) или как континуальность внутри биогеографических областей (Иванов, 2013) независимо от течения времени.

Миграционный и жизненный цикл любого вида осуществляется одновременно и неразрывно в пространстве и во времени, на необходимость учета чего указывали, например, Несис и Нигматуллин (2000) что естественно вытекает из понимания единства пространственного и временного аспектов существования биосферы (Вернадский, 1978). На это же указывали и Н.В. Тимофеев-Ресовский с соавторами (1977), говоря о единстве популяции во времени и пространстве, выражающемся в ее наследственном изменении во времени при существовании в конкретных условиях (пространства - *прим. мое*). Правда, при этом речь шла о несколько ином – «эволюционном» – масштабе времени, со сменой множества поколений, в отличие от более актуального для нас «экологического» масштаба – в течение жизни одного или немногих поколений. Применительно к «экологическому» масштабу времени на необходимость учета не только пространственных, но и временных характеристик (применительно к характеристике экологической ниши) указал Ч.М. Нигматуллин (2004). Иными словами, любая биологическая система, в том числе популяция, существует в пространственно-временном континууме. Невозможно рассматривать существование популяции, в частности реализацию миграционного и жизненного цикла, вне пространства или вне времени. Именно такой подход должен применяться при описании пространственно-функционального строения ареалов популяций, в том числе, и командорского кальмара.

Итак, в основе описания пространственно-функциональной структуры ареала должно лежать понимание необходимости реализации в пределах ареала жизненного цикла, устойчивая повторяемость которого является необходимым условием существования популяции. В некоем почти абстрактном варианте это, собственно, является достаточным условием – для организмов, которые способны реализовать такое условие без перемещения в пространстве. Однако в действительности осуществление жизненного цикла без перемещения в пространстве (тем более, многократное повторение этого цикла) – почти недостижимая абстракция. Для небольшого числа организмов, безусловно, возможная реализация жизненного цикла с минимальными перемещениями в пространстве, которые, вполне вероятно, не носят видимого закономерного характера. Таковыми, например, могут быть обитатели небольших и строго изолированных биотопов, вроде небольших пещерных водоемов, облигатных обитателей гидротерм (Гебрук, 2002) или малоподвижных паразитических видов с

прямым развитием (Алексеев, 2006 Б). Для таких организмов, с некоторыми оговорками, можно говорить о завершении жизненного цикла, не связанного с миграциями.

Однако для обитателей пелагиали, с постоянно (и, как правило, направленно) движущейся средой обитания, реализация жизненного цикла неразрывно связана с миграциями. Далее из проверенной временем схемы иерархии популяций пелагических видов, разработанной К.В. Беклемишевым, неизбежно вытекает обязательность сохранения организмами, образующими независимую популяцию, положения в пределах основы ареала (в случае, если перемещение организма приводит к невозможности его возвращения в основу ареала, район его обитания становится зоной выселения). Как уже оговаривалось выше, К.В. Беклемишев разрабатывал эту схему, в первую очередь, применительно к планктонным организмам, для которых фатально само выпадение из циркуляции, образующей основу их ареалов. Однако и многие нектонные организмы, очевидно, могут оказываться в ситуации, когда возвращение в основу ареала невозможно, причем не только на ранних онтогенетических стадиях, когда многие из них ведут планктонный образ жизни, но и во взрослом состоянии. То есть и для нектонных видов следует предусмотреть существование некоей области, аналогичной зоне выселения планктонных организмов.

Для нектонных организмов необходимым условием существования основы ареала популяции является возможность устойчивой и бесконечной, в масштабах биологического времени, реализации не только жизненного, но и миграционного циклов. Поскольку сам по себе миграционный цикл для популяции не является самоцелью, а служит реализации цикла жизненного, это приводит к признанию *наличия устойчивого замкнутого миграционного и жизненного цикла как необходимого условия для существования независимой популяции*. Полагаю, это определение применимо ко всем животным, осуществляющим хоть какие-то миграции.

В условиях суперпопуляций (например, в океанических круговоротах) особи короткоживущих видов, пройдя один жизненный цикл, оказываются в месте, отличном от места предыдущего нереста, а участки, пригодные для нереста не обязательно имеются повсеместно в пределах основы ареала или расположены с правильной регулярностью. Только по истечении нескольких поколений потомство может оказаться в месте рождения своего дальнего предка. И точно так же, по истечении жизненного цикла организмы могут оказаться в месте следующего по направлению миграции

участка, пригодного для нереста. Для долгоживущих полициклических видов может наблюдаться обратная картина – в пределах одного жизненного цикла завершается несколько циклов миграционных. Из этого следует еще один вывод: *миграционный и жизненный циклы могут не совпадать по продолжительности, но, если мы имеем дело с устойчивой независимой популяцией, обязательно существует некое общее кратное число для миграционных и жизненных циклов, при котором завершение миграционного цикла совпадает с завершением цикла жизненного*. У командорского кальмара такая схема несколько упрощается упомянутой выше моноциклической формой вида.

Применительно к nektonным организмам область, в которой реализуется такой цикл, и является основой ареала. Собственно, основа ареала планктонных организмов в рамках замкнутого круговорота (первичной водной массы) или в системе прибрежных течений, обеспечивающих возврат особей к месту рождения (зоны трансформации первичных водных масс), тоже является частным случаем реализации этого принципа. Отличие от него у nektonных животных заключается только в том, что перемещение за пределы своей водной массы далеко не всегда является для них, или их потомства, фатальным.

Далее возникает потребность обсудить взаимоотношение основы ареала, с учетом высказанных выше соображений, и акватории, называемой *областью размножения*. В классическом смысле (Ekmann, 1953; Беклемишев, 1969; Жирков, 2017) под ней понимается вся акватория, на которой вид сохраняет способность к размножению. Соответственно, границы области размножения шире границ основы ареала. Такое классическое понимание терминов *основа ареала* и *область размножения* служат логичному построению иерархии типов 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 применяется к анализу планктонных популяций, она вполне удовлетворительна. Действительно, как правило, условия среды в пределах одной водной массы изменяются в ограниченном диапазоне и во многих случаях обеспечивают условия для размножения вида практически по всей основе ареала. В высоких широтах сроки нереста в разных районах могут сдвигаться, но сами условия для размножения, тем не менее, сохраняются. Учитывая, что для большинства океанических планктонных

видов независимые популяции являются суперпопуляциями, в которых условия для размножения имеются почти повсеместно, вопрос о взаимоотношении основы ареала с областью размножения не стоит – основа ареала всегда полностью поглощается областью размножения.

Подвижность nekтона, в отличие от планктонных организмов, создает больше возможностей для усложнения пространственной структуры ареала. Нектонному виду нет нужды всегда размножаться там, куда его занесло течением к моменту созревания половых продуктов. С другой стороны, в период интенсивного роста nekтонные животные получают возможность нагуливаться в районах повышенной продуктивности, размножаться в условиях, наиболее благоприятных для выживания потомства, вплоть до пространственного и временного разобщения ранней молодежи и взрослых особей для минимизации каннибализма. В результате возникают предпосылки для бóльшей функциональной структурированности основы ареала, по сравнению с планктонными организмами, у которых активное разобщение взрослых особей и их потомства, пассивно переносимых в водной массе, представить труднее.

На основе базовых принципов описания пространственно-функциональной структуры ареалов, вошедших в гидробиологии в широкий обиход благодаря работам К.В. Беклемишева, были предложены схемы пространственно-функциональной структуры ареалов для видов, имеющих более сложную структуру ареала, по сравнению с планктонными видами (и не только для nekтонных видов, но и для подвижного бентоса) (Виноградов, 1969; Алексеев, 1991; Буяновский, 2004; Первеева, 2005; Глубоков, Котенев, 2006; Алексеев, Горничных, 2009; Мельников, 2013; Карасёв, 2014; Алексеев и др., 2018; Бизиков и др., 2018; Карасёв, Карпинский, 2018; Сологуб и др. 2018 А, Б). Независимо от того, как определялись эти различающиеся по функциональному значению участки разными авторами, я буду называть их «зонами» для того, чтобы подчеркнуть отличие от более общих единиц - «областей» в понимании, изложенном К.В. Беклемишевым.

Мной была предложена схема, адаптированная к особенностям биологии nekтонных неритических, преимущественно придонных, видов кальмаров подотряда *Myopsida* (Алексеев, 1991, 1992). Эволюционно продвинутые представители этой группы, покинув прибрежные мелководья, заняли в сообществах внешнего шельфа нишу, сходную с той, которую занимает командорский кальмар. В пределах основы ареала было предложено выделять зону размножения, нагульную и зимовальную зоны,

которые могут или перекрываться (иногда почти полностью), или, наоборот, могут быть разделены пространствами, которые были названы транзитными (миграционными) зонами (Рис. 3.5).

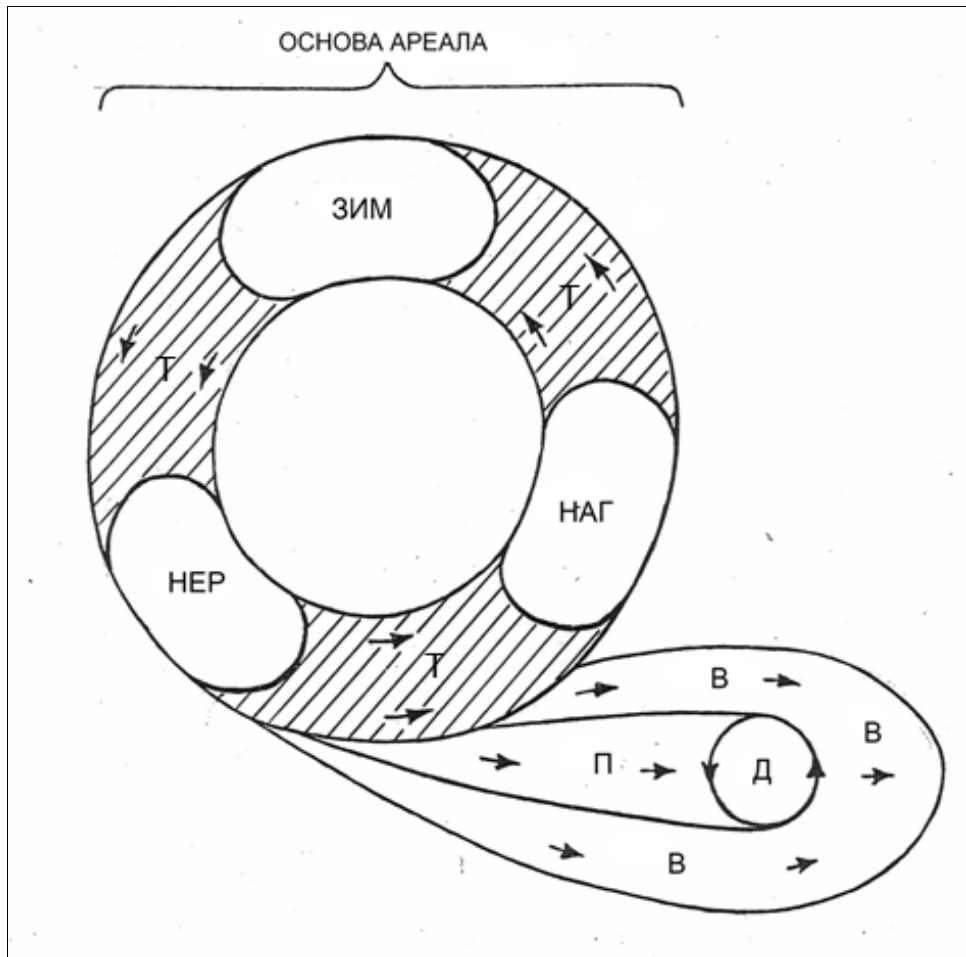


Рис. 3.5. Схема пространственно-функциональной структуры ареалов нектонных кальмаров подсемейства *Myopsida* (по: Алексеев, 1991, рис. 30, с изменениями). НЕР – нерестовая зона, НАГ – нагульная зона, ЗИМ – зимовальная зона, Т – транзитная зона, П – зона переноса, Д – дочерняя популяция, В – зона выноса

В районы, в которых происходит нерест, командорский кальмар подходит на стадиях завершения созревания и физиологической зрелости, где образует сначала достаточно устойчивые преднерестовые скопления. Процесс спаривания и вымета яиц у командорского кальмара тесно связаны. Сам факт спаривания регистрируется очень легко, по обнаружению на внутренней поверхности мантии самок, недалеко от выводящих отверстий яйцеводов, пучков сперматангов, передаваемых при спаривании самцами. Выпуск спермы из них происходит при вымете яиц. Сперматанги с неизрасходованной спермой и уже использованные сперматанги без спермы легко различаются визуально. Прямых наблюдений за нерестом командорского кальмара не

осуществлялось но, судя по тому, что самки с использованными сперматангами появляются в уловах практически одновременно с самками с неизрасходованными сперматангами, можно сделать вывод о том, что период хранения неиспользованных сперматангов невелик.

Сделанные в свое время (Федорец, Козлова, 1986) предположения о длительном хранении сперматангов, вероятно, ошибочны и были основаны на неправильной интерпретации феномена спаривания за пределами нерестилищ, который будет описан ниже. Таким образом, районы концентрации преднерестовых особей, спаривание и вымет икры происходят в одном и том же районе. При этом, правда, неоднократно спаривавшиеся и выбойные самки чаще обнаруживаются с увеличением глубины – вероятно, вымет икры происходит ближе к нижней границе нерестовых скоплений.

У ряда других видов в пределах зоны размножения можно было бы предложить и более сложное деление в связи с тем, что участки, на которых происходит спаривание, участки вынашивания (достаточно длительного) и участки выклева личинок во многих случаях также хорошо разобщены пространственно (Виноградов, 1969; Буяновский, 2004; Карасёв, Карпинский, 2018; Сологуб и др., 2018 Б). У командорского кальмара, как описано выше, такой резкой дифференциации нет и более детализированное деление зоны размножения затруднительно.

Кроме зоны размножения во всех исследованных популяциях командорского кальмара всегда можно выделить районы, населенные преимущественно незрелыми нагуливающимися особями. Соответственно, зона нагула у командорского кальмара тоже может быть выделена без особых затруднений. Зоны нагула у командорского кальмара определялись во многих работах. Они достаточно хорошо известны в Беринговом море (Федорец, 1977; Федорец, Козлова, 1986; Архипкин и др., 1996; Бизиков и др., 1997; Алексеев, 2012 Б, 2017). Также определены они и у Курильских островов (Федорец и др., 1997 А; Алексеев 2006, 2007, 2012 Б, 2013) и в Охотском море (Аюпов, 2003; Алексеев, 2018). О их положении в Японском море пока можно только строить предположения.

Применительно к командорскому кальмару в пределах нагульной зоны можно выделить район в эпипелагиали, где ранняя планктонная и микронектонная молодь обитает отдельно от более взрослых особей, переходящих к придонно-пелагическому образу жизни. Раздельное обитания молодежи и взрослых особей минимизирует

каннибализм у командорского кальмара. Молодь собственного вида присутствует в питании взрослых особей, но только как эпизодический, третьестепенный объект питания. В отличие от этого у минтая, например, молодь хотя и формирует одноразмерные стаи, но обитает совместно с взрослыми особями – в результате, молодь минтая является обычным и достаточно многочисленным компонентом питания взрослых особей собственного вида (Глубоков и др., 2000).

Описание нагульной зоны в некоторых случаях также может быть детализировано. Например Клитин (2002), Первеева (2005), Карасёв (2014), а затем и Сологуб с соавторами (2018 Б) предложили для крабов разделять районы нагула на зону нагула взрослых особей и питомную зону (зону нагула молодежи). Для полициклических долгоживущих крабов и крабоидов, у большинства из которых наблюдается склонность к пространственной дифференциации стад по размерно-возрастному, а у половозрелых особей еще и по половому признаку, выделение такой зоны оправданно. По отношению к кальмарам о существовании такой зоны преимущественного нагула молодежи указывалось для *Illex illecebrosus* (Fedulov, Amaratunga, 1981; Froerman, 1984; Hendrickson, Holmes, 2004) У командорского кальмара при построении пространственно-функциональной структуры ареала выделение питомной зоны представляется, на первый взгляд, затруднительным, так как и молодь, и подрастающие нагульные кальмары и зрелые особи обитают примерно в одних и тех же, географически не обособленных районах. Однако некий аналог «питомной зоны» может быть выделен, если расширить рассмотрение пространственно-функциональной структуры ареала дополнительным – вертикальным аспектом - распределением в толще воды. Параларвы и ранняя молодь обитают в эпипелагиали, подрастающая молодь опускается в мезопелагиаль. Однако такая смена горизонтов обитания происходит постепенно. Логичнее рассматривать единую нагульную зону, не забывая при этом об особенностях биологии кальмара на ранних постэмбриональных стадиях.

Поскольку, судя по имеющимся данным, командорский кальмар постоянно мигрирует вплоть до начала формирования нерестовых скоплений, говорить о какой-либо транзитной зоне в пределах основы ареалов популяций командорского кальмара мне представляется излишним. Процессы миграций и нагула у этого вида тесно связаны. Не выделяется в основе ареала и зимовальная зона – в отличие от достаточно мелководных шельфовых миопсид. У них необходимость в такой зоне была обусловлена

обитанием в слое сезонного прогрева и ветро-волнового перемешивания, что требовало ухода в неблагоприятный период в слои, не подверженные неблагоприятному температурному и штормовому воздействию (Алексеев, 1991). У командорского кальмара после непродолжительного пребывания ранней молодежи в эпипелагиали (связанного с сезоном благоприятного температурного режима и повышения продуктивности) жизнь протекает в заглубленном и не испытывающем сезонной динамики теплом промежуточном слое воды (в Беринговом море и в Тихом океане или в теплом глубинном слое в Охотском море)⁶. Все показатели среды в этих слоях весьма стабильны – не возникает и потребности в «пережидании» каких-то неблагоприятных условий.

Таким образом, в последующем обсуждении вопросов структуры основы ареала речь может идти о зоне размножения и нагульной зоне, с учетом того, что они могут существенно перекрываться. Нагульную зону можно подразделять на подростно-нагульную подзону и подзону нагула взрослых кальмаров, которые разделены уже не столько географически, сколько экологически (батически) – первая располагается в эпипелагиали, вторая – в придонном слое мезо- и батипелагиали.

Говоря об областях за пределом основы ареала, которые Беклемишев (1969) определял как нестерильная и стерильная области выселения, соответствующие зависимым популяциям и псевдопопуляциям, надо признать, что система понятий, использованная для планктона, для nektonных организмов оказывается не очень удачной. Ранее мной (Алексеев, 2012 Б) было предложено для описания структуры ареалов популяций командорского кальмара названия «зона возвратных миграций» – то есть зона, заходя в которую кальмары (хотя бы их часть) сохраняют способность вернуться в основу ареала своей популяции; и «зона невозвратных миграций» которая в определенной мере сравнима с зоной стерильного выселения ареала планктонных организмов. В районах, которые будут отнесены к зонам невозвратных миграций (стерильного выселения) в принципе, нельзя исключать возможности спаривания или вымета яиц отдельными особями – в этом отличие от понимания стерильной зоны выселения планктона. Однако относительность положения о «невозможности размножения» подразумевалась и К.В. Беклемишевым, в том смысле, что корректнее

⁶ В Японском море теплый заглубленный слой отсутствует – это, в определенной мере, является «проблемой», которая будет обсуждаться ниже. Но и в Японском море командорский кальмар обитает в диапазоне глубин, не испытывающих воздействия сезонных факторов.

говорить о невозможности не размножения как такового (в качестве казуса оно возможно и там), а о невозможности самовоспроизводства (пусть самого минимального) в стерильной зоне выселения – так, как это трактуется, например, у В.Н. Беклемишева (1960). Важно также, что для материнской популяции особи, попавшие сюда, безвозвратно утрачены.

Еще одно важное отличие зон возвратных и невозвратных миграций командорского кальмара, как nektonного организма, в том, что они могут быть также зонами смешения разных независимых популяций. Как я уже упомянул выше, для планктонных видов существование соприкасающихся сестринских независимых популяций – явление, вероятно, не невозможное, но редкое. Для nektonного же вида, у которого пределы своего круговорота не являются почти непреодолимой преградой, существование таких участков смешения популяций вряд ли 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. В таком случае определять эту зону как некую зависимую популяцию становится довольно странно: по крайней мере на современном уровне знаний мы не можем определить, от какой из популяций и в какой степени она зависит. Поэтому я и пришел к выводу о необходимости трактовки таких участков, отличающейся от схемы К.В. Беклемишева. По моему мнению, эти участки должны: (1) включаться в ареал популяции; (2) рассматриваться как отдельная зависимая популяция только в случае, если у них имеются внешние признаки популяции (наличие некоей структуры, динамики биологического состояния, наличие признаков размножения, устойчивых скоплений и т.п.), если же таких признаков нет, то эта зона не имеет никакого популяционного статуса; (3) такие зоны могут принадлежать одновременно нескольким популяциям и для каждой из них для нее определяется свой статус; (4) попадание особи одной независимой популяции в основу ареала другой независимой популяции приводит к ее поглощению популяцией-реципиентом, ни о каком особом статусе таких особей речи не идет, они могут учитываться только как источник поступления извне генетического материала в популяцию. Например, тихоокеанская сторона центральных Курильских островов, вероятно, должна рассматриваться как зона

невозвратных миграций для берингоморской популяции и, одновременно, как зона возвратных миграций для особей охотоморской популяции. Особи берингоморской популяции при этом сохраняют возможность пополнить репродуктивный потенциал охотоморской популяции, но для материнской популяции они рассматриваются как безвозвратно утраченные (Алексеев, 2012 Б).

3.6. Уточнение жизненной формы командорского кальмара

Достаточно подробный обзор истории возникновения и развития подходов к определению и толкованию понятия жизненной формы можно найти у Шаровой (1981). Ей приводится и формулировка определения: «жизненная форма – это организмы, занимающие сходные экологические ниши и обладающие комплексом основных морфоэкологических признаков, которые возникают под влиянием сходных факторов отбора» (там же, стр. 15).

Хотелось бы отметить, что обычно определение жизненной формы имеет «экстравертную» направленность – характеристика жизненной формы организма направлена «вовне», используется для описания положения организма в более широкой общности (экосистеме, систематической группе более высокого ранга и т.п.), то есть в целях «экологической классификации» (Шарова, 1981; Несис, 1985; Нехаев, 2009) – для построения некой иерархической системы жизненных форм, независимо, какой подход в определении жизненных форм – экологический или морфологический – берется за основу. Такой подход очевиден в случае использования понятия жизненной формы на синэкологическом уровне, когда актуально положение организма в системе. В этом случае логично говорить о жизненных формах как «адаптивных морфоэкологических группах» (Шарова, 1981; Зевина, 1981-1982; Свешников, 1982; Несис, 1985; Свешников, Кантор, 1985; Свешников, Станкявичюс, 1987 и др.).

В исследованиях, ограниченных одним видом (демэкологических), таких, как настоящая работа, использование понятия «жизненной формы» также вполне уместно, но, поскольку исследование посвящено одному виду и вопросы положения вида в некоей системе не рассматриваются, определение жизненной формы будет иметь «интровертную» направленность – как формулировка основных экологических характеристик вида (морфологический аспект, при отсутствии сравнения с другими видами, становится менее актуален).

При обсуждении жизненной формы, в проблеме выбора подхода к ее определению в целом для вида, с учетом происходящих в онтогенезе изменений, или же для каждой фазы онтогенеза, с собственной экологической характеристикой в отдельности (Шарова, 1981, стр. 17-19), я посчитал правильным дать командорскому кальмару общую характеристику жизненной формы, с учетом всех стадий онтогенеза. Несмотря на наличие различий между планктонной эпипелагической стадией ранней молодежи и придонной нектонной стадией взрослых кальмаров, для командорского кальмара, как и почти для всех кальмаров, не характерен метаморфоз, стадия параларвы характеризуется лишь сохранением некоторых эмбриональных черт в морфологии, которые достаточно быстро и плавно трансформируются в облик, принципиально не отличающийся от взрослого кальмара, даже у ранней планктонной молодежи. При смене стадий онтогенеза у него происходит изменение экологических характеристик, без сколько-нибудь существенных изменений в морфологии (в отличие от животных с метаморфозом, для которых гораздо более актуально определение самостоятельных жизненных форм для разных фаз развития – напр.: Яхонтов, 1964; Бей-Биенко, 1980). Поэтому для характеристики командорского кальмара, без сравнения его положения в системе жизненных форм или в экосистеме, я считаю правильным давать единую характеристику его жизненной формы с учетом всех стадий онтогенеза.

В качестве отправной точки при обсуждении жизненной формы командорского кальмара я исхожу из понимания понятия, использованного К.Н. Несисом и Ч.М. Нигматуллиным в создании первой, и пока единственной, классификации жизненных форм головоногих (Несис, 1985; Несис, Нигматуллин, 2000, 2003). Согласно используемому ими определению, жизненная форма представляет собой «обобщающую морфоэкологическую характеристику» предельно лаконично и вместе с тем максимально полно определяющую экологический облик организма, его место и функциональную роль в экосистеме. Вместе с тем, такое определение признает и обсуждение жизненной формы единственного вида в целях уточнения его экологической характеристики.

Таким образом, определение жизненной формы должно четко и недвусмысленно показывать место организма в экосистеме и его отношения с другими элементами этой системы. В таком контексте характеристика жизненной формы не может рассматриваться в отрыве от понятия экологической стратегии вида (Несис,

Нигматуллин, 2000), а жизненная форма является генеральной схемой реализации экологической стратегии. Соответственно, экологическая стратегия – более многоаспектное понятие.

Очевидно, что определение жизненной формы следует формализовать для определения положения рассматриваемого вида в системе (идет ли речь о системе экологической или таксономической), так же, как название вида, определенное в строгом соответствии с требованиями кодекса зоологической номенклатуры, однозначно показывает его место в таксономической системе животного мира. К.Н. Несис (1985) при построении системы жизненных форм головоногих моллюсков использовал следующий алгоритм определения жизненной формы: характер биотопа – степень подвижности – тип движения и основной движитель – способ добывания пищи. При этом оговаривалось, что элементарной единицей классификации жизненных форм при построении системы для крупной таксономической группы, такой, как класс головоногих моллюсков, должен быть род (Несис, Нигматуллин, 2000). На самом деле, такое ограничение минимальной единицы классификации было вызвано недостатком информации о биологии и экологических стратегиях большого числа видов головоногих.

Для хорошо изученных групп (семейств *Gonatidae* и *Onychoteuthidae*) эти же авторы допустили понижение ранга минимальной единицы жизненной формы до вида, дополнительно включив в характеристику жизненной формы еще и тип ареала, характеристику нерестового биотопа, характер суточных миграций, характер смены биотопов в онтогенезе, наличие или отсутствие студенистой дегенерации при половом созревании и «и др.» - последним замечанием оставались открытыми скобки перечисления параметров, которые должны включаться в характеристику жизненной формы. На мой взгляд, некоторые из этих характеристик в определении жизненной формы будут избыточными, описывающими уже частные случаи реализации экологической стратегии.

Очевидно, что в работе, посвященной биологии одного вида, изначально заложен уровень описания жизненной формы. Степень же детализации характеристики жизненной формы, наверное, все-таки правильнее определять исходя из принципа рациональности: с одной стороны постараться дать исчерпывающую характеристику, с другой стороны не забывать о лаконичности с тем, чтобы не превратить ее в буквальный

пересказ всех деталей биологии вида. Поэтому, учитывая рекомендации по учету основных особенностей биологии, характеризующих жизненную форму (Несис, Нигматуллин, 2000), я ограничиваю характеристику жизненной формы следующими компонентами: основная среда обитания (дополнительно – положение вида в пределах этой среды в случае ее структурированности), степень двигательной активности (способности к самостоятельным перемещениям) и смена биотопов и жизненных форм в онтогенезе.

Иные аспекты взаимоотношений с другими (биологическими и абиотическими) элементами экосистемы рассматриваются в рамках экологической стратегии. В характеристике трофической стратегии как минимум, логично было бы ожидать указания на трофический уровень, относительную величину продукции вида в экосистеме и степень пищевой специализации, особенности репродуктивной стратегии, онтогенетических и краткосрочных циклических миграционных особенностей. Все эти особенности служат общей цели обеспечения максимальной устойчивости вида в экосистеме («решение задачи выживания»: Несис, Нигматуллин, 2000, стр. 60). Эти вопросы будут обсуждаться в главах 4 и 5 настоящей работы.

Весьма важным уточнением методологии формирования характеристики жизненной формы, на которую обратили внимание К.Н. Несис и Ч.М. Нигматуллин (2000, 2003) является смена ряда жизненных форм в процессе онтогенеза. Каждая из этих форм характеризуется собственной специфической экологической нишей (Нигматуллин, 2004; Nigmatullin, 2011). Часто это обстоятельство игнорируется и в качестве «жизненной формы» принимается жизненная форма наиболее продолжительного этапа онтогенеза, или наиболее легко обнаруживаемая жизненная форма. Для устранения этой проблемы К.Н. Несис и Ч.М. Нигматуллин посчитали минимальной единицей («элементарной жизненной формой») жизненную форму одной стадии онтогенеза (оговорившись о неприменимости этой единицы в построении иерархической классификации жизненных форм). Принимать ли такой подход к определению элементарной единицы жизненной формы – исключительно вопрос задач того или иного исследования, а также особенностей биологии вида. Например, для животных с полным метаморфозом определение жизненной формы для каждой стадии метаморфоза вполне естественно. Так же естественно говорить о жизненной форме одной стадии онтогенеза, если только ей и ограничивается само исследование. Если же

стоит задача описания пространственной биологии вида в целом, с естественной необходимостью учета всех стадий онтогенеза и всех жизненных форм, правильнее давать и единую характеристику жизненной формы с учетом в такой характеристике всех изменений, происходящих в процессе онтогенеза.

Ниже для уточнения жизненной формы поэтапно будут рассмотрены основные экологические характеристики командорского кальмара и учтены особенности его онтогенеза.

Первым вопросом в определении жизненной формы командорского кальмара является определение положения в толще воды и отношения к двум границам между средами: водной поверхности и поверхности дна. В ранних работах командорского кальмара иногда характеризовали как батипелагический вид, без оценки его связи с дном (Nishimura, 1968). К.Н. Несис (1973 Б, 1985) определил жизненную форму командорского кальмара как «некто-бентосный». В более ранней работе он дал определение «некто-бентическим животным» по характеру станции – «Основная среда обитания – придонные слои воды» (1973 Б: стр. 17). При этом в пределах этой жизненной формы К.Н. Несис разделял как животных, тесно связанных с дном (что, в общем, соответствует определению нектобентоса, приведенному Беклемишевым (1982), так и «придонно-пелагических животных» (Несис, 1973 Б: стр. 23), отнеся к таковым только шельфовых лолигинид которые, таким образом, не попали в группу «пелагических видов». Это примечательно с той точки зрения, что по степени связи с дном некоторые лолигиниды внешнего шельфа (*Amerigo pealei*, *Amerigo patagonica*, *Doryteuthis plei*, *Loligo forbesi*, *Loliolopsis diomedea*, большинство видов *Uroteuthis*) и некоторые другие по образу жизни, связи с грунтом и использованию для миграций попутных течений весьма сходны с командорским кальмаром (Алексеев, 1989, 1990, 1991, 1992).

При этом по положению в классификации «некто-бентические» животные были отнесены к «обитателям бентали и шельфа» (там же, стр. 10) и противопоставлены «обитателям пелагиали» (там же, стр. 26), к которым, в свою очередь, были отнесены «нектонные животные». В результате складывается впечатление, что обитателям пелагиали над шельфом, по такой классификации, вообще «отказано в праве» называться истинно пелагическими. Причина такой путаницы в определении жизненных форм, на мой взгляд, кроется в том, что при построении этой системы жизненных форм

были смешаны критерии из разных систем понятий – факторы среды с одной стороны (с привлечением биогеографических характеристик – «обитатели шельфа»), и собственно характеристики жизненных форм – адаптационных особенностей организмов к этим факторам среды и реализации жизненных стратегий.

Я считаю необходимым определиться с используемым сочетанием «некто-бентосный» вид. Такое определение придонной жизненной формы возникло из необходимости как-то охарактеризовать виды, безусловно имеющие все черты нектона, и одновременно хотя бы на какой-то фазе онтогенеза тесно связанные с дном. Такая характеристика используется в классификации жизненных форм как рыб (Парин, 1988), так и головоногих (Несис, 1985; Несис, Нигматуллин, 2000, 2003) – двух таксономических групп, к которым относится почти весь океанический нектон (за исключением морских млекопитающих). Однако следовало бы уточнить, какова должна быть степень связи вида с дном с тем, чтобы в его характеристике могло бы присутствовать слово «бентосный».

Данные о поведении командорского кальмара в естественных условиях немногочисленны. Кроме довольно кратковременных наблюдений, выполнявшихся ВНИРО и ТИНРО с использованием обитаемых подводных аппаратов базы подводных исследований «Гидронавт», имеется лишь одно сообщение о наблюдении за командорским кальмаром в пелагиали Японского моря (Селивановский, Нигматуллин, 2002) и краткое упоминание о наблюдении за командорским кальмаром из японского подводного аппарата на глубине 989 м без описания результатов наблюдения (Kubodera et al., 2009). Однако те наблюдения, которые были осуществлены, показывают, что командорский кальмар, с одной стороны, действительно большую часть времени обитает в придонном слое, но при этом почти все время держится в толще воды (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1989). При этом в ходе суточных вертикальных миграций в темное время суток происходит перераспределение кальмаров в толще воды в слое высотой до 300 м от дна (Моисеев, 2001).

Опускание кальмаров на грунт, по нашим наблюдениям, являлось поведенческой реакцией укрытия от пугающего объекта. Командорский кальмар неподвижно залегал на грунте при попадании в луч света приближающегося подводного аппарата, или даже до попадания в луч света (в последнем случае кальмары попадали в световое пятно на дне, создаваемое движущимся аппаратом, уже лежащими на грунте). Во втором случае

они всегда были ориентированы головой в сторону источника света, то есть именно он побудил кальмаров залечь на грунт. Часть кальмаров также пыталась уходить в сторону от аппарата, оставаясь в толще воды и переходя при этом от медленного плавникового на быстрый реактивный тип движения. Логично предположить, что такое поведение можно рассматривать как уход или укрытие от угрозы и, возможно, таким же образом кальмары могут вести себя при появлении хищников. Называть такое поведение обитанием на дне не более обоснованно, чем считать частью биотопа летучих рыб воздушную среду.

Остается апеллировать к донному типу кладки яиц командорского кальмара, что предполагается большинством исследователей. Этот аргумент можно было бы принять во внимание, если бы не одна мелочь: кладок командорского кальмара никто и никогда не видел, если только не считать не нашедшее дальнейших подтверждений устное сообщение, процитированное Катугиным (Katugin, 2002). Но и в этом случае некие образования, условно определенные как кладки яиц командорского кальмара, свободно плавали у дна (видимо, имея небольшую отрицательную плавучесть).

Иногда некто-бентос противопоставляется видам, которые авторы считают «истинно пелагическими» (например Иванов, 2013: стр. 15). При этом как бы подчеркивается, что некто-бентосная жизненная форма не относится к обитателям пелагиали – с чем я, впрочем, вполне согласен, когда речь идет именно о некто-бентосе (например, донных осьминогах, безусловно обитающих на дне, а не над дном, но при этом располагающие вполне нектонными способами передвижения). Напротив, в своей формулировке понятия «нектобентосные животные» К.Н. Несис (1985, стр. 161) вообще не упоминает связь с дном, указывая, что для них «основная зона обитания – придонные слои воды и толща вод над шельфом». При чём тогда здесь бентос?

Еще менее удачным я считаю еще одно определение жизненной формы командорского кальмара (Katugin, 2002): «бенто-пелагический» (“benthopelagic”: p. 413, table 10). Нетрудно найти примеры видов со сменой пелагической и бентической жизненных форм в онтогенезе, что и следует отражать в характеристике их жизненной формы, но, пусть даже созданный в угоду лаконичности, гибрид определения жизненной формы, названной «бентопелагической», без уточнения, слишком неконкретен. В другом контексте такой термин вполне приемлем (например: Горбатенко

и др., 2013 – при обсуждении трофических связей между бентическими и пелагическими сообществами), но ни в коем случае не для характеристики жизненной формы.

Гораздо ближе к реальному характеру отношения командорского кальмара с дном термин «демерсальный» – «*вид, проводящий большую часть своей жизни в придонном слое воды*» (Жирков, 2017) – преимущество такого определения мне представляется в том, что оно исключает оценку принадлежности рассматриваемого объекта к бентическим организмам, достаточно четко указывая, что он живет не на дне, а в придонном слое воды. Ранее мне не приходилось сталкиваться с применением этого термина к кальмарам, однако я не вижу причин, почему бы этого нельзя было сделать. Именно так характеризовали командорского кальмара Катугин с соавторами (Katugin et al., 2006 В). Однако в литературе встречаются достаточно широкие толкования термина «демерсальный» (Moyle, Cech, 2004), с указанием на то, что к ним относятся как обитающие в придонном слое воды, так и донные рыбы, такие как камбалы или бычки (которых, как раз, можно называть некто-бентосными). Еще больше путаницы добавляет мнение Джеффертс (Jefferts, 1983), из работы которой вытекает, что она считает термины «нектобентосный» и «демерсальный» почти синонимами. Также и Горбатенко (2018: гл. 4) приводит оба эти термина практически как синонимы, к тому же используя в работе и понятие «некто-бентос» (там же, стр. 17) и относя командорского кальмара к нектону (там же, рис. 7). Такая путаница вынудила меня продолжить поиск другого подходящего названия для жизненной формы командорского кальмара.

Вполне подходящий для командорского кальмара, термин придонно-пелагический был использован Н.В. Париным (1988), но почему-то не вошел в практику достаточно широко. Такая характеристика положения вида в системе пелагиаль-бенталь кажется мне наиболее предпочтительной, ее я и буду в дальнейшем использовать для формулировки характеристики жизненной формы командорского кальмара.

Далее следует остановиться на уточнении жизненной формы командорского кальмара по критерию подвижности – то есть не только определиться с отнесением его к нектону (что обычно априори не подвергается сомнению), но и уточнить его место среди разнообразия нектонных организмов. Само по себе понятие «нектон», будучи введено в научный лексикон Геккелем почти 130 лет назад, достаточно понятно на бытовом, «интуитивном» уровне, но охватывает настолько большое число водных

организмов, что границы совокупности видов животного мира, к которым применимо это понятие, становятся весьма нечеткими. Существует большое количество жизненных форм, которые по отдельным формальным признакам могут быть отнесены к нектону, в то время как по другим – к планктону или бентосу. Тем более трудно определить, насколько являются «нектоном», например, водные птицы, некоторые морские млекопитающие и т.п., как это указывается во многих справочных материалах по биологии.

Определение подвижности нектона иногда бывает достаточно нечетким: «Нектонные животные... отличаются большой подвижностью, что позволяет им совершать значительные горизонтальные миграции. Нектон может мигрировать и по вертикали» (Беклемишев и др., 1977: стр. 219). В такой трактовке отличие нектонных организмов от планктонных фактически оказывается в зависимости от продолжительности жизни – по крайней мере отличия от долгоживущих планктонных животных, которые могут быть перенесены течением на значительные расстояния. оказываются размытыми. Например, луна-рыба (*Mola mola*) или сельдяной король (*Regalecus glesne*), которые обычно относятся к мегапланктерам (Парин, 1968), могут совершать миграции ничуть не меньшей протяженности, нежели нектонные виды (например: Potter, 2010).

Если принять за основной признак нектона способность активно перемещаться в толще воды независимо от силы и направления течений, то командорский кальмар, безусловно, способен к такому перемещению. На это указывают наблюдения за этим видом в естественных условиях (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1986, 1989), наблюдения из подводного аппарата за этим видом показали, что основным способом передвижения командорского кальмара является «плавниковый» тип локомоции со скоростью перемещения, ориентировочно, 12-18 м/мин. На реактивный тип движения со скоростью до 60 м/мин кальмары переходят лишь на короткое время, охотясь или, наоборот, уходя от преследования хищников (Алексеев и др., 1989). Очевидно, что скорости перемещения при плавниковом способе движения недостаточно, чтобы устойчиво и в течение длительного времени двигаться против направления течения. Например, в Восточно-Камчатском, а затем и в Курильском течении скорость на глубинах обитания командорского кальмара оценивается, приблизительно, в 12 м/мин (Алексеев и др., 2017). Очевидно, что скорости «плавникового» движения достаточно

для свободного перемещения в пределах населенной водной массы на расстояния, которые немислимы для планктонных организмов. Но такой активности недостаточно для устойчивого движения против течения на протяжении длительного времени, то есть кальмар ведет себя как нектонный организм в пределах своей водной массы, если не сопротивляется постоянному дрейфу с попутным течением.

Между тем «истинно» нектонные животные свободно перемещаются в океане, переходя, при необходимости, из одной первичной водной массы в другую, что делают, например, многие китообразные, или хотя бы не согласуя свои миграции с направлением течений, что обычно для многих видов активных крупноразмерных рыб. Для примера можно привести схему миграций отнюдь не самого активного нектона - минтая (Рис. 3.6), которую можно сравнить со схемой течений Охотского моря (см. рис. 2.7).

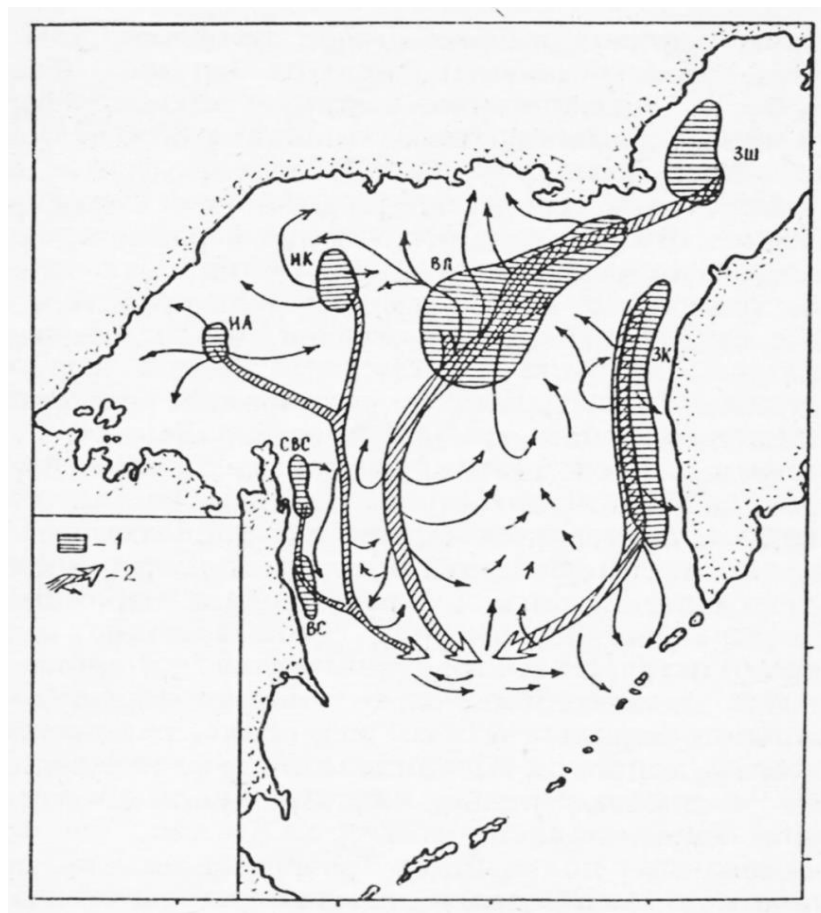


Рис. 3.6. Схема миграций нагульного минтая в Охотском море (по: Вдовин, Смирнов, 1992, стр. 18, рис. 4).

Саускан (1996, стр. 8) считает, что «к нектону относятся крупные гидробионты, способные активно двигаться в воде и преодолевать течения» и далее уточняет, что «к

нектону относятся все гидробионты, которые в процессе эволюции выработали много приспособлений, увеличивающих скорость их перемещения в водной среде и снижающих ее сопротивление» (там же, стр. 9). Из такого определения не совсем понятно насколько крупными должны быть гидробионты, а второе уточнение вообще кажется избыточным.

Н.В. Парин (1968, 1988) характеризует нектон как «хорошо плавающие животные, произвольно совершающие не только вертикальные, но и горизонтальные перемещения в пределах своих стаций, которые иногда достигают очень большой протяженности». Очевидно, что и такое определение слишком расплывчато и применимо к очень широкому кругу организмов, в связи с чем он сразу же делает оговорку о множестве переходных форм между основными жизненными формами (1988: стр. 37). Равно имеется и широкий спектр переходов от «бентосных» к «пелагическим» видам. Хотя напрямую в работе это не оговаривается, но вполне очевидно вытекает из приведенного на следующей странице рисунка (там же, стр. 38-39, рис. 2), иллюстрирующего разнообразие жизненных форм рыб.

Собственно, и в системе понятий «пелагиаль-бентос» и «планктон-нектон» наблюдается широчайший спектр переходов, так же, как в определении форм репродуктивной стратегии (r/K), крайние их проявления – явление весьма нечастое на фоне множества переходов между этими двумя типами стратегий, что отражает континуальность разнообразия жизненных форм (определенных по любым критериям). Это обстоятельство приводит к тому, что характеристика командорского кальмара как «нектонного» вида недостаточна. Очевидно, тут требуется уточнение его двигательных характеристик.

Действительно, командорский кальмар по своим двигательным способностям вполне в состоянии перемещаться в воде в любом направлении, в том числе против направления течения воды, в течение определенного периода времени. Как долго – мы не знаем, но определенно достаточно для того, чтобы не считать его планктонным животным, для которого движение против течения ограничивается одним или несколькими рывкообразными перемещениями. Вместе с тем, вся имеющаяся в нашем распоряжении информация (Архипкин и др., 1996; Алексеев, 2007, 2012 Б; Алексеев и др., 2017; Arkhipkin et al., 1996 и др.) указывает на то, что в своих миграциях командорский кальмар всегда придерживается направления господствующих течений.

Парин (1968) использовал для подобных случаев термин «нектопланктонные». Весьма сходным образом Нигматуллин с соавторами (Nigmatullin et al., 1995; Nigmatullin, Arkhipkin, 1998) использовали очень похожую характеристику «планктонный нектер» для весьма своеобразного кальмара *Thysanoteuthis rombus*, по своим морфологическим характеристикам вполне соответствующего другим нектонным видам, но ведущего достаточно малоактивный образ жизни, попутно мигрируя с попутными течениями. Такая характеристика кажется мне не очень удачной для командорского кальмара, так как вся его морфология и физиология вполне соответствует нектонным, а не планктонным организмам. В любом случае, уточнение положения жизненной формы командорского кальмара в огромной и неоднородной массе «нектона» необходимо.

Нигматуллин (2009), также испытывая потребность во внутреннем подразделении нектона, применил для наиболее подвижных и достаточно крупных нектонных кальмаров использованное Алеевым (1976) уточняющее название *энектон*. Немного позднее в развитие идеи о разных путях формирования энектонной жизненной формы у кальмаров Нигматуллиным (2010 А) также было предложено подразделение нектона на категории на основе классификаций стратегий питания: «малоактивные «пасущиеся» хищники-собиратели», «высокоактивные нападающие хищники» и «хищники-оппортунисты», в связи также и с репродуктивными стратегиями. Опосредованно это также отражает двигательную активность нектонных видов, однако ни одна из предложенных категорий не характеризует во всей полноте командорского кальмара. Оппортунизм пищевой стратегии этого вида имеет несколько иной характер (см. главу IV). Для нас же в данном случае важнее уточненная характеристика командорского кальмара с точки зрения степени использования видом течений или противодействия им.

Несмотря на разнообразие всех проявлений этой характеристики, в первом приближении можно выделить виды, которые на определенных этапах реализации своего миграционного и жизненного цикла перемещаются безотносительно господствующий течений и это не является для вида чем-либо противоестественным. Именно такие виды и объединяются под названием энектон, или «активный нектон». К таким видам, безусловно, относятся китообразные млекопитающие, которые в ходе длительных миграций пересекают течения в любом направлении, или лососи, тунцы,

мечерылые, кархариновые акулы (Carchariniformes) и многие другие крупные хищники пелагиали (Парин, 1988). По отношению к двигательной-пищевой классификации Нигматуллина они могут относиться к любой из предложенных им трех категорий (хотя пасущиеся хищники среди них, видимо, встречаются не так часто). Наконец, даже минтай *Theragra chalcogramma* способен в ходе сезонных миграций регулярно перемещаться к районам нагула или нереста не сообразуясь с направлением течений (Глубоков, Котенев, 2006).

Реализация миграционного и жизненного цикла командорского кальмара принципиально отличается от описанной выше группы. Все имеющиеся наблюдения за этим видом свидетельствуют о том, что в течение всей жизни этот вид совершает миграции только с попутными течениями.

Итак, командорский кальмар способен достаточно эффективно перемещаться независимо от направления течения, однако способен ли он мигрировать независимо от направления течений? Если исходить из множества в основном сходных определений миграции, например «Миграция – массовое направленное перемещение множества особей данного вида из одного места в другое» (Бигон и др., 1989 А: стр. 234), приходится признать, что в своих миграциях командорский кальмар строго привязан к направлению течений в местах своих миграций. То есть по отношению к свободе выбора направления миграции он ведет себя скорее как планктонный организм.

Безусловно, это обстоятельство вызывает некое «чувство протеста» при характеристике командорского кальмара как «нектонного вида». Между тем, такое миграционное поведение характерно не только для командорского кальмара, но и для многих крупных и очень подвижных видов кальмаров, например кальмара Бартрама *Ommastrephes bartramii* (Jereb, Roper, 2010). Такая особенность миграционной стратегии является следствием особенностей метаболизма и выводящей системы кальмаров с накоплением продуктов распада (молочной кислоты) в мышечных тканях кальмаров, которые обеспечивают очень высокую эффективность работы мышц, но только на протяжении непродолжительного промежутка времени (Несис, 1982; 1985). В результате, крупные эпипелагические кальмары конкурируют в скорости броска с крупными рыбами, такими как макрелевые или парусники, но уступают в способности к независимым миграциям даже такому не самому активному пловцу, как минтай.

Назрела необходимость внутреннего подразделения огромной общности «нектонных организмов», в том числе и по двигательным способностям, в связи с чем я полагаю возможным разделить нектон по этому признаку на «активный» (то есть способный мигрировать независимо от направления течений) и «пассивный» (не имеющий такой способности) нектон. В этом случае мы можем охарактеризовать командорского кальмара как пассивно-нектонный вид. В результате, пусть и в ущерб лаконичности, характеристика жизненной формы командорского кальмара может быть сформулирована как *пассивно-нектонный придонно-пелагический вид*.

В заключение. в характеристике жизненной формы командорского кальмара следует учесть смену жизненных форм в процессе онтогенеза, с учетом того, что параларвы и ранняя молодь командорского кальмара обитают в эпипелагиали и ведут планктонный образ жизни. На такую «двойственность» жизненной формы указывал и К.Н. Несис (Nesis, 1998), однако так и не внес корректив в предложенную им ранее характеристику жизненной формы. С учетом наличия в онтогенезе командорского кальмара двух четко выделяемых стадий – планктонной эпипелагической молоди и нектонных придонно-пелагических взрослых кальмаров – в характеристику жизненной формы командорского кальмара следует добавить уточнение *«с эпипелагической планктонной стадией в онтогенезе»*. Последнее уточнение важно, несмотря на небольшую продолжительность эпипелагической стадии, так как без учета этого будет затруднительно охарактеризовать миграционный и жизненный цикл командорского кальмара, о чём будет говориться ниже. Выделяемую особо некоторыми авторами (Katugin, 2002) еще и непродолжительную стадию «микронектонной молоди» командорского кальмара я позволил себе проигнорировать, так как характеристика жизненной формы вида и так оказывается достаточно многословной, а этот период жизни молоди командорского кальмара (во время опускания кальмаров из эпипелагиали в придонные слои воды), видимо, очень непродолжителен, и активность таких мелких кальмаров оценивалась только гипотетически. Итак, полная характеристика жизненной формы командорского кальмара, по моему мнению, может быть сформулирована следующим образом: *«придонно-пелагический пассивно-нектонный вид с эпипелагической планктонной стадией в онтогенезе»*.

4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ КОМАНДОРСКОГО КАЛЬМАРА

Командорский кальмар был описан в 1913 г. американским исследователем С. Берри (Berry, 1913) по двум особям, пойманным в восточной части Северной Пацифики; и идентифицированным им же ранее как *Gonatus fabricii* (Berry, 1912, Sweeney et al., 1988). Практически одновременно, но с небольшим опозданием, этот же вид был описан выдающимся японским малакологом М. Сасаки как *Gonatus septendentatus* из Японского моря (залив Тояма) (Sasaki, 1915). Немного позднее им же указывалось, что этот вид регулярно встречается в уловах японских креветколовов (Sasaki, 1929).

Кроме номинативного подвида было описано два подвида у берегов Японии. Катугин (Katugin, 2000) на достаточно качественном материале описал япономорский подвид *Beryteuthis magister shevtsovi* Katugin, 2000. Для него была показана хорошая генетическая изоляция от номинативного подвида, наличие морфологических отличий и специфических особенностей физиологии, в связи с чем валидность подвида не оспаривается. Более того, не исключено, что следует обсудить повышение ранга этого таксона (см. стр. 234-235).

У северо-восточной Японии был описан подвид *B. magister nipponensis* Okutani, Kubodera in Okutani, Tagawa, Horikawa, 1987 (Okutani et al., 1987) требует комментариев. Подвид *B. magister nipponensis* был описан всего по двум экземплярам, один из которых – неполовозрелый. Район поимки взрослого экземпляра – Санрику (северо-восточная часть о. Хонсю с тихоокеанской стороны). Второй, ювенильный экземпляр, был пойман в районе Тояма (япономорская сторона центрального Хонсю) – то есть в районе обитания другого, хорошо описанного и признанного подвида (Katugin, 2000). Сомнительность данного таксона нашла отражение в том, что в последующих обзорах этот подвид не упоминался (Алексеев, 2013; Arkhipkin et al., 2015; Jereb, Roper, 2010; Katugin et al., 2013). Ниже (см. стр. 265) будет показано, что в пределах района, который был указан как предположительный ареал вида, невозможно существование даже зависимой популяции командорского кальмара, соответственно, там невозможно и существование самостоятельного подвида.

Будучи достаточно глубоководным видом, в начале XX века командорский кальмар встречался достаточно редко, и вопросы его внутривидовой систематики не рассматривались. Более того, первоначально кальмар был отнесен к роду *Gonatus*, хотя

Сасаки (Sasaki, 1915) и отметил такую важную особенность командорского кальмара, как наличие у него семирядной радулы, что в настоящее время является одним из основных родовых диагностических признаков рода *Berryteuthis*. Наличие оснований для выделения командорского кальмара в самостоятельный род было отмечено только А. Нэфом, которым и было предложено существующее родовое название (Naef, 1921 по Naef, 1921-1923, p. 227). Впрочем, этот таксономический акт оставался практически незамеченным, и вид по-прежнему относился к роду *Gonatus* (Акимушкин, 1963; Несис, 1971) вплоть до перевода работ Нэфа на английский язык в 1972 г.

По расчетам некоторых исследователей предки командорского кальмара обособились от основного ствола гонатид более 50 млн. лет назад и сохраняет наибольшее число предковых черт среди гонатид (Katugin, 1995; Trujillo et al., 2009). Возраст находок статолитов ископаемых представителей рода *Berryteuthis* дают основание сомневаться в столь почтенном возрасте вида. Достоверно известно, что представители рода *Berryteuthis* населяли Северную Пацифику в позднем палеоцене (Clarke, Fitch, 1979), однако по данным из той же работы статолитов рода *Berryteuthis* в более ранних – эоценовых – отложениях обнаружено не было, то есть возраст ископаемых находок в отложениях западноамериканского побережья – порядка 2-3 млн лет (International..., 2015). Учитывая, что описанный из этих отложений ископаемый кальмар рода *Berryteuthis* был отнесен к другому виду (Clarke et al., 1980), возраст именно *Berryteuthis magister* вряд ли превышает несколько миллионов лет. Это согласуется с возможностями заселения командорским кальмаром Японского моря. Например, Линдберг (1965) указывал в качестве последнего существенного повышения уровня океана границу плиоцена и плейстоцена (Рис. 4.1). Долганов и Савельев (2010) считают, что последнее повышение уровня океана, которое позволяло глубоководной тихоокеанской фауне проникать в Японское море, датируется ранним и средним плиоценом.

Катугин (1998), ссылаясь на ряд работ по геоморфологии Японского моря, предполагал более поздние сроки усиления связей Японского моря с Охотским морем (порядка 220 тыс. лет), но, судя по масштабам этих колебаний уровня океана (Рис. 4.1), неогеновые трансгрессии были не столь значительны, хотя, возможно, и обеспечивали, контакт япономорской и охотоморской популяций командорского кальмара. В любом случае следует признать, что сроки, когда вид уже был настолько широко распространен

в Северной Пацифике, что это позволило ему проникнуть в Японское море, составляют не менее 2 и не более 5 млн лет. Исходя из этого возраст командорского кальмара как вида исчисляется, вероятно, сходными величинами – порядка 2-5 млн лет.

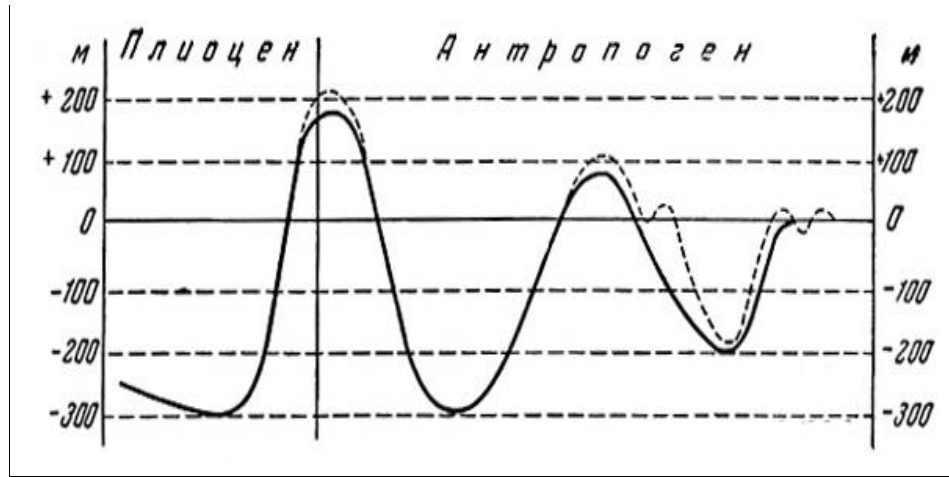


Рис. 4.1. Кривая колебаний уровня океана в четвертичном периоде (по: Линдберг, 1965, рис. 1, с изменениями)

В течение достаточно длительного времени после формального описания командорский кальмар не привлекал особого внимания исследователей, а упоминания о нем в литературе были связаны, преимущественно, с систематическими или фаунистическими обзорами (Sasaki, 1929; Кондаков, 1941; Акимушкин, 1963; Okutani, 1967, 1973, 1980; Nishimura, 1968; Несис, 1971, 1973, 1982, 1987; Полутов, 1985; Филиппова и др., 1997).

Переломным моментом в изучении командорского кальмара стало совершенствование тралящих орудий лова и методов тралового лова, позволившее начать в водах Дальнего Востока промышленный лов на глубинах более 200 м. Следствием этого стало многократное увеличение объемов и качества информации о гидробионтов мезопелагиали и придонных вод шельфового склона. Существенно увеличились и объемы материалов командорского кальмара, поступающих в распоряжение исследователей.

К настоящему времени накоплен достаточно большой объем литературных данных о разных аспектах биологии командорского кальмара. Обзор этой информации по актуальным для дальнейшего обсуждения пространственной биологии этого вида вопросам в кратком виде приводятся ниже.

4.1. Распространение и вертикальное распределение

Ареал командорского кальмара весьма обширен и охватывает практически все бореальные воды Тихого океана (Рис. 4.2). У азиатских берегов южной границей его распространения является мелководье Корейского пролива в южной части Японского моря и север Хонсю с тихоокеанской стороны Японского архипелага (Несис, 1973, 1982, 1985; Катугин, 1998; Федорец, 2006; Okutani, 1967, 1973; Okutani et al., 1987; Kubodera, 1996; Nesis, 1998; Kim et al., 2008; Katugin et al., 2013). Приведенная Катугиным (1998) информация об известных ему координатах поимки командорского кальмара в Корейском проливе позволяет предположить, что южная граница ареала примерно совпадает с изобатами минимальных глубин обитания командорского кальмара на границе глубоководной котловины Японского моря с мелководьями Корейского пролива. Командорский кальмар населяет все Японское море вплоть до северной части Татарского пролива и пролива Лаперуза (Sasaki, 1915; Nesis, 1998). Мелководные части этих проливов, по-видимому, являются непреодолимой преградой для современного населения командорского кальмара Японского моря (Скалкин, 1977; Раилко, 1979), что делает япономорскую популяцию изолированной от других районов обитания командорского кальмара в Северной Пацифике.

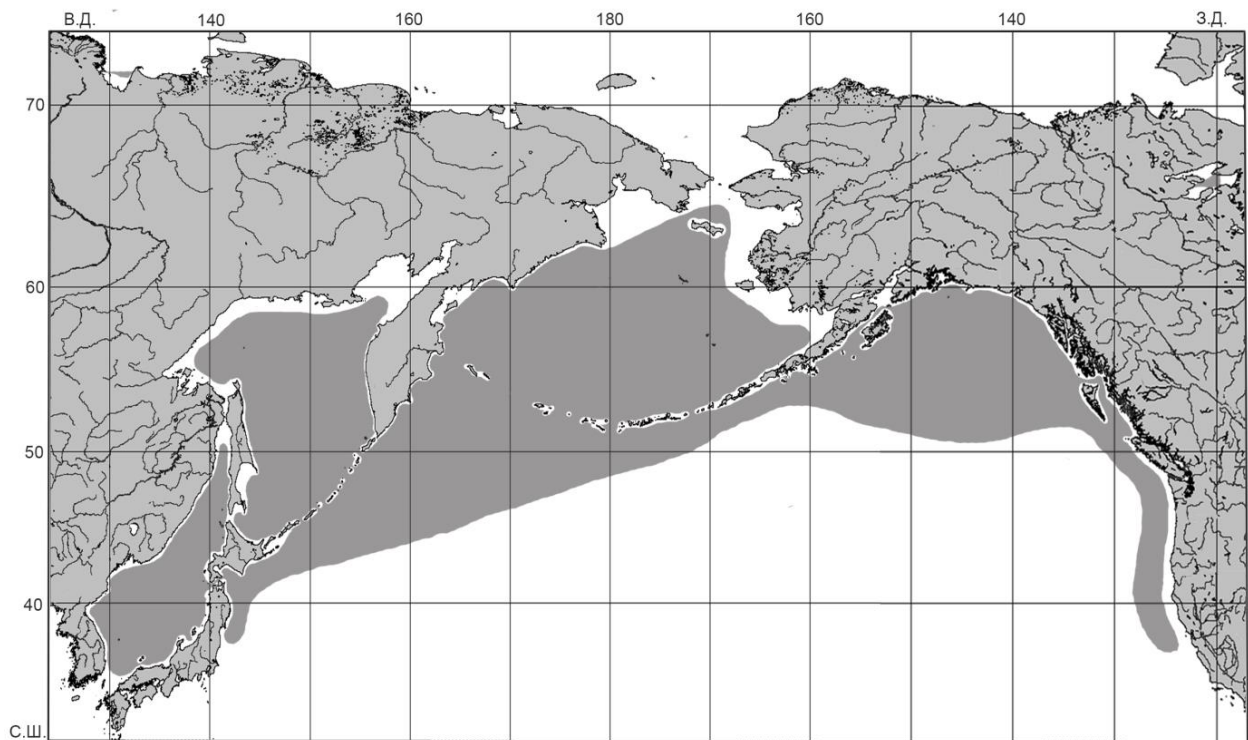


Рис. 4.2. Ареал командорского кальмара (включая распространение планктонной и придонно-пелагических стадий и районы случайных находок в зонах стерильного выселения)

Далее на север командорский кальмар населяет все воды вдоль шельфового склона и прилегающих к ним районов вдоль всех азиатских берегов. В северной части Берингова моря сообщения о наиболее северных точках поимки этого вида относятся к Берингову проливу (Jefferts, 1983). Многочисленные траловые съемки, выполнявшиеся ВНИРО в северной части Берингова моря с 1993 по 2001 гг. показали, что взрослые особи командорского кальмара не обнаруживаются в северной части Берингова моря в районах с глубинами менее 180-200 м, однако пелагическая молодежь, которая разносится значительно шире, вполне может в отдельных случаях проникать на север до Берингова пролива, как это было указано Джеффертс.

Далее в восточном направлении, у берегов Америки, командорский кальмар отмечается повсеместно вдоль шельфового склона восточной части Берингова моря и у Алеутских островов (Несис, 1982, 1985; Филиппова и др. 1997; Kubodera, 1982; Jorgensen, 2003, 2007; Drobny et al., 2007, Hunsicker et al., 2010), Аляски и Ванкувера (Bernard, 1980; Jefferts, 1983; Okutani, 1988; Gillespie, 1997; Jorgensen, 2003) и северной Калифорнии (Berry, 1912, 1913; Jefferts, 1983, 1988; Nesis, 1998). Кроме придонных вод шельфового склона, являющихся основной стацией взрослой стадии командорского кальмара, в некоторых случаях он может обнаруживаться и в пелагиали в сопредельных с населенными им районами шельфового склона (Kubodera et al., 1983; Jefferts, 1983; Jorgensen, 2007).

Возможно, в ареал командорского кальмара следует включить также открытые океанические участки (зона Тихоокеанского дрейфа), так как присутствие *B. magister* отмечено в пелагиали района, ограниченного широтами 42° и 51°с.ш. и долготами 162° и 177°в.д. (Kubodera et al., 1983; Jefferts, 1983; Okutani et al., 1988). Однако Окутани, видимо, в связи с малочисленностью поимок в пелагиали, делал оговорку о том, что включение в ареал командорского кальмара открытых участков океана вдоль северной периферии Северотихоокеанского течения скорее является предположительной экспертной оценкой (Okutani et al., 1988). Впрочем, Йоргенсен (Jorgensen, 2003, 2007) приводит данные о поимке молоди командорского кальмара в открытой части залива Аляска – достаточно многочисленных для того, чтобы считать это просто случайным заносом отдельных особей. Исходя из этого, вероятно, правильнее считать, что пелагическая стадия командорского кальмара может встречаться в водах Тихого океана,

соприкасающихся с системой присклоновых течений Северной Пацифики, где обитает взрослый придонный кальмар.

Батический диапазон обитания командорского кальмара достаточно широк и, что примечательно, имеет свои специфические особенности в разных частях его ареала. Установлено, что в значительной степени это связано с особенностями вертикальной структуры вод в разных районах северной части Тихого океана. Несис (1971, 1982), обобщив доступные к тому времени источники, указал диапазон глубин обитания командорского кальмара от 50 до 1500 м. Филиппова с соавторами (1997) и я (Алексеев, 2013) указали тот же диапазон. Кубодера (Kubodera, 1982) указывал немного более узкий диапазон – от 200 до 1100 м, обозначив при этом некоторые различия для разных морей. В одном из более поздних обзоров, основанном на обобщении большого количества источников приводится диапазон обитания командорского кальмара от 0 до 1500 м (Jereb, Roper, 2010). Другие авторы приводят данные, как правило, для отдельных районов, иногда несколько разнящиеся, что не удивительно при сравнении разных частей ареала, но иногда разногласия имеются и в пределах одного района.

В Беринговом море Федорец (1977) указал диапазон поимок командорского кальмара от 50 до 680 м с достаточно широким диапазоном температур (+1,0-4,5°C). Учитывая, что впоследствии в Беринговом море на глубинах менее 150 м командорский кальмар практически никогда не отмечался, можно предположить, что эти данные скорее относятся к диапазонам тралений, без учета того, в каком горизонте были пойманы кальмары. Также максимальная глубина поимки, вероятно, была ограничена максимальной глубиной траления. Позднее он же указывал для западной части моря и диапазон обитания командорского кальмара от 150 до 800 м (Федорец, 1979, 1983; Федорец, Козлова, 1986, 1988; Федорец и др., 1999). Позднее (Федорец, 2006) он указал более широкий диапазон – от поверхности до 1000 м. Несис (Nesis, 1995) для осеннего сезона 1993 г. указывал на поимки в придонном слое в западной части Берингова моря на глубинах от 235 до 750 м. По данным Кубодеры (1982) в восточной части моря командорский кальмар регистрировался в диапазоне 100-900 м, с наиболее высокими уловами в диапазоне 250-450 м. Бизиков (1996 Б) указывал в качестве диапазона глубин обитания командорского кальмара 150-1000 м. В ходе многолетних работ по организации экспериментального промысла командорского кальмара в Беринговом море регистрировали его в диапазоне глубин от 150 до 700 м (Бизиков, 1996 В), причем, если

верхняя граница распространения взрослых кальмаров была определена достаточно точно, то максимальные глубины поимки совпадают с максимальными глубинами тралений – данных о его распределении на больших глубинах мы не имели.

Наиболее высокие концентрации кальмара в северо-западной части Берингова моря в 1993-1997 гг., как правило, регистрировались в горизонте 300-500 м (Архипкин и др., 1996; Бизиков и др., 1997), что совпадает с положением ядра теплого промежуточного слоя берингоморских вод в период исследований (Верхунов, 1996 А), а отклонения распределения кальмара от этой закономерности были связаны с аномалиями, приводящими к заглублению или размыванию ядра ТПС (Верхунов, 1996 Б). Сходным образом у Командорских островов участки скопления командорского кальмара, по данным Федорца (1986 Б, рис. 1), были приурочены к перегибу шельфового склона с глубинами порядка 200 м и глубже, до 350 м (большие глубины не обследовались из-за сложности грунтов).

В восточной части Берингова моря Джеффертс (Jefferts, 1983) указывала максимальную глубину поимки командорского кальмара, равную 2400 м (возможно, правда, это не реальная глубина поимки, а нижняя граница диапазона глубин траления). В работах, посвященных добыче командорского кальмара и некоторых частных вопросах его биологии в восточной части Берингова моря (Drobny et al., 2007; Ormseth, 2014, 2016; Sinclair et al., 2015) указывается только район обитания – «шельф и шельфовый склон», без указания глубин. Хансикер с соавторами (Hunsicker et al., 2010) указала на поимки командорского кальмара на глубинах от 330 до 730 м – речь в работе шла об особях, обитающих в придонном слое. Йоргенсен (2007), наоборот, работала только с параларвами и молодью, пойманными на глубинах от 0 до 300 м (но не менее 10 м над дном), и хотя в работе распределение по глубинам специально не обсуждалось, из нее следует, что молодь командорского кальмара встречалась во всем этом слое. Из приведенных в работе иллюстраций (там же, fig. 5) следует, что над шельфом с глубинами менее 200 м уловы личинок командорского кальмара резко снижались по сравнению с более мористыми районами.

В районе Командорских островов, по данным Федорца с соавторами (Федорец и др., 1997 Б), диапазон поимок у Командорских островов составлял 150-500 м. В другой работе он уточнил, что склоны шельфа Командорских островов на больших глубинах не пригодны для тралений и нижнюю границу распространения командорского

кальмара установить было затруднительно (Федорец, 1986 Б). Наибольшие концентрации указывались в диапазоне 250-350 м. Горбатенко с соавторами (1995) также указывали, что основные концентрации половозрелого командорского кальмара у Командорских островов в октябре-ноябре 1990 г. отмечались в горизонте 200-500 м. Поимки в эпипелагиали были немногочисленны и приходились на темное время суток.

Диапазон обитания параларв и ранней молодежи командорского кальмара, ведущей планктонный образ жизни, кардинально отличается от диапазона глубин обитания придонных взрослых кальмаров. В Беринговом море параларвы в эпипелагиали были отмечены Архипкиным с соавторами (Архипкин и др., 1996; Arkhipkin et al., 1996, 1998). В сборах ВНИРО в 1993-1995 гг. при проведении личиночных съемок параларвы командорского кальмара отмечались в ловах в диапазоне глубин 70-0 м (Алексеев и др., 1996). По результатам тех же работ было сделано важное заключение о том, что часть информации о многочисленных поимках молодежи в эпипелагиали может быть ошибочной (Архипкин и др., 1996), на что указывал ранее и Окутани с соавторами (1988). Учитывая персональные сообщения А.И. Архипкина и В.А. Бизикова, обрабатывавших сборы параларв и эпипелагической молодежи гонатид из материалов берингоморских рейсов 1993-1995 гг., о том, что основные ключи для определения ранней молодежи кальмаров (Kubodera, Okutani, 1981 В; Kubodera, Jefferts, 1984 А, В; Okutani, Clarke, 1992) содержат неточности, допускающие ошибочное определение ранних стадий *B. magister*, можно предположить, что число поимок молодежи командорского кальмара в эпипелагиали в работах японских и американских авторов оценено не очень точно. Тем не менее, по результатам работ ВНИРО в 1993-1995 гг. (Архипкин и др., 1996) и данным Йоргенсен (2007) параларвы командорского кальмара были достоверно идентифицированы в эпипелагических ловах в Беринговом море.

В целом, сравнивая информацию о поимках молодежи и взрослых кальмаров в Беринговом море, можно сделать следующее заключение: указывавшаяся ранее (Несис, 1971, 1982; Федорец и др., 1999; Jereb, Roper, 2010) верхняя граница диапазона обитания командорского кальмара в Беринговом море была несколько необоснованно расширена, если речь идет о взрослых придонно-пелагических особях. Для них верхняя граница диапазона обитания, за исключением возможных казусов, связанных с гидрологическими аномалиями (Верхунов, 1996 В), вероятно, проходит где-то на уровне 150 м (верхняя граница ТПС). В глубину командорский кальмар проникает, по крайней

мере, до 800 м, но, вероятно, возможны немногочисленные находки и на бóльших глубинах. Основная масса особей придонно-пелагической стадии командорского кальмара держится в пределах ТПС – преимущественно от 200 до 600 м. В 1996-1998 гг. было показано строгое следование изменений горизонтов образования скоплений кальмаров вслед за изменением глубины залегания ТПС (Бизиков, Алексеев, 1999).

Планктонная стадия командорского кальмара обитает в эпипелагиали – вероятно, от 0 м, и по крайней мере до 70 м, где имеются наиболее благоприятные условия для ее нагула, то есть в слоях максимальных концентраций зоопланктона, являющегося основным объектом питания ранней молоди командорского кальмара. Биомасса зоопланктона достаточно естественно характеризуется повышенными значениями в пределах слоя сезонного прогрева, затем быстро падая с глубиной в подповерхностном холодном слое и с сохраняющейся тенденцией к снижению значений с глубиной и далее, в ТПС (Мусаева, Колосова, 1995). Учитывая, что с ростом молодь кальмара должна опускаться в придонные слои и по пути проходит весь столб воды, можно говорить о том, что в течение всего жизненного цикла командорский кальмар в Беринговом море может быть встречен на глубинах от 0 м до, по крайней мере, 800 м. Отсутствие в Беринговом море резких градиентных зон при переходе от батииали к абиссали (см. рис. 2.4) позволяет предположить, что, в редких случаях, возможны поимки командорского кальмара и на бóльших глубинах.

В Охотском море по данным Несиса (1986) командорский кальмар регистрировался на глубинах от 145 до 1500 м у дна и от 300 до 1500 м в пелагиали. По его оценкам плотность распределения кальмара в пелагиали была в 2 раза ниже, чем у дна, наибольшая численность в пелагиали отмечалась в диапазоне 300-500 м, а у дна в диапазоне 400-900 м. Там же было отмечено, что в пелагиали преобладает молодь, а у дна более взрослые кальмары. В то же время в Атласе... (2003) указывается на наличие молоди командорского кальмара в диапазоне 0-200 м. Параларвы и молодь командорского кальмара регистрируются в эпипелагиали достаточно широко по всему Охотскому морю, но преимущественно в северных районах (Атлас..., 2003). Кубодера и Джеффертс (Kubodera, Jefferts, 1982) также указывали на наличие эпипелагических параларв командорского кальмара в северо-восточной части моря, западнее северных Курильских островов и Юго-Западной Камчатки.

По данным Кубодеры в южной части моря, в районе банки Китамиямато командорский кальмар встречался, приблизительно, от 280 до 1050 м (Kubodera, 1992: fig.2). Несис и Никитина (Nesis, Nikitina, 1995) указывали, что в с охотоморской стороны южных и центральных Курильских островов летом 1992 г. в слое 0-50 м в уловах пелагических тралов регистрировалась исключительно ранняя молодь командорского кальмара. Средние размеры такой молодежи составляли от 47,5 мм (ночью) до 75,9 мм в сумеречные часы. Частота встречаемости была минимальной днем (в уловах 12,2 % тралов) и максимальной в сумеречные часы (33,3 %). Был отмечен единственный казуистический случай, когда в эпипелагиали в ночное время была поймана «взрослая» (данные о биологическом состоянии не были приведены) самка с длиной мантии 213 мм.

Данные других работ в отношении взрослых кальмаров подтверждают, в целом, обобщение Несиса (1986). Аюпов (2003) указывал диапазон поимок командорского кальмара у Восточного Сахалина от 152 до 553 м (при максимальных глубинах тралений 700 м). По нашим данным (Алексеев, 2018) максимальные глубины поимки командорского кальмара донными тралями в Охотском море у северных Курильских островов около 1020 м (однако глубже траления просто не производились). В ходе наших работ осенью и в начале зимы 2005 г. в тралениях на горизонте 600 м в этом же районе командорский кальмар нами встречен не был, также он отсутствовал в уловах тралений в проливе Севергина и с охотоморской стороны островов Шиащкотан и Харимкотан на глубинах 150-240 м (Алексеев, Феоктистов, 2005).

В Охотском море аналогом ТПС Северной Пацифики и Берингова моря является, с точки зрения экологических предпочтений командорского кальмара, глубинный теплый водный слой. Нижняя его граница в горизонте порядка 1000 м достаточно хорошо согласуется с глубинами находок командорского кальмара. Более того, именно на глубинах, близких к нижней границе слоя, был отмечен и нерест командорского кальмара (Алексеев, 2018), так же как и в Беринговом море. Верхняя граница залегания этого слоя в западной части моря располагается примерно на глубине 500 м (см. рис. 2.8), а в восточной части, под влиянием подтока океанских вод, на глубине 200-250 м. Температура в глубинном теплом слое составляет около +2,5°C, что примерно на 1 градус меньше комфортных для образования скоплений кальмара температур в Беринговом море и прикурильских водах. Возможно, что именно поэтому в северной и

западной части Охотского моря ни разу не было отмечено концентраций кальмара, сравнимых со скоплениями в Беринговом море и с океанской стороны Курильских островов. При этом в восточных прикурильских районах моря под влиянием подтока вод через Курильские проливы структура вод трансформируется и приобретает черты, скорее напоминающие тихоокеанские воды, с наличием слоя, по глубинам залегания и температуре напоминающего ТПС, в котором мог бы концентрироваться кальмар. О поимках кальмара в этом слое не известно из-за отсутствия данных из этого района.

Верхняя граница обнаружения взрослого командорского кальмара в разных районах Охотского моря достаточно хорошо коррелирует с положением теплого глубинного слоя, для которого также характерно заглубление верхней границы по направлению с запада на восток, приблизительно от 150-200 м у Восточного Сахалина до 600 м у Курильских островов (см. стр. 52). Нерест командорского кальмара был достоверно зафиксирован нами западнее о. Атласова на глубинах от 700 до 1020 м, в пределах теплого глубинного слоя. Значительное количество выбойных особей, пойманных на горизонте 900-1000 м (Алексеев, 2018: рис. 1), свидетельствует о том, что здесь же происходил вымет яиц.

С тихоокеанской стороны Курильских островов в январе 1985 г. наблюдения из подводных аппаратов показали присутствие взрослых особей командорского кальмара от 150 до 500 м (Алексеев и др., 1986, 1989). Глубже 500 м кальмар не отмечался, но количество погружений на глубину более 500 м было невелико. Федорец с соавторами (1997 А) указали только диапазон глубин, в котором наблюдается образование скоплений кальмара – от 200 до 500 м. Материалы, полученные на промысловых судах в последующем (Алексеев, 2007; Алексеев, Феоктистов, 2005; Лищенко, 2010, 2012), подтверждают эту информацию. Глубины обитания взрослого придонного кальмара в этом районе также хорошо приурочены к горизонту с температурами порядка $+3,5-3,9^{\circ}\text{C}$ (см. стр. 57), в большинстве случаев соответствующих ТПС, кроме редких случаев аномального повышения температуры в ТПС под влиянием Эль-Ниньо (Лищенко, 2015 Б; Лищенко, Лищенко, 2016; Лищенко и др., 2016). При повышении температуры в ядре ТПС выше $+4,0^{\circ}\text{C}$ кальмар покидал горизонт ядра ТПС, что указывает на некомфортность для взрослого кальмара температур выше $+4,0^{\circ}\text{C}$.

Интересное наблюдение об особенностях батических и температурных предпочтений командорского кальмара было обнаружено в отчетных материалах

СахНИРО (Полтев, 1993). С тихоокеанской стороны северных Курильских островов автором отчета было указано на обнаружение двух температурных горизонтов с повышенной концентрацией командорского кальмара (Табл. 4.1). Трудно оценить корректность данных о поимках при очень низких (менее 0°C) температурах в данном отчете – никакие другие источники не подтверждают поимки командорского кальмара в горизонтах с отрицательными температурами, хотя полностью исключить случайное попадание отдельных особей в такие горизонты нельзя. Возможен также прилов отдельных особей в других горизонтах при подъеме трала. Интереснее в этих данных другое: отчетливое повышение оценок плотностей распределения кальмара в горизонтах с температурами +3,2-3,4°C и +1,2-2,0°C. Первый соответствует горизонту залегания ТПС, что является обычным для практически всех сообщений о глубинах поимки командорского кальмара у Курильских островов. Второй же температурный диапазон соответствует предпочтительным температурам обитания командорского кальмара в Охотском море. К сожалению, указания на плотности распределения командорского кальмара в разных температурных и глубинных диапазонах приведены Ю.Н. Полтевым безотносительно к вертикальной структуре вод, поэтому невозможно с уверенностью соотносить поимки кальмара в диапазоне температур 1,2-2,0°C с проникновением на тихоокеанскую сторону островов охотоморских вод теплого глубинного слоя. Однако, возможно эти данные указывают на глубинную и температурную дифференциацию кальмаров берингоморского и охотоморского происхождения с тихоокеанской стороны Курильских островов. Если это так, то, возможно, свободное смешение особей берингоморской и охотоморской популяций в районах их соприкосновения нами несколько преувеличена.

Таблица 4.1

Зависимость плотности распределения командорского кальмара (т/кв. милю) от придонной температуры воды у северных Курильских островов в апреле-июне 1999 г. (по: Полтев, 1993, табл. 3, 4)

| | Температура, °С | | | | | | | | | |
|-----------|-----------------|-------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | <0 | 0-0,4 | 0,4-0,8 | 0,8-1,2 | 1,2-1,6 | 1,6-2,0 | 2,0-2,4 | 2,4-2,8 | 2,8-3,2 | 3,2-3,6 |
| Плотность | 0,325 | 0,483 | 0,294 | 0,075 | 3,320 | 2,467 | 0,692 | 1,295 | 1,244 | 2,713 |

В Японском море Катугин (1998) указал диапазон глубин обитания командорского кальмара от 50 до 700 м, согласившись при этом с мнением других

авторов (Раилко, 1979) о том, что в действительности нижняя граница обитания находится глубже (порядка 1200 м). Кубодера (1992, fig. 2) указал заметно более глубокую верхнюю границу распределения – на банке Рёбун в восточной части моря минимальные глубины поимки составляли 400 м, максимальные – около 1050 м.

Вертикальная стратификация вод в Японском море проще, чем в сопредельных водах, без заглубленного теплого слоя (см. рис. 2.15). Все находки взрослого командорского кальмара в Японском море приурочены к мощному холодному глубинному слою. Находки отмечаются, приблизительно, от его верхней границы (с температурами около $+5^{\circ}\text{C}$ в теплый сезон и около $+2^{\circ}\text{C}$ в холодный сезон) и далее в толще холодного глубинного слоя вплоть до глубин, где температура понижается до $+0,2-0,7^{\circ}\text{C}$. Эта особенность биологии командорского кальмара в Японском море резко отличает его от всех других регионов, где взрослый придонный кальмар строго приурочен к горизонтам залегания теплых заглубленных вод.

В водах залива Аляска и далее на юг вдоль американских берегов командорский кальмар регистрировался от поверхности (на стадии параларв и ранней молодежи) (Jorgensen, 2003, 2007) по крайней мере до 400 м (Bernard, 1980). В проливе Джорджия (Британская Колумбия) на глубине 400 м были обнаружены свежевыклюнувшиеся параларвы командорского кальмара (Okutani, 1988; Gillespie, 1997).

Практически все авторы указывают также на наличие вертикальных суточных миграций взрослых особей командорского кальмара. (Раилко, 1983; Несис, 1986; Федорец и др., 1997 Б; Федорец, 2006). Днем взрослые кальмары концентрируются в узком придонном слое (не более 30 м от дна), а ночью распределяются в толще воды, однако к поверхности не поднимаются (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1989). Это связывается с пищевым поведением – следованием кальмаров за мигрирующими в ночное время в эпипелагиаль планктонными ракообразными.

Такая интерпретация суточных изменений в распределении командорского кальмара корректна лишь отчасти. Безусловно, вертикальное распределение командорского кальмара зависит от особенностей формирования повышенных концентраций зоопланктона в придонных слоях мезопелагиали. Планктонные ракообразные, составляющие основу диеты командорского кальмара, действительно совершают суточные миграции и в значительной степени концентрируются ночью в приповерхностном слое с глубинами менее 200 м (Горбатенко и др., 2003, стр. 226, рис.

2). Командорский кальмар в ночное время тоже отрывается от дна и рассеивается в толще воды. Однако проблема заключается в том, что в поверхностный слой сезонного прогрева кальмары, перешедшие к придонному образу жизни, не поднимаются даже ночью. Верхняя граница их распределения в толще воды ограничивается верхней границей теплого промежуточного слоя (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1989) – обычно до 150-200 м, в некоторых случаях до горизонта 100 м от поверхности. Таким образом, в ночное время командорский кальмар и планктонные ракообразные располагаются в разных слоях воды.

По моему мнению, скорее можно говорить о том, что в ночное время кальмар распределяется в более широком диапазоне глубин в связи с распадом придонных скоплений планктонных ракообразных, на которых он кормится в дневное время. Это подтверждается и снижением пищевой активности со снижением индексов накормленности в вечернее и ночное время (Алексеев, Нигматуллин, 1996; Федорец и др., 1997 А). Для пелагической ранней молоди командорского кальмара существенных суточных вертикальных миграций не выявлено и высказывались предположения, что она держится исключительно в эпипелагиали (Архипкин и др., 1996; Nesis, Nikitina, 1995), хотя, возможно, суточные миграции не были выявлены по причине малого числа поимок молоди командорского кальмара (Несис, 1989; Nesis, 1998; Jorgensen, 2007).

Таким образом, в целом, командорский кальмар населяет толщу воды от поверхности до, по крайней мере, 1100 м. Однако его распределение в таком столбе воды неравномерно, существует достаточно строгая дифференциация в вертикальном распределении по стадиям онтогенеза. Где происходит выклев личинок достоверно не известно, но, вероятно, это происходит у дна на глубинах не менее 300-400 м (а возможно и более). Планктонная молодь командорского кальмара населяет эпипелагиаль, от поверхности преимущественно до горизонта термоклина. Попадание ее в эпипелагиаль от мест выклева никем не было отслежено, можно только предполагать, что происходит быстрый подъем из глубинных к подповерхностным слоям воды. С ростом и переходом в нектонную стадию кальмар опускается на большие глубины, где ведет придонный образ жизни. Процесс опускания через заглубленные холодные слои происходит, вероятно, достаточно быстро. Во всяком случае, находки как взрослых кальмаров, так и молоди в пределах холодных заглубленных слоев немногочисленны. По-видимому, можно рассматривать эти холодные слои как своеобразную «транзитную» зону.

Взрослый кальмар населяет заглубленные теплые слои воды, диапазон залегания которых различается в разных водоемах. Опускание кальмаров ниже горизонтов теплых заглубленных слоев связано с окончанием нереста и завершением жизненного цикла. Основу населения на максимальных глубинах обычно составляют выбойные, умирающие кальмары. С этой точки зрения, глубины ниже теплого заглубленного слоя являются своеобразной «зоной выселения». Возможно, там же находятся и кладки яиц кальмара, но это не доказано.

Исключение из этого правила составляет Японское море, в структуре вод которого заглубленные теплые слои отсутствуют. Планктонная молодь в Японском море населяет, как и везде, слой сезонного прогрева. Взрослые кальмары обитают глубже. В силу слабой структурированности подповерхностных вод в Японском море, там затруднительно привязать диапазон обитания командорского кальмара к определенной водной массе, но сам по себе диапазон глубин обитания кальмара сравним с другими водоемами.

4.2. Рост, продолжительность жизни и возраст

Попытки оценки возможной продолжительности жизни командорского кальмара первоначально либо носили экспертный характер, либо предпринимались, преимущественно, методом когортного анализа динамики размерного состава популяции. Несис (1986) на основе анализа бимодального размерного ряда предположил двухлетний цикл, но иллюстраций и данных по выборкам не привел и остается непонятно, делился ли размерный ряды на самок и самцов. Аналогичной интерпретации бимодальных размерных рядов командорского кальмара у Курильских островов, как показателя двухлетнего жизненного цикла, придерживались Раилко и Федорец (Федорец, 1979; Раилко, 1983). Позднее (Алексеев, 2006 А, 2007, 2009) было показано, что изменения характера размерных рядов в районе Курильских островов имеет несистематический и иногда очень быстрых характер, и изменения размерного состава уловов, особенно по данным, полученным в течение ограниченного периода времени, могут быть совершенно не показательными. Кубодера (1992) также посчитал, что продолжительность жизни командорского кальмара может составлять около 2 лет – на основании логических оценок возможной продолжительности отдельных этапов онтогенеза.

Достаточно серьезная попытка определения возраста командорского кальмара методом когортного анализа была предпринята Раилко с соавторами (1996). На основании сравнения данных ряда учетных съемок авторами было осуществлено разделение размерных рядов. В результате авторы разделили размерные ряды по полам на ряд размерных групп (в отличие от предыдущих оценок (Раилко, 1983), их уже выделялось до четырех), которые были интерпретированы как группировки, различающиеся по сезонам выклева и возрасту. Были предложены кривые роста для самцов и самок. По результатам этой работы вновь был сделан вывод о продолжительности жизни кальмара около 2 лет, с двумя сезонами нереста. Инкубационный период Раилко с соавторами условно принимали такой же продолжительности, как это рассчитали Кубодера и Джеффертс (1984 А. Б) - приблизительно в 1,5-2 месяца (по сроку между пиком нереста и первым массовым появлением личинок), не задаваясь при этом вопросом, как, в результате, может реализовываться жизненный цикл с онтогенезом продолжительностью 25,5-26 месяцев в регионе с выраженной правильной сезонностью. Надо отметить, что от расчетов по статолитам эти авторы отказались, мотивируя это недостоверность метода, некорректно сославшись на несколько старых работ и на небольшую методическую работу Джексона (1994), при этом проигнорировав его другую работу с соавторами, показавшую на прямом эксперименте корректность оценок возраста по статолитам (Jackson et al., 1993). Федорец (2006) принял оценку Раилко с соавторами, правда, более склоняясь к оценке инкубационного периода командорского кальмара в 3-4 месяца, ссылаясь на работу К.Н. Несиса (1999). Примечательно, что продолжительность инкубации яиц командорского кальмара, по расчетам, приведенным в этой работе (Несис, 1999: табл. 1), составляет 3 месяца или чуть менее.

Впоследствии рядом авторов была сделана поправка с учетом несоответствия продолжительности жизни (без учета этапа эмбриогенеза) и полной продолжительности онтогенеза. С этой поправкой многие авторы указывают на 2-летний жизненный цикл командорского кальмара с полугодовым этапом эмбриогенеза (Аюпов, 2003; Jereb, Roper, 2010; Katugin et al., 2013;).

Радикальное изменение представлений о росте и возрасте командорского кальмара (как, впрочем, и кальмаров вообще) связано с внедрением упомянутого выше метода определения возраста кальмаров по статолитам (Spratt, 1978; Lipinski, 1986,

Lipinski et al., 1998; Rodhouse, Hatfield, 1990; Jackson et al., 1993). Эффективная методика серийной обработки и интерпретации результатов в практику российских исследований была внедрена А.И. Архипкиным (Архипкин, Мурзов, 1985; Архипкин, 1988, 1989), а объектом ее применения стал и командорский кальмар (Архипкин, 1996 А,Б; Arkhipkin et al., 1996). Максимальные оценки, полученные Архипкиным на кальмарах из Берингова моря (Архипкин, 1996 А, Б), составляют около 16 месяцев, при том, что для большинства спаривавшихся особей возраст не превышал 12-14 месяцев, более того, для спаривавшихся особей минимальные оценки возраста начинались примерно с 270 суток. Оценка возраста зрелых особей у Курильских островов порядка 270 суток получена Мельниченко (2007) и Ф.В. Лищенко (личн. сообщение, неопубликованные данные). Возраст командорского кальмара в восточной части Берингова моря, определявшийся по статолитам, составлял от 74 до 178 суток (Drobny et al., 2007).

Существенно отличающимися от оценок возраста всеми перечисленными авторами оказались работы по оценке возраста по статолитам, выполненные Нацукари с соавторами (Natsukari et al, 1993) на материале командорского кальмара из Японского моря. По их оценкам продолжительность жизни командорского кальмара могла составлять до 4 лет. Ни одним другим автором, оценивавшим возраст командорского кальмара по статолитам, такие результаты не были получены. Причина ошибочного определения возраста, по мнению К.Н. Несиса (Nesis, 1998) могла заключаться в подсчете Нацукари с соавторами не суточных, а элементарных колец нарастания, которые Архипкиным с соавторами (Arkhipkin et al., 1996) квалифицировались как «субсуточные». Не исключено также, что сама процедура идентификации ростовых отметок выполнялась с методическими ошибками: на опасность ошибочного учета интерференционных колец на шлифах статолитов при рассмотрении шлифов в проходящем свете, который может привести к существенному завышению оценок возраста (а также на способы предотвращения таких ошибок), указывалось в описаниях методик подсчетов возраста кальмаров по статолитам (Архипкин, Мурзов, 1985; Архипкин, 1988; Laubscher et al., 2006). Все последующие работы по оценке возраста командорского кальмара по статолитам не показали возраст кальмара более одного года (Мельниченко, 2007; Лищенко и др., 2016, 2018; Лаптиховский, перс. сообщ.; Lischenko et al., 2017 А).

Попытки использования других регистрирующих структур для оценки возраста командорского кальмара немногочисленны. Достаточно хорошо проработана методика определения возраста по отметкам роста на гладиусе, применявшаяся и для командорского кальмара (Бизиков, 1991), но взятие и хранение гладиусов оказались не столь удобными для сбора массового материала по сравнению со статолитами, что определило использование именно их в качестве основной регистрирующей структуры в исследованиях командорского кальмара (Архипкин, 1996 А; Архипкин, Бизиков, 1996). Недавно предпринята попытка использовать для определения возраста клюв командорского кальмара (Лищенко и др., 2018). Авторами этой работы было отмечено относительное удобство работы с такой структурой. При этом параллельные оценки возраста по статолитам показали наличие расхождений между двумя методами (оценки возраста по клювам несколько выше). Объяснение, данное авторами такому расхождению в оценках, не показалось мне достаточно убедительным и, по крайней мере пока, применение этого метода не внедрено в массовую практику.

Рост командорского кальмара, размерно-возрастные и размерно-весовые зависимости описаны на достаточно обширном материале из Берингова моря Архипкиным с соавторами (Архипкин, 1996; Архипкин и др., 1996; Arkhipkin et al., 1996). Архипкин же (1996, стр. 143) сформулировал основные особенности роста командорского кальмара: более раннее, по сравнению с самками, замедление линейного роста и начало созревания у самцов; достижение максимальных абсолютных суточных приростов командорского кальмара на стадии интенсивного соматического роста; постоянное в течение жизни снижение удельных суточных линейных и весовых суточных приростов; значительные индивидуальные различия в суточных темпах роста и наличие быстрорастущих и тугорослых группировок в пределах поколения одного выклева. Также он указал на постоянство суточных приростов независимо от сезона, справедливо объяснив это высокой стабильностью среды в ТПС, не подверженной воздействию сезонных факторов. Мы (Lisichenko et al., 2017 А) добавили к общим закономерностям еще одну: асимптотически стремящиеся к нулю линейные и отрицательные весовые приросты с достижением функциональной половой зрелости у самок. Особенности роста командорского кальмара в связи со сменой онтогенетических стадий, демонстрирующие почти полное его прекращение после достижения 6 стадии зрелости (по специализированной шкале) показаны в таблице 4.2.

Распределение стадий и подстадий зрелости самок командорского кальмара по специализированной шкале зрелости ВНИРО (в %) по размерным классам (уловы МФТ «Иоланта» 21 сентября – 12 октября 2005 г., Юго-Восточная Камчатка) (по: Лищенко и др., 2018, табл. 4)

| Длина мантии, мм | Стадии и подстадии зрелости | | | | | | | | | |
|------------------|-----------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1 | 2-1 | 2-2 | 3 | 4 | 5-1 | 5-2 | 6-1 | 6-2 | 7 |
| 121-130 | 50,00 | | | | | | | | | |
| 131-140 | 33,33 | 0,25 | | | | | | | | |
| 141-150 | 16,67 | 0,00 | | | | | | | | |
| 151-160 | | 0,74 | | | | | | | | |
| 161-170 | | 1,72 | | | | | | | | |
| 171-180 | | 8,33 | | | | | | | | |
| 181-190 | | 8,82 | | | | | | | | |
| 191-200 | | 11,27 | | | | | | | | |
| 201-210 | | 15,44 | | | | | | | | |
| 211-220 | | 12,25 | 1,64 | | | | | | | |
| 221-230 | | 17,16 | 13,11 | | 3,00 | 5,26 | | | | |
| 231-240 | | 12,01 | 21,31 | 15,00 | 4,00 | 10,53 | | 6,67 | 14,29 | |
| 241-250 | | 7,84 | 31,15 | 33,33 | 19,00 | 15,79 | 6,90 | 13,33 | | |
| 251-260 | | 3,68 | 22,13 | 18,33 | 23,00 | 21,05 | 17,24 | 13,33 | 28,57 | 50,00 |
| 261-270 | | 0,49 | 9,84 | 20,00 | 23,00 | 31,58 | 34,48 | 13,33 | 14,29 | 50,00 |
| 271-280 | | | 0,82 | 10,00 | 17,00 | 10,53 | 17,24 | 13,33 | | |
| 281-290 | | | | 1,67 | 7,00 | 5,26 | 13,79 | 13,33 | | |
| 291-300 | | | | 1,67 | 3,00 | | | 13,33 | | |
| 301-310 | | | | | | | 6,90 | | 14,29 | |
| 311-320 | | | | | | | 3,45 | 6,67 | | |
| >320 | | | | | | | | 6,67 | 28,57 | |
| N, экз. | 6 | 408 | 122 | 60 | 100 | 19 | 29 | 15 | 7 | 2 |

Практически все приведенные оценки роста и возраста командорского кальмара относятся к номинативному подвиду *B. magister magister* (то есть ко всем районам, кроме Японского моря). Подвид *B. magister shevtsovi* изучен значительно хуже и делать для него сколько-нибудь обоснованные оценки возраста пока преждевременно.

Таким образом, накопленная к настоящему времени информация указывает на то, что продолжительность жизни командорского кальмара составляет, в среднем, около 1 года, но индивидуальная продолжительность жизни может составлять, вероятно, от 10 до 16 месяцев. В значительной степени общая индивидуальная продолжительность жизни может зависеть от продолжительности посленерестового (выбойного) периода жизни, который, в свою очередь, зависит от степени расходования энергетических ресурсов особями в процессе нереста. Продолжительность жизни до начала нереста

может составлять 9-12 месяцев. Вопрос об общей продолжительности жизненного цикла остается окончательно не решенным по причине того, что оценки возможной продолжительности эмбрионального периода носят преимущественно гипотетический характер и слабо обоснованы. Если принять оценки, полученные К.Н. Несисом (1999), можно допустить общую продолжительность жизненного цикла равной 1 году. Другие расчеты (Лаптиховский, 2005) показывают, что продолжительность эмбрионального периода значительно больше, не менее 1 года – в таком случае общая продолжительность жизненного цикла составит, в среднем, около 2 лет. В любом случае, в условиях четко выраженной сезонности в районах обитания командорского кальмара, и смены эпипелагической и придонной стадий в онтогенезе, наиболее вероятно, что жизненный цикл командорского кальмара кратен году.

4.3. Репродуктивная стратегия, размножение

Используя классификацию двух основных репродуктивных стратегий, разработанных Нигматуллиным и Лаптиховским для кальмаров (Nigmatullin, Lapikhovsky, 1994; Лаптиховский, 1995), Несис (1995) отнес командорского кальмара к видам, которые характеризуются порционным нерестом, связанным с дном и достаточно коротким периодом нереста с постепенно убывающей интенсивностью («*Illex* – тип»), в противоположность быстрому одноразовому нересту («*Sthenoteuthis*-тип»). С учетом характера нереста Федорец и Козлова (1986), используя терминологию Кауфмана (1976), охарактеризовали командорского кальмара как моноциклический порционно-нерестующий вид.

Первое достаточно подробное описание строения репродуктивных систем командорского кальмара и оценка его плодовитости впервые было выполнено Резником. Он рассчитал, что, самка должна выметывать за нерест не менее 6-8 кладок икры (Резник, 1982). Число ооцитов, которые могут подвергнуться резорбции, Резник оценил в 10 % от общего фонда потенциальной плодовитости. Также им (Резник, 1983) была предложена периодизация развития гонад самок и описание оогенеза на основании выполненных им собственных исследований, и показана моноциклическость командорского кальмара.

В достаточно коротком сообщении Федорец (1979) оценил плодовитость командорского кальмара от 3370 до 23120 ооцитов, а размер одной порции в яйцеводах

– в 150-800 ооцитов, при этом посчитав, что одна самка может спариваться не более 3 раз (видимо, по максимальному числу пучков сперматангов, которые могут быть обнаружены у самки одновременно). Более подробно оценка плодовитости командорского кальмара в Беринговом море описана в работе Федорца и Козловой (1986). Количество ооцитов в яичнике они оценили от 4,4 до 27 тыс. в зависимости от размеров самок. Число зрелых ооцитов, которые могут накапливаться в яйцеводах (что можно условно принять за число яиц за один вымет), было определено Федорцом и Козловой примерно в 200 шт. в яйцеводах мелкоразмерных самок (длина мантии 24-26 см) и до 1000-1300 у самых крупных самок с длиной мантии 32-35 см. Соответственно, число порций икры, которые самка командорского кальмара может отложить за весь период нереста, по их оценкам, может достигать 15.

Первая информация о числе сперматозоидов в нидхемовом (сперматофорном) мешке командорского кальмара почти одновременно приведена Раилко (1979) и Федорцом (1979). Раилко предположил, что число сперматозоидов может достигать 180. Оценка Федорца была заметно выше – до 1100 сперматозоидов в нидхемовом мешке. Одновременно ими же было сделано предположение о порционности нереста у этого вида. Федорец и Козлова (1986) дали очень похожую, но более обоснованную оценку числа сперматозоидов в нидхемовом мешке – от 78 до 478 шт., отметив увеличение средних размеров сперматозоидов при увеличении размеров зрелых самцов до 26 см по длине мантии. Ими же впервые отмечено число пучков сперматангов, которые можно отметить на внутренней поверхности мантии самок, которые характеризуют число спариваний, и отмечено, что зарегистрированное число пучков сперматангов у одной самки не превышало четырех.

Позднее особенности репродуктивной стратегии и гаметогенеза командорского кальмара были подробно рассмотрены Нигматуллиным с соавторами (Нигматуллин и др., 1996). Было показано, что окончательно фонд ооцитов в яичниках формируется в конце 1 – начале 2 стадии, и потенциальная индивидуальная плодовитость оценивается величинами от 20-25 до 90-96 тыс. ооцитов. На последующих стадиях онтогенеза происходит только рост, развитие и, частично, резорбция ооцитов. Авторы указали размеры зрелых ооцитов (в среднем $3,6-4,0 \times 2,7-3,0$ мм) и отсутствие значимой зависимости их размеров и массы от размеров самок. По отношению к индивидуальной изменчивости размеров отмечена четкая тенденция к увеличению общего запаса

ооцитов с увеличением размеров самок. Лаптиховский (2005) указал очень близкие размеры зрелых ооцитов: $3.3-4.2 \times 2.5-3.3$ мм, также отметив, что размеры ооцитов не зависят от размеров самок.

Расчет потенциальной и реализованной плодовитости по материалам из Берингова моря был выполнен также Ч.М. Нигматуллиным и Е.И. Алексеевой (Бизиков и др., 1997) и, в целом, подтвердил корректность оценок Федорца и Козловой (1986). Диапазон потенциальной плодовитости у всех исследованных самок не участвовавших в нересте был оценен в размере от 30 до 115 тысяч ооцитов, с прямой зависимостью числа ооцитов от размеров самок. Авторы предположили, что эти пределы близки к крайним величинам, характерным для этого вида. Уровень потенциальной плодовитости для самок с длиной мантии 210-290 мм они определили в 30-80 тыс. ооцитов, а для 295-350 мм – 45-115 тыс. ооцитов. Оценка реализованной плодовитости была выполнена для зрелых не нерестившихся самок с длиной мантии 236-290 мм. Эта величина находилась в пределах 32 - 74 тыс., в среднем 45 тыс. ооцитов.

Оценка плодовитости япономорского подвида *B. magister shevtsovi* существенно ниже, чем у номинативного подвида. Число ооцитов было оценено величиной 5-10 тыс. (Шевцов, 1988 А; Nesis, 1998). Еще более низкая оценка была получена автором подвида О.Н. Катугиным: число ооцитов у типового экземпляра составило 1755 (Катугин, 1998; Katugin, 2000). Вероятно, речь шла о реализованной, а не потенциальной плодовитости, но и в этом случае эта величина существенно меньше, чем у номинативного подвида, даже с учетом того, что максимальные размеры самок *B. magister shevtsovi* сравнимы с минимальными размерами достижения половозрелости самками *B. magister magister*. При этом размеры зрелых ооцитов больше: в описании подвида приведено одно их измерение (видимо, «большой» диаметр ооцита неправильно-округлой формы) – 5,94 мм, что почти в полтора раза больше большого диаметра зрелых ооцитов *B. magister magister*. Вместе эти параметры указывают на реализацию этим подвидом экологической стратегии, существенно отличающейся от *B. magister magister* и гораздо больше уклоняющейся в сторону К-стратегии. Оценки плодовитости кальмаров из Японского моря, полученные японскими авторами, также показывают более низкий уровень плодовитости япономорских кальмаров (Kubodera, 1992), правда, ими оценивалось не число ооцитов, а «гонадный индекс» - относительная масса гонад к массе тела кальмара.

Нигматуллин с соавторами (1996) было обращено внимание на наличие двух типов резорбции ооцитов. Было показано, что для командорского кальмара резорбция ооцитов является нормальным процессом и начинается с половым созреванием самок (в отличие от широко распространенной финальной резорбции, при которой разрушаются зрелые ооциты, не израсходованные по завершении нереста). Часть ооцитов, которая будет резорбирована, представляет из себя дополнительное депо питательных веществ (двухуровневая схема депонирования питательных веществ у командорского кальмара). Благодаря этому за счет резорбции части ооцитов может обеспечиваться реализация хотя бы части потенциальной плодовитости в условиях, когда неблагоприятные условия среды препятствовали нормальному нагулу растущих особей (Нигматуллин, 2000).

Резорбирующиеся до завершения нереста ооциты, наряду с пищеварительной железой, по видимому являются своеобразными энергетическими депо для нерестящихся и практически не питающихся самок. Уровнем интенсивности регулирующей резорбции определяется уровень реализации потенциальной плодовитости. В зависимости от обеспеченности энергетическими запасами резорбция, видимо, захватывает от 10-15% до 40% от средней величины потенциальной плодовитости. Такое предположение косвенно подтверждается подсчетом числа особей с массовой резорбцией, выделяющихся среди остальных особей, в годы, характеризующиеся невысокой упитанностью (индексом пищеварительной железы) (см. стр. 160-161). Позднее Лаптиховский (2005) предположил даже более высокую долю резорбируемых в течение всего жизненного цикла ооцитов – до 70 %.

Подсчет количества сперматангов в пучках на мантии самок показал, обычно в пучке насчитывается от 50 до 150 сперматангов (хотя в отдельных случаях их число может достигать 450). Это, в целом, согласуется с приведенными выше оценками числа сперматофоров в нидхемовом мешке и одно наполнение нидхемова мешка, видимо, примерно соответствует одному спариванию. Общее же число сперматофоров, продуцируемых одним самцом, оценено в 600-700, иногда до 1000 (Нигматуллин и др., 1996), а объем спермы, продуцируемой самцом, может достигать 2 мл. Нетрудно подсчитать, что число спариваний, которые может совершить один самец, оказывается меньше числа порций ооцитов, которые, согласно приведенным выше расчетам, может, в среднем, выметать самка. Удовлетворительного объяснению этому я не нашёл – в целом, существенной диспропорции в популяциях командорского кальмара между

численностью самцов и самок не наблюдается, хотя в отдельные периоды и на отдельных участках и может доминировать тот или иной пол. Возможно, это подтверждает факт компенсаторной резорбции части фонда ооцитов у самок.

Гектокотилизация у командорского кальмара развита слабо. Первоначально считалось, что гектокотилия у *B. magister* нет (Несис, 1971, 1982; Филиппова и др., 1997; Nesis, 1996) и обсуждался вопрос о механизме передачи сперматофоров от самцов к самкам негектокотилизированными руками. Однако в 1996 г. было окончательно установлено, что у *B. magister* имеется гектокотиль (Voight, 1996), а чуть позднее это было подтверждено также и для япономорского подвида *B. magister shevtsovi* (Katugin, 2000).

Характер кладок яиц командорского кальмара до сих пор не известен. До настоящего времени нет ни одного достоверно подтвержденного сообщения о нахождении кладок яиц. Несис (Nesis, 1998), со ссылкой на публикации Федорца, Козловой и Резника сообщал о 1000-1200 яиц в кладке командорского кальмара, однако в упомянутых им работах информации о кладках яиц не приводилось: указанная величина – лишь оценка возможного объема кладки исходя из возможной порции выметываемых за один раз яиц (число яиц в наполненном яйцевом). Ссылка на устное сообщение о наблюдении кладок яиц командорского кальмара приведена Катугиным с соавторами (2013). Кладки были обнаружены в юго-восточной части зал. Аляска, имели форму желеобразных сфер диаметром 25-50 см, дрейфовали в эпипелагиали, будучи заглубленными на 0-15 м ниже поверхности воды. Кладки содержали яйца диаметром 1,7-2 мм. Вывод о принадлежности их командорскому кальмару был сделан на основании того, что в этом же районе отмечались спаривавшиеся самки командорского кальмара (Katugin et al., 2013, p. 2). Такой вывод представляется слабо обоснованным, так как зрелые ооциты командорского кальмара значительно крупнее: 3,6-4,0×2,7-3,0 мм (Нигматуллин и др., 1996), приведенные в работе Катугина с соавторами данные о размерах ооцитов со ссылкой на ту же работу ошибочны. Вызывает удивление и то, что при длительном периоде эмбрионального развития (около 6 месяцев по оценке авторов сообщения, или около 3 месяцев по расчетам Несиса (1999), как представляется возможным и мне) пребывание кладки яиц в эпипелагиали создает риск как ее ветрового разрушения, так и поедания ее хищниками, гораздо более многочисленными

в эпипелагиали, по сравнению с мезалью и батиялью. Поэтому я продолжаю исходить из отсутствия достоверного описания кладок яиц командорского кальмара.

Для командорского кальмара, по-видимому, не характерно вынашивание кладок икры самками так, как это делает ряд видов гонатид группы с пятирядной радулой (род *Gonatus*) (Katugin et al., 2006). Командорскому кальмару однажды была ошибочно приписана особенность предсмертной желатинизации тела самок (Nesis, Nikitina, 1995) как проявления заботы о потомстве – видимо, по аналогии с кальмарами онихотеутидами, для которых такое явление действительно зарегистрировано и хорошо описано (Филиппова и др., 1997). На самом деле после завершения нереста, и у самок и у самцов командорского кальмара происходит только дегенерация тканей, вплоть до почти полной деградации мышечных тканей и внутренних органов – от тела кальмара остается только мешок эпителиальных тканей, обвисающих на гладиусе (Нигматуллин и др., 1996). Это вызвано практически полным прекращением питания кальмаров, завершивших нерест, и никак не связано с заботой о сохранении кладок яиц. Позднее было показано, что для группы гонатид с семирядной радулой, к которым относится и командорский кальмар, не характерно вынашивание кладок яиц на руках (Katugin et al., 2006).

В большинстве работ, так или иначе затрагивающих вопросы репродуктивной стратегии командорского кальмара, авторы придерживаются мнения о существовании у командорского кальмара нескольких группировок, различающихся по сезонам нереста (Бизиков, 1996 Д; Нигматуллин и др., 1996; Раилко и др., 1996; Федорец и др., 1997 А, Б; Nesis, 1998; Jereb, Roper, 2010). Сама идея наличия у командорского кальмара группировок, различающихся по сезонам нереста, возникла, вероятно, в значительной степени под влиянием представлений о внутривидовой дифференциации у хорошо исследованных, к тому времени, кальмаров-оммастрефид. В частности, наличие таких, достаточно хорошо различающихся по сезонам нереста группировок у аргентинского иллекса *Illex argentinus* (Нигматуллин, 2002), или у тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus* (Шевцов, 1978; Филиппова и др., 1997; Шевцов, Мокрин, 1998; Мокрин, 2006; Млынар, 2011; Jereb, Roper, 2010; Arkhipkin et al., 2015).

Основным аргументом в пользу наличия сезонных нерестовых группировок приводилась, в основном, сложная структура размерных рядов командорского кальмара в уловах (Раилко, 1983; Раилко и др., 1996). В более поздних работах (Бизиков, 1996 Д) в

качестве подтверждения гипотезы о наличии сезонных нерестовых группировок указывалось и на сложность состава уловов командорского кальмара по физиологическому состоянию особей. В отношении таких предположений (со временем, без достаточной доказательной базы, ставших приводиться как общепризнанная особенность биологии командорского кальмара (Jereb, Roper, 2010; Nesis, 1998)) следует отметить, что существование самостоятельной «весенней» нерестовой группировки не было доказано удовлетворительно, так, как это было сделано для осенне-зимних скоплений на нерестилищах (Бизиков, 1996 Д; Федорец и др., 1997 А).

В ранних работах Федорец (1983) предположил сезон нереста в западной части Берингова моря зимой и в начале весны (до апреля), отмечая, что в апреле число нерестовых в уловах резко падало – (с 68 до 13 %). В более поздней работе (Федорец, 2006) он также склонялся к мнению о наличии двух периодов нереста, в осенне-зимний и зимне-весенний периоды. При этом, наравне с гипотезой о наличии сезонных нерестовых группировок, Федорец рассматривал альтернативное предположение о возможности существования у командорского кальмара одного, сильно растянутого периода нереста (Федорец и др., 1997 А), которое осталось практически незамеченным другими авторами.

На наличие растянутого периода нереста указывают оценки возраста ранней молоди командорского кальмара по результатам личиночных съемок в Беринговом море, выполненных летом и осенью 1994 г. (Рис. 4.3). Согласно этим данным в районе исследований наблюдалось постепенное и непрерывное замещение особей по срокам выклева в течение всего периода наблюдений. На рисунке 4.4 те же данные дополнены оценками возраста ювенильных особей, встреченных нами в траловых уловах в 1997 и 2000 гг., сроки выклева которых были оценены в соответствии с определениями размерно-возрастной зависимости в работе Архипкина с соавторами (Arkhipkin et al., 1998). Из приведенных иллюстраций следует, что протяженность периода непрерывного нереста командорского кальмара в Беринговом море составляет не менее 6 месяцев, а возможно и больше.

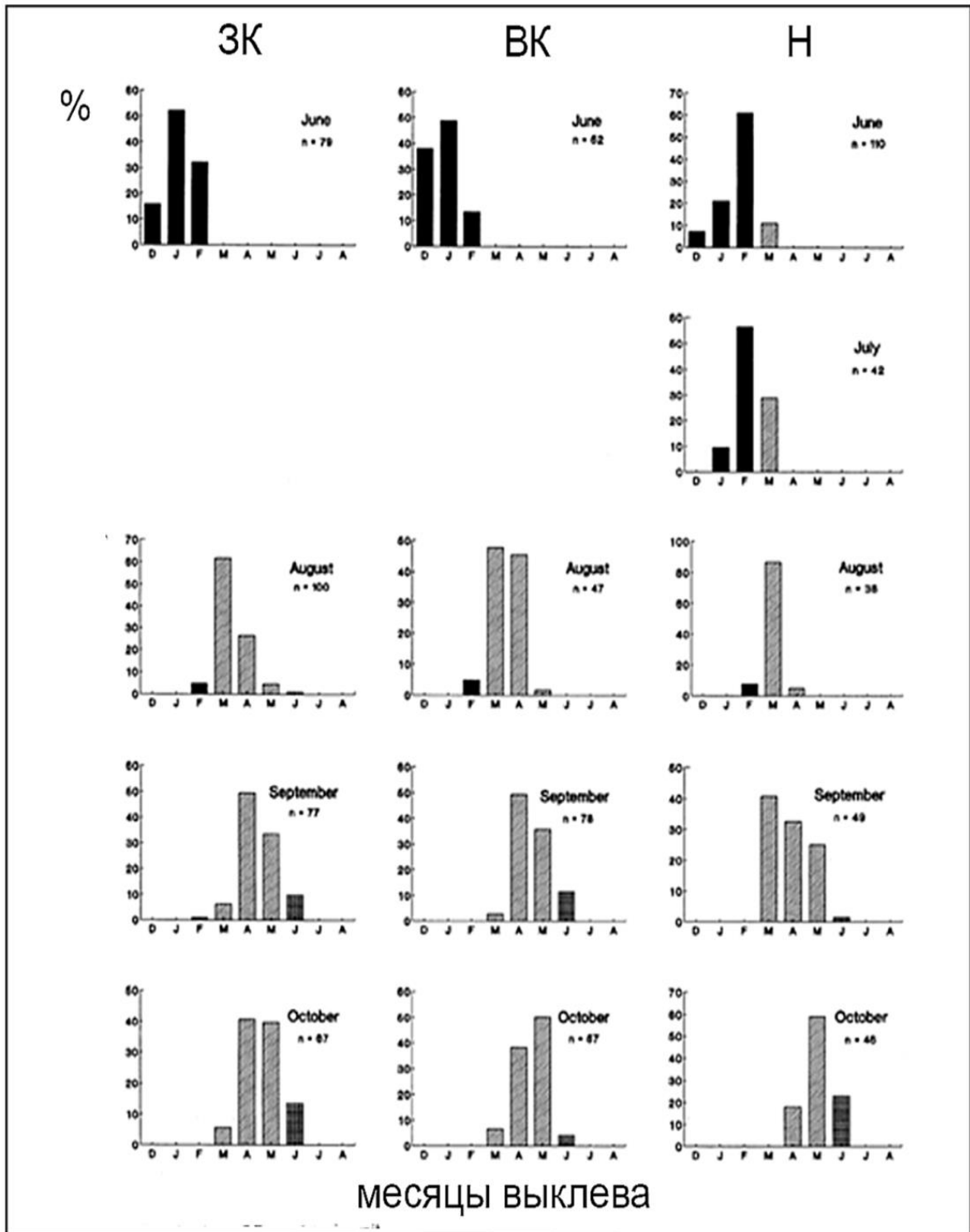


Рис. 4.3. Сроки выклева ранней эпипелагической молоди командорского кальмара, собранной в июне-октябре 1994 г. в Беринговом море. ЗК – западная часть Корякского района, ВК – восточная часть Корякского района, Н – Наваринской район. Месяцы выклева – по заглавным буквам латинских названий месяцев (по: Arkhipkin et al., 1998, fig. 4, с изменениями)

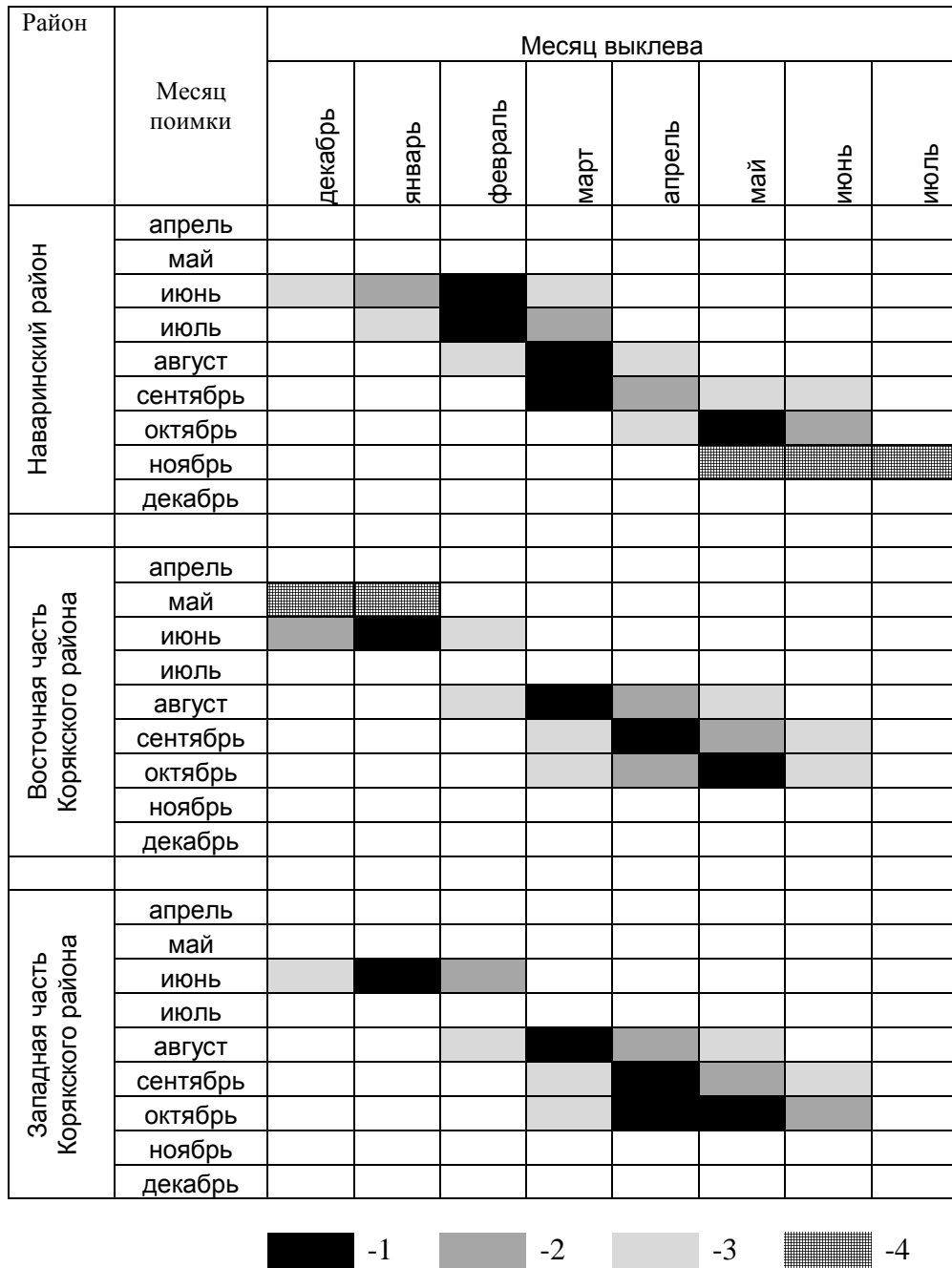


Рис. 4.4. Сроки выклева молоди командорского кальмара, пойманной в июне-октябре 1994 г., ноябре 1997 г. и мае 2000 г. в западной части Берингова моря. 1-3 – дифференциация месяцев выклева по наибольшему числу зарегистрированных особей (1), значительному числу особей (2) и незначительному числу особей (3), по Архипкину с соавторами (Arkhipkin et al., 1998). 4 – оценка сроков выклева молоди в 1997 и 2000 гг., рассчитанная по размерно-возрастным характеристикам, приведенным Архипкиным с соавторами. Пустые строки – нет данных.

4.4. Онтогенез и смена жизненных форм

Командорский кальмар во взрослом состоянии повсеместно обитает в придонных слоях воды над шельфовым склоном (Филиппова и др., 1997; Katugin et al., 2013), в то время как ранняя молодь этого вида обнаруживается в эпипелагиали, иногда на удалении от шельфового склона (Kubodera, Jefferts, 1984; Jorgensen, 2007). Оценки численности командорского кальмара в эпипелагиали оказались невелики – на порядок, а иногда и больше ниже численности личинок таких видов, как *Gonatus onyx*, *Gonatus middendorffii*, *Gonatopsis borealis* и *Berryteuthis anonychus* (Kubodera, Okutani, 1981 В), которые в отличие от командорского кальмара, в большей степени относятся к видам открытой пелагиали. При этом основная масса таких поимок относится к районам к северу от субарктической дивергенции (Рис. 4.5), в водах Западного субарктического круговорота с температурой поверхностной воды, преимущественно, ниже $+6^{\circ}\text{C}$ (Okutani, 1966).

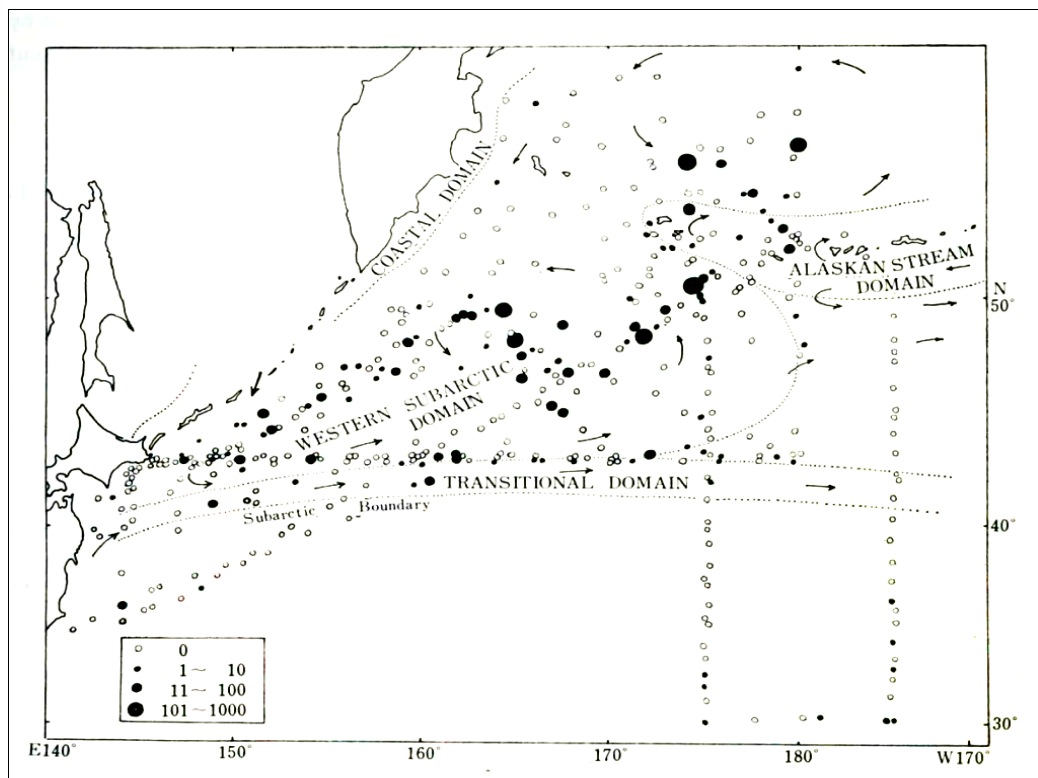


Рис. 4.5. Точки поимки эпипелагических личинок кальмаров, и их число в уловах, по данным японских исследований 1952-1959 гг. (по: Okutani, 1966, p. 75, fig. 5).

Первые работы с анализом вертикального распределения командорского кальмара в разных районах ареала (Naito et al., 1977, fig. 6) были построены на упрощенном представлении о вертикальной структуре вод и не учитывали реальное распределение

водных масс в разных районах океана, в результате чего оказался не очень корректным. В качестве основного сезона спаривания назывался июнь-ноябрь.

Представления об особенностях онтогенеза командорского кальмара со сменой пелагической ювенильной стадии и стадии «квазибентических» взрослых кальмаров были сформулированы в схеме, предложенной Кубодерой (1982) (Рис. 4.6). До настоящего времени такое представление о смене жизненных форм и населяемых кальмаром биотопов практически не претерпело изменений и повторяется в последующих работах (Архипкин и др., 1996; Федорец, 2006).

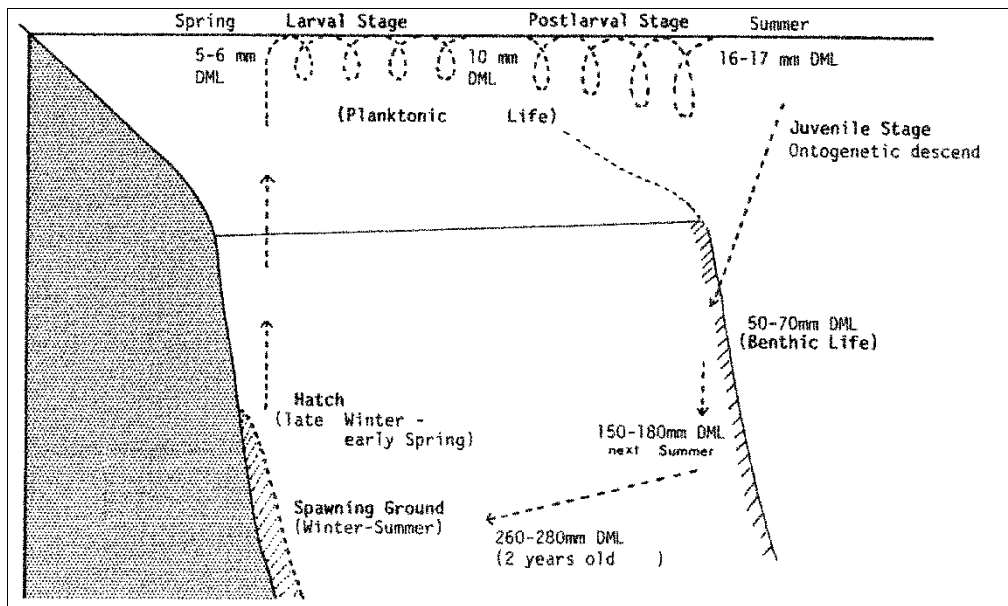


Рис. 4.6. Гипотетическая схема жизненного цикла и миграций командорского кальмара, предложенная Ц. Кубодерой (по: Okutani, 1988, p. 199, fig. 4).

Редкость поимки параларв командорского кальмара в пелагиали и сложность их идентификации иногда побуждали некоторых авторов сомневаться в наличии планктонной эпипелагической фазы в онтогенезе командорского кальмара вообще. Изящное спекулятивное построение, противоречащее распространенному представлению о существовании планктонному эпипелагическому образу жизни параларв и самых ранних стадий молодежи командорского кальмара предложил Катугин (Katugin, 2002: p. 410): он резонно обратил внимание на то, что при наличии эпипланктонной параларвальной стадии можно было бы ожидать обмена генами между япономорской и охотоморской популяциями через мелководный пролив Лаперуза с преимущественно однонаправленным течением из Японского моря в Охотское, что, однако, не подтверждается генетическими исследованиями. На мой взгляд, в случае

оценки непроходимости для командорского кальмара пролива Лаперуза важна не только одна формальная характеристика (глубина), но и общая океанологическая характеристика вод течения Сои в проливе Лаперуза, в частности температура воды, вытекающей из Японского моря – она имеет субтропическое происхождение. Возможны и биологические причины: обитание популяций кальмара в водах с разными гидрологическими характеристиками могло повлечь за собой изменения в биологии, препятствующие обмену между особями разных популяций. Похожее явление, с существованием «псевдосимпатрических» популяций, обитающих в одних географических координатах, но в разных водных массах, известно у оммастрефидного кальмара *Stenoteuthis oualaniensis* (Бизиков, 1996 А). В целом, в настоящее время накоплено достаточно данных, подтверждающих наличие у командорского кальмара планктонной эпипелагической стадии параларв и ранней молодежи.

Сроки перехода молодежи кальмара к придонному образу жизни оцениваются разными авторами по-разному. Кубодера (1982) считал, что ранняя молодежь начинается опускаться из приповерхностных слоев при длине мантии 16-17 мм, продолжая при этом совершать вертикальные суточные миграции, а при длине мантии 50-70 мм кальмары окончательно переходят к придонному образу жизни. Архипкин с соавторами (1996) на основании сравнения размерного состава уловов командорского кальмара в планктонных эпипелагических ловах и придонных траловых ловах пришли к заключению, что переход к придонному образу жизни происходит при длине мантии молодежи не более 40-50 мм.

Иногда сроки перехода к придонному образу жизни очевидно завышались: например, в одной из работ К.Н. Несиса (Nesis, 1997) указывалось, что это происходит при длине мантии порядка 15-20 см. Такое утверждение явно ошибочно, так как по данным многих других работ особи гораздо меньшего размера уже стабильно облавливаются в придонном слое (Федорец и др., 1997 А, Б; Алексеев, 2007, 2009) и не обнаруживаются в эпипелагиали (Архипкин и др., 1996; Jorgensen, 2007). В другой работе К.Н. Несиса (1989) предлагался уже другой размерный диапазон, при котором особи переходят от пелагического к придонному образу жизни – 140-160 мм по длине мантии. Горбатенко с соавторами (1995) привели данные о молодежи командорского кальмара в уловах в эпипелагиали западной части Берингова моря с длиной мантии 38-78 мм. Впоследствии Архипкин с соавторами (Arkhipkin et al., 1998) на основании

наиболее изучения обширного материала ранней молоди командорского кальмара из всех приведенных исследований, указали на то, что молодь командорского кальмара исчезает из эпипелагических уловов по достижении, примерно, 30 мм по длине мантии.

Обобщив имеющиеся данные по срокам перехода от пелагической к придонной фазам онтогенеза, Катугин с соавторами (2013) предложили собственную схему онтогенетического и миграционного цикла (Рис. 4.7), базирующуюся, в целом, на схеме Кубодеры (см. рис. 4.6), но содержащую ряд интересных уточнений и одно существенное изменение.

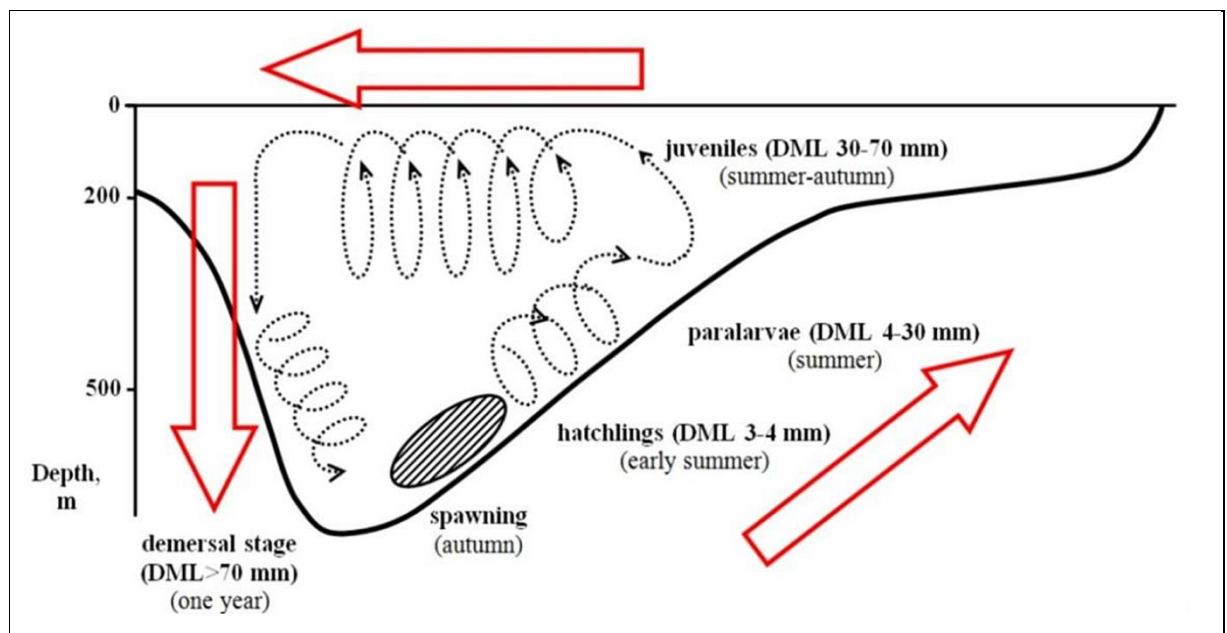


Рис. 4.7. Гипотетическая схема жизненного цикла и миграций командорского кальмара, предложенная Катугиным с соавторами (по: Katugin et al., 2013, p. 32, fig. 18)

Катугин с соавторами сделали интересное предположение о существовании придонной фазы в онтогенезе непосредственно после вылупления параларв командорского кальмара. В качестве обоснования такой гипотезы было указано, что ранняя молодь, обнаруживаемая в эпипелагиали, имеет размеры более крупные, чем те, которые можно ожидать при вылуплении (исходя их размеров зрелых яиц командорского кальмара) (Katugin et al., 2013, p. 3). При этом авторы по непонятным причинам апеллировали к отсутствию, якобы, самых ранних онтогенетических стадий в эпипелагиали. Это не совсем так, поскольку они игнорировали сообщения Йоргенсен (Jorgensen, 2007) о поимках в эпипелагиали параларв с длиной мантии начиная от 3,4 мм, и Архипкина с соавторами (1998), указывавших на особи с длиной мантии менее 10

мм. Учитывая размеры зрелых ооцитов (3,6-4,0×2,7-3,0 мм, по результатам очень тщательных оценок Нигматуллина с соавторами (1996), размеры свежевылупившихся параларв (пропорции можно оценить по иллюстрациям Йоргенсен) вполне могут быть сравнимы с минимальными размерами особей, обнаруженных в эпипелагиали Йоргенсен (2007). Безусловно, предположение о нецелесообразности подъема в эпипелагиаль ранних параларв с плохо развитым ловчим аппаратом и питающихся за счет резервов желточного мешка, не лишено логики. Однако пока это остается только гипотезой. Тем более вызывает сомнения предположение, что параларвы остаются в придонном слое воды вплоть до достижения длины мантии около 30 мм – по данным эпипелагических съемок в Беринговом море (Arkhipkin et al., 1998) при таких размерах начинается обратное опускание молоди из эпипелагиали в более глубокие слои пелагиали.

На наличие вертикальных суточных миграций молоди, как это характерно для большинства эпипелагических видов, указывалось многократно (Горбатенко и др., 1995; Arkhipkin et al., 1998), однако диапазон таких миграций (как это показано на рисунке 4.6) явно завышен. Он не учитывает особенности гидрологического режима в районах обитания командорского кальмара. В большинстве районов, где и собирался основной материал, использованный в исследованиях, вертикальные суточные миграции от поверхности до глубин порядка 300 м означают преодоление по крайней мере двух градиентных зон, на верхней и нижней границе холодного подповерхностного слоя (см. гл. 2), что выглядит маловероятным. Вероятно, диапазон вертикальных миграций планктонной молоди должен ограничиваться слоем сезонного прогрева (положением термоклина). Такой диапазон объясним и с точки зрения распределения молоди кальмара в эпипелагиали в слоях повышенных концентраций основных объектов его питания (Мусаева, Колосова, 1995).

Вероятно, опускание молоди кальмара и усиление ее связи с дном происходит постепенно. Какое-то время она держится в мезопелагиали на некотором удалении от дна, на что указывают поимки молоди с размерами мантии порядка 90-120 мм в более мористых, по сравнению со взрослыми кальмарами, районах (вероятно, в результате облова их во время подъема трала: Алексеев, 2006 А, 2007). Оценка размеров перехода к придонному образу жизни, данная Несисом (1989) – 140-160 мм – представляется достаточно правдоподобной.

В дальнейшем, по мере роста и созревания, происходит опускание кальмара в более глубокие горизонты придонного слоя воды. По данным Бизикова с соавторами (1996 В) в районах нереста командорского кальмара завершающие нерест и выбойные особи были наиболее многочисленны в горизонте 500-600 м, у нижней границы ТПС. У северных Курильских островов было показано увеличение средних размеров с увеличением глубины (Рис. 4.8). Раилко (1983), при обсуждении нереста кальмара у Курильских островов, также указывал, что более зрелые кальмары концентрируются на большей глубине (400-500 м).

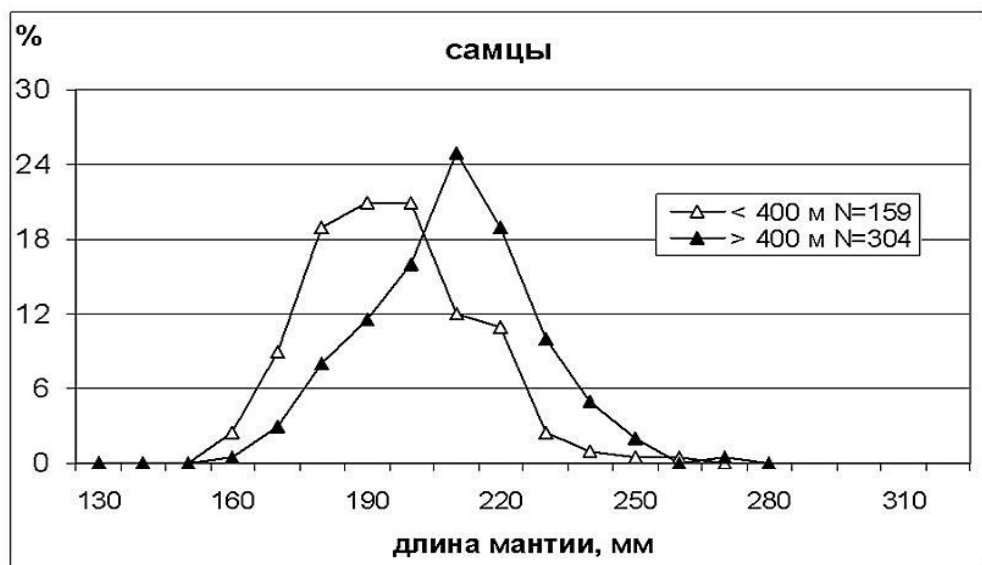


Рис. 4.8. Размерный состав уловов самцов командорского кальмара на траверзе Четвертого Курильского пролива (участок, ограниченный широтами 48°44' и 49°30' с.ш.) 23-28 октября 2006 г из уловов с глубин более и менее 400 м (по: Алексеев, 2007, рис. 10)

В целом представляется, что предложенная Кубодерой и доработанная Катугиным с соавторами схема жизненного цикла командорского кальмара достаточно адекватно описывает смену экологических жизненных форм в онтогенезе. Описание миграций, конечно, сильно упрощено (этот вопрос будет подробно разобран в следующей главе), что, впрочем, и неизбежно при составлении простой наглядной схемы. Вопрос о существовании гипотетической придонной фазы ранних параларв, на мой взгляд, остается открытым: документально он не подтвержден, однако выклюнувшиеся параларвы, действительно, имеют недоразвитый ловчий аппарат и желточный мешок и первое время, судя по всему, активно не питаются. Поэтому их

пребывание в течение некоторого времени в придонных слоях мезопелагиали, где они менее доступны хищникам, наиболее многочисленным в эпипелагиали, возможно. В любом случае такая фаза не может быть продолжительной.

В дальнейшем последовательно происходит смена фаз планктонных параларв и ранней молодежи, активно питающейся и растущей молодежи в эпипелагиали, придонно-пелагической фазы нагула незрелых особей и постепенное опускание кальмаров на более глубоководные участки, где происходит нерест. Место нахождения кладок яиц, вероятно, также находится у нижней границы глубин обитания кальмара (хотя никакими достоверными данными это не подтверждено). На этом завершается жизненный цикл. При этом он весь происходит при постоянных и протяженных горизонтальных миграциях, которые будут описаны в главе 5.

4.5. Питание, пищевая стратегия и трофические связи

Будучи одним из наиболее массовых видов nekтона мезопелагиали Северной Пацифики и обитая в условиях слабо сбалансированных высокопродуктивных сообществ этих морей, командорский кальмар неизбежно должен реализовывать экологическую стратегию вида-генералиста. В отношении пищевой стратегии такой вид, безусловно, должен являться широким оппортунистом (Алексеев, Нигматуллин, 2000). Это подтверждается всеми работами, в которых так или иначе затрагиваются различные аспекты питания командорского кальмара.

Особенности питания командорского кальмара, изменения его пищевого спектра и трофических взаимоотношений с другими видами населяемого им сообщества в ходе онтогенеза в целом укладываются в схему, достаточно общую для крупных nekтонных кальмаров (Щетинников, 1988; Чесалин, 1994). Такой тип пищевой стратегии вполне соответствует типу «хищников-оппортунистов» по классификации эколого-поведенческих стратегий nekтонных видов Ч.М. Нигматуллина (2010 А). В целом, стратегия питания командорского кальмара формируется в результате изменений спектра кормовых объектов и их доли в диете с ростом кальмара и его морфогенезом.

На самых ранних стадиях онтогенеза питание командорского кальмара изучено плохо. Большинство работ, содержащих информацию об изменениях пищевого спектра, основаны на анализе состава пищи кальмаров с размером мантии не менее 5-6 см (Федорец, 2006). По оценке Окутани с соавторами (1988) крючья на руках

командорского кальмара начинают формироваться при длине мантии около 15-20 мм, что может знаменовать расширение спектра питания на более крупные кормовые объекты, для удержания которых необходимы крючья. Облик молоди командорского кальмара при таких размерах свойственен для планктонных головоногих (Jorgensen, 2007; Kubodera, Okutani, 1981 В). Можно предположить, что до формирования крючьего ловчего аппарата объектами питания параларв и ранней молоди командорского кальмара может быть только мезо- и макропланктон, в основном копеподы. Это вытекает и из оценок максимальных размеров жертв. Нигматуллин (Nigmatullin, 2009) приводит данные о размерах жертвы для кальмара *Ommastrephes bartramii*, которые составляют примерно 8-20 % от общей длины кальмара. Щетинников (1988) указывает на снижение средних относительных размеров жертв примерно с 15 до 7-8 % с увеличением длины мантии еще нескольких видов кальмаров с 2 до 10 см. Чесалин (1994) указывал для ранней молоди кальмаров рода *Sthenoteuthis* размеры жертв несколько больше - от 40 до 50 % длины кальмаров. Если применить те же отношения размеров хищник-жертва для молоди командорского кальмара с упомянутой выше длиной мантии предпочтительная длина жертв могла бы составлять 3-10 мм. Из объектов, отмеченных в питании командорского кальмара, такому размерному диапазону могут соответствовать, в первую очередь, *Sopropoda* и личинки других планктонных ракообразных.

С формированием дефинитивного ловчего аппарата основным фактором, определяющим диету кальмаров, становятся доступность и размер жертв (Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000). По нашим данным (Бизиков и др., 1997) при размерах кальмаров менее 150 мм состав их пищевых комков почти полностью состоит из планктонных ракообразных (*Sopropoda*, *Euphausiacea*, *Amphipoda*). Раилко (1983) на материалах из района Курильских остров также указывал на то, что молодь командорского кальмара питается исключительно ракообразными.

В большинстве случаев состав диеты взрослого командорского кальмара описывался достаточно обобщенно, с указанием основных компонентов питания по крупным таксономическим группам. Таким образом, без детализации видового состава пищевого комка, приводятся данные о питании командорского кальмара в большинстве работ, не посвященных углубленному изучению питания и трофических связей кальмара (Шевцов, 1974; Скалкин, 1977; Алексеев, Бизиков, 1986; Федорец, 1986 А, Б,

2006; Кузнецова, Федорец, 1987; Федорец, Кун, 1988; Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2002; Бизиков и др., 1997; Федорец и др., 1997 Б; Филиппова и др., 1997; Алексеев, 2013; Naito et al., 1977; ; Okutani et al., 1988; Nesis, 1998; Hunsicker et al., 2010; Katugin et al., 2013 и др.). Во всех случаях в качестве основных компонентов указываются планктонные ракообразные (часто дополнительно указываются основные группы: Copepoda, Euphausiidae, Amphipoda), рыбы (преимущественно мезопелагического комплекса) и кальмары (иногда отдельно оговаривается каннибализм).

В более детальных исследованиях показано, что спектр питания командорского кальмара очень разнообразен - в качестве объектов питания указываются Copepoda, Euphausiidae, амфиподы (в основном Hyperiidae), креветки (Pandalidae), кальмары (комплекс видов сем. Gonatidae, в том числе и кальмары своего вида) комплекс мезопелагических рыб (родов *Leuroglossus*, *Bathylagus*, *Lampanyctus* и др.) (Федорец и др., 1997 А; Чучукало, 2006; Горбатенко, 2018; Naito et al., 1977; Nesis, 1995, 1998; Jereb, Roper, 2010; Katugin et al., 2013 и др.). Наиболее подробные списки, с определением не только важнейших компонентов, но и второстепенных и случайных объектов питания приведены в работах Горбатенко с соавторами (Горбатенко и др., 1995, 2003) и в материалах рейсовых отчетов многолетней программы по изучению командорского кальмара в Беринговом море в 1993-2001 гг.) (Табл. 4.3). Примечательно, что большинство планктонных видов, указываемых в качестве объектов питания командорского кальмара, являются также и наиболее массовыми видами планктона в районах исследований (Горбатенко, 2009).

Очевидно, что приведенный в таблице 4.3 список кормовых объектов также неполный: сложности в определении состава пищевого комка кальмаров приводят к тому, что объем исследованного материала в работах по питанию командорского кальмара сравнительно невелик. Соответственно, немногочисленные виды перечисленных групп, составляющих основу питания кальмара, вероятнее всего, не попали в список исключительно из-за малой частоты их встречаемости в питании. Кроме того, сильное измельчение пищи приводит к тому, что во многих случаях определение видового состава пищевого комка невозможно из-за отсутствия в нем фрагментов, позволяющих идентифицировать жертвы, в результате чего определение компонентов пищевого комка вынужденно ограничивалось крупными таксономическими группами.

Пищевые объекты, отмеченные в питании командорского кальмара *Berryteuthis magister* в российских водах (по: Горбатенко и др., 1995, 2003; Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2002; Федорец, 2006; рейсовые отчеты беринговоморских экспедиций 1996-2001 гг.)

| Вид | Курильские острова | Охотское море | Берингово море |
|-------------------------------|--------------------|---------------|----------------|
| | 1 | 2 | 3 |
| COELENTERATA | | + | + |
| Hydrozoa spp. | + | | |
| CHAETOGNATHA | | | |
| <i>Parasagitta elegans</i> | + | + | + |
| CRUSTACEA | | | + |
| Copepoda | | | |
| Calanoida spp. | | | + |
| <i>Calanus cristatus</i> | | + | + |
| <i>Neocalanus cristatus</i> | + | | |
| <i>Neocalanus plumchrus</i> | + | | + |
| <i>Eucalanus bungii</i> | + | | + |
| <i>Pareuchaeta elongata</i> | | + | |
| <i>Metridia pacifica</i> | | + | |
| Euphausiidae spp. | | | + |
| <i>Euphausia pacifica</i> | + | | |
| <i>Thysanoessa longipes</i> | + | + | + |
| <i>Thysanoessa inermis</i> | + | | + |
| <i>Thysanoessa raschii</i> | | + | + |
| <i>Thysanoessa inspinata</i> | + | | + |
| <i>Thysanoessa sp.</i> | | + | |
| Amphipoda spp. | | | |
| Hyperiididae spp. | | | + |
| <i>Hyperia galba</i> | | | + |
| <i>Parahemisto japonica</i> | + | + | |
| <i>Parathemisto pacifica</i> | | | + |
| <i>Parathemisto libellula</i> | | | + |
| <i>Primo macrora</i> | + | + | |
| Gammaridae | | | +* |
| Decapoda | | | + |
| Pandalidae spp. | | | + |
| <i>Pandalus sp.</i> | | | +* |
| <i>Pandalus borealis</i> | | | + |
| <i>Pandalus cf. goniurus</i> | | | +* |
| Hyppolitidae spp. | + | | + |
| Crangonodae spp. | + | | |
| Sergestidae spp. | + | | +* |
| Brachiura larvae | | | + |
| PTEROPODA | + | + | |
| <i>Clione limacina</i> | + | | |
| CEPHALOPODA | | | |
| Teuthida | + | | + |
| Gonatidae spp. | + | | + |
| <i>Berryteuthis magister</i> | | | + |

Таблица 4.2. Продолжение

| | 1 | 2 | 3 |
|---|---|---|----|
| <i>Berryteuthis magister</i> молодь менее 100 мм DML | | | +* |
| <i>Gonatus onyx</i> | | | + |
| <i>Gonatus berryi</i> | | | + |
| <i>Gonatus madokai</i> | | | + |
| <i>Gonatus cf. pyros</i> | | | +* |
| <i>Gonatopsis okutanii</i> | | | +* |
| <i>Boreoteuthis borealis</i> | | | +* |
| неопределенная молодь <i>Gonatidae</i> | | | +* |
| Cranchiidae | | | |
| <i>Galiteuthis phyllura</i> | | | + |
| Sepiolida | | | |
| <i>Rossia pacifica</i> | | | +* |
| Octopoda spp. | | | + |
| Cirrata | | | |
| <i>Opistoteuthis californiana</i> | | | +* |
| TUNICATA | | | |
| Salpida spp. | + | | |
| Pyrosomatida spp. | + | | |
| PISCES | | + | + |
| остатки переработки рыбы | | | +* |
| Myctophiformes | | | |
| Myctophidae spp. | + | | +* |
| <i>Stenobrachius leucopsarus</i> | | | + |
| <i>Stenobrachius sp.</i> | | + | |
| <i>Leuroglossus sp.</i> | | + | |
| <i>Leuroglossus schmidti</i> | | | +* |
| <i>Lampanyctus regalis</i> | | | +* |
| <i>Lampanyctus cf. jordani</i> | | | +* |
| Argentiniformes | | | |
| Microstomatidae | | | |
| <i>Bathylagus sp.</i> | + | | |
| <i>Bathylagus ochotensis</i> | + | | |
| <i>Bathylagus pacificus</i> | | | +* |
| Gadiformes | | | |
| Macrouridae | | | |
| <i>Coryphaenoides cinereus</i> | | | +* |
| Gadidae | | | |
| <i>Theragra chalcogramma</i> | | | + |
| Clupeiformes | | | |
| Clupeidae | | | |
| <i>Clupea pallasii</i> | | | +* |
| Osmeriformes | | | |
| Osmeridae | | | |
| <i>Mallotus villosus</i> | | | +* |

Таблица 4.2. Окончание

| | 1 | 2 | 3 |
|------------------------------------|---|---|----|
| Scorpaeniformes | + | | |
| Scorpaenidae | | | |
| <i>Sebastes sp.</i> | | | +* |
| <i>Sebastes alutus</i> | + | | |
| Cottidae | | | |
| <i>Triglops szepticus</i> | | | +* |
| <i>Icellus spiniger</i> | | | +* |
| <i>Icellus canaliculatus</i> | | | +* |
| Psychrolutidae | | | |
| <i>Malacocottus zonurus</i> | | | +* |
| Liparidae spp. | | | +* |
| Agonidae | | | |
| <i>Sarritor frenatus</i> | + | | |
| Stomiformes | | | |
| Stomiidae | | | |
| <i>Chauliodus sp.</i> | | | +* |
| Gonostomatidae | | | |
| <i>Gonostoma gracilis</i> | | | +* |
| Неопределенные остатки пищи | | | + |

Примечания: * - объекты, отмеченные в наших исследованиях и ранее не указывавшиеся в качестве объектов питания в опубликованных источниках.

В списке не указан «*Gonatopsis ochotensis*» - несуществующий вид, упомянутый Горбатенко с соавторами (1995) для Берингова моря.

В течение жизни командорского кальмара происходят изменения в его питании, отражающие изменения биологии в ходе онтогенеза. Наиболее часто рассматривались изменения питания, связанные с ростом (изменением размеров) кальмара, изменением степени его подвижности и сменой биотопов в течение жизненного цикла, а также изменениями физиологии кальмаров на разных этапах онтогенеза.

На изменение диет командорского кальмара в зависимости от размеров внимание обращалось наиболее часто, начиная, практически, с первых работ, специально посвященных этому виду. По данным Найто с соавторами (Naito et al., 1977) в приалеутских водах основу диеты взрослых кальмаров (длина мантии 20-32 см) составляли кальмары и «мелкие рыбы» (можно только предположить, что речь шла о рыбах мезопелагического комплекса). Кальмары меньших размеров из северо-восточной части Японского моря («Okushiri Channel») питались почти исключительно гипериидами р. *Parathemisto* (около 94 % объема пищи), с небольшой примесью копепод. Эти авторы охарактеризовали япономорских кальмаров как «молодь» (в противоположность «взрослым» кальмарам от Алеутских островов), однако, учитывая

значительно меньшие размеры япономорских кальмаров (Катугин, 1998; Katugin, 2000), практически все исследованные этими авторами кальмары были «взрослыми» (созревающие или зрелые кальмары на этапе придонно-пелагической жизненной формы). Поэтому различия в составе пищи определялись, скорее, размерами, нежели степенью зрелости исследованных кальмаров.

Большинство авторов, обсуждавших изменения в диете командорского кальмара, также указывало на смену доминирующих объектов в составе питания командорского кальмара. Указывается на доминирование в питании мелкоразмерных особей ракообразных (копепод) у ранней молодежи, затем эвфаузиид и амфипод. Сезонность появления в пелагиали (обычно в конце весны-летом) личинок гонатид, в том числе и командорского кальмара (Okutani et al., 1988) указывает на связь выклева параларв с сезоном повышения биомассы зоопланктона в эпипелагиали. Соответственно, такая синхронизация имеет смысл только в том случае, если питание ранней молодежи командорского кальмара происходит там же – в эпипелагиали.

В последующем в диетах растущих кальмаров происходит нарастание доли рыб и головоногих (Несис, 1989; Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000; Федорец и др., 1997 Б, Федорец, 2006; Nesis, 1998; Drobny et al., 2007; Hunsicker et al., 2010). По нашим данным (Алексеев, Нигматуллин, 1996; Бизиков и др., 1997) в Беринговом море в весенне-летний период также наблюдалась зависимость состава пищевого комка от размеров – очевидно, в связи с изменением предпочтительных размеров жертв и закономерным увеличением средних размеров кальмаров в исследованном районе с начала лета до осени (Бизиков, 1996 В, Д) (Табл. 4.4). Также описано существование у взрослых кальмаров различных тактик охоты в зависимости от доступности объектов питания: при питании эвфаузиидами реализуется тактика «пасущегося хищника», при этом кальмар демонстрирует выраженное предпочтение к питанию эвфаузиидами. При питании другими объектами реализуется тактика «хищника-засадчика», без выраженных предпочтений по объектам питания (Алексеев и др., 2020).

Частота встречаемости пищевых объектов (в %) в рационе командорского кальмара в зависимости от его размеров в западной части Берингова моря в июне-сентябре 1996 г. (по: Бизиков и др., 1997, с изменениями)

| Объекты | Длина мантии, мм | | | |
|-----------------------------|------------------|---------|---------|------|
| | <150 | 151-200 | 201-250 | >250 |
| Креветки | 5,0 | 4,8 | 7,9 | 6,3 |
| Прочие ракообразные | 90,0 | 66,7 | 40,1 | 17,5 |
| <i>Beryteuthis magister</i> | - | - | 3,9 | 17,5 |
| <i>Gonatus onyx</i> | 5,0 | 23,8 | 22,4 | 9,5 |
| Прочие головоногие | - | 7,1 | 15,1 | 12,7 |
| Mystophidae | 5,0 | 17,9 | 25,0 | 33,3 |
| Прочие рыбы | 5,0 | 8,4 | 11,8 | 22,2 |
| Остатки переработки рыбы | - | 1,2 | 2,6 | 1,6 |
| Неопределенные остатки | - | 1,2 | 1,3 | - |

Сезонные изменения в питании командорского кальмара отражают изменения размерного состава в течение годового жизненного цикла. Кроме того, определенную роль в изменении диеты играет и различная доступность разных кормовых объектов в разные сезоны. Нами (Алексеев, Нигматуллин, 1996; Бизиков и др., 1997) было описано сезонное изменение состава питания кальмара в Беринговом море (табл. 4.5). В этом случае кроме изменения состава питания, связанного с увеличением средних размеров кальмара к концу года, очевидно, действовал также фактор доступности кормовых объектов. Так, резкое падение доли «прочих ракообразных» в пищевом комке не может быть объяснено только увеличением размеров кальмаров (в течение одного месяца, с августа по сентябрь, они изменились незначительно). Вероятно, здесь сказалось также снижение численности копепоид, составлявших существенную долю этого компонента, а также продолжающееся опускание молоди кальмара из эпипелагиали в мезопелагиаль и в придонные слои воды.

Изменение состава питания кальмара в зависимости от районов и глубин поимки также обсуждалось неоднократно. Несисом (1986) существенных различий в составе питания по крупным географическим регионам не отмечено. В Охотском море по его данным в пелагиали в составе пищевого комка преобладали Euphausiidae (на втором месте по значимости указывались «рыбы»). Сходным образом, наиболее значительным компонентом питания являются эвфаузииды, за которыми следуют рыбы и головоногие в Беринговом море (Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2002), у Командорских островов (Федорец и др., 1997 Б) и Курильских островов (Алексеев, Бизиков, 1986). Федорец и

Кун (1988) в описании особенностей состава питания командорского кальмара у Курильских островов указывали как на географическую изменчивость в течение одного сравнительно короткого периода, так и на сезонную изменчивость диеты – увеличение в питании доли молоди кальмара весной и мезопелагических рыб (*Bathylagus sp.*) летом. К сожалению, поскольку характеристики исследованных кальмаров в работе не приводятся, трудно оценить, были ли эти изменения вызваны сменой обилия (доступности) тех или иных кормовых объектов, или же изменениями в биологическом состоянии самих кальмаров.

Таблица 4.5

Изменения спектра питания командорского кальмара по частоте встречаемости пищевых объектов (в %) в западной части Берингова моря в августе-декабре 1995 г. по месяцам (по: Алексеев, Нигматуллин, 1996, табл. 17, с изменениями)

| Группы пищевых объектов | Месяцы | | | | |
|------------------------------------|--------|----------|---------|--------|---------|
| | август | сентябрь | октябрь | ноябрь | декабрь |
| Ракообразные всего | 83,6 | 56,4 | 59,7 | 13,3 | 5,8 |
| Euphausiidae spp. | 20,0 | 24,0 | 59,7 | 11,8 | 3,6 |
| Hyperiididae spp. | 0,4 | - | - | 0,4 | -2,0 |
| Pandalidae spp. | 2,0 | 32,0 | - | 1,5 | 2,2 |
| Неопределенные ракообразные | 61,2 | 0,4 | - | - | -0 |
| Кальмары всего | 8,2 | 22,2 | 17,2 | 72,7 | 65,7 |
| Beryteuthis magister | - | 4 | 5,7 | 8,3 | 14,9 |
| Gonatus onyx | - | - | 4,5 | - | 0,7 |
| Boreoteuthis borealis | - | - | 4,5 | - | 0,7 |
| Galliteuthis phyllura | - | - | - | - | 0,7 |
| Неопределенные фрагменты кальмаров | 8,2 | 18,2 | 7,0 | 22,9 | 19,9 |
| Осьминоги | - | 0,4 | - | - | - |
| Рыбы (все виды) | 8,3 | 23,3 | 23,0 | 16,6 | 28,8 |
| Исследовано желудков | 239 | 918 | 87 | 482 | 274 |

Раилко (1983) связывал индивидуальные различия в составе питания взрослых кальмаров у Курильских островов с вертикальными суточными миграциями, указывая, что днем кальмар держится в придонном слое, где интенсивно питается, преимущественно мелкими рыбами и головоногими. В ночное время поднимается в толщу воды, а наполнение желудков уменьшается, в пищевом комке увеличивается доля миктофид и креветок. Молодь кальмара, по данным Раилко, питалась исключительно планктонными ракообразными. Федорец (1986 А), напротив, указывал, что наиболее активно в Беринговом море кальмар питался в верхних горизонтах ТПС, граничащих с вышележащим холодным слоем. Он объяснял это возможными повышенными

концентрациями планктона в существующими в этом месте термо- и галоклином. (интенсивность питания оценивалась по индексам наполнения желудка в баллах). Баланов и Радченко (1995: стр. 341, рис. 5) показывали, что наиболее высокие показатели биомассы мезопелагических рыб приурочены к участкам вдоль склона шельфа в западной части моря. При этом горизонт нахождения скоплений мезопелагических рыб хорошо совпадал с ядром ТПС в дневное время, в ночное время они поднимались к верхней границе ТПС. Это хорошо согласуется с суточным ходом распределения кальмара в пределах ТПС. На участках, удаленных от шельфового склона в ТПС отмечается и второй (после эпипелагиали) пик численности зоопланктона (Мусаева, Колосова, 1995).

Более точное представление о соотношении отдельных компонентов в питании командорского кальмара, в отличие от учета встречаемости, можно получить из оценок объемного индекса (VCI) (см. гл. 1, стр. 30), который был применен нами при анализе содержимого пищевых комков командорского кальмара в Беринговом море в 1996-2001 гг. Причина применения такого метода оценки объемной составляющей каждого из компонентов питания было отсутствие условий для выполнения полноценной оценки массы пищевых комков в условиях упомянутой экспедиции. В оценке VCI учитывался размер пищевого комка, доля компонента в этом комке и степень его переваренности. Полученная оценка соотношения объемных индексов, естественно, так же, как и оценка встречаемости, является относительной.

Оценка доли важнейших кормовых объектов (по группам объектов) в целом за 1996-2001 гг. и за все сезоны наблюдений в Беринговом море приведена в таблице 4.6. Как видно из сравнения оценок значимости отдельных компонентов питания, при достаточно большой анализируемой выборке применение опосредованных показателей встречаемости или объемного индекса дает очень близкие результаты. Вероятно, это свидетельствует о применимости для больших выборок таких показателей. Среднемноголетний наибольший объем потребления командорским кальмаром приходится на эвфаузиид и рыб мезопелагического комплекса (Mystophidae, Microstomatidae). Вместе с тем, межгодовое сравнение состава питания показывает существенные различия по отдельным компонентам (Табл. 4.7). Вероятно, такие изменения отражают изменения доступности отдельных компонентов в разные годы,

однако проверить это невозможно по причине отсутствия соответствующих оценок численности или биомассы этих компонентов в рассматриваемые годы.

Таблица 4.6

Встречаемость (%) и объемные индексы компонентов питания (VCI, %) основных групп объектов в питании командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря в 1996-2001 гг. (N=692)

| Объекты | встречаемость, % | VCI, % |
|----------------------------------|------------------|--------|
| Euphausiidae | 37,1 | 34,27 |
| Amphipoda | 6,812 | 4,405 |
| Decapoda | 8,696 | 5,399 |
| Прочие Crustacea | 3,188 | 3,008 |
| <i>B. magister</i> взрослые | 4,928 | 4,45 |
| <i>B. magister</i> молодь | 3,768 | 2,576 |
| <i>G. onyx</i> | 6,667 | 4,909 |
| Прочие Gonatidae | 17,68 | 11,31 |
| Молодь Gonatidae | 2,029 | 0,919 |
| Донные Cephalopoda | 0,87 | 0,642 |
| <i>Theragra chalcogramma</i> | 5,362 | 4,101 |
| Рыбы мезопелагического комплекса | 20,14 | 16,01 |
| Демерсальные рыбы | 2,899 | 2,561 |
| Эпипелагические рыбы | 1,739 | 2,142 |
| Прочие компоненты | 5,072 | 3,295 |

Таблица 4.7

Объемные индексы компонентов питания (VCI, %) основных групп объектов в питании командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря в 1996-2001 гг.

| Объекты | 1996 | 1997 | 1998 | 2000 | 2001 |
|----------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Euphausiidae | 30,51 | 14,63 | 63,75 | 35,47 | 42,65 |
| Amphipoda | 0,42 | 0 | 0 | 15,99 | 19,14 |
| Decapoda | 6,493 | 5,11 | 6,485 | 6,647 | 5,406 |
| прочие Crustacea | 1,648 | 0,517 | 4,244 | 5,086 | 0,343 |
| <i>B. magister</i> | 3,42 | 9,187 | 1,061 | 0 | 3,173 |
| <i>B. magister</i> молодь | 0,816 | 5,216 | 2,279 | 3,212 | 3,235 |
| <i>G. onyx</i> | 7,111 | 9,639 | 1,179 | 0 | 0,589 |
| прочие крупные Gonatidae | 14,58 | 21,96 | 2,299 | 0 | 0,834 |
| молодь Gonatidae | 0 | 0 | 0 | 15,12 | 0 |
| донные Cephalopoda | 0,865 | 1,41 | 0,472 | 0 | 0 |
| <i>Theragra chalcogramma</i> | 3,378 | 6,22 | 9,55 | 8,521 | 1,996 |
| рыбы мезопелагического комплекса | 24,44 | 19,73 | 3,773 | 1,249 | 8,837 |
| демерсальные рыбы | 2,264 | 3,806 | 0 | 2,677 | 2,887 |
| эпипелагические рыбы | 0 | 0 | 0 | 4,818 | 8,407 |
| прочие компоненты | 4,054 | 2,573 | 4,913 | 1,205 | 1,865 |

Примечание: данные по 1999 г. не приведены ввиду малого объема выборки (см. табл. 1.3)

В целом, наблюдаемые циклические сезонные изменения в составе питания и рационах командорского кальмара, внешне напоминающие такие же циклические

изменения долгоживущих видов, отличаются от них тем, что формируются цепью последовательно замещающих друг друга поколений, а изменения в питании в пределах онтогенеза носят нециклический характер.

Географическая изменчивость питания командорского кальмара в масштабе макрорегионов специально не обсуждалась, хотя сравнение данных о составе питания, приведенных в таблице 4.3 и показывает, что составы диет командорского кальмара в различных бассейнах в определенной мере зависят от таксономического своеобразия этих бассейнов. Особенности диет командорского кальмара в заливе Аляска и Японском море (в последнем случае речь идет о диете самостоятельного подвида) я не рассматриваю в связи со скудностью имеющихся данных – только на уровне основных крупных таксономических групп (Скалкин, 1977; Hunsicker et al., 2010; Naito et al., 1977)

Оценка различий внутри одного макрорегиона – Берингова моря – выполнена один раз (Бизиков и др., 1997) и подтверждает тезис о широко-оппортунистической стратегии питания командорского кальмара. Обнаруженные различия между регионами Берингова моря (Табл. 4.8) достаточно хорошо объясняются особенностями распределения различных групп и видов – объектов питания командорского кальмара.

Таблица 4.8

Частота встречаемости некоторых пищевых объектов (в %) в рационе командорского кальмара в 1996 г. в Беринговом море, по районам (в целом за сезон, июнь-декабрь) (по Бизиков и др., 1997, с изменениями)

| Объекты | Районы | | | |
|--------------------------------|----------------|--|--|------------------------|
| | Хребет Ширшова | Олюторско-Наваринский западная часть | Наваринско-Матвеевский восточная часть | Наваринско-Матвеевский |
| <i>Euphausiidae</i> spp. | 27,8 | 59,3 | 44,0 | 31,3 |
| <i>Hyperiididae</i> spp. | - | 3,4 | 1,2 | 0,6 |
| <i>Pandalidae</i> spp. | - | 6,8 | - | 10,8 |
| Неопределенные ракообразные | 5,6 | 6,8 | 4,8 | 5,4 |
| <i>Berryteuthis magister</i> | - | 10,2 | 5,9 | 4,2 |
| <i>Gonatus onyx</i> | 5,6 | 3,4 | 14,3 | 33,1 |
| Неопределенные кальмары | 22,2 | 5,1 | 3,6 | 6,0 |
| <i>Mycetophidae</i> spp. | 33,3 | 10,2 | 34,5 | 19,9 |
| <i>Theragra chalcogramma</i> | - | - | 1,2 | 8,4 |
| <i>Sebastes</i> sp. | 11,1 | 1,7 | - | - |
| Непределенная рыба | - | 5,1 | 3,6 | 8,4 |
| Остатки разделки рыбы | - | - | 2,4 | 1,2 |

В районе хребта Ширшова, пересекаемого присклоновым течением, отмечается наиболее высокая доля в пищевом комке *G.onyx* – не связанного с дном пелагического вида. Также на хребет Ширшова и западную часть Берингова моря приходятся случаи нахождения в пищевом комке морских окуней р. *Sebastes*, тяготеющих к сложному каменистому рельефу дна, характерному для этих районов. Напротив, случаи нахождения в пищевом комке минтая тяготели к районам образования наиболее значительных скоплений у м. Наварин и к востоку от него (Селютин, Кочкин, 1996; Бизиков и др., 1997; Глубоков, 2005). Там же отмечается, в основном, и нахождение не идентифицированных остатков рыбы, которые также в значительной мере относятся, вероятно, к минтаю. В районах наиболее масштабного рыбного промысла в Беринговом море, в питании отмечены и компоненты, идентифицированные как остатки переработки рыбы. Наиболее высокая доля эвфаузиид в пищевом комке обнаруживалась в районах формирования мезомасштабных присклоновых круговоротов, характеризующихся повышенной продуктивностью и повышенными концентрациями планктона (Маркина, Хен, 1990). Все обнаруженные закономерности, в целом, указывают на питание командорского кальмара наиболее доступными кормовыми объектами, при этом такая закономерность прослеживается даже в целом за год – независимо от сезона, хотя, безусловно, на данную закономерность накладывается и факт изменений доступности различных кормовых объектов в разные сезоны, зависящих как от изменений их численности, так и от изменений размерного состава самого командорского кальмара (см. табл. 4.4, 4.5).

Еще одной интересной особенностью биологии командорского кальмара, имеющей отношение к онтогенетическим изменениям в его питании, является автотомия щупалец у взрослых кальмаров по достижении ими половой зрелости. Утрата щупалец, как изменение морфологии ловчего аппарата, неизбежно сказывается на составе питания кальмара. Такая особенность известна для ряда видов кальмаров, в том числе для большого числа родственных видов гонатид, принадлежащих к родам *Gonatopsis* и *Boreoteuthis* (Несис, 1982; Филиппова и др., 1997; Jereb, Roper, 2010), однако адаптивное значение такого явления не рассматривалось. У командорского кальмара этот феномен впервые был указан Нигматуллиным с соавторами (1996), а немного позднее было высказано осторожное предположение о возможном значении автотомии щупалец у зрелых особей как приспособления для минимизации

каннибализма в плотных нерестовых скоплениях (Алексеев, Нигматуллин, 2000; Бизиков и др., 1997).

Обработка всего массива данных по составу питания за 1996-2001 гг. не дает оснований для однозначного подтверждения такого предположения (Табл. 4.9). Однако определенные закономерности, обусловленные утратой щупалец зрелыми кальмарами, прослеживается. Поскольку автотомия щупалец не всегда фиксировалась, данные по составу питания были рассортированы по стадиям зрелости исследованных кальмаров (стадии 1-4 – щупальца имеются у всех кальмаров, 5-6 – щупальца в большинстве случаев автотомированы). Сравнение состава питания по таким группам показывает, что после утраты щупалец уменьшается, в целом, доля мелкогазмерных объектов со стайным поведением, и возрастает доля крупногазмерных объектов (Алексеев и др., 2020). Наиболее существенным изменением после утраты щупалец является существенное снижение доли эвфаузиид в диете. При этом доля молодежи командорского кальмара в результате утраты щупалец не снижается. Поэтому достоверного подтверждения гипотеза о «защитном» значении автотомии щупалец не получила.

Вопрос об объемах потребления командорским кальмаром пищи также обсуждался (Горбатенко и др., 1995, 2003; Чучукало, 2006), однако следует признать, что до сих пор мы можем оперировать только косвенными, зачастую спекулятивными оценками, так как экспериментальных работ по расчету энергозатрат командорского кальмара – так, как это было выполнено на более доступных для лабораторных исследований эпипелагических кальмарах – не выполнялось. Оценки суточного потребления пищи выполнялись на основе изучения пищевого комка, его размера (массы), состава, степени переваренности пищи и суточной динамики наполнения желудков пищевой комке (Горбатенко и др., 1995, стр. 350; 2003, стр. 223), в отсутствие объективных данных о скорости переваривания пищи (только с указанием на более высокие темпы переваривания по сравнению с рыбами).

Следствием быстрого переваривания пищи является иллюзия слабой накормленности кальмаров (низкого уровня индексов наполнения желудков). На то обстоятельство, что у анализируемых у кальмаров, даже находящихся на стадиях интенсивного соматического роста, наполнение желудков было очень низким. или большинство желудков были пустыми, указывалось и многими другими авторами (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев, Нигматуллин, 1996; Несис, 1986; Федорец, 2006;

Федорец и др., 1997 А). Оценки средних баллов наполнения желудков, выполнявшиеся нами, показывали крайне низкие показатели среднего балла наполнения желудков даже для весенне-летнего сезона, когда основу уловов составляет нагульная молодь. Максимальные оценки накормленности не достигали 2,0 балла (Табл. 4.10).

Таблица 4.9

Объемные коэффициенты встречаемости (VCI, %) основных групп объектов в питании командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря в 1996-2001 гг. в зависимости от размеров и стадий зрелости

| Объекты | самки | | | | |
|---|-----------------------|------------------------|-----------------------|-----------------------|------------------------|
| | < 200 мм | 201-250 мм | | > 250 мм | |
| | стадии 1-4 N=94 | стадии 1-4 N=167 | стадии 5-6 N=32 | стадии 1-4 N=75 | стадии 5-6 N=81 |
| Euphausiidae | 57,4 | 36,9 | 24,7 | 22,9 | 3,0 |
| Amphipoda | 5,32 | 4,5 | 6,5 | 3,8 | 2,9 |
| Decapoda | 9,57 | 6, 2 | 2,7 | 3,3 | 2,5 |
| прочие Crustacea | 1,06 | 2,0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>B. magister</i> взрослые | 0 | 0,9 | 2,9 | 12,4 | 25,6 |
| прочие Gonatidae | 20,2 | 8,4 | 28,1 | 6,3 | 17,1 |
| молодь <i>B. magister</i> и мелкоразмерные Gonatidae | 11,7 | 8,7 | 8,1 | 6,2 | 9,8 |
| донные Cephalopoda | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,3 |
| <i>Theragra chalcogramma</i> | 5,32 | 5,9 | 7,8 | 6,9 | 8,5 |
| рыбы мезопелагического комплекса | 20,2 | 17,3 | 12,8 | 29,6 | 16,1 |
| демерсальные рыбы | 4,26 | 1,6 | 17,0 | 3,9 | 4,5 |
| прочие компоненты | 5,42 | 7,4 | 0 | 4,6 | 6,5 |
| Объекты | самцы | | | | |
| | < 150 мм | 150-200 мм | | 201-250 мм | |
| | стадии 1-4 N=94 | стадии 1-4 N=55 | стадии 5-6 N=38 | стадии 1-4 N=13 | стадии 5-6 N=110 |
| Euphausiidae | 40,00 | 50,27 | 46,03 | 33,381 | 27,75 |
| Amphipoda | 10,00 | 3,723 | 12,12 | 0 | 3,966 |
| Decapoda | 15,00 | 8,717 | 4,268 | 0,5731 | 3,984 |
| прочие Crustacea | 5,00 | 2,845 | 11,08 | 8,596 | 4,558 |
| <i>B. magister</i> взрослые | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 2,87 |
| прочие Gonatidae | 15,00 | 14,53 | 6,767 | 13,539 | 13,53 |
| молодь <i>B. magister</i> и мелкоразмерные Gonatidae | 5 | 2,542 | 6,578 | 0 | 15,312 |
| донные Cephalopoda | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 1,044 |
| <i>Theragra chalcogramma</i> | 5,00 | 0,182 | 0 | 0 | 1,774 |
| рыбы мезопелагического комплекса | 10,00 | 12,45 | 4,776 | 25,573 | 17,9 |
| демерсальные рыбы | 0,00 | 2,24 | 1,524 | 8,596 | 0 |
| прочие компоненты | 5,00 | 1,82 | 6,86 | 9,74 | 7,32 |

Интенсивность питания (средний балл наполнения желудков) командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря в мае-декабре 1996 г. (по: Алексеев, Нигматуллин, 1996, стр. 40, табл. 14, с изменениями)

| Район | Пол | Стадия зрелости* | Месяцы | | | |
|------------------------|-------|------------------|----------|-------------|------------------|----------------|
| | | | май-июнь | июль-август | сентябрь-октябрь | ноябрь-декабрь |
| Олюторско-Наваринский | самцы | 1-2 | 1,0 | 2,1 | 1,0 | 1,1 |
| | | 3-4 | 1,6 | 1,5 | 0,7 | 0,3 |
| | | 5 | 0,7 | 1,1 | 0,4 | 0,1 |
| | | 6 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | - |
| | самки | 1-2 | 0,9 | 1,4 | 0,9 | 0,8 |
| | | 3-4 | 0,7 | 1,7 | 1,0 | 0,5 |
| | | 5 | 0,6 | 0,5 | 0,6 | 0,1 |
| | | 6 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,0 |
| Наваринско-Матвеевский | самцы | 1-2 | 0,8 | 1,3 | 0,8 | 0,9 |
| | | 3-4 | 1,1 | 0,8 | 1,2 | 0,6 |
| | | 5 | 0,8 | 0,8 | 0,7 | 0,3 |
| | | 6 | н/д | 0,0 | н/д | н/д |
| | самки | 1-2 | 1,0 | 0,8 | 1,0 | 1,1 |
| | | 3-4 | 1,2 | 0,6 | 0,6 | 0,6 |
| | | 5 | 0,6 | 0,4 | 0,5 | 0,3 |
| | | 6 | 0,0 | 0,0 | н/д | н/д |

* стадии зрелости определены по шкале Филипповой (1983), см. табл. 1.1.

Объем суточного потребления объема пищи командорским кальмаром определялся несколько раз. Горбатенко с соавторами (1995) оценили его в 2,4-4 % от массы тела. По оценкам Чучукало (2006) суточные пищевые рационы командорского кальмара имеют сезонную динамику и составляют 0,80-1,8 % зимой, 2-2,5 % весной, 4-5 % летом, а к осени снова снижается и показывает наибольший разброс оценок: 0,9-4,7 %. Правда, затем в той же работе приводится оценка годового рациона командорского кальмара (там же, табл. 4), из пересчета которой на сутки получается средний суточный пищевой рацион в размере около 2,3 %, что достаточно близко к оценкам Горбатенко с соавторами. Кузнецова (2004) также указывала на максимальные суточные рационы командорского кальмара летом (порядка 4 %, при средней величине суточного рациона около 1 %).

Оценки суточного потребления пищи более подвижными тропическими эпипелагическими кальмарами показывают величины до 15 % у растущей молодежи и 4-6 % у взрослых кальмаров (Зуев и др., 1985); 7-9 % у растущей молодежи и 4-5,5 % у взрослых кальмаров (Базанов, 1986); до 50 % у быстрорастущей молодежи и 25-30 % у взрослых кальмаров (Липская, 1986; Mangold, 1983). Следует учитывать, что оценки

выполнялись для разных видов кальмаров, самые низкие оценки получены для крупноразмерного вида, обитающего в тропических, но относительно холодных водах течений Перуанского и Гумбольдта (Базанов, 1986), а более высокие оценки получены для самых тепловодных экваториальных видов (Липская, 1986) или при содержании кальмаров в неволе, когда мог иметь место эффект избыточного питания (Микулич, Казак, 1971). Если учесть, что все описанные случаи высоких оценок рационов кальмаров относятся к видам, обитающим в воде с температурой, как правило не ниже +20°C, а температуры обитания командорского кальмара (в разных популяциях диапазон температур различен, но, в целом, он укладывается в +1,5-4,0°C), приведенные оценки суточного рациона, равные 2-4 % массы взрослого кальмара представляются достаточно правдоподобными.

Поскольку для кальмаров характерен высокий уровень метаболизма и высокая скорость переваривания пищи и, в результате, основная масса исследованных особей командорского кальмара характеризуется очень невысоким индексом наполнения желудков (Несис, 1986; Алексеев, Нигматуллин, 1996; Федорец, 2006), даже несмотря на достаточно большие расчетные величины суточных рационов (Липская, 1986; Mangold, 1983). Иногда очень низким индексом наполнения желудков характеризуются даже выборки, состоящие преимущественно из нагульных особей (Кузнецова, Федорец, 1987). В результате возможности оценки интенсивности питания кальмаров посредством оценки размера пищевого комка испытывают некоторые ограничения – этот показатель характеризует лишь «моментальную» оценку интенсивность питания (накормленность).

В связи с этим возрастает актуальность другой оценки – упитанности. Для командорского кальмара применялся коэффициент упитанности по Кларк (Шевцов, 1990; Горбатенко и др., 1995, 2003; Федорец, 2006), что представляется неудачным, поскольку этот коэффициент рассчитывается без учета массы внутренних органов (Clark, 1928). Его использование не учитывает того, что в мышечной ткани кальмаров питательные вещества не откладываются, а основным энергетическим депо является пищеварительная железа («печень») (Чесалин и др., 1975; Несис, 1982; Алексеев, 2017; Bidder, 1966; Nesis, Zuev, 2003; Tafur et al., 2010 и др.), которая удаляется вместе со всеми внутренними органами. Накопление энергетических ресурсов в организме кальмаров почти полностью происходит в пищеварительной железе, которая

обеспечивает выработку пищеварительных ферментов и является основным депо жировых веществ (Несис, 1982; Voucaud-Camou, 1971; Boucher-Rodoni, Mangold, 1977; Blanchier, Voucaud-Camou, 1982, 1984; Bidder, 1966; Nesis, Zuev, 2003). Она достаточно традиционно исследуется с точки зрения ее химического состава и энергетической ценности. В ряде работ пищеварительная железа рассматривается как источник жиров, в том числе в пищевых целях, а также для создания биологически активных добавок (Егорова, Сиренко, 2010; Саяпина и др., 2012; Muthukrishnan et al., 2014). Аккумулирующую способность пищеварительной железы кальмаров предлагается использовать в качестве индикатора: например, трофности вод (Аболмасова и др., 1990), или загрязнения (Rodrigo, Costa, 2017).

В отличие от индексов наполнения желудков, традиционно используемых в биологических анализах командорского кальмара (Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000, 2002; Федорец и др., 1997 А), оценка состояния пищеварительной железы (ее массы или размера) может дать представление об условиях откорма животного не только непосредственно перед поимкой, но и на протяжении некоторого промежутка времени, в течение которого происходило накопление энергетических резервов в печени кальмара. Наиболее точным показателем упитанности является масса печени (индекс печени, относительная масса печени). Такая характеристика использовалась ранее (Шульман, Нигматуллин, 1981) в том числе и для командорского кальмара (Naito et al., 1977; Kubodera, 1982, 1992). В наших исследованиях была введена формализованная оценка размера печени, несколько уступающая прямому взвешиванию по точности, но обеспечивающая быстроту и массовость определений (Алексеев, 2017) (см. стр. 23, 24).

Первые результаты применения индексов размера печени в оценке биологического состояния командорского кальмара показали возможность их использования для оценки изменений стратегии питания в плане накопления энергетических резервов. Осреднённые по месяцам, стадиям зрелости репродуктивной системы и районам индексы размера печени показали наличие общих закономерностей в изменениях размера печени (Рис. 4.9-4.14, табл. 4.10). По мере роста и созревания кальмаров сначала наблюдается постоянное увеличение среднего балла печени – у самцов до 4, иногда до 5 стадии зрелости; у самок до 3 стадии. У самцов при переходе от 5 к 6 стадии, а у самок при переходе к 4 стадии начинается снижение среднего балла печени. Исходя из этого можно предположить, что у самок существует чёткая

дифференциация между нагульным (2-3 стадии) этапом онтогенеза и этапом созревания (4 стадия) и достижением физиологической зрелости (5 стадия), в то время как у самцов процесс нагула продолжается вплоть до 5 стадии, при этом стадии 2 и 3 являются чисто нагульными, а 4 стадия – одновременно нагула и созревания, и даже при переходе к стадии физиологической зрелости (5) у самцов может продолжаться процесс накопления энергетических резервов. Снижение индекса размера печени у самцов отчётливо наблюдается только при переходе в стадию функциональной зрелости (нереста). Примечательно, что по индексу размера печени особи на 1 стадии зрелости у обоих полов практически не отличаются от ювенильных особей. Вероятно, на ранних стадиях онтогенеза, при достаточно высоком уровне потребления пищи, большая часть энергетических поступлений расходуется на быстрый рост, а накопления энергетических запасов и увеличения размеров печени практически не происходит (Табл. 4.11).



Рис. 4.9. Средние индексы размера печени самцов командорского кальмара по стадиям зрелости в западной части Олюторско-Наваринского района в июне-сентябре 1996 г.

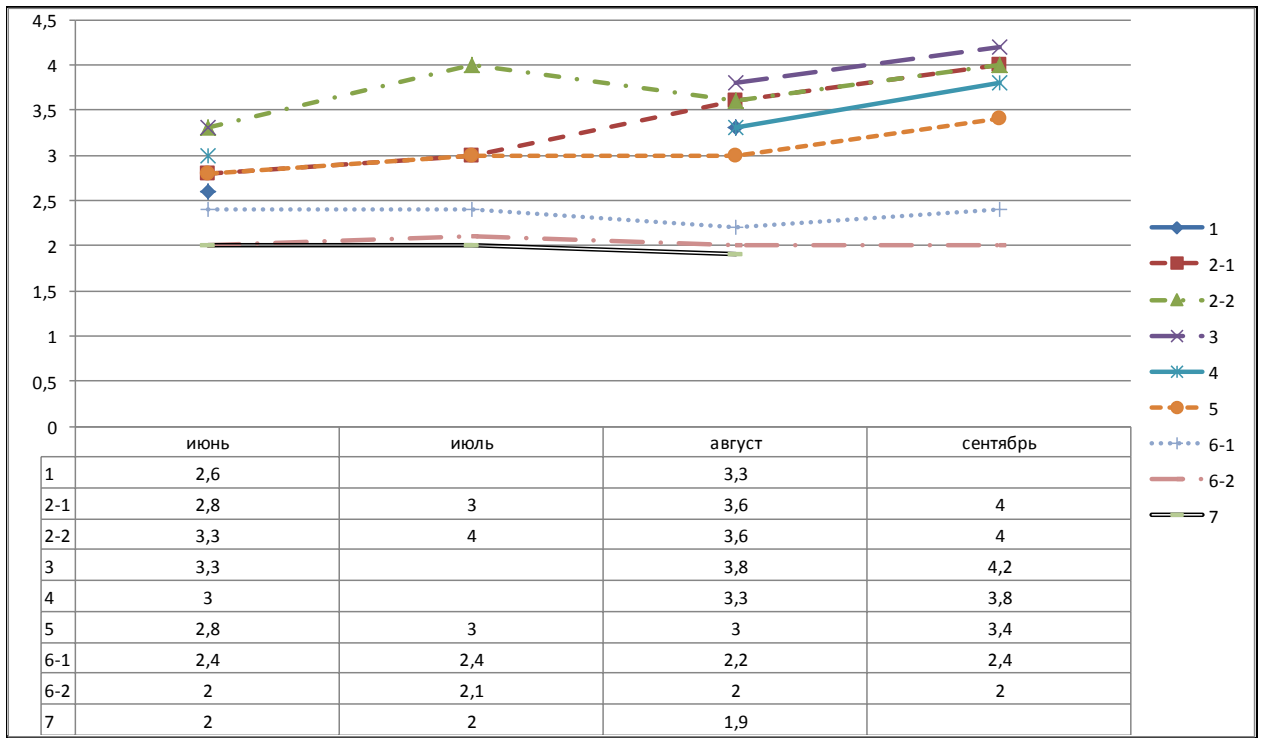


Рис. 4.10. Средние индексы размера печени самок командорского кальмара по стадиям зрелости в западной части Олюторско-Наваринского района в июне-сентябре 1996 г.

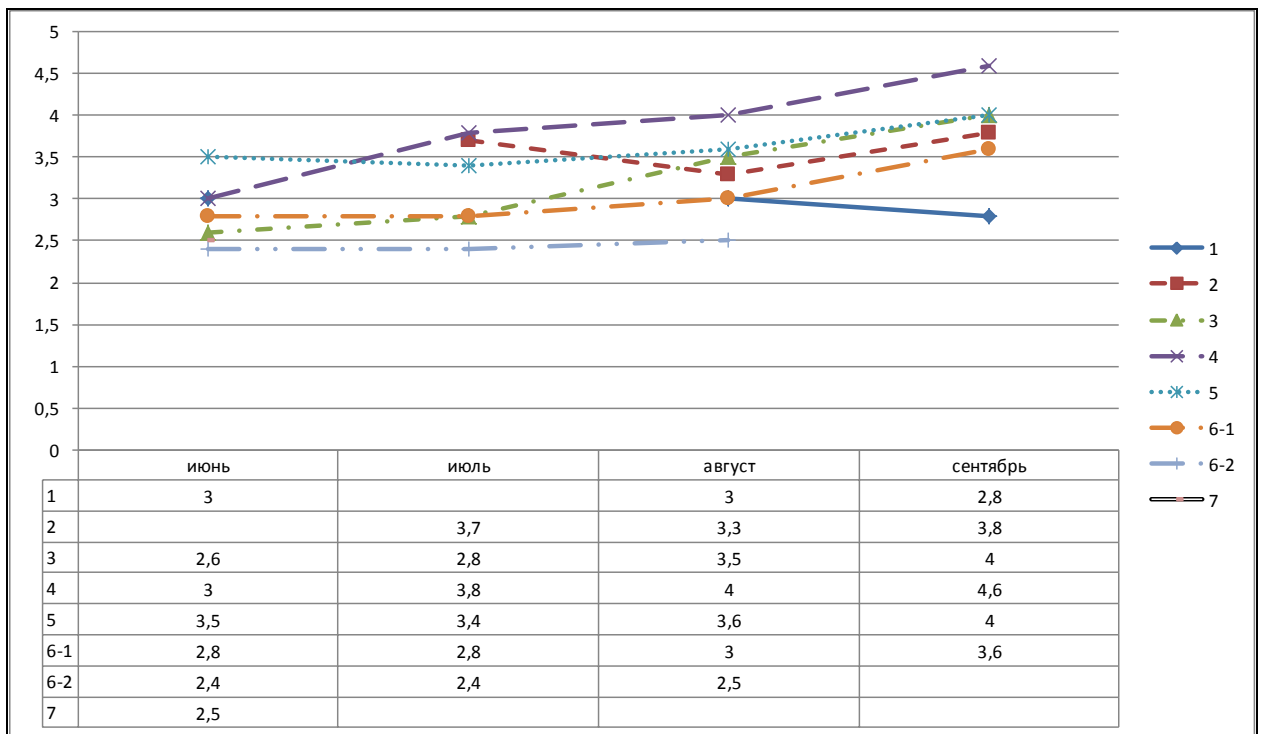


Рис. 4.11. Средние индексы размера печени самцов командорского кальмара по стадиям зрелости в восточной части Олюторско-Наваринского района в июне-сентябре 1996 г.

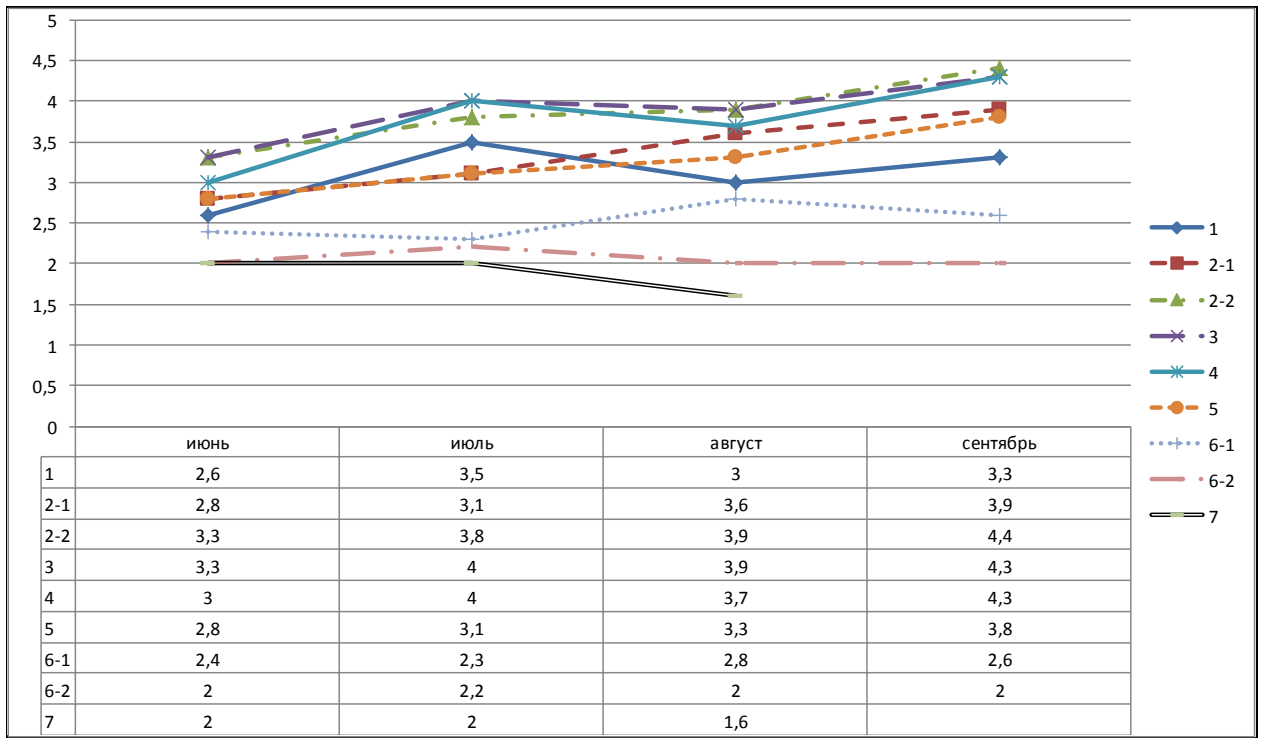


Рис. 4.12. Средние индексы размера печени самок командорского кальмара по стадиям зрелости в восточной части Олюторско-Наваринского района в июне-сентябре 1996 г.

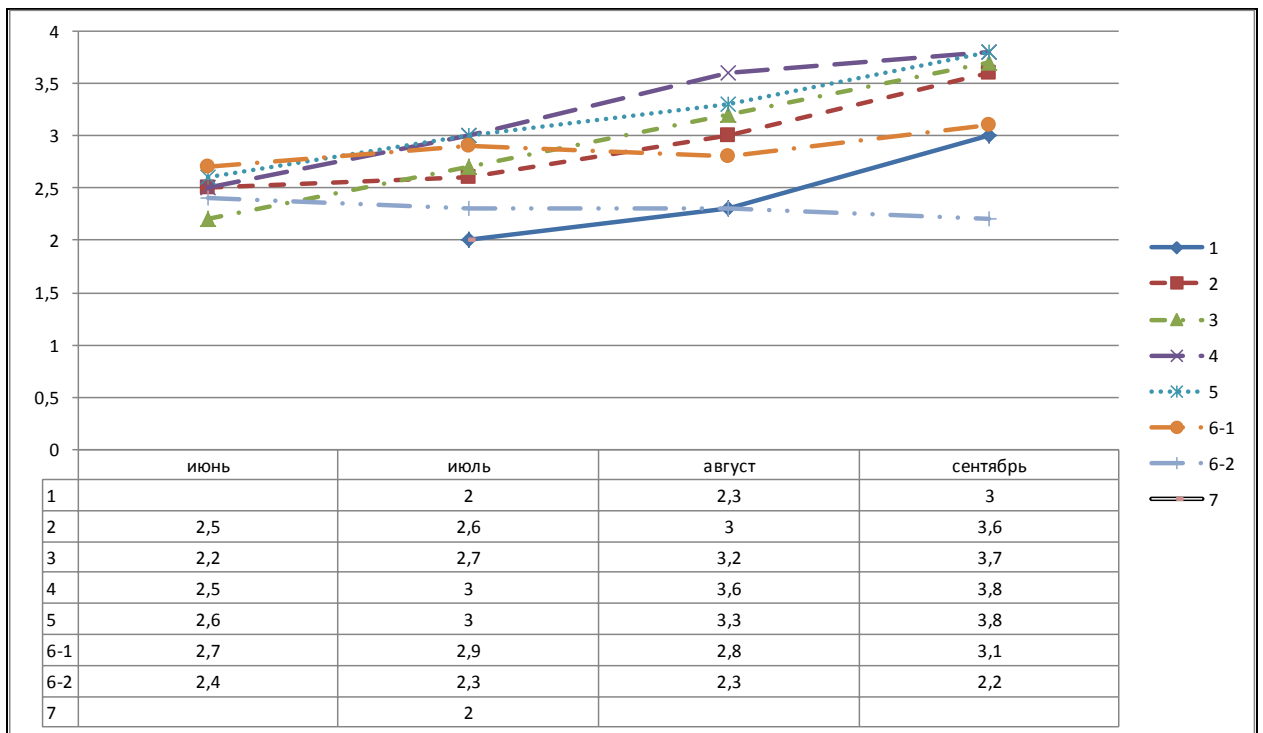


Рис. 4.13. Средние индексы размера печени самцов командорского кальмара по стадиям зрелости в Наваринско-Матвеевском районе в июне-сентябре 1996 г.

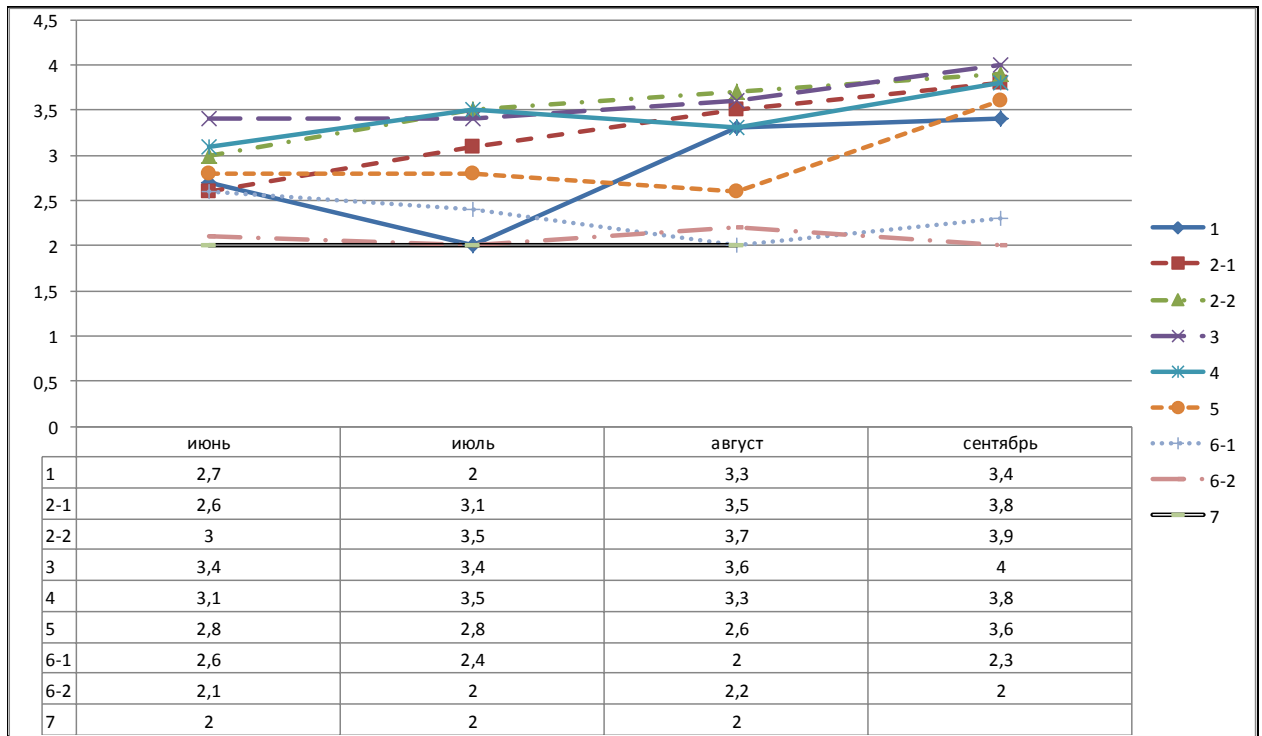


Рис. 4.14. Средние индексы размера печени самок командорского кальмара по стадиям зрелости в Наваринско-Матвеевском районе в июне-сентябре 1996 г.

Таблица 4.11

Средние индексы размера печени ювенильных особей командорского кальмара в Беринговом море в 1996 г. по месяцам и районам

| Олюторско-Наваринский район, западная часть | | | | Олюторско-Наваринский район, восточная часть | | | | Наваринско-Матвеевский район | | | |
|---|------|--------|----------|--|------|--------|----------|------------------------------|------|--------|----------|
| Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Июнь | Июль | Август | сентябрь |
| 3,3 | 3,0 | 3,3 | — | 3,3 | — | 2,6 | — | — | — | — | — |

На стадиях завершения нереста и выбоя (стадии 6-2 и 7) средний индекс размера печени у самок заметно ниже, чем у самцов. Это связано с тем, что в процессе нереста энергетические затраты самок значительно выше, чем самцов, что и приводит к более активному использованию энергетических запасов печени самками. Практически закончившие нерест самцы (стадия 6-2) все ещё сохраняют некоторые энергетические резервы. Сходный вывод был сделан Шевцовым (1990) по сравнению коэффициентов упитанности самцов и самок по Кларк (хотя, вероятно, в этом случае различия в коэффициентах упитанности скорее отражали не реальную упитанность, а различия в

пропорциях тела и в соотношении массы внутренних органов к массе тела у самцов и самок).

По мере нагула и приближения сезона нереста в Беринговом море (с июня по сентябрь) нами наблюдалось постепенное увеличение индекса размера печени, особенно хорошо выраженное у наиболее активно питающихся нагульных и созревающих особей 2-5 стадий, а наиболее упитанные особи кальмаров были отмечены в нагульно-преднерестовом скоплении в районе квазистационарного мезомасштабного круговорота южнее м. Наварин (Олюторско-Наваринский район, восточная часть). Нагульные особи III-IV стадий, составлявшие основу скопления, имели очень высокий средний индекс печени – более 4,0.

Индекс размера печени позволяет оценить межгодовые различия в условиях нагула кальмара (Алексеев, 2017). Например, сравнение данных 1997 и 1998 гг. показывает, что в мае 1998 г. упитанность всех онтогенетических групп кальмара была выше, чем в 1997 г. (Рис. 4.15). Основу уловов в этот период составляли зрелые кальмары весеннего нереста и молодь и нагульные особи осеннего нереста.

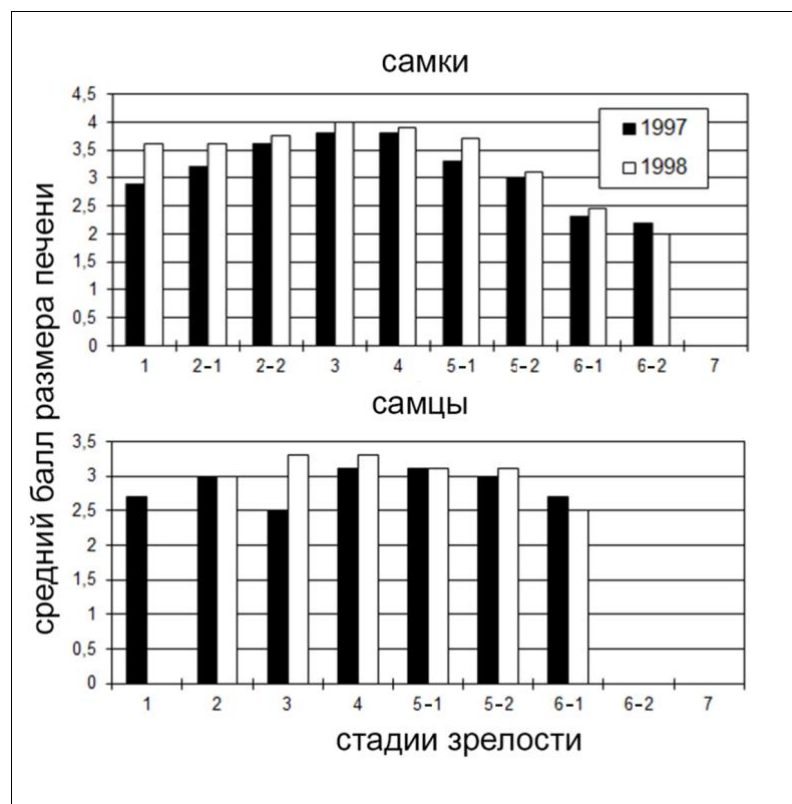


Рис. 4.15. Средний индекс размера печени командорского кальмара в Олюторском заливе в мае 1997 г. (N=1435) и 1998 г. (N=303) (по: Алексеев, 2017, стр. 37, рис. 2)

Сравнение сентябрьских данных тех же лет показывает обратную картину: индекс размера печени всех функциональных групп в 1998 г. ниже, чем в 1997 г. На основании этих результатов был сделан вывод, что в 1998 г., по сравнению с 1997 г., существовали более благоприятные условия нагула кальмаров в весенний период. К осени картина изменилась на противоположную: условия нагула в летние месяцы 1998 г. были оценены как менее благоприятные, чем в 1997 г. (Рис. 4.16).

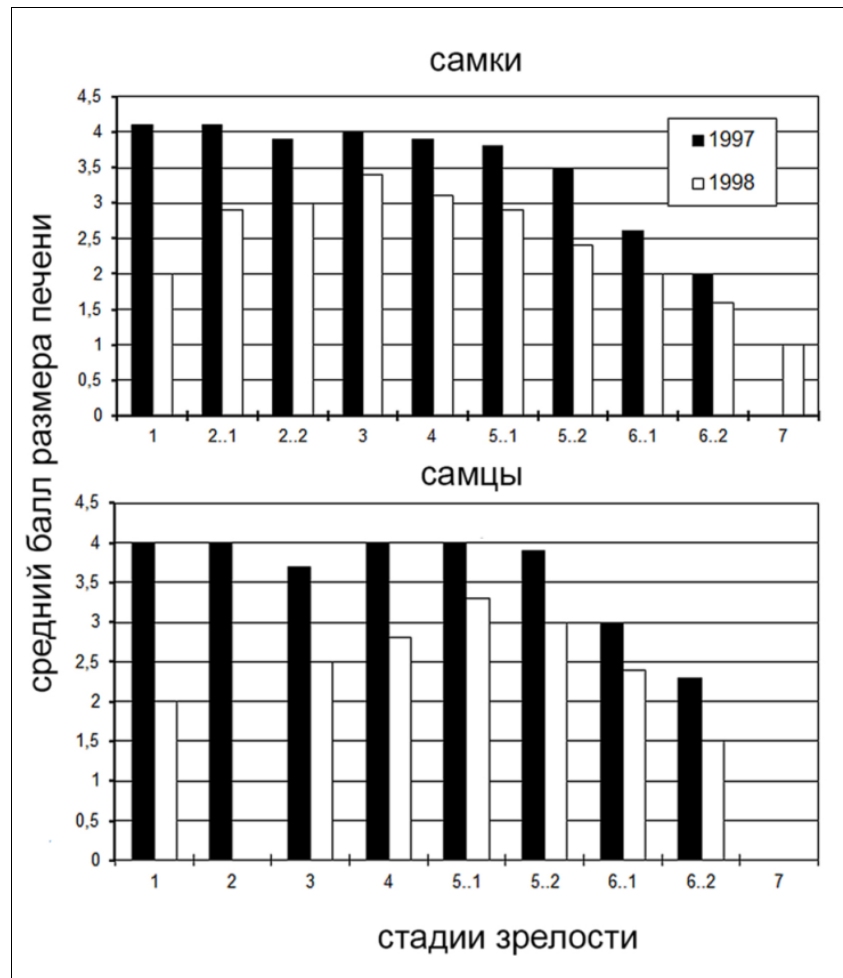


Рис. 4.16. Средний индекс размера печени командорского кальмара в Олюторском заливе в сентябре 1997 г. (N=6230) и 1998 г. (N=1439) (по: Алексеев, 2017, стр. 38, рис. 3)

Суточная ритмика питания командорского кальмара связана с особенностями суточной ритмики его распределения в толще воды. Вероятно, первые данные о суточных вертикальных миграциях командорского кальмара были получены нами (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1989). Тогда же было показано, что в дневное время кальмар питается планктонными ракообразными в узком придонном слое, а ночью распределяется в толще воды, не поднимаясь к поверхности, при этом активность питания ночью снижалась. Сходным образом Раилко (1983) по данным траловых уловов

у Курильских островов отметил, что в ночное время взрослый кальмар поднимается в толщу воды, наполнение желудков уменьшается, в пищевом комке увеличивается доля миктофид и креветок, а молодь питается исключительно планктонными ракообразными. По тем же наблюдениям днем кальмар держится в придонном слое, где интенсивно питается, преимущественно головоногими и мелкими рыбами, которых Раилко определил как молодь тресковых (возможно, это было ошибочное определение: на глубинах более 200 м из тресковых доминирует минтай, и в придонном слое держатся, как правило, крупные взрослые особи (Глубоков и др., 2000; Астафьев, 2004). По нашим данным (Бизиков и др., 1997) в питании командорского кальмара встречаются, в основном, особи минтая в возрасте 0+ и 1+, и логичнее предположить, что командорский кальмар питается ими преимущественно в ночное время, поднимаясь в пелагиаль.

В противоположность приведенным данным можно отметить информацию К.Н. Несиса (1986), согласно которой в Охотском море командорский кальмар питался в пелагиали, в то время как желудки кальмаров из придонных ловов были, в основном, пустыми. Объяснить такое расхождение с приведенными выше данными можно тем, что объемы материала из донных тралений в распоряжении К.Н. Несиса были очень незначительными.

Сходная картина суточного хода интенсивности питания командорского кальмара наблюдалась по нашим наблюдениям за суточной интенсивностью питания командорского кальмара в 2004 и 2006 гг. в Беринговом море: наименьшая интенсивность питания отмечалась ночью, а максимальная – в светлое время суток (Табл. 4.12, 4.13) (Алексеев, Нигматуллин, 1996; Бизиков и др., 1997). Эти же работы показали и уменьшение интенсивности питания от начала лета к осени, по мере накопления в уловах доли особей более поздних стадий зрелости.

Таблица 4.12

Средние индексы наполнения желудка командорского кальмара в Олюторско-Наваринском районе Берингова моря в 1994 г., по месяцам (по результатам работ берингоморской экспедиции по изучению командорского кальмара ВНИРО)

| Месяцы | Время суток | | | |
|-----------------|-------------|------|-------|------|
| | Утро | День | Вечер | Ночь |
| июнь-июль | 1,11 | 1,00 | 1,20 | 0,87 |
| август-сентябрь | 0,46 | 0,58 | 0,70 | 0,36 |
| октябрь-ноябрь | 0,31 | 0,45 | 0,44 | 0,29 |

Изменения интенсивности питания (средний балл наполнения желудков) командорского кальмара в течение суток (по данным траловой суточной станции 7-8 сентября 1996 г) (по: Бизиков и др., 1997, с изменениями)

| Время траления | Наполнение желудков | |
|----------------|---------------------|-------|
| | Самцы | Самки |
| 14.15-15.15 | 1,2 | 1,8 |
| 16.55-17.55 | 1,1 | 1,2 |
| 21.00-22.00 | 0,7 | 0,8 |
| 01.00-02.00 | 0,6 | 0,8 |
| 05.00-06.00 | 1,0 | 1,7 |
| 09.00-10.00 | 2,6 | 1,4 |

При рассмотрении трофических связей командорского кальмара следует исходить из его пищевой стратегии, которая может быть определена как широко-оппортунистическая и сходна с таковой у минтая (Волков и др., 1990; Глубоков и др., 2000), доминирующего в сообществах эпипелагиали Берингова моря к качеству консумента 3-4 порядков (Шунтов и др., 1997), так же как и командорский кальмар в мезопелагиали.

По данным обзоров литературных данных о составе питания рыб, морских млекопитающих и птиц (Акимушкин, 1954; Тарасевич, 1963; Ефимкин, 2014; Okutani, Nemoto, 1964; Okutani et al., 1976; Kawakami, 1980; Okutani et al., 1988; Gudmundson et al., 2006; Nesis, Nikitina, 1995; Ohizumi et al., 2000) командорский кальмар отмечен в рационе большинства крупных и средних хищников Северной Пацифики: всех дальневосточных лососей, минтая, макруросов, морских окуней, палтусов, морского леща, угольной рыбы, крупных скатов и полярной акулы, кайры в Северо-Западной Пацифике и в Охотском море, из морских млекопитающих – у северного морского котика, северной морской белокрылой свиньи и кашалота. Состав цестодофауны командорского кальмара в западной части Берингова моря указывает на то, что основными хозяевами паразитов, отмеченных в командорском кальмаре, являются морские млекопитающие и птицы. Также отмечено, что зараженность командорского кальмара возрастает в прибрежных районах, где выше численность основных хозяев (Номоконова, 2000). Багров (1982) по составу паразитарной гельминтофауны командорского кальмара также указывал на то, что он является объектом питания морских млекопитающих и лососевых рыб.

Некоторые хищные рыбы Северной Пацифики хотя и указываются в качестве потребителей командорского кальмара, (Jereb, Roper, 2010), на самом деле, вероятно,

могут потреблять его только эпизодически и случайно. Так, например, треска является по преимуществу обитателем придонных вод шельфа (Бизиков и др., 1997) и почти не пересекается со взрослым (придонным) командорским кальмаром. Также вероятно ошибочным является отнесение к потребителям командорского кальмара липарид и батилагов (Jereb, Roper, 2010), которые либо по степени подвижности и строению челюстного аппарата, либо из-за небольших размеров вряд ли являются потребителями командорского кальмара (возможно, за редкими исключениями потребления погибающих выбойных кальмаров или случайного потребления параларв и ранней молодежи).

На этапе ранней молодежи, ведущей пелагический образ жизни, командорский кальмар выступает прямым конкурентом планктоноядных пелагических рыб, в первую очередь молодежи минтая (Алексеев, Нигматуллин, 2002), потребляющей преимущественно те же группы планктонных ракообразных, что и кальмар (Глубоков и др., 2000). Сезонность массового присутствия молодежи командорского кальмара в пелагиали (весна-начало лета) определяет его конкуренцию с другими планктоноядными видами, нагуливающимися в тот же сезон. В целом создается весьма сложная сеть связей командорского кальмара как пищевого конкурента практически со всеми другими представителями консументов 2-3 порядка пелагиали. Одновременно параларвы и мелкоразмерная ранняя молодежь выступает по отношению к тем же видам в качестве жертв (Чучукало, 2006). Молодь командорского кальмара является достаточно обычным компонентом питания нагульных дальневосточных лососей (Sobolevsky, 1996). Горбатенко с соавторами (2003) даже предполагали достаточно напряженные конкурентные отношения между командорским кальмаром и минтаем, вплоть до вытеснения одного вида другим из районов повышенной продуктивности в результате пищевой конкуренции (там же, стр. 225). При том, что степень выедания кормовой базы в этих исследованиях никак не оценивалась, такой вывод представляется недостаточно обоснованным. Чучукало (2006) оценивал кормовую базу пелагиали как избыточную, что также не свидетельствует в пользу напряженных конкурентных отношений между командорским кальмаром и минтаем в пелагиали. Исчезновение командорского кальмара из района, в котором образовалось скопление минтая, описанное Горбатенко, на мой взгляд проще объяснить несопряженностью миграций этих двух видов. Различия в способностях этих двух видов к миграциям были рассмотрены ранее (стр. 98-99). В

той же работе (Горбатенко и др., 2003) авторы указывали на то, что острота пищевой конкуренции минтая и кальмара снижается в связи с тем, что кальмар питается, в основном, в дневное время, а минтай – вечером и ночью. Отношения хищник-жертва между минтаем и командорским кальмаром этими авторами не рассматривались и данные о составе питания минтая не приводились.

По мере роста и погружения в придонные слои мезопелагиали и батиали контакты командорского кальмара с комплексом эпипелагических консументов 2-4 порядка ослабевают, хотя они и отмечаются в питании взрослых кальмаров (см. табл. 4.3, 4.4). Возрастает доля в диете командорского кальмара планктоноядных рыб мезопелагического комплекса. Поскольку основу рациона многих мезопелагических рыб в районах обитания командорского кальмара также составляют планктонные ракообразные (Косенок, Свиридов, 2006), то они выступают по отношению к командорскому кальмару не только как объекты питания, но и как пищевые конкуренты, образуя разнонаправленную сеть трофических связей. Нигматуллин и Чесалин (2008) пошли даже дальше, предположив факт коэволюции кальмаров и миктофид.

Орлов (2000) указывал на командорского кальмара как на основной вид кальмаров в питании крупных придонных мезопелагических рыб. По его данным он почти в равной степени присутствовал в питании угольной рыбы, малоглазого макрураса, белокорого, черного и стрелозубых палтусов, полярной акулы, северного морского окуня и крупных скатов. Для всех этих видов, во всех районах (северные Курильские острова, юго-восточная Камчатка, западная часть Берингова моря) встречаемость командорского кальмара в желудках составляла, в большинстве случаев, 10-20 % (без указания доли в пищевом комке). Автор указывает, что в основном он встречался в питании рыб, охотящихся в некотором отрыве от дна, но перечислены были почти все крупные хищники. Было отмечено, что доля кальмаров в питании возрастает с увеличением размеров рыб у северного морского окуня и скатов. У черного палтуса наибольшая доля кальмара в питании отмечалась у Курильских островов и юго-восточной Камчатки, в то время как в Беринговом море палтус в значительной степени ориентировался на питание отходами масштабного промысла минтая.

По нашим данным командорский кальмар в придонной стадии жизненного цикла в питании минтая остается достаточно постоянным и значимым, но уже второстепенным, компонентом питания (Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000, 2002). При

этом в период нереста командорского кальмара резко возрастает доля командорского кальмара в питании малоглазого макруруса *Albatrossia pectoralis* и тихоокеанской полярной акулы *Samniosus pacificus*. Нами было сделано предположение, что существует связь питания малоподвижных мезо- и батипелагических крупных хищников с появлением значительной биомассы командорского кальмара в районах нерестилищ на стадии выбоя, когда, в силу утраты подвижности, он становится легкодоступной добычей для макрурусов и полярной акулы.

Описанные особенности изменений трофических связей в процессе онтогенеза командорского кальмара позволили говорить о роли командорского кальмара как «лифта», обеспечивающего перенос энергии между водными массами (Алексеев, Нигматуллин, 2000). При этом переносом органического вещества из мезо- и батипелагиали в эпипелагиаль можно пренебречь: подъем выклюнувшихся параларв из (предположительно) придонных глубинных слоев никто не наблюдал, но он, вероятно, происходит достаточно быстро. В таком случае речь может идти только о переносе в приповерхностные слои пелагиали энергетических запасов желточных мешков, которые формируются при питании созревающих кальмаров в мезо- и батипелагиали. Безусловно, значительная часть этой энергии потребляется эпипелагическими хищниками. Однако более существенным представляется не вертикальный, а горизонтальный перенос при поедании активно питающейся молодежи командорского кальмара (являющейся преимущественно консументом 2 порядка) рыбами-консументами 3 порядка (Чучукало, 2006).

Гораздо более существенным в вертикальном переносе является последующее опускание значительной биомассы подростого командорского кальмара из эпипелагиали в придонные слои мезо- и батипелагиали. Частично они потребляются придонно-пелагическими активными мезопелагическими консументами 3-4 порядков (крупным придонным миктоном, окунями, палтусами, угольной рыбой и др.), а окончательно погибающие кальмары выедаются менее подвижными батипелагическими хищниками (акулами и макрурусами). В результате обеспечивается утилизация перемещенной из верхних слоев пелагиали энергии непосредственно к представителям высших трофических уровней, в отличие от недоступного им напрямую, в силу мелкофракционности, оседающего вещества сестона.

Таким образом, мы можем охарактеризовать командорского кальмара как одного из наиболее массовых консументов 3-4 порядка мезопелагиали Северной Пацифики. Он характеризуется, в целом, оппортунистической стратегией питания имеющей черты адаптации к сезонной динамике населяемых им сообществ Северной Пацифики. Командорский кальмар не вступает в напряженные трофические взаимоотношения с наиболее массовым консументом того же уровня в эпипелагиали – минтаем, являясь для него преимущественно, второстепенным объектом питания и, одновременно, мало значимым эпизодическим хищником. Также, являясь на определенном этапе онтогенеза компонентом макроэпипланктона, он является объектом питания широкого круга других эпипелагических хищников, преимущественно консументов 3-4 порядка. Достаточно важной особенностью командорского кальмара является роль нисходящего «лифта» энергии для крупных массовых мезопелагических хищников (палтусов, макрурусов, акул).

С точки зрения стратегии использования энергетических резервов, тесно связанной с описанной стратегией размножения (в первую очередь это растянутость и порционность нереста при практически полном прекращении на этом этапе пищевой активности), такая стратегия в классификации использования пищевых ресурсов двутворчатых моллюсков получила название «консервативной стратегии» («conservative strategy») (Bayne, Worrall, 1980; Hawkins et al., 1985, p. 282). При этом он обладает уникальной особенностью – наличием резервного источника энергии в виде фонда ооцитов, часть которого в условиях недостаточной кормовой базы может быть использована на компенсаторную резорбцию, для энергетического обеспечения реализации хотя бы части репродуктивного фонда.

4.6. Генетические исследования и идентификация популяционной принадлежности

Первые попытки анализа систематического положения и внутривидовой структуры командорского кальмара молекулярно-биохимическими методами связаны с электрофоретическим анализом холинэстераз зрительных ганглиев (Шевцов, Эпштейн, 1986). Была показана возможность определения на этой основе популяционной принадлежности кальмаров (Ковалев и др., 1990). Однако в дальнейшей практике исследований командорского кальмара эти разработки использованы не были.

Примерно в то же время П.Н. Катугиным, кроме электрофоретического анализа холинэстераз зрительных ганглиев, стало развиваться сходное направление: электрофоретический анализ водорастворимых тканевых белков командорского кальмара (Катугин, 1989 А,Б, 1998; Katugin, 1995 А). Вполне логично в качестве материала электрофоретического анализа, кроме тканей ганглиев, были выбраны белки неспецифических мышечных тканей кальмара. Сбор такого материала в массовом количестве несложен, а овладение методикой сбора легко даже для непрофессионалов, что обеспечивает возможность получения массового и разнообразного материала (в отличие, к примеру, от тех же зрительных ганглиев, сбор которых требует пусть и не уникальной, но некоторой специальной подготовки).

Первоначально (Katugin, 1995 А) по исследованным выборкам были выделены три кластера: Японское море, залив Аляска и третий, наиболее обширный, охватывающий тихоокеанскую сторону Курильских островов, Восточную Камчатку с Командорскими островами и западную часть Берингова моря. Автором было отмечено, что минимальные генетические различия между выборками внутри третьего, самого большого кластера могут быть обусловлены либо естественным отбором на ранних стадиях жизненного цикла, либо наличием нескольких нерестовых группировок (то есть статус обнаруженных различий трактовался как инфрапопуляционный).

В дальнейших исследованиях в этом направлении к анализу были привлечены дополнительные выборки из залива Аляска и, что важно, из Охотского моря. В результирующей работе (Катугин, 1998) анализ внутривидовых связей у командорского кальмара был выполнен с использованием ферментных белков как тканей мантии, так и зрительных ганглиев. Поскольку структура белков обусловлена генетически, этот метод, безусловно, является одним из методов генетического анализа, что и было показано и использовано на практике О.Н. Катугиным (1998). Электрофоретический анализ очень обширного материала позволил оценить степень родственных связей почти на всем ареале командорского кальмара. Ряд дендрограмм генетических дистанций, полученных в результате данным автором по разным наборам локусов (Рис. 4.17, 4.18), имел некоторые частные различия, но все они, безусловно, указывали на существенную генетическую обособленность трех больших кластеров: (1) из Японского моря, (2) из залива Аляска и (3) Берингова и Охотского морей и Курильских островов (Катугин, 1998: стр. 116, рис. 18).

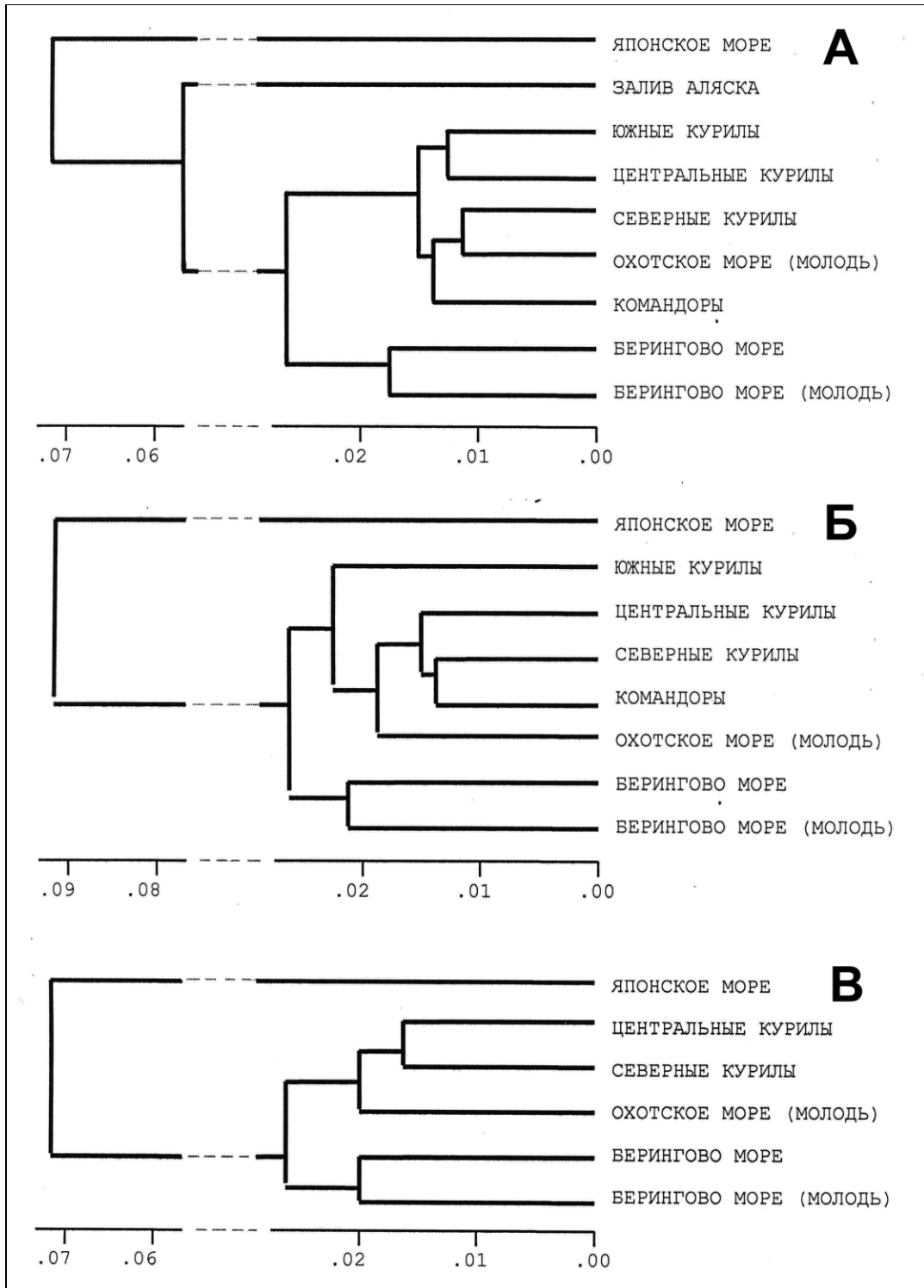


Рис. 4.17. Генетические дистанции по разным наборам локусов для выборок *Berryteuthis magister*, объединенных по основным районам Северной Пацифики. А – локусы Pgd, Pgm-1, Mdh-2, Ugp. Б – локусы Pgd, Pgm-1, Mdh-2, Ldh-2, Aat-2, Idh-1, Ugp. В – локусы Pgd, Pgm-1, Mdh-2, Ldh-2, Aat-2, Idh-1, Pnr, Pcp-2, Fh-1, Ugp. Шкала генетических дистанций D/R (Rogers, 1972) (по Катугин, 1998: стр. 117-119, рис. 19-21)

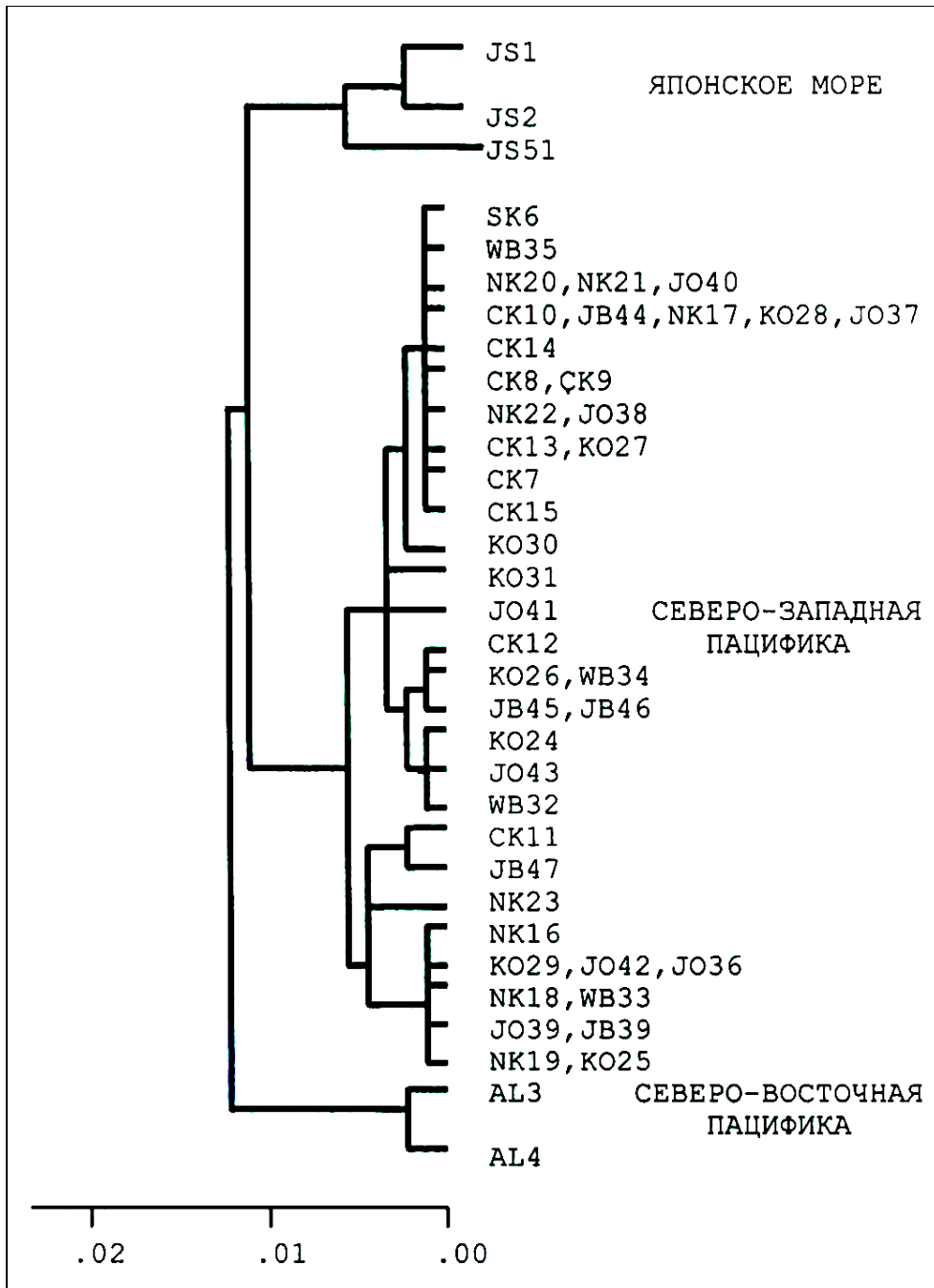


Рис. 4.18. Генетические дистанции между индивидуальными выборками командорского кальмара из Северной Пацифики: JS – Японское море; AL – залив Аляска; WB, JB – западная часть Берингова моря; КО – Командорские острова; SK, СК, НК – тихоокеанская сторона Курильских островов; JO, КО – Охотское море. Генетические дистанции по Nei, 1972 (по: Катугин, 1998, стр. 116, рис. 18).

Изменение набора анализируемых локусов, при этом, показывает наличие хорошо выраженного генетического своеобразия населения Японского моря, залива Аляска и обширного региона, включающего в себя Берингово и Охотское море с сопредельными водами с генетической дистанцией 0.08 и более. Картина родственных связей внутри Берингова и Охотского морей с прилегающими к ним островными дугами по разным

наборам локусов оказывается неустойчивой. Возможно, что при уровне генетической дистанции (Rogers, 1972: по Катугин, 1998) порядка 0,02 и менее выборки локусов группируются в значительной степени случайно и не всегда определены устойчивыми генетическими различиями между районами, из которых взяты выборки.

В западной части Тихого океана полученные дендрограммы показывали, как правило, генетическое сходство выборок из Берингова моря с одной стороны и из Охотского моря и Курильских островов – с другой. Такое деление, в целом, прослеживалось по всем наборам локусов, хотя отдельные противоречия и имели место. Результаты работы позволяют говорить о наличии в северной части Тихого океана четырех основных группировок имеющих, как предположил сам автор, популяционный статус, а также дифференцированных географически: в Японском море, Охотском море, Беринговом море с сопредельными участками северо-западной части Тихого океана и в заливе Аляска. Примечательно, что результаты этой работы О.Н. Катугина не подтвердили высказывавшихся ранее (да и после) опубликования результатов работы предположений о существовании самостоятельных популяционных образований в южной части Охотского моря (в противовес «североохотоморской популяции») и в Беринговом море.

В дальнейшем результаты электрофоретического анализа белков были дополнены анализом митохондриальной и ядерной ДНК командорского кальмара (Katugin et al., 2006; 2015; Бочарова, Толочкова, 2013), на основании которых были даны оценки внутривидовой структуры командорского кальмара, и его положения в системе гонатид.

Сравнение результатов применения молекулярно-генетических и классических (сравнительно анатомических и морфологических) методов на родственных группах кальмаров показало, что в ряде случаев молекулярно-генетический анализ хорошо выявляет наличие родственных связей на надвидовых уровнях (от рода и выше), но при этом может давать сбои на более низком (подродовом и ниже) уровне (Алексеев, 1992; Alexeyev, 2003; Anderson, 2000; Vecchione et al., 2005), а результаты молекулярно-генетического анализа могут быть некорректны в случае некорректного выбора внешней группы (Алексеев, 1991; Augustin, Grant, 1988). Однако результаты всех работ, посвященных молекулярно-генетическому анализу внутривидовой структуры командорского кальмара, выполненные разными авторами, дают вполне сопоставимые данные, а также не противоречат, в целом, результатам пространственно-

биологического (экологического) анализа, которые будут приведены ниже, что позволяет считать имеющиеся результаты молекулярно-генетических исследований достаточно достоверными.

Обобщенные результаты анализа внутривидовой структуры командорского кальмара разными методами приведены Катугиным (Katugin, 2002). Как и полученные ранее данные, они приводят к следующему пониманию пространственной структуры ареала командорского кальмара:

япономорская популяция, практически полностью изолированная и достигшая в своей дифференциации таксономического уровня – обособления в Японском море самостоятельного подвида;

популяция залива Аляска, в значительной степени изолированная и имеющая хорошо выраженные черты генетической дифференциации от других участков ареала;

конгломерат популяционных образований на акватории, включающей в себя Берингово море, прикурильские воды Тихого океана и Охотское море, вероятно, образованный двумя популяциями (охотоморской и берингоморской), обмен между которыми препятствует четкой дифференциации между ними.

Исследования митохондриальной ДНК командорского кальмара выполнялись также в 2012 г. сотрудниками ВНИРО Е.С. Бочаровой и М.Е. Толочковой по материалам, собранным в Охотском море западнее острова Атласова, на участке шельфа и шельфового склона тихоокеанской стороны Курильских островов, у Юго-Восточной Камчатки и в Корьякском районе Берингова моря. По результатам секвенирования фрагмента митохондриального гена COI (1 субъединица цитохром-оксидазы) как основного маркера метода ДНК-штрихкодирования (баркодинга) было обнаружено 15 гаплотипов, из которых наиболее распространенными были гаплотипы (Нар1 и Нар2), которые встречались во всех местах сбора материала, но с разной частотой (Рис. 4.19).

Также были обнаружены редкие гаплотипы, частота встречаемости каждого из них была не более 12% (Рис. 4.20): в районе о. Атласова Нар3, Нар4, Нар5, Нар6, Нар7, Нар8, Нар11, Нар12 вместе составляли 48%, у северных курильских островов Нар4, Нар6, Нар10, Нар15 вместе составляли 12%, у Юго-Восточной Камчатки Нар3, Нар5, Нар6, Нар8, Нар9 вместе составляли 21%, в Берингово море Нар3, Нар4, Нар5, Нар6, Нар7, Нар8, Нар9, Нар10, Нар13, Нар14 вместе составляют 34%. Авторами был сделан вывод об уменьшении доли гаплотипов Нар1 и Нар2 с охотоморской стороны

Курильских островов и и увеличение доли редких гаплотипов, что было интерпретировано как большая генетическая разнородность охотоморских кальмаров в отличие от всех выборок с тихоокеанской стороны Курильских островов и Восточной Камчатки.

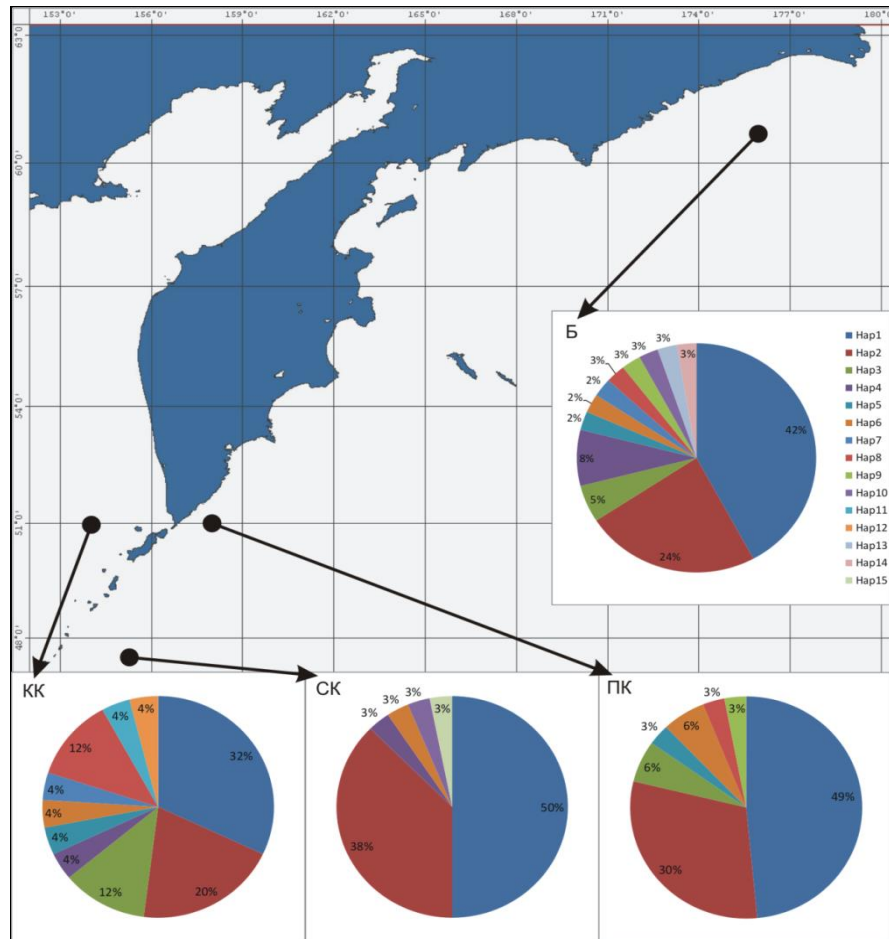


Рис. 4.19. Карта-схема района исследований *Beryteuthis magister* и частоты гаплотипов в местах сбора материала. Условные обозначения: КК – район сбора проб в Камчатско-Курильской подзоне; СК – район сбора проб в Северо-Курильской зоне; ПК – район сбора проб в Петропавловско-Командорской подзоне; Б – район сбора проб в Беринговом море (по: Бочарова, Толочкова, 2013, рис.1)

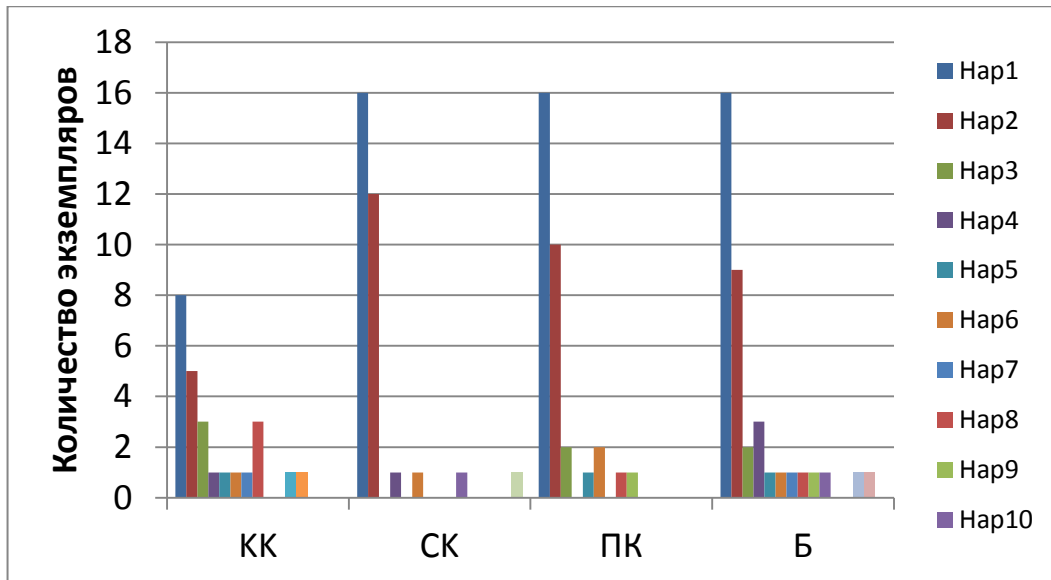


Рис. 4.20. Распределение гаплотипов по митохондриальному гену COI у командорского кальмара в исследуемых местообитаниях. Условные обозначения: КК – Камчатско-Курильская подзона; СК – Северо-Курильская зона; ПК – Петропавловско-Командорская подзона; Б – Берингово море (по: Бочарова, Толочкова, 2013, рис. 2)

Были обнаружены некоторые генетические различия между выборками кальмаров из Охотского моря с одной стороны и тихоокеанской стороны Курильских островов и Восточной Камчатки и Берингова моря с другой стороны по соотношению гаплотипов митохондриальной ДНК. Охотоморская выборка характеризуется наиболее низкой долей массовых гаплотипов и высокой представленностью редких и уникальных гаплотипов. Все остальные выборки показали большее сходство между собой, чем с охотоморской выборкой. В целом, такие выводы укладываются в схему, предложенную О.Н. Катугиным, однако они показали, что, по крайней мере в отдельные периоды могут возникать различия между группировками кальмаров с охотоморской и тихоокеанской сторон Курильских островов, а последняя может иметь черты сходства с населением Берингова моря. Этого и следовало ожидать исходя из сложной структуры населения командорского кальмара прикурильских вод, со слабо предсказуемым смешением особей двух популяций (Алексеев, 2009).

К сожалению, впоследствии упомянутая работа не была продолжена и основная задача – нахождение маркеров для индивидуальной молекулярно-генетической дифференциации особей охотоморского и берингоморского происхождения – не была выполнена. Однако обнадеживающие результаты в плане популяционной индивидуальной принадлежности кальмаров были получены Ф.В. и А.В. Лищенко по результатам анализа морфологических обликов статолитов командорского кальмара

(Лищенко, Лищенко, 2017), что позволяет надеяться, в перспективе, решить проблему индивидуальной популяционной принадлежности в районах смешения популяций командорского кальмара.

Интересная попытка анализа внутривидовых связей на основании анализа морфометрических характеристик гладиусов командорского кальмара была предпринята Катугиным с соавторами (Katugin et al., 2004) (Рис. 4.21). Безусловной удачей этого сравнения является подтверждение специфичности населения Японского моря, так же, как это показывает молекулярно-генетический анализ (см. рис. 4.17, 4.18).

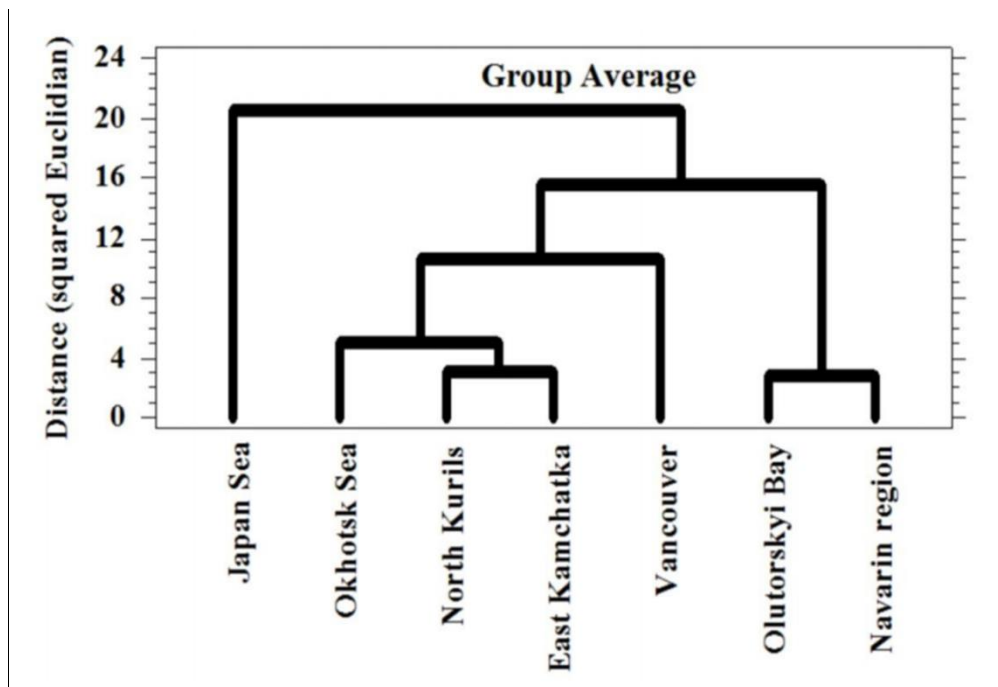


Рис. 4.21. Результаты кластерного анализа морфометрических характеристик гладиусов командорского кальмара из разных районов Северной Пацифики (По: Katugin et al., 2004, p. 31, fig. 17)

Остальные районы Северной Пацифики оказались сгруппированы образом, существенно отличающимся от результатов молекулярно-генетического анализа. Так, группа особей из восточной части зал. Аляска оказалась по результатам такого анализа объединена с особями из западной части Тихого океана и Охотского моря, а кальмары из Берингова моря оказались выделены в отдельную группу. Причиной такого несоответствия данным молекулярно-генетического анализа может быть то, что межпопуляционные различия, даже если они существуют, были «зашумлены» индивидуальной изменчивостью пропорций гладиусов.

Резюмируя весь комплекс результатов как молекулярно-генетических, так и биохимических исследований генетической популяционной структуры командорского кальмара можно прийти к следующим заключениям: в пределах ареала командорского кальмара четко выделяются две популяции, безусловно являющиеся независимыми и в значительной степени изолированными – популяция Японского моря и популяция залива Аляска. Изоляция япономорской популяции почти полная и, видимо, уже достаточно длительная, приведшая в итоге к накоплению отличий от остального населения командорского кальмара на таксономическом (как минимум подвидовом) уровне. Популяция залива Аляска характеризуется достаточно высокой степенью своеобразия, однако отличия не достигли уровня, позволяющего говорить о ее таксономической самостоятельности. Вероятно, имеет место незначительный обмен аляскинской популяции с населением Берингова моря.

В пределах огромной акватории, охватывающей Берингово и Охотское моря и все прибрежные воды Тихого океана от северной Японии до западных Алеутских островов, существует огромное надпопуляционное образование со сравнительно незначительными генетическими различиями между основными районами. Наиболее вероятным представляется существование двух популяций, в Беринговом и Охотском морях. Некоторые генетические отличия между двумя этими районами все-таки отмечены, однако их уровень столь незначителен, что следует говорить о достаточно свободном обмене между этими популяциями – настолько, что генетические различия между ними минимальны – то есть они являются открытыми по отношению друг к другу.

5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ КОМАНДОРСКОГО КАЛЬМАРА

5.1 Популяции командорского кальмара

Описанные в главе 4 особенности биологии командорского кальмара в комплексе с уточненной характеристикой его жизненной формы определяют набор требований, необходимых для существования независимых и устойчивых самовоспроизводящихся популяций командорского кальмара.

Характеристика командорского кальмара как пассивно-нектонного вида с планктонной личиночной стадией означает, что его миграции, как на стадии пелагической планктонной молоди, так и на стадии придонно-пелагических взрослых особей могут осуществляться исключительно с использованием систем течений в местах обитания командорского кальмара. В этих системах течений в пределах ареала кальмара должны выделяться замкнутые циркуляции, которые, в конечном счете, обеспечивали бы попадание растущих кальмаров в районы, пригодные для нереста. Затем должно быть обеспечено попадание выклюнувшихся планктонных парalarв в районы, где они, перейдут к придонному образу жизни. После этого кальмары должны попасть в систему течений, которая обеспечивает миграции взрослых особей обратно к нерестилищам. В результате будет обеспечено замыкание как миграционного, так и жизненного циклов. Такая система течений, в целом, образует основу ареала популяции, в пределах которой есть возможность для выделения репродуктивной и нагульной зон. Эти зоны могут в разной степени перекрываться, или же быть пространственно разобщены.

Продолжительность жизни командорского кальмара налагает определенные условия на водные системы, которые могут рассматриваться в качестве основы для возникновения независимой популяции командорского кальмара. Поскольку было показано (Алексеев, 2009; Алексеев и др. 2017), что скорость миграций командорского кальмара сравнима со скоростью дрейфа воды в течениях, с которыми мигрирует командорский кальмар, существование независимой популяции в пределах системы течений, круговорот воды в которых осуществляется за срок, существенно превышающий продолжительность жизни командорского кальмара, возможно только при условии существования на протяжении круговорота цепочки районов, в которых

может происходить нерест. В таком гипотетическом случае замкнутый миграционный цикл может быть кратен нескольким онтогенетическим циклам. Системы с продолжительностью циркуляции, сравнимой с продолжительностью жизненного цикла, безусловно подходят для существования популяции командорского кальмара (если в пределах района циркуляции есть условия для нереста). В циркуляциях небольшого масштаба существование популяции командорского кальмара возможно при условии многократного повторения миграционного цикла в течение одного онтогенетического цикла.

На практике, по данным всех имеющихся у нас наблюдений, миграции и закономерное циклическое изменение биологического состояния командорского кальмара, которые могут интерпретироваться как признаки существования независимой популяции, наблюдаются в четырех системах циркуляции, сравнимых по масштабам и срокам циркуляции с продолжительностью жизненного цикла командорского кальмара. В пределах российских вод Северной Пацифики это циркуляции вод в Беринговом, Охотском и Японском морях (см. главу 2). За пределами российских вод требованиям к существованию независимой популяции командорского кальмара отвечает залив Аляска.

Последние исследования популяционной структуры командорского кальмара как молекулярно-генетическими методами (Катугин, 1989 А, 1998; Katugin et al., 2006 А), так и на основании особенностей изменения основных биологических характеристик командорского кальмара в различных частях его ареала (Федорец и др., 1997 А; Аюпов, 2003; Алексеев, 2006 А, 2007, 2012 Б, 2018; Алексеев и др., 2017) дают достаточно сходную картину пространственно-популяционной структуры командорского кальмара. Набором признаков, достаточных для признания популяционного ранга, обладают совокупности особей из районов, которые соответствуют выделенным выше акваториям, соответствующим требованиям к существованию популяции командорского кальмара: залива Аляска, Японского моря, а также Охотского и Берингова морей с прилегающими акваториями Тихого океана. Последняя совокупность может рассматриваться как единая суперпопуляция по результатам молекулярно-генетических исследований (Катугин, 1998; Katugin, 2006 А), но особенности пространственной биологии и 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 и особенностями структуры вод Охотского моря с одной стороны и Берингова моря с сопредельными водами Тихого океана с другой стороны, которые определяют специфические особенности биологии и пространственной организации командорского кальмара в Охотском и Беринговом морях (см. гл. 2), скорее характерных для разных популяций. Недавние работы, показавшие наличие значимых различий в морфологии статолитов между кальмарами из Охотского и Берингова морей (Лищенко, Лищенко, 2017; Lischenko et al., 2017 В), а также молекулярно-генетические исследования Е.С. Бочаровой и М.С. Толочковой (2013) свидетельствуют о том, что различия между охотоморской и берингоморской популяциями командорского кальмара могут оказаться глубже, чем представляется по результатам молекулярно-генетического анализа.

Таким образом, сочетание результатов, полученных методами классических гидробиологических исследований с результатами молекулярно-генетических исследований командорского кальмара позволяют с уверенностью говорить о существовании четырех независимых (самостоятельных) популяций командорского кальмара. Особенности пространственной биологии каждой из этих популяций, равно как и общие закономерности их функционирования, будут рассмотрены ниже, так же как и особенности биологии и популяционный статус населения командорского кальмара за пределами ареалов каждой из этих достоверно установленных четырех популяций командорского кальмара.

Имеется единственная альтернатива такому пониманию популяционной структуры ареала командорского кальмара, принятой (с незначительными разногласиями) О.Н. Катугиным и мной – схема популяционной организации командорского кальмара, предложенная Федорцом (2006), которая в большей степени соответствует концепции метапопуляций (Levins, 1969). Он предположил существование четырех «групп популяций» - курильско-охотоморской (состоящей из двух элементарных популяций), берингоморской (из трех элементарных популяций), япономорской (без разделения на элементарные популяции) и американской (из двух элементарных популяций). Такое деление не нашло подтверждения методами молекулярно-генетического анализа (Катугин, 1998; Katugin, 1995 А). Такая сложная «метапопуляционная» схема не согласуется и с набором требований к определению

ареала независимой популяции командорского кальмара, которые вытекают из особенностей его миграционного и жизненного циклов (гл. 3 настоящей работы, также Алексеев, 2007, 2012 А). Разными методами мы (с О.Н. Катугиным) пришли к пониманию существования небольшого числа обширных популяций командорского кальмара, показывающих, достаточную однородность внутри обширных ареалов и отсутствие признаков сложной субпопуляционной структуры. В наиболее значимых последних обобщениях биологии командорского кальмара (Nesis, 1998; Katugin et al., 2013; Arkhipkin et al., 2015) принимается такая точка зрения. Тем не менее, при рассмотрении каждой их перечисляемых ниже популяций приводится сравнение с пространственно-популяционными представлениями Ю.А. Федорца, как единственной достаточно оформленной альтернативной точкой зрения.

5.2 Берингово море

В пределах Берингова моря условия существования независимой популяции командорского кальмара реализуются в системе субарктического крупномасштабного циклонического круговорота, занимающего большую часть Берингова моря и участка акватории Тихого океана к востоку от побережья Камчатки и к югу от Командорских островов (см. рис. 2.2). В пределах моря за пределами этого круговорота находится часть акваторий над северо-восточным мелководьем, где возможно существование еще одного, менее значительного круговорота (см. гл. 3). Этот, последний, не представляет для нас особого интереса, так как располагается над восточноберингийским шельфом с глубинами менее 200 м, где вертикальная структура вод не может обеспечить существование взрослых стадий командорского кальмара и его нереста. Случайный занос туда ранней эпипелагической молоди возможен, более того, нельзя исключать вероятности того, что молодь кальмара может некоторое время удерживаться в этом круговороте. Тем не менее, этот круговорот не следует включать в основу ареала берингоморской популяции.

Общая схема миграционного цикла командорского кальмара в Беринговом море вместе с преобладающими течениями показывалась неоднократно и признается практически всеми работами, которые так или иначе рассматривают аспекты миграций командорского кальмара в Беринговом море. Достаточно хорошо постепенное перемещение командорского кальмара вдоль шельфового склона с циклоническим

круговоротом демонстрируется серией учетных съемок, выполненных ТИНРО во все сезоны года в период с 1960 по 1967 гг. (Шевцов, Федорец, 1975) (Рис. 5.1).

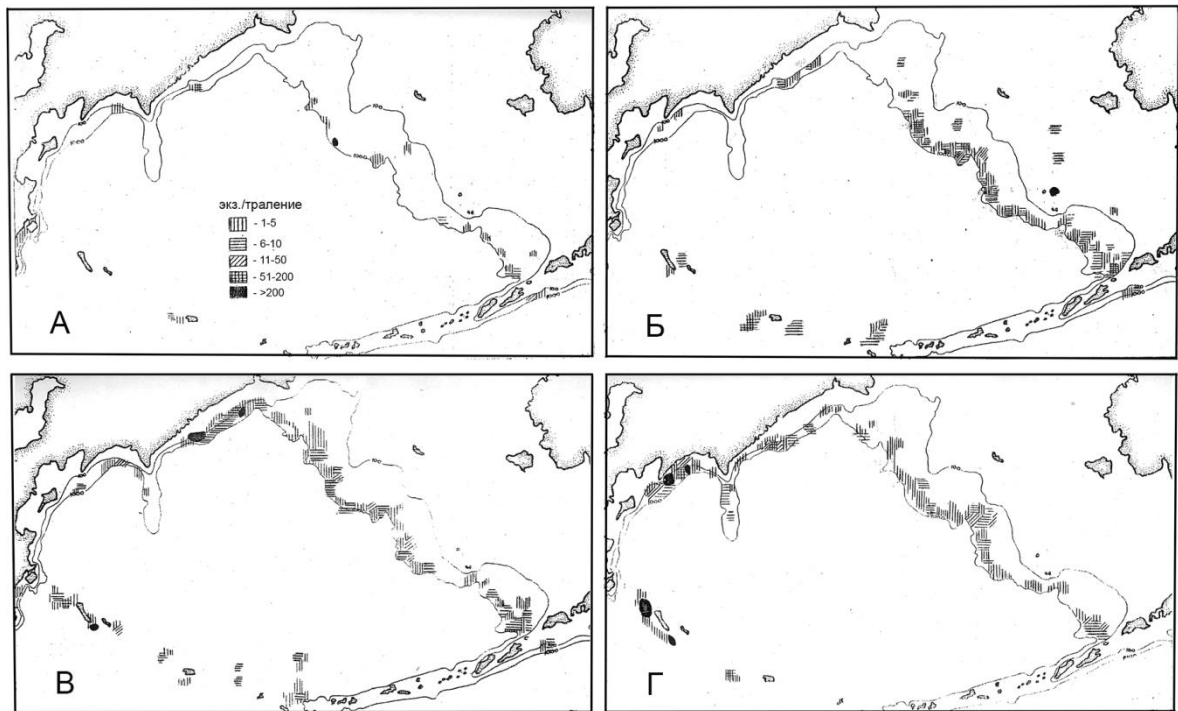


Рис. 5.1. Распределение командорского кальмара в Беринговом море (по результатам исследований ТИНРО обобщенно за 1960-1967 гг. А – декабрь-февраль, Б – март-май, В – июль-август, Г – сентябрь-ноябрь (по: Шевцов, Федорец, 1975, рис. 5.1-5.4, с изменениями)

Позднее Федорец (2006), согласившись со схемой миграции молоди командорского кальмара с течениями в Беринговом море, и миграций взрослого кальмара вдоль западных берегов Берингова моря с течениями к Командорским островам, гипотетически допустил, вместе с тем, и миграции созревающего кальмара вдоль восточберингийского склона шельфа против течения, в южном направлении. Другими работами такое предположение не было подтверждено. Американские авторы (Drobny et al., 2007; Jorgensen, 2003), интерпретируя распределение нагульных незрелых кальмаров, составлявших основу уловов в юго-восточной части моря, исходили из их миграции в северном направлении вдоль шельфового склона. Архипкин и Бизиков также указывали на свидетельства того, что как молодь командорского кальмара, как и взрослые особи, мигрирует в северной и восточной части моря попутно с течениями, в западном, а затем юго-западном и южном направлении (Архипкин и др., 1996; Бизиков и др. 1996 Г, 1997; Arkhipkin et al., 1996, 1998). Федорец с соавторами (1997 А) на достаточно убедительном показали дальнейшее продвижение созревающих и зрелых

кальмаров вдоль Командорско-Алеутской гряды в восточном направлении: появление кальмаров у западных Командорских островов и последующее постепенное смещение скоплений в Алеутским островам и хребту Бауэрс.

В северо-западной части моря также наблюдается постоянное смещение скоплений кальмара в западном и юго-западном направлении. Такие изменения были показаны еще по результатам учетных съемок ТИНРО в 1970-е годы (Шевцов, Федорец, 1979). В летние месяцы скопления кальмара локализовались преимущественно юго-западнее м. Наварин, в районе изгиба шельфового склона, для которого характерно присутствие мезомасштабного антициклонического круговорота. К осени скопление смещалось западнее, к средней части корякского шельфа на траверзе бухт Глубокой-Анастасии-Натальи, где также характерно наличие антициклонического круговорота в районе нескольких глубоких подводных каньонов и изгиба линии шельфового склона (Рис. 5.2).

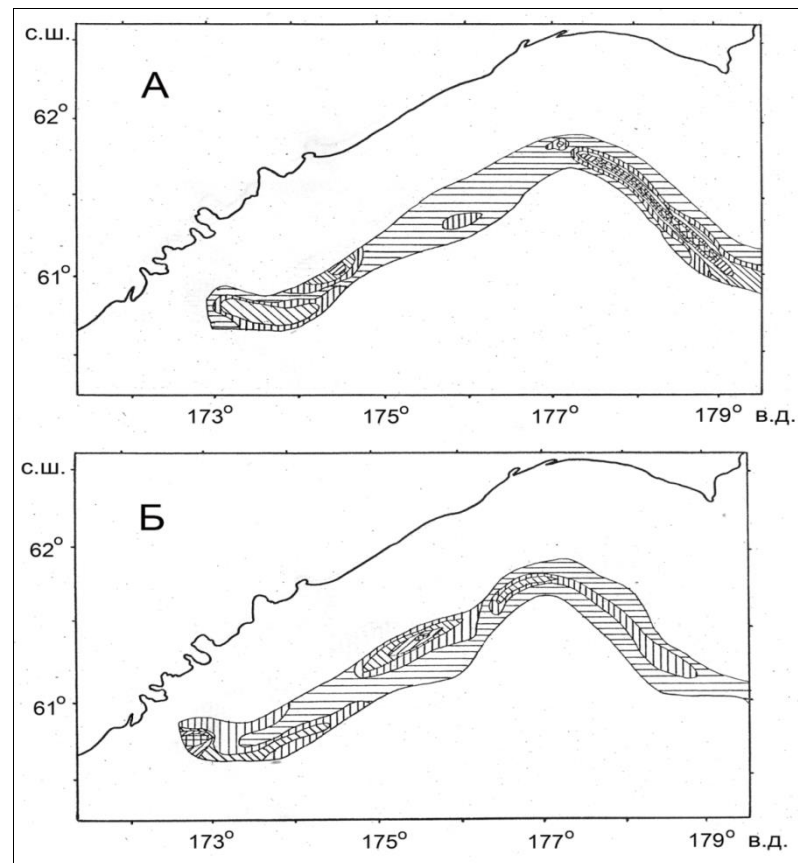


Рис. 5.2. Распределение командорского кальмара в Беринговом море в июле-августе (А) и сентябре (Б) 1979 г. (по: Шевцов, Федорец, 1979)

Результаты многолетних исследований в 1993-2000 гг. в северной части Берингова моря также показали достаточно постоянную картину смещения участков

повышенных концентраций кальмара в западном направлении (Рис. 5.3). Так, по результатам учетных съемок с июня по ноябрь 1997 г. последовательно наблюдалось смещение распадающегося скопления из западной части Корякского района в Олюторский залив с мая по сентябрь, параллельно образованию нового скопления в восточной части Корякского района в августе–сентябре, с последующим его распадом и повышением концентрации кальмара в скоплении в западной части корякского шельфа.

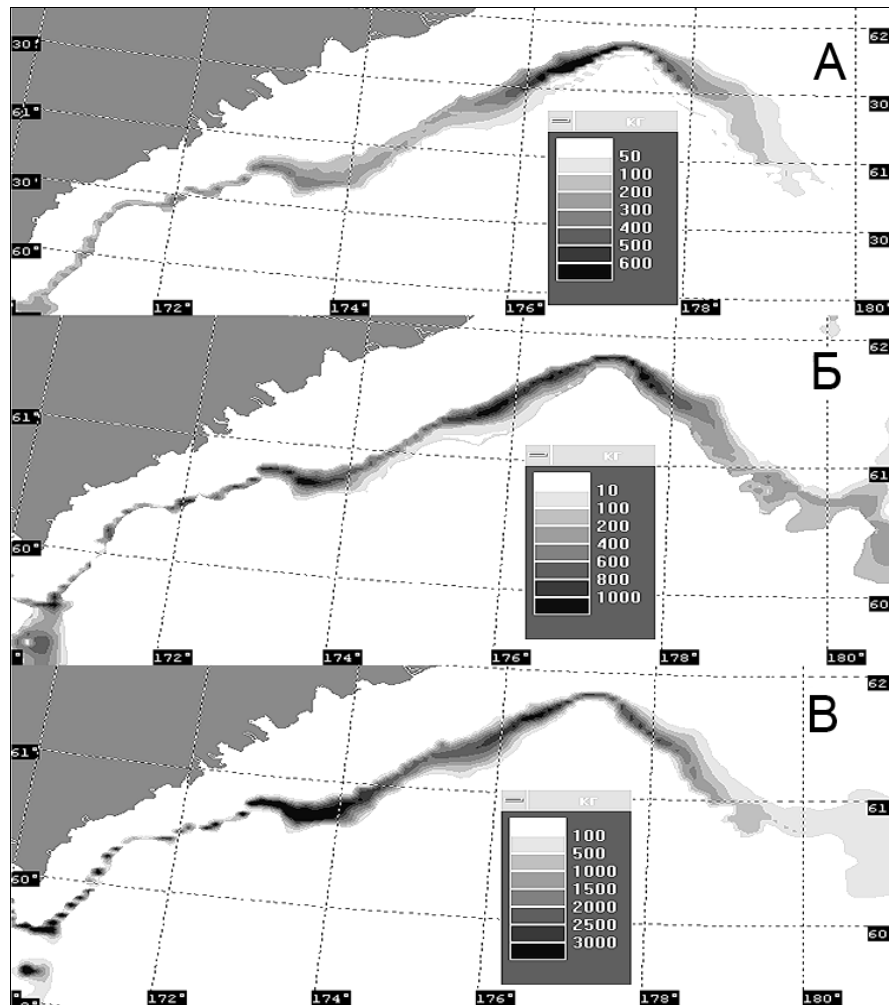


Рис. 5.3. Распределение командорского кальмара ($\text{кг}/\text{км}^2$) в северо-западной части Берингова моря по результатам учетных съемок на траулерах «Кайо-мару № 28» в июле (А), августе (Б) и октябре (В) 1993 г.

Последующие работы у Восточной Камчатки и северных Курильских островов показали дальнейшую миграцию командорского кальмара вдоль камчатских берегов с Восточно-Камчатским течением (Алексеев, Феоктистов, 2005; Алексеев, 2006 А, 2007, 2009, 2012 А). Была рассмотрена возможность возвратных миграций командорского кальмара, мигрировавшего с Восточно-Камчатским течением за пределы Берингова

моря с ответвлениями Северотихоокеанского течения, направленными в проливы Алеутской гряды (Алексеев, 2012 Б). В целом, совокупность данных, приведенных в перечисленных работах, достаточно убедительно показывает схему миграционного цикла командорского кальмара в пределах западного субарктического круговорота, в рамках которого формируется основа ареала командорского кальмара (Бизиков, 1996 Г; Бизиков и др., 1997).

Определение функциональных зон в пределах основы ареала берингоморской популяции проще начать с установления участков нереста, которые в Беринговом море достаточно точно установлены у Командорских и Алеутских островов и на хребте Бауэрс (Шевцов, 1974; Федорец, 1983; Федорец и др., 1997 А), а впоследствии и на ряде участков шельфового склона вдоль Корякского берега (Бизиков и др., 1996 Д; Бизиков, 1997). Информация об эпизодических значительных уловах зрелых кальмаров в районе северо-Восточной Камчатки, у мыса Африка, приводилась Федорцом (1977); нами в течение непродолжительного периода работ в районе полуострова Озерной в декабре 1997 г. также обнаруживались преимущественно половозрелые кальмары, правда, в небольшом количестве. По данным Йоргенсен (Jorgensen, 2003) возможным участком нереста в восточной части Берингова моря может быть также склон шельфа южной части моря. Автор не уточняет, какие именно районы она имеет в виду, вероятно, в число потенциальных районов нереста можно включить склон шельфа вдоль Алеутской гряды вплоть до поворота склона шельфа на север и, возможно, немного далее в северном направлении.

Обобщенная информация о районах нереста командорского кальмара приведена в ряде работ (Филиппова и др., 1997; Алексеев, 2012 Б, 2013; Nesis, 1998; Katugin et al., 2013) и демонстрирует цепь достоверно установленных участков, на которых образуются нерестовые скопления командорского кальмара от участков шельфового склона к юго-западу от м. Наварин до восточных Алеутских островов. (Рис. 5.4).

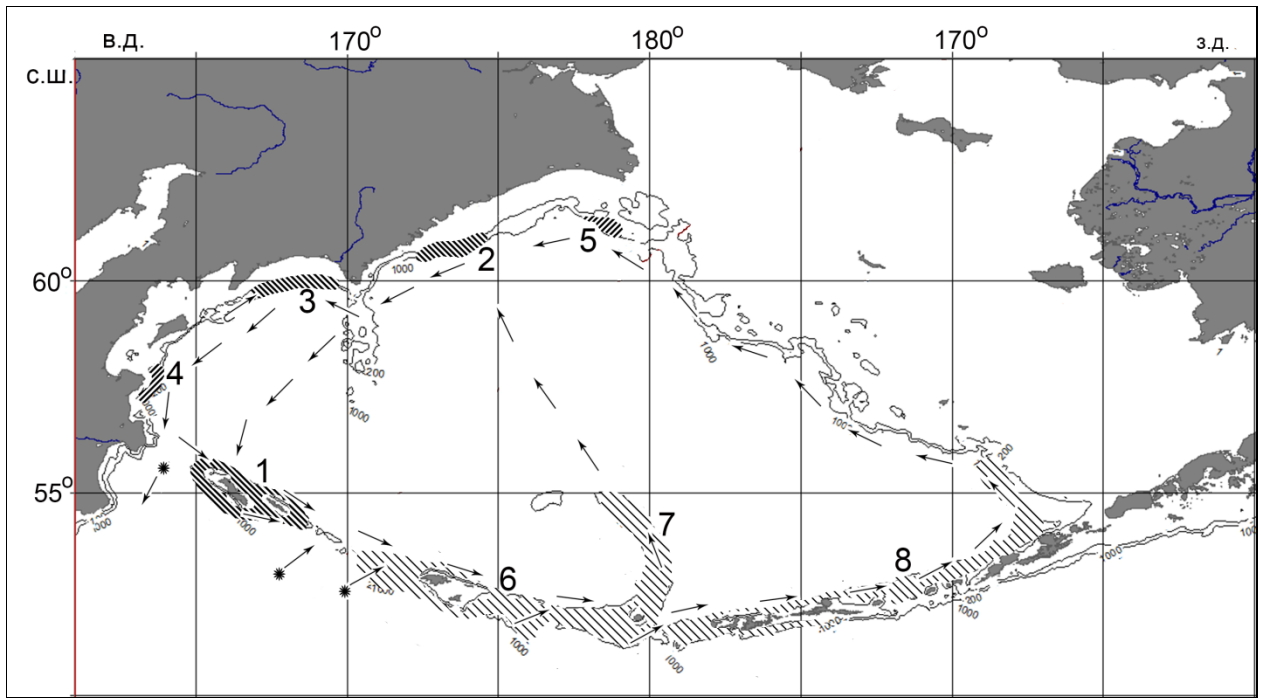


Рис. 5.4. Районы нереста командорского кальмара в Беринговом море. Участки постоянного образования нерестовых скоплений: 1 – Командорские острова, 2 – шельфовый склон западной части Корякского района, 3 – Олюторский залив. Участки, возможность образования нерестовых скоплений на которых определена по косвенным данным: 4 – район мыса Африка, 5 – шельфовый склон юго-западнее м. Наварин. Участки, определенные по литературным данным: 6 – западные Алеутские острова, 7 – хребт Бауэрс, 8 – средние и восточные Алеутские острова. Стрелками показаны генеральные направления миграций (без разделения на типы миграций). * - направления миграций за пределы Берингова моря и обратно.

Результаты наших исследований показывают (см. гл. 4), что в пределах ареала функционально зрелые особи командорского кальмара в пределах исследованной части ареала в Беринговом море обнаруживаются практически повсеместно, в том числе и в районах, где не наблюдалось существенных нерестовых скоплений. Например, по результатам наблюдений в декабре 1997 г. кроме доминирования половозрелых особей в районах, где наблюдались повышенные концентрации командорского кальмара (Корякский район, Олюторский залив), высокая доля спаривавшихся особей наблюдалась в Наваринском районе и в районе хребта Ширшова (Рис. 5.5). При этом ни в Наваринском районе, ни на хребте Ширшова никогда не отмечались сколько-нибудь значимые скопления кальмара. Плотность распределения в этих районах была весьма низкой (Рис. 5.6, 5.7) – даже ниже, чем та, которая соответствует рассеянному распределению кальмара за пределами скоплений (Алексеев и др., 2017, стр. 223, рис. 3).

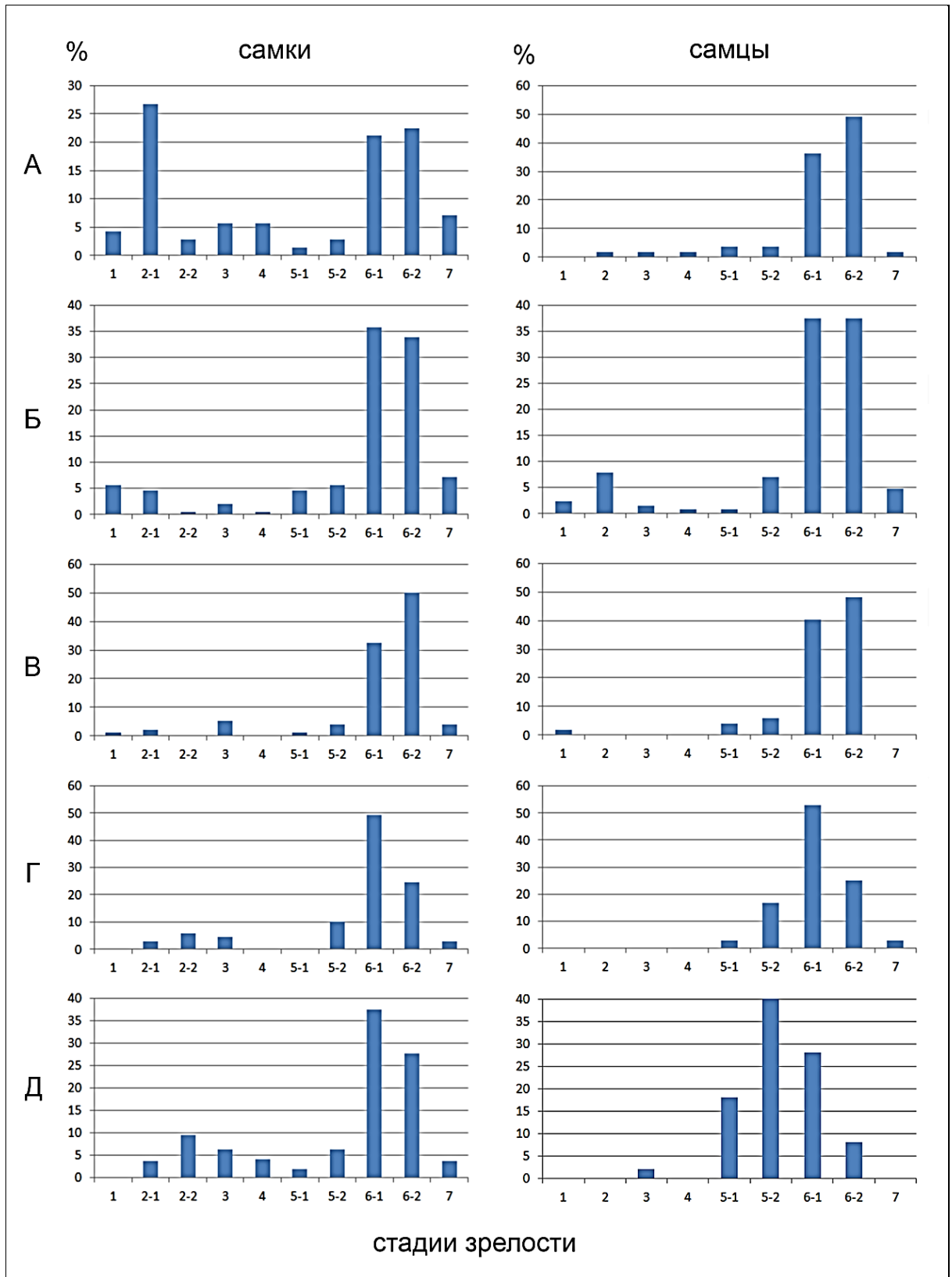


Рис. 5.5. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в уловах траулера «Теньюмару № 57» в разных районах Берингова моря в декабре 1997 г. А – Наваринский район, Б – восточная часть Корякского района, В – западная часть Корякского района, Г – хребет Ширшова, Д – Олюторский залив

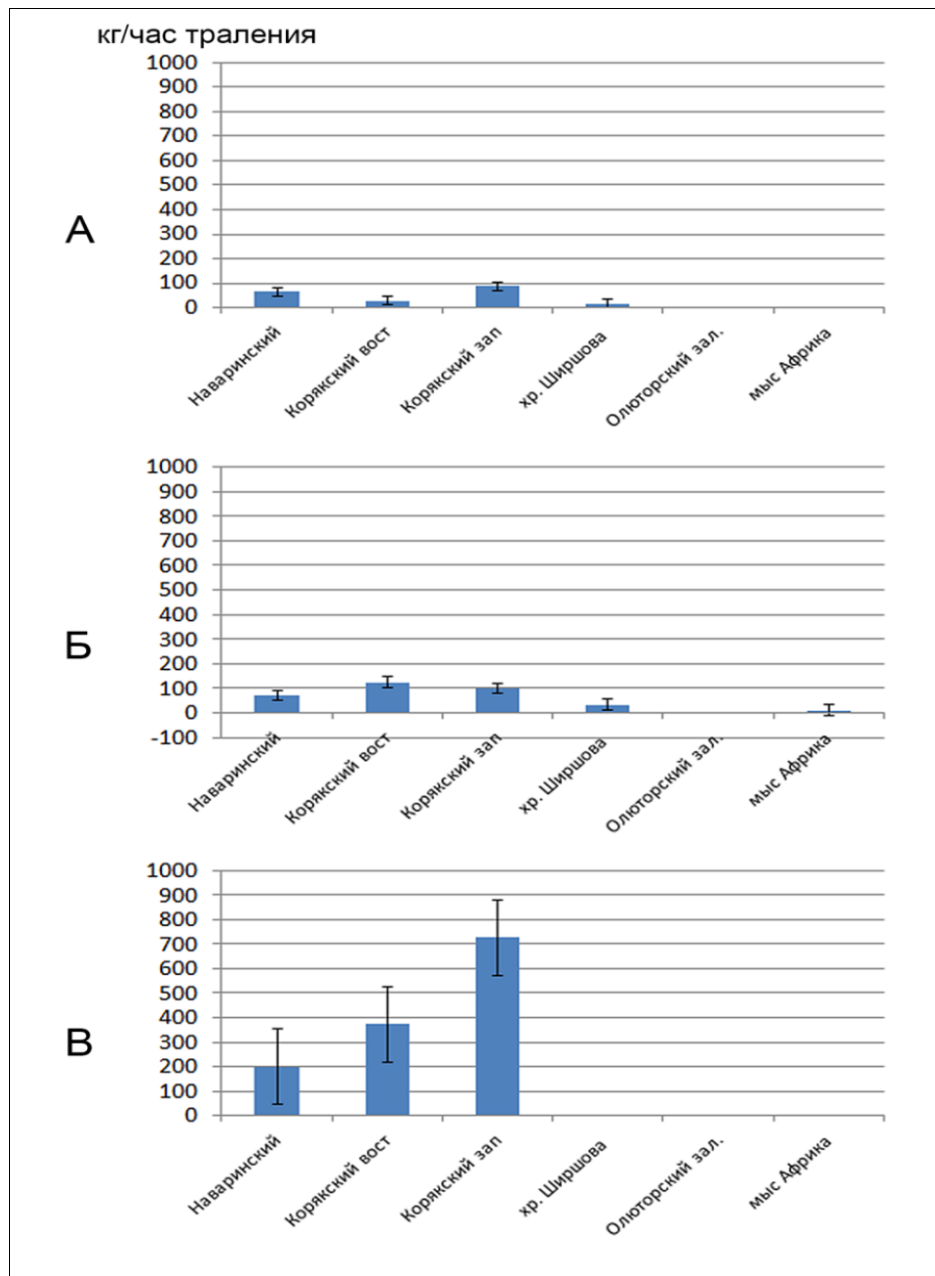


Рис. 5.6. Средние показатели уловов на усилие при экспериментальном промысле командорского кальмара в Беринговом море в мае (А), августе (Б) и декабре (В) 1994 г. (по основным районам)

Точно так же, несмотря на наличие периодов высокой интенсивности нереста и образования нерестовых скоплений, обычно приходящихся на осень-начало зимы, отдельные особи на стадиях функциональной зрелости регистрировались нами в течение практически всего периода исследований (с мая по декабрь) (Рис. 5.8-5.10). На наиболее длительном ряде ежемесячных наблюдений, который был получен в 1998 г. (с конца апреля по декабрь) отчетливо прослеживается последовательное прохождение через район исследований двух последующих поколений, с быстрым нарастанием доли зрелых особей в уловах в период образования высокочисленных скоплений в течение

осени и в начале зимы. Первые особи, относимые к вновь появляющемуся в районе наблюдений поколению, начинают отмечаться в уловах за 2-3 месяца до подхода основного «стада», а также через 2-3 месяца после окончания периода интенсивного нереста (Рис. 5.8-5.10).

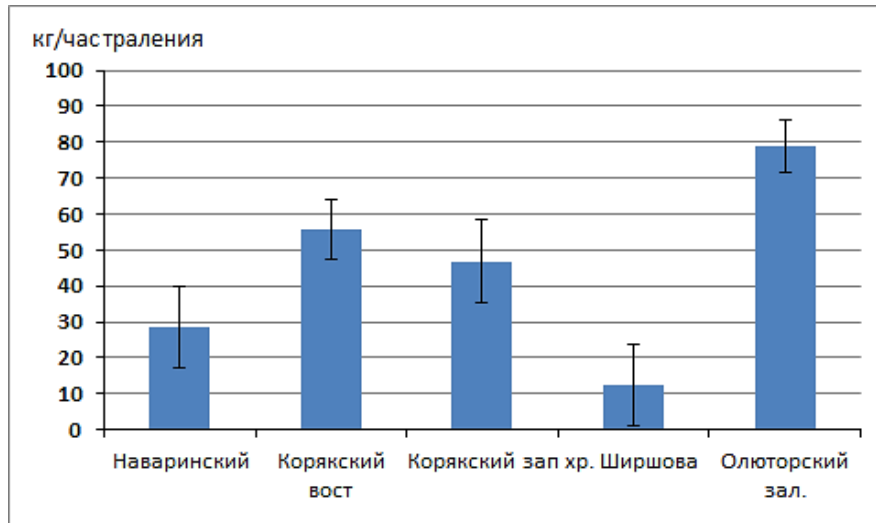


Рис. 5.7. Средние показатели уловов на усилие при экспериментальном промысле командорского кальмара в Беринговом море в декабре 1997 г. (по основным районам)

У Командорских островов сроки нереста были описаны Федорцом (1986 Б). Доля созревающих и зрелых особей нарастала в течение второго полугодия – с 4% самок и 6 % самцов в июне до 95% и 85 % соответственно в сентябре. В июне дифференциация размерного состава по полам была очень незначительной, модальные размеры самцов составляли около 18-19 см и самок – 20-12 см, что характерно для незрелой нагульной молодежи, у которой размерный половой диморфизм еще слабо выражен. Затем модальные размеры возрастали, так же как и различия между модальными группами самок и самцов. С сентября и вплоть до апреля размерный состав изменялся незначительно, с модальными размерами самцов около 20-22 мм и самок около 26-26 мм (там же, рис. 2). В апреле в уловах начинали отмечаться также и мелкоразмерные особи. Таким образом, в районе Командорских островов речь также идет о периоде непрерывного нереста с начала осени до середины весны. Возможно, в межгодовом аспекте там может наблюдаться смещение сроков этого периода так же, как это описано ниже для северо-западной части Берингова моря, однако, в связи с отсутствием данных о состоянии командорского кальмара у Командорских островов после 1993 г. невозможно оценить это предположение.

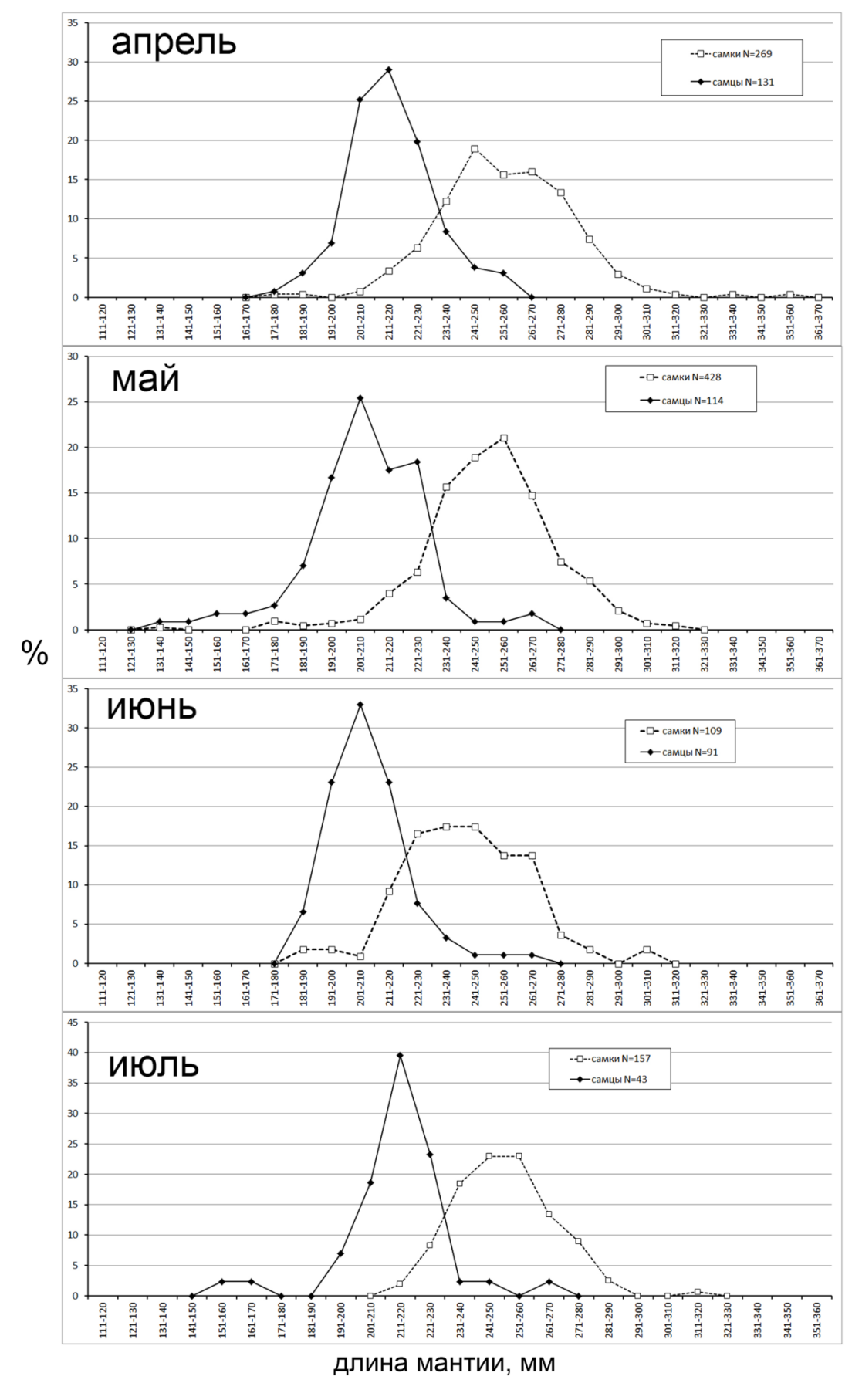


Рис. 5.8. Размерные ряды командорского кальмара из траловых уловов в Олюторском заливе в апреле-декабре 1998 г.

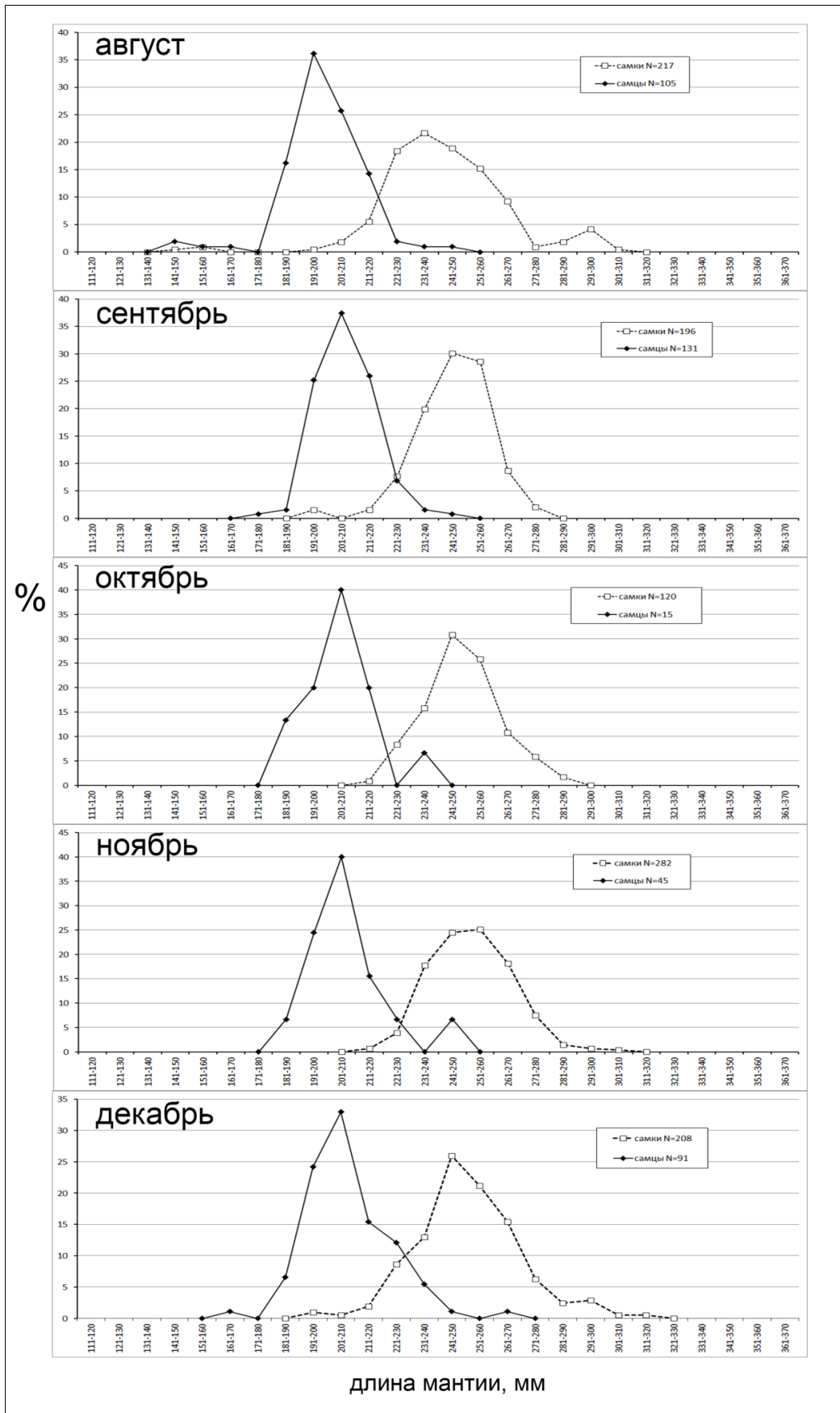


Рис. 5.9. Размерные ряды командорского кальмара из траловых уловов в Олюторском заливе в апреле-декабре 1998 г.

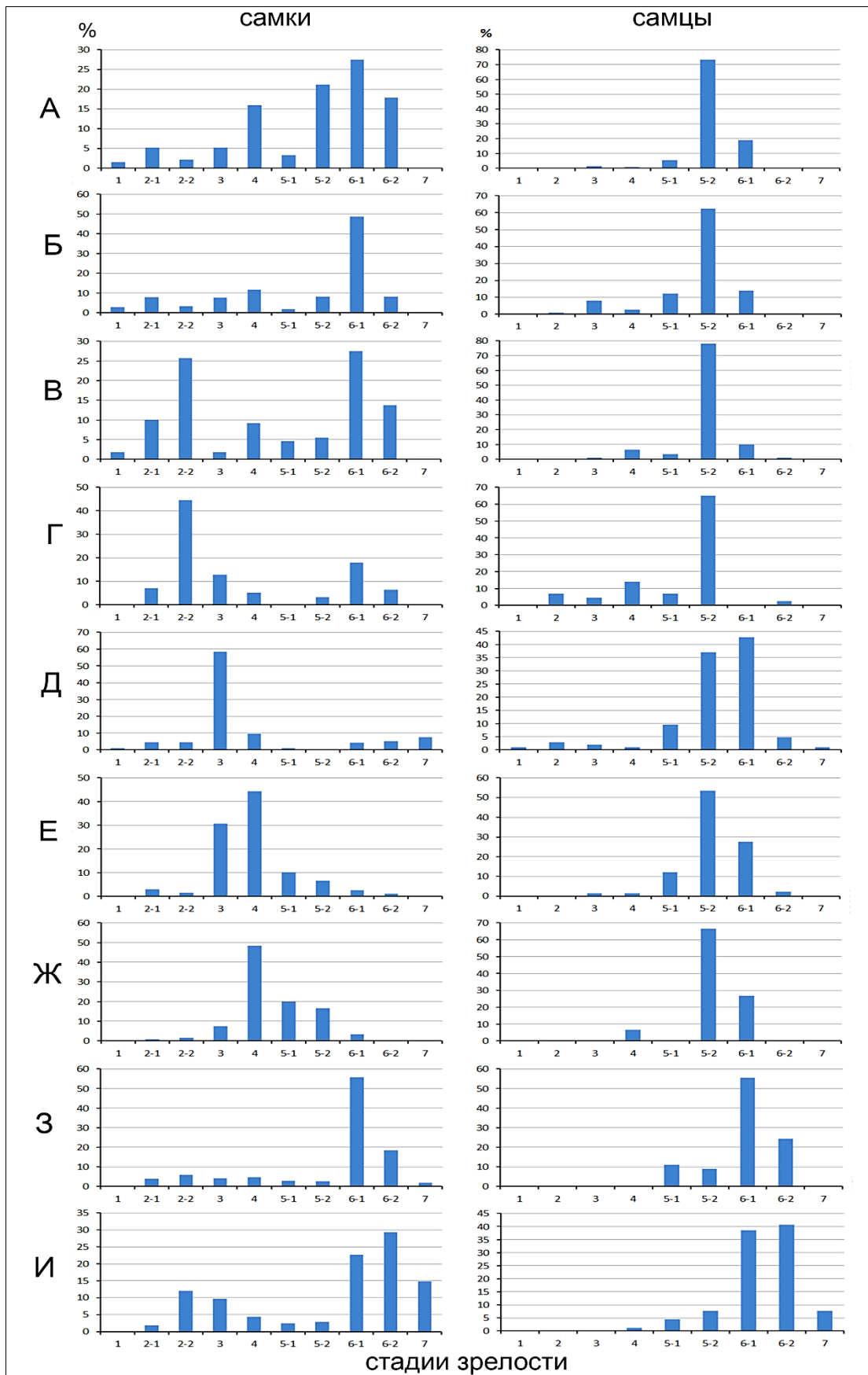


Рис. 5.10. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в Олюторском заливе с апреля по декабрь 1998 г. (А – апрель, Б – май, В – июнь, Г – июль, Д – август, Е – сентябрь, Ж – октябрь, З – ноябрь, И – декабрь)

Таким образом, нерест одного «поколения» командорского кальмара оказывается растянут практически на весь календарный год, включая в себя период интенсификации нереста с одновременным образованием нерестовых скоплений, который может продолжаться до 6-8 месяцев (см. гл. 4), а также фоновые «преднерест» и «посленерест», продолжительность каждого из которых может составлять 2-3 месяца, в размножении отдельных кальмаров вне нерестовых скоплений своего поколения. Такому «растягиванию» нерестового периода способствует наличие у командорского кальмара значительной изменчивости индивидуальных темпов роста, достаточно подробно описанная Архипкиным с соавторами (Архипкин, 1996 А, Б; Архипкин и др., 1996; Arkhipkin et al., 1996, 1998) и позволившая дифференцировать по темпам роста быстрорастущих и тугорослых кальмаров (Рис. 5.11) в зависимости от сезона выклева (вероятно, в связи с различиями в условиях нагула молоди в разные сезоны).

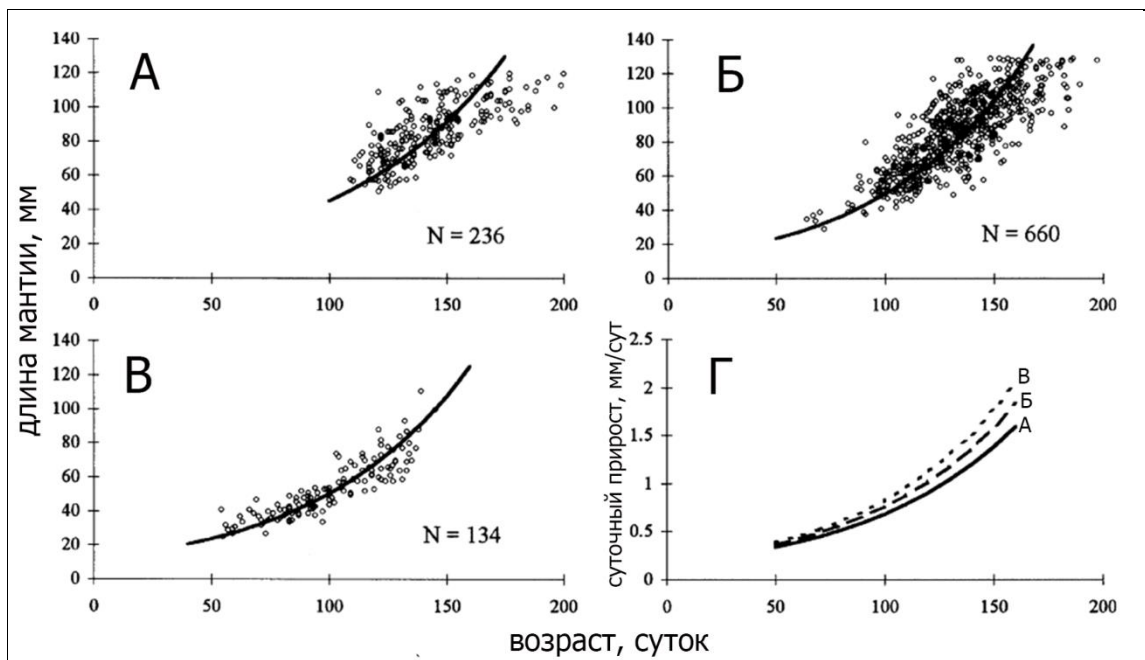


Рис. 5.11. Размерно-возрастные характеристики и суточные приросты молоди командорского кальмара из северо-западной части Берингова моря в 1994 г., по срокам выклева. А - особи зимнего выклева, Б – весеннего выклева, В – летнего выклева, Г – результирующая средняя кривая роста, кривые для быстрорастущих и тугорослых кальмаров (по: Arkhipkin et al., 1998)

Изменения возрастного состава и соотношения стадий зрелости в западной части моря носит закономерный характер и выражается, в целом, в обнаружении в начале каждого сезона, на фоне небольшого числа нерестовых и отнерестившихся особей, относительно многочисленной молоди в наиболее восточной части района исследований (Наваринский район). К середине лета остатки завершившего весной

(предположительно, в апреле) нерест поколения становятся плохо различимы, а молодь кальмара начинает смещаться в западном направлении вдоль шельфового склона. Вместе с тем происходит и смещение размерного ряда в сторону более крупных размеров (Рис. 5.12), что отражает рост мигрирующих в западном направлении кальмаров.

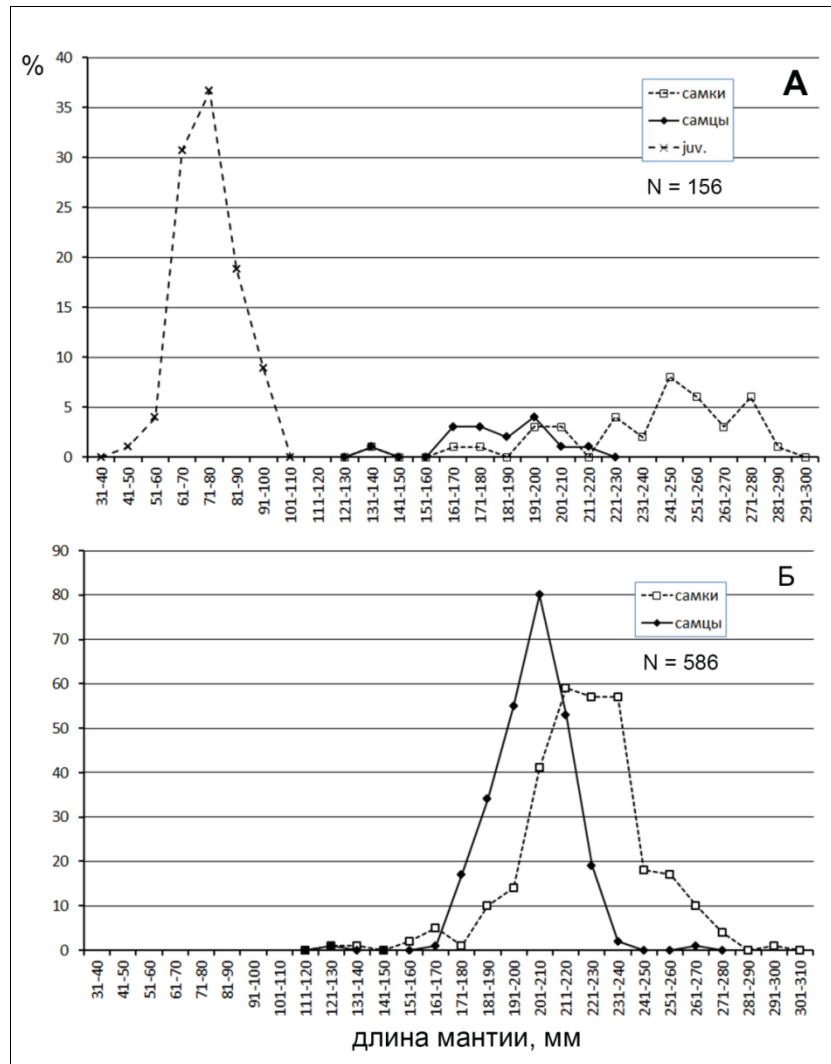


Рис. 5.12. Размерный состав уловов командорского кальмара в Наваринском районе Берингова моря в июне (А) и июле (Б) 2000 г.

В отдельных случаях в конце весны и летом, кроме перемещения молодежи кальмара последовательно от Наваринского района на запад, с постепенным ростом и созреванием, как это было показано выше, наблюдалось появление мелкогазмерных незрелых особей, обнаружение которых не могло быть объяснено миграцией кальмаров вдоль шельфового склона из восточной части моря, непосредственно у Корьякского берега. Так, на рисунках 5.13, 5.14 продемонстрировано наличие в уловах в мае 1996 г.

ювенильных особей в Корякском районе, при их отсутствии в Наваринском районе, а также более высокая доля особей 1 стадии зрелости в Корякском районе.

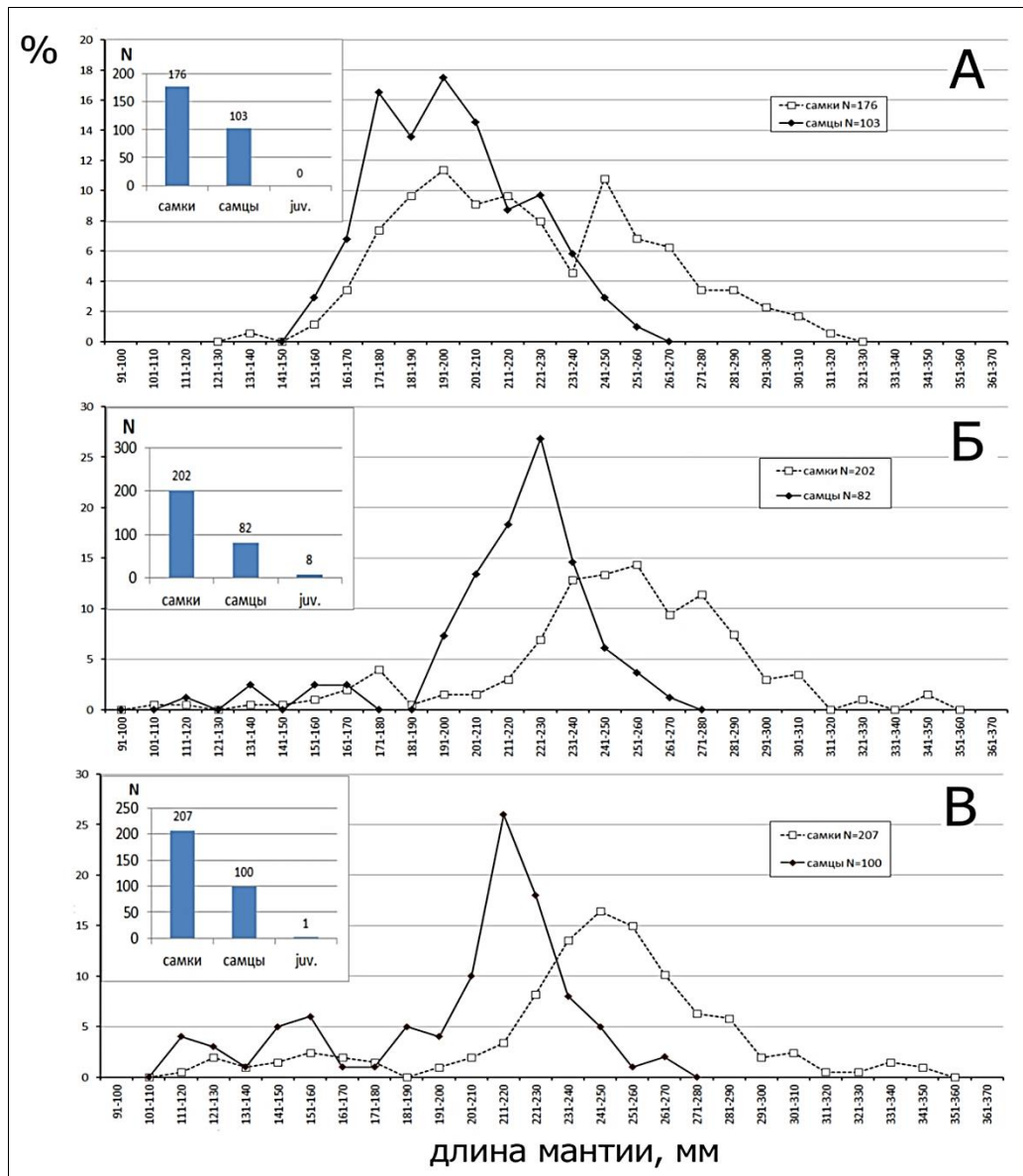


Рис. 5.13. Размерный состав уловов командорского кальмара в Наваринском районе (А), восточной (Б) и западной части Корякского района (В) Берингова моря в мае 1996 г.

Такая картина может быть объяснена либо миграциями ранней молодежи в западном направлении в пелагиали, на некотором удалении от шельфового склона (этого нельзя исключать, учитывая случаи обнаружения ранней молодежи командорского кальмара в более мористых районах Юго-Восточной Камчатки (Алексеев, 2007). Возможно также, что появление такой молодежи у Корякского района объясняется ее миграциями с отклонениями ветвей циклонической циркуляции от хребта Бауэрс (см. гл. 2) через центральную часть моря непосредственно к Корякскому берегу. Обнаружение командорского кальмара в центральной части моря, в пелагиали, было

показано ранее. По результатам учетных работ с использованием разноглубинных и донных тралов, выполнявшихся ТИНРО в Беринговом море в 1987 г. (Федорец, Козлова, 1988) было отмечено, что в пелагиали командорский кальмар встречался хотя и редко, но достаточно регулярно (в 19 из 76 тралений в Алеутской котловине и в 11 из 136 тралений в Командорской котловине). Уловы командорского кальмара состояли из молоди и нагуливающих особей.

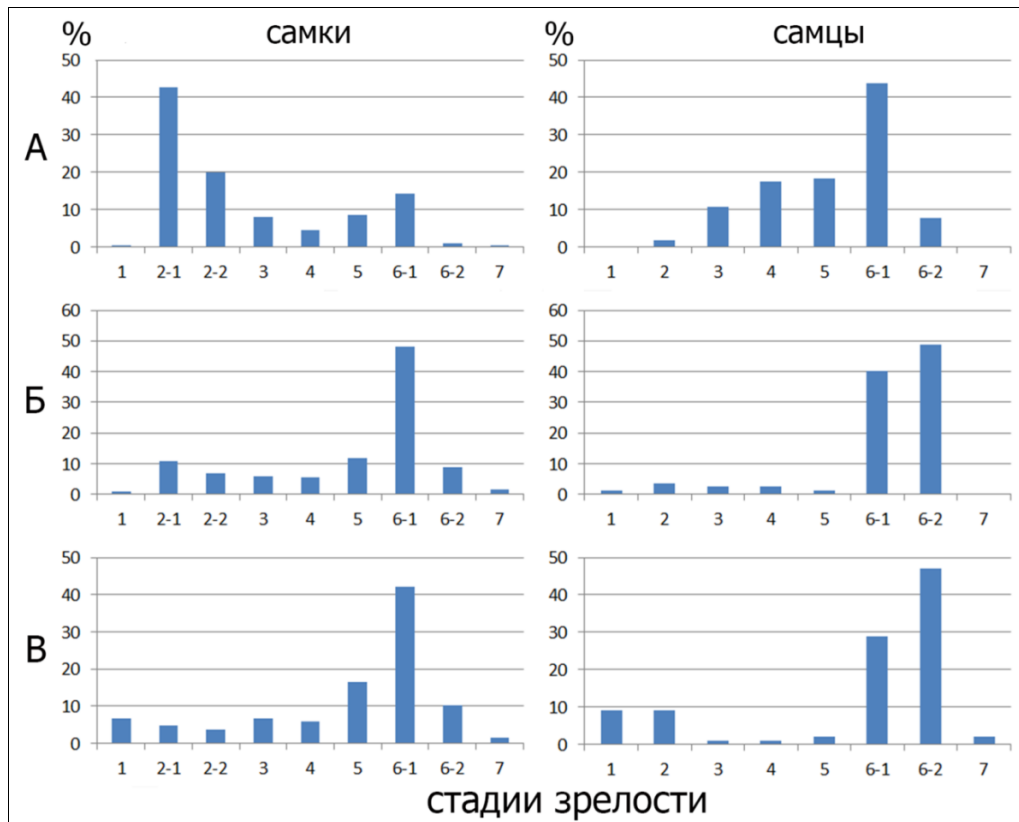


Рис. 5.14. Соотношение стадий зрелости в уловах командорского кальмара в Наваринском районе (А), восточной части Корякского района (Б) и западной части Корякского района (В) Берингова моря в мае 1996 г.

На обнаружение молоди и отдельных взрослых кальмаров командорского кальмара в пелагиали центральной части Берингова моря указывалось Федорцом, с указанием на возможность миграций кальмара через хребет Бауэрс (Федорец, 2006). Ни одна из этих гипотез на данный момент не может быть аргументированно принята в качестве основной, поэтому я исхожу из вероятности двух вариантов миграции молоди командорского кальмара к Корякскому берегу минуя шельфовый склон Наваринского района.

Следует также отметить изменчивость в темпах роста и созревания кальмаров в межгодовом аспекте. На рисунке 5.15 приведено сравнение размерных и

функциональных различий кальмаров из Наваринского района и Олюторского залива в 1997 и 1998 гг., показывающее как уменьшение средних размеров кальмаров в 1998 г. по сравнению с 1997 г. (нарушение этой закономерности по самцам в 1998 г. в Олюторском заливе может быть объяснено малым размером выборки), так и изменением соотношения стадий зрелости в сторону более ранних стадий. Появление таких различий могут быть обусловлено разными причинами. Скорость и направление миграций командорского кальмара, как пассивно-нектонного вида, зависит от изменений гидрологического режима (характера циркуляции и скоростей течений), наблюдающихся в Беринговом море (Верхунов и др., 1995; Котенев, 1995; Хен, 1997 Б; Хен, Заочный, 2009). В период с 1994 по 1998 гг. в западной части Берингова моря наблюдалось снижение интенсивности циклонической циркуляции с распадом течения на цепочку локальных присклоновых круговоротов (Верхунов, 1996 Б; Бизиков и др., 1997; Arkhipkin et al., 1998).

Вместе с тем, изменения в размерном и функциональном составе населения командорского кальмара могут быть объяснены и изменениями условий нагула кальмара в зависимости от изменений продукции и кормовой базы в Беринговом море, которые также зависят от характера циркуляции (Верхунов, 1995; Котенев, 1995). Ранее приводились данные, согласно которым в осенний период 1998 г. в западной части Берингова моря наблюдалось заметное снижение уровня упитанности командорского кальмара по сравнению с 1997 г. (Рис. 5.16). Недостаточная обеспеченность кальмаров энергетическими резервами могла сказаться на замедлении темпов роста и созревания по сравнению с 1997 г. Такие межгодовые изменения биологического состояния командорского кальмара в настоящее время не могут удовлетворительно отслеживаться в силу отсутствия постоянного контроля за изменениями гидрологического режима в Беринговом море, однако сами такие межгодовые изменения способствуют расширению сроков периода интенсификации нереста и его смещению на более ранние (в годы ускоренного созревания кальмара) или более поздние сроки (в годы более позднего созревания кальмара).

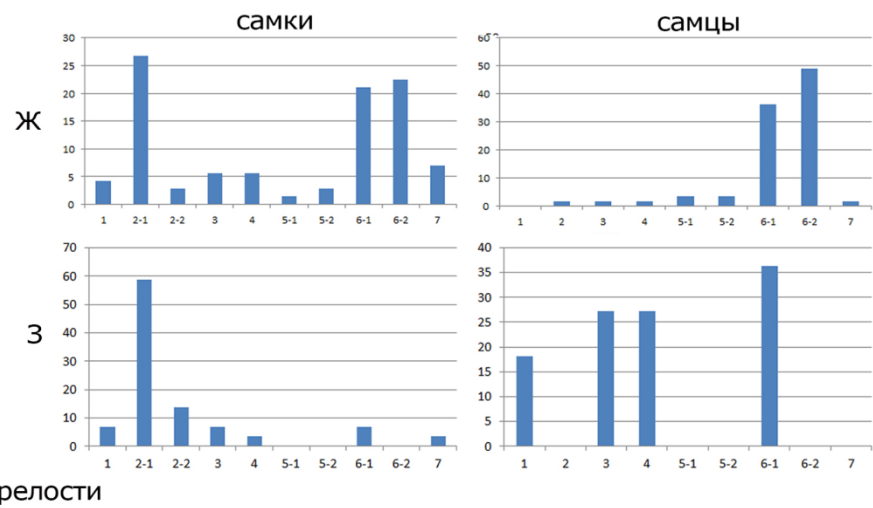
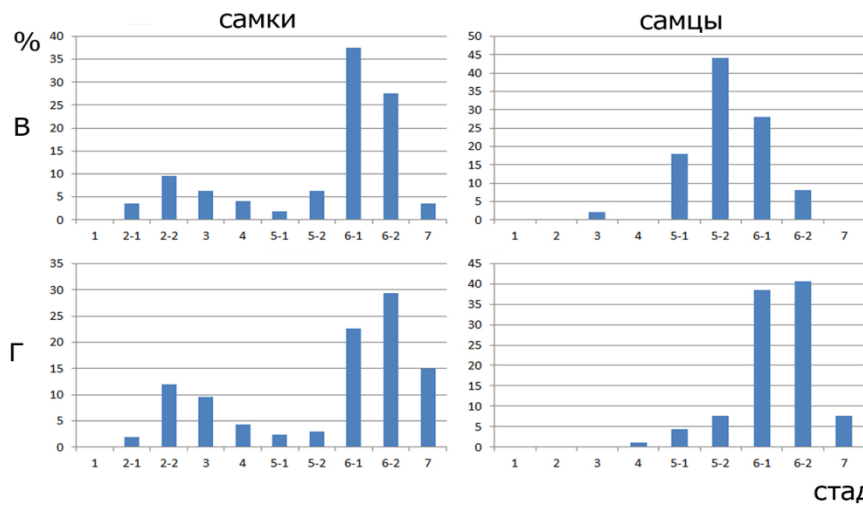


Рис. 5.15. Изменения размерных характеристик и соотношения стадий зрелости командорского кальмара в декабре 1997 (А, В, Д, Ж) и 1998 гг. (Б, Г, Е, З) в Олюторском заливе и Наваринском районе Берингова моря

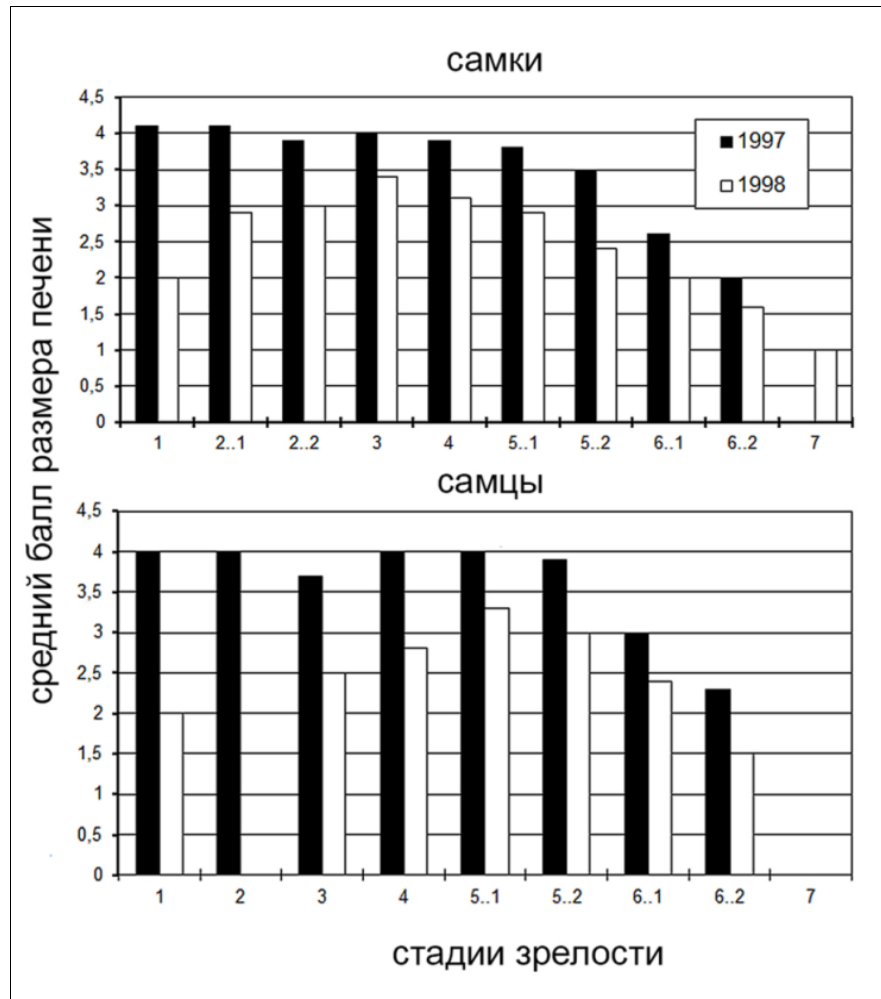


Рис. 5.16. Средний индекс размера пищеварительной железы (печени) командорского кальмара в Олюторском заливе в сентябре 1997 г. (N=6230) и 1998 г. (N=1439) (по: Алексеев, 2017, рис. 3)

По приведенным Маркиной и Хеном (1990: стр. 81) данным по среднемноголетнему распределению фито- и зоопланктона в Беринговом море имеется несколько участков, характеризующихся повышенной биомассой планктона, которые могут рассматриваться как благоприятные для нагула молоди. Такие участки могут располагаться вдоль Коряжского берега и Карагинского залива, где вдоль свала глубин наблюдаются повышенные концентрации планктона. Пятно высокой концентрации зоопланктона южнее м. Наварин на этой карте совпадает с районом нагула кальмара, наблюдавшегося там многократно в летний сезон. Еще один участок повышенной продуктивности располагается в восточной части моря, в Бристольском заливе, выходя на свал глубин в юго-восточной части моря. Районы высокой продуктивности в северной части моря, над обширным мелководьем к востоку и северу от м. Наварин и вдоль американского берега Берингова пролива вряд ли имеют значение для нагула молоди

командорского кальмара – наши исследования в период с 1993 по 2001 гг. в Беринговом море показали практически полное отсутствие командорского кальмара в северу от широты м. Наварин. По данным Аржановой с соавторами (1995) в период весеннего цветения районы наибольшей продуктивности в Беринговом море располагаются над шельфом, шельфовым склоном и прилегающими к ним водам. Распределение планктона в летние сезоны в восточной части моря (Мещерякова, 1964) также показывает приуроченность повышения концентраций зоопланктона (в первую очередь копепод) к цветению фитопланктона и расположение участков наибольших концентраций зоопланктона над шельфом и шельфовым склоном.

Приведенные данные хорошо согласуются с определением зоны максимальной продуктивности, получившая название «зеленый пояс» (Springer et al., 1996) располагающейся полосой над шельфовым склоном, опоясывающим практически все Берингово море (Рис. 5.17), с максимальной продуктивностью в дуге от восточоберингийского до западноберингийского шельфа. Присваловые участки Берингова моря характеризуются также и меньшей сбалансированностью пелагического сообщества с переходом значительной части первичной продукции непосредственно в донные осадки. В восточной части моря степень утилизации первичной продукции зоопланктоном при этом выше, а оседание фитодетрита меньше, нежели в западной части моря (Гершанович, 1962).

Фактические наблюдения за командорским кальмаром в восточной части море достаточно хорошо укладываются в схему участков повышенной продуктивности, описанную выше, с учетом выявленных участков нереста кальмара и направлению переноса от этих участков в пределах Берингова моря. Районирование находок молоди командорского кальмара в целом по всему Берингову морю по результатам работ ТИНРО, выполненных с 1960 по 1967 гг., охватывавших всю акваторию Берингова моря (до деления моря на национальные исключительные экономические зоны) (Шевцов, Федорец, 1975) показывают приуроченность находок молоди командорского кальмара к восточной части моря. (Рис. 5.18). Кубодера и Джеффертс (1984 В) приводят очень похожую карту находок молоди командорского кальмара (Рис. 5.22). Дробни с соавторами и Йоргенсен также показывали наличие преимущественно молоди командорского

кальмара вдоль шельфового склона в восточной части моря (Drobny et al., 2007; Jorgensen, 2003).

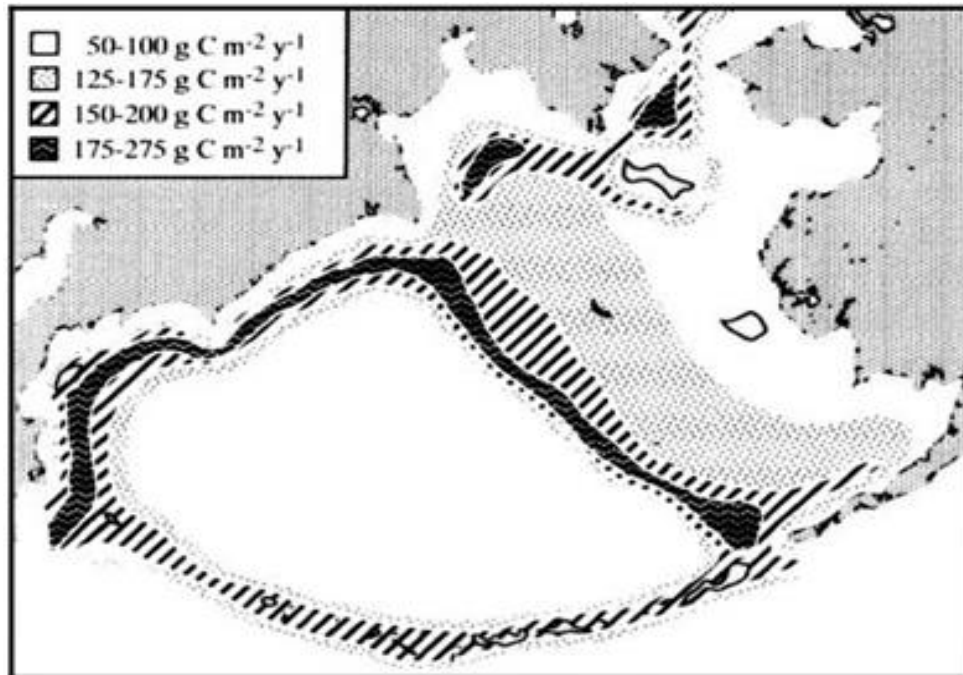


Рис. 5.17. «Зеленый пояс» Берингова моря (районы наиболее высокой годовой первичной продукции, г С/м² в год (по Springer et al., 1996, с изменениями)

Ярко выраженная сезонность в районах обитания командорского кальмара в эпипелагиали, где обитают параларвальные и ранние постларвальные особи этого вида, неизбежно определяет и сезонность появления этих стадий. Питание молоди командорского кальмара характеризуется доминированием в их рационе планктонных ракообразных: копепод, а по мере роста – эвфаузиид и гипериид (гл. 4). Полученные наблюдения о сроках обнаружения пелагической молоди командорского кальмара (Архипкин, Бизиков, 1996; Kubodera, Jefferts, 1984 В; Arkhipkin et al., 1998; Jorgensen, 2007) свидетельствуют о том, что ее появление, вполне естественно, скоррелировано с сезонами повышения продуктивности и вспышек численности зоопланктона, составляющего основу рациона молоди кальмара. Районы массовой регистрации молоди также достаточно хорошо коррелируют в Беринговом море с районами повышенных концентраций зоопланктона.

Верхунов (1996 А, Б) и Бизиков (1996 В, Г, Д) а также Архипкин с соавторами (Arkhipkin et al., 1998) не располагали данными из восточной части

моря, но показали, что в российском секторе моря молодь командорского кальмара наиболее многочисленна над внешним шельфом и шельфовым склоном в северной части моря, куда она поступает из его восточной части (Рис. 5.19). Далее в западном и юго-западном направлении, по нашим многолетним наблюдениям, прослеживается снижение доли молоди командорского кальмара в уловах.

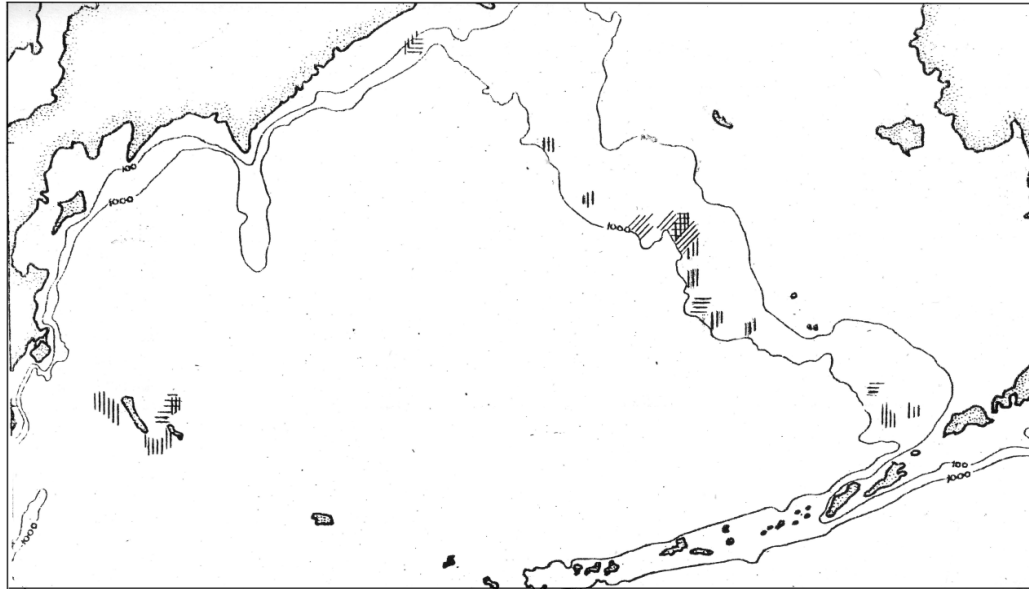


Рис. 5.18. Районы поимки молоди командорского кальмара в Беринговом море (по результатам НИР ТИНРО обобщенно за 1960-1967 гг. По: Шевцов, Федорев, 1975, рис. 5.13, с изменениями)

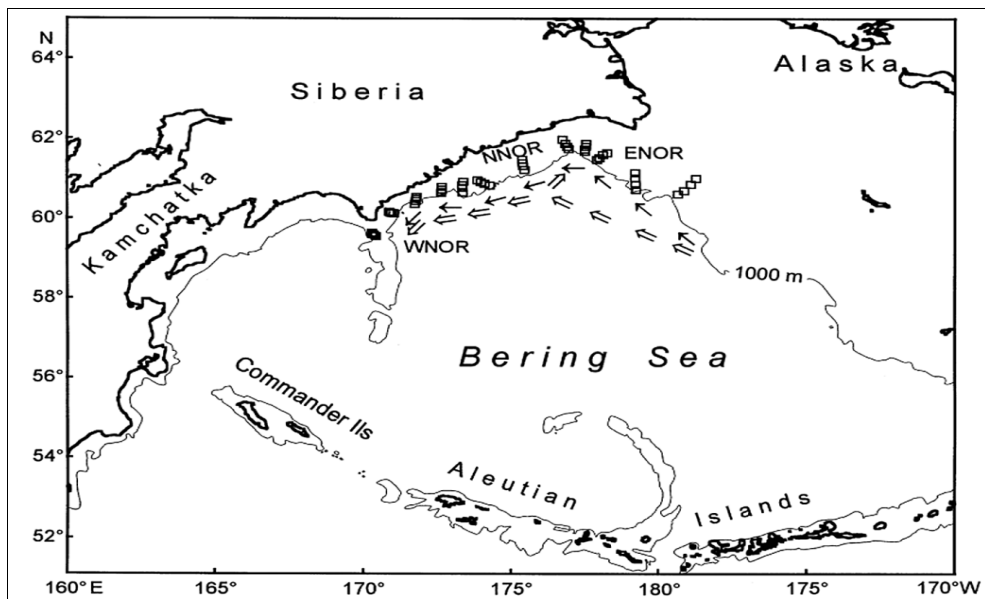


Рис. 5.19. Вероятные направления миграции пелагической молоди командорского кальмара с Восточнoберингомoрским присклоновым течением. Простые стрелки – положение стрежня течения в период его интенсификации, двойные стрелки – в период его ослабления (по: Arkhipkin et al., 1998, fig. 1)

Миграционный цикл командорского кальмара берингоморской популяции может быть завершен в пределах географических границ Берингова моря, как показывает описание миграций, приведенное выше (см. рис. 5.4). Однако границы западного субарктического круговорота несколько шире границ Берингова моря и захватывают также часть акватории Тихого океана к востоку от берегов Восточной Камчатки (см. рис. 2.3). Вынос части особей кальмара за пределы Берингова моря с Камчатским течением было показано в ряде работ. Федорец и Козлова (1988) указывали на присутствие у шельфового склона Восточной Камчатки как пелагической молоди, так и нагульных придонных кальмаров. На основании наших данных (Алексеев, Феоктистов, 2005; Алексеев, 2006 А, 2007; Алексеев и др., 2017) были также показаны миграции командорского кальмара от Камчатского пролива на юг, вдоль шельфового склона, к Курильским островам. При этом было отмечено более мористое положение точек поимки пелагической молоди по сравнению с точками поимки взрослых кальмаров. Для этих особей сохраняется возвращения в систему циркуляции в пределах Берингова моря с ответвлениями Северотихоокеанского течения, направленными в сторону проливов западной части Алеутской гряды, через которые происходит основное поступление тихоокеанских вод в Берингово море (см. гл. 2).

В результате образуется «треугольник» в водах Тихого океана, ограниченный с севера западной частью Алеутской гряды и Командорскими островами, а с запада Камчаткой и северными Курильскими островами, в пределах которого командорский кальмар может временно покидать пределы Берингова моря и возвращаться обратно, к району нерестилищ вдоль Алеутской гряды. В такую схему логично укладываются находки командорского кальмара в пелагиали района, ограниченного координатами 42° и 51° с.ш. и 162° и 177° в.д. (Jefferts, 1983; Okutani, 1966; Okutani et al., 1988) (см. рис. 4.4). Кубодера с соавторами (Kubodera et al., 1983) указывал, что командорский кальмар встречается в уловах дрефтерных сетей при исследованиях и промысле лососей в открытых водах северо-западной части Тихого океана, но поимки взрослых особей были немногочисленны. Однако можно предположить, что обратный поток молоди кальмара (которая, вероятно, хуже облавливается лососевыми сетями) в этом направлении носит более массовый характер.

То, что такое возвращение кальмара в Берингово море происходит через глубоководные районы, где кальмар может мигрировать только в пелагиали, свидетельствует в пользу того, что такой путь возможен преимущественно для молоди, до перехода к придонному образу жизни, хотя случаи обнаружения в пелагиали взрослых особей (Селивановский, Нигматуллин, 2002) свидетельствуют о том, что нельзя категорически исключать миграцию таким путем и некоторого количества взрослых особей. Интенсивность возвращения командорского кальмара в Берингово море по такому пути, видимо, весьма непостоянна и связана с изменениями характера поступления вод в Берингово море в связи с долгопериодными гидрометеорологическими изменениями, связанными с изменением положения Алеутского минимума (Хен, Заочный, 2009). В периоды ослабления подтока вод в Берингово море через пролив Ближний такой путь возврата командорского кальмара от Юго-Восточной Камчатки в Берингово море может практически исчезать.

Наблюдающиеся в донных тралениях на шельфовом склоне Юго-Восточной Камчатки взрослые кальмары, мигрирующие на юг в стрекне Камчатского течения, в отличие от облавливавшейся мористее молоди, вероятно, в основной своей массе уже не имеют шансов на обратную миграцию в Берингово море. Попав на тихоокеанскую сторону шельфового склона северных Курильских островов, они окончательно попадают в зону невозвратных миграций своей популяции и смешиваются там с особями охотоморской популяции. Это явление достаточно подробно описано (Алексеев, 2006 А, 2007). К сожалению, определение индивидуальной популяционной принадлежности в смешанных скоплениях пока затруднительно. На примере анализа данных о составе уловов у северных Курильских островов в 2005 г. в упомянутых выше работах использовалось групповое разделение на основании резких и быстрых изменений размерного состава, а также изменения в соотношении особей разного физиологического состояния в уловах. Такие изменения сравнивались с изменениями состава уловов у Восточной Камчатки, полученными в течение короткого временного промежутка (подробнее см. раздел «Тихоокеанская сторона Камчатки и Курильских островов» настоящей главы). Только недавно получены первые результаты по определению индивидуальной популяционной принадлежности в этом районе по морфологии

статолитов (Лищенко, Лищенко, 2017), но этот метод пока достаточно трудоемок и не применим для экспресс-анализа.

Оказавшись в районе образования скоплений с тихоокеанских стороны Курильских островов, особи берингоморской популяции, так же как и особи охотоморского происхождения, получают возможность мигрировать через Курильские проливы с помощью течений в сторону Охотского моря (Алексеев, 2009). В этом случае возникает своеобразный казус: по отношению к своей популяции особи берингоморского происхождения должны считаться безвозвратно утраченными для популяции, но их судьба отличается от судьбы особей в «классических» областях стерильного выселения (Беклемишев. 1969). Попавшие в Охотское море кальмары отнюдь не обязательно погибают, не произведя потомства – они могут вливаться в репродуктивный потенциал охотоморской популяции и участвовать в нересте с охотоморской стороны Курильских островов (Алексеев, 2012 А). Возможно, по причине такого постоянного и достаточно массового поступления генетического материала берингоморской популяции в Охотское море и отсутствуют существенные генетические различия между населением командорского кальмара Берингова и Охотского морей (Katugin, 2002).

Тем не менее, в описании пространственно-функциональной структуры ареала берингоморской популяции я исхожу из утраты этими особями репродуктивного значения для материнской популяции. Соответственно, район вдоль Курильских островов рассматривается как зона невозвратных миграций берингоморской популяции, а районы с охотоморской стороны островов я не рассматриваю с точки зрения отношений с берингоморской популяцией (Рис. 5.20) (в том числе и потому, что берингоморские особи трудно вычленишь из общего населения, так же как трудно определить их вклад в охотоморскую популяцию). Вся протяженность невозвратных миграций особей берингоморской популяции вдоль тихоокеанской стороны Курильских островов на рисунке 5.20 не показана. Вероятно, они могут достигать на юге, как и особи охотоморской популяции, тихоокеанской стороны северной Японии (см. разделы «Охотское море» и «Тихоокеанская сторона Камчатки и Курильских островов» настоящей главы). Проникновение особей берингоморского происхождения в Охотское

море через проливы, при этом, ограничивается положением глубоководных проливов – от о. Уруп и далее на юг глубина в проливах слишком мала для взрослых особей командорского кальмара, кроме того, в них преобладает вынос вод из южной части Охотского моря в Тихий океан (см. стр. 46).

Еще один район невозвратных миграций может существовать в северной части Берингова моря, к северу от основного миграционного пути кальмара (Рис. 5.20). Отдельные находки командорского кальмара регистрировались в Беринговом проливе (Jefferts, 1983). Учитывая опыт автора, трудно предположить, что эти сообщения были ошибочными. Возможно, имеют место случайные выносы командорского кальмара в сторону Берингова пролива с направленными в эту сторону ветвями Восточноберингоморского присклонового течения. Представляется, что большинство таких особей обречено на гибель в районе Берингова пролива.

Описанная схема миграционного цикла командорского кальмара в Западном субарктическом круговороте показывает невозможность существования в пределах такого ареала нескольких самостоятельных популяций, как это допускалось Федорцом (2006, стр. 201). Действительно, в пределах участков, которые следовало бы рассматривать как ареалы выделенных Федорцом «популяций» – района Командорско-Алеутской гряды, склона шельфа восточной части моря и склона шельфа заливов Олюторский и Карагинский – не существует замкнутой циркуляции вод. Сравнение этих районов со схемой циркуляции вод в Западном субарктическом круговороте показывает наличие в них только однонаправленного течения. Это исключает возможность реализации замкнутого миграционного цикла командорского кальмара, как пассивно-нектонного вида с планктонной стадией молоди в пределах этих районов, не говоря уже о «выпадении» из такой схемы огромного участка шельфового склона от м. Олюторский на западе до перегиба контура шельфового склона восточнее м. Наварин на востоке.

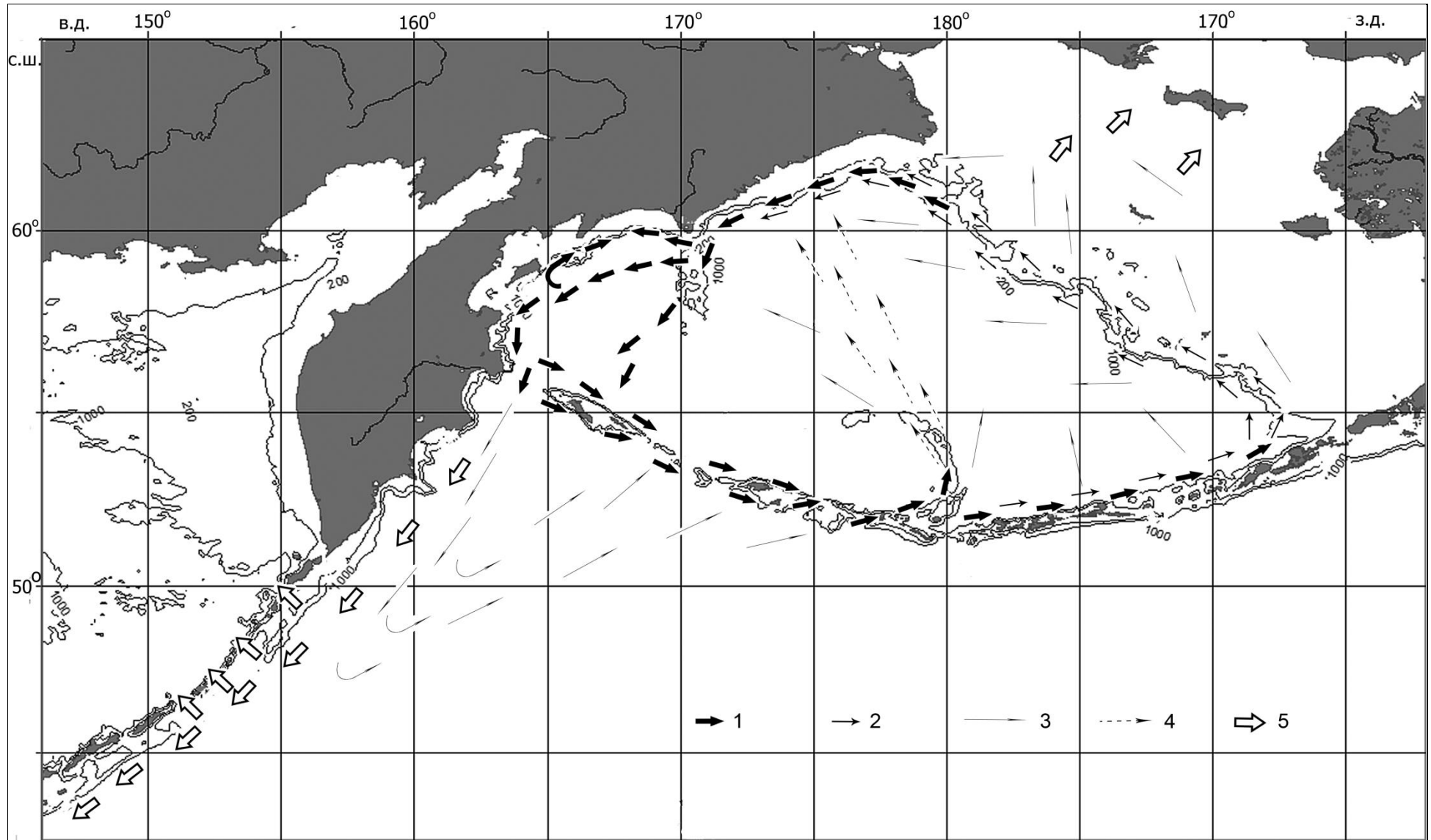


Рис. 5.20. Схема миграций командорского кальмара берингоморской популяции. 1 - миграции созревающих и зрелых кальмаров, 2 – миграции пелагических параларв и молоди, 3 – вынос молоди нагульных кальмаров в зону возвратных миграций, 4 – нерегулярные миграции молоди через центральную часть Берингова моря, 5 – выселение в зону невозвратных миграций. Схему системы течений см. на рис. 2.2, 2.3.

Схема течений вокруг Командорско-Алеутской гряды сложнее, что вообще характерно для протяженных островных дуг с островами, разделенных значительными проливами, разделяющими, на значительной части своей протяженности, водные массы различного происхождения. При этом, в западной части гряды скорее преобладают течения перпендикулярного направления через наиболее значимые глубоководные проливы (см. рис. 2.2, 2.3), а восточная часть гряды является естественной границей между западным и восточным (Аляскинским) субарктическими круговоротами и не может обеспечить сколь угодно значимых миграций кальмара через узкие мелководные проливы. С берингоморской стороны гряды всеми авторами отмечается направленный перенос пелагической молодежи на восток, к восточноберингоморскому склону – то есть наблюдаются однонаправленные миграции кальмара в восточном направлении, что исключает наличие в пределах этого района замкнутого миграционного цикла (как необходимого условия существования популяции).

Картографическое выражение пространственно-функционального районирования ареала берингоморской популяции командорского кальмара, с учетом приведенной выше схемы его миграций в пределах ареала, показано на рисунке 5.21. Необходимо еще раз оговориться, что имеющиеся данные о распределении и миграциях кальмаров различных онтогенетических стадий указывают на то, что кальмары всех функциональных групп встречаются в пределах ареала практически повсеместно и в течение всего года. Поэтому выделение нерестовой и нагульной функциональных зон на приведенной схеме несет некоторый оттенок условности. Тем не менее, достаточно четко выделяются зона, в пределах которой постоянно преобладают и образуют скопления преднерестовые и нерестовые кальмары, и зона, в пределах которой постоянно преобладают ранние онтогенетические стадии.

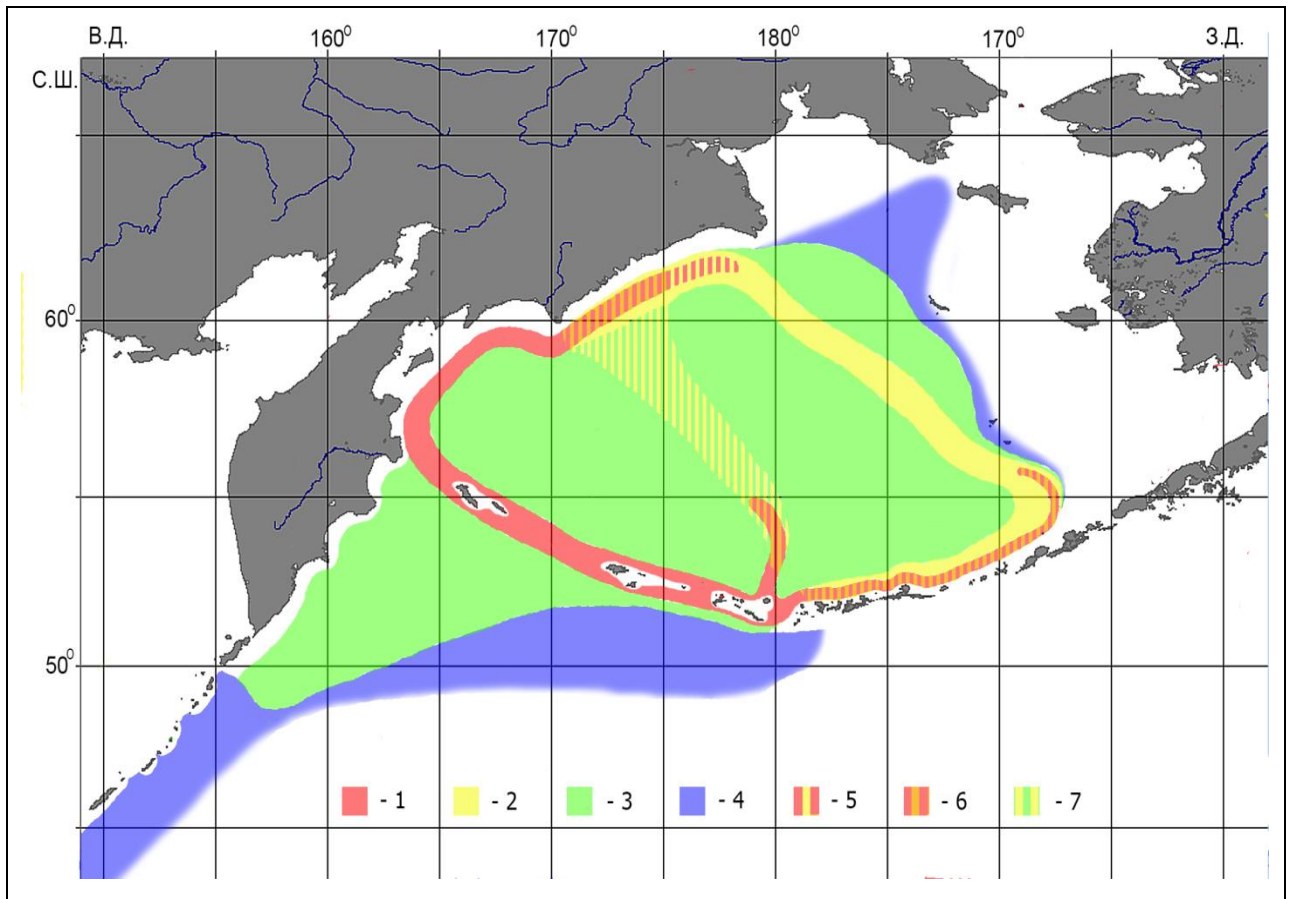


Рис. 5.21. Пространственно-функциональная структура берингоморской популяции командорского кальмара. 1 – репродуктивная зона, 2 – нагульная зона, 3- зона возвратных миграций (нестерильного выселения), 4 – зона невозвратных миграций (стерильного выселения), 5 – зона переменного значения – нагульного или репродуктивного; 6 – репродуктивная зона с продолжающимся нагулом части особей; 7 – зона переменного значения – возвратных миграций или нагульная

Из приведенного выше обсуждения также следует, что существует два района, функциональное значение которых, предположительно, может меняться: в восточной части Корякского района участок регулярного возникновения мезомасштабного присклонового круговорота может менять значение в зависимости от общего характера циркуляции в Беринговом море. В 1993-1994 гг. в этом районе наблюдались повышенные концентрации созревающих преднерестовых особей в упомянутом круговороте, однако массового нереста не наблюдалось – вероятно, кальмар мигрировал оттуда к нерестилищам в западной части Корякского района с достаточно интенсивным течением. В 1996-1998 гг., на фоне ослабления циркуляции, которая практически распалась на цепь присклоновых круговоротов (Верхунов, 1996 А; Arkhipkin et al., 1998) в восточной части Корякского района наблюдался нерест кальмара, который, вероятно, остался в этом районе в связи с ослаблением присклонового течения.

Вторым районом с меняющимся функциональным значением можно считать участок центральной части моря от хребта Бауэрс к Корякскому берегу: в периоды интенсивной присклоновой циркуляции основная масса кальмара удерживается в пределах этого течения, а в центральную часть моря происходил только случайный вынос пелагических особей с ответвлениями присклонового течения, а вся центральная часть моря, скорее всего, может рассматриваться как зона возвратных миграций. В периоды ослабления циркуляции хребет Бауэрс может способствовать отклонению отдельных ветвей циркуляции от Командорско-Алеутской гряды на север, через центральную часть моря к Корякскому берегу (см. стр. 38). В этом случае может возникать направленный перенос молоди командорского кальмара через хребет Бауэрс к районам нереста через центральную часть моря, вызывая неожиданное появление молоди в центральной части Корякского района, как например, наблюдалось нами в 1997 г. (см. рис. 5.13, 5.14)

Кроме районов, относимых к зоне невозвратных миграций, описанных в пояснениях к рис. 5.20, надо упомянуть еще полосу, расположенную мористее зоны возвратных миграций к югу от Командорско-Алеутской гряды. Иллюстрации поимок командорского кальмара в пелагиали (см. рис. 4.4) показывают его распространение в восточном направлении к северу от линии субарктической конвергенции. Поэтому зона невозвратных миграций в этой части Тихого океана, хотя и показана на рисунке 5.21 достаточно условно, но, безусловно, существует. Не имея документальных подтверждений, я, тем не менее, вынужден предположить, что вероятность выживания особей, возвращаемых в Алеутским островам с ответвлениями Северотихоокеанского течения, существенно уменьшается с их выносом слишком далеко в восточном направлении.

Возможности для существования в пределах Берингова моря нескольких популяционных образований (хотя бы и зависимого ранга) отсутствуют. Характер течений и установленных миграций кальмара (ср. рис. 2.2, 5.20) показывает, что реализация замкнутого миграционного цикла возможна только в пределах всего Берингова моря. Существование квазистационарного круговорота над восточноберингийским мелководьем (см. рис. 2.2) может обеспечить удержание в нем на какое-то время эпипелагической молоди командорского кальмара. Придонные слои воды в этом районе полностью сформированы подповерхностным

холодным слоем который, видимо, малопригоден для длительного пребывания в нем командорского кальмара: эпипелагическая молодь регистрируется в слое сезонного прогрева (Архипкин и др., 1996; Arkhipkin et al., 1996, 1998; Jorgensen, 2003, 2007) а верхняя граница обитания придонной стадии совпадает с верхней границей ТПС, к которому достаточно строго привязан взрослый кальмар (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1989; Бизиков, 1996 Г; Федорец и др., 1997 А и др.). Прохождение командорского кальмара через холодный подповерхностный слой (в начале жизненного цикла, при подъеме параларв из придонных слоев в эпипелагиаль, и повторно, при опускании подростой молоди в мезаль) носит, по всей видимости, быстрый транзитный характер. С сезонным выхолаживанием поверхностного слоя мелководные участки Берингова моря становятся вообще непригодны для обитания командорского кальмара. Поэтому, даже если допустить, гипотетически, наличие населения командорского кальмара в мелководной восточной части Берингова моря, по моему мнению, его не следует трактовать даже как псевдопопуляцию. В лучшем случае можно говорить о временной задержке одной из онтогенетических фаз в районе, который относится в зоне нестерильного (а может быть и стерильного) выселения.

Так же существование достаточно стабильных скоплений в пределах Командорской котловины (такое показано, по крайней мере, для Олюторского залива) не является доказательством существования в пределах этой котловины самостоятельного популяционного образования. Схема течений в этом районе показывает однонаправленный перенос вод от Корякского берега на юг, к Командорским островам (с поворотом вдоль островной дуги на восток) или через Камчатский пролив в Тихий океан. Поэтому существования здесь замкнутого миграционного цикла практически невозможно (см. рис. 2.2, 5.20). Этот район является зоной размножения берингоморской популяции и существование здесь устойчивых нерестовых скоплений является его характерной особенностью (см. стр. 129-131). Поэтому нет оснований говорить и о популяции западной части Берингова моря.

5.3 Охотское море

Присутствие командорского кальмара в Охотском море установлено уже достаточно давно (Несис, 1982; Kubodera, 1992), причем оценки его численности по данным многолетних учетных работ ТИНРО (Атлас ..., 2003), указывают на значительную численность этого вида в Охотском море. Однако, в отличие от Берингова моря, а также прикамчатских и прикурильских вод Тихого океана, в Охотском море до сих пор не обнаруживался в количествах, представляющих интерес для промышленного освоения. В связи с этим интерес рыбохозяйственных НИИ к командорскому кальмару в Охотском море минимален, большинство упоминаний о нем в Охотском море содержится либо в работах, посвященных другим объектам, либо в обобщающих сводках, не содержащих детализированной информации об особенностях биологии этого вида.

Хотя районов промысловых скоплений в Охотском море не показано (Федорец и др., 2000), это, возможно, свидетельствует не об их отсутствии, а о недостаточной изученности охотоморской популяции командорского кальмара. Работ, содержащих фактическую информацию об особенностях биологии командорского кальмара в Охотском море, очень немного (Аюпов, 2003; Алексеев, 2012 Б, 2018 А; Kubodera, 1992), поэтому в описании пространственно-функциональной структуры командорского кальмара в Охотском море приходится исходить из гораздо меньшего набора фактических данных, чем для Берингова моря или тихоокеанской стороны Курильских островов.

Представления о популяционном статусе населения командорского кальмара в Охотском море можно свести к двум позициям. Федорец (2006, стр. 202), в рамках схемы с метапопуляционными образованиями в каждом из дальневосточных морей, допустил существование в Охотском море двух элементарных популяций – одной большой, населяющей северную и центральную часть Охотского моря, и второй, существенно уступающей первой по размерам, ареал которой ограничен акваторией над южной глубоководной котловиной и шельфовым склоном от южного Сахалина до южных Курильских островов. В предположении о существовании такой южноохотоморской популяции Федорец ошибочно ссылался на работу Кубодеры (1992) и на описание подвида *Berryteuthis magister nipponensis* Okutani, Kubodera in Okutani, Tagawa, Horikawa 1987 (Okutani

et al., 1987). Даже несмотря на сомнительную валидность этого подвида (см. стр. 104), Федорец допустил ошибку в ссылке, так как типовые экземпляры этого подвида были пойманы не в Охотском море, а с тихоокеанской стороны северной Японии. Кубодера (1992) также никак не обсуждал популяционную принадлежность нескольких экземпляров из южной части Охотского моря, которые он имел в своем распоряжении. Не находится подтверждения возможности существования самостоятельной популяционной группировки и с точки зрения возможности реализации в пределах южной части Охотского моря миграционного и жизненного циклов. Характер течений в южной части Охотского моря (см. рис. 2.7) показывает возможность существования присклоновых вихрей, масштабы которых сравнимы с вихрями, служащими основой для формирования скоплений в Беринговом море и у Курильских островов. Действительно, нерест кальмара в этом районе происходит (Алексеев, 2018; Kubodera, 1992). Однако такие вихри явно недостаточны для существования самостоятельного популяционного образования в этом районе. Впоследствии упоминания о «южноохотоморской популяции» встречаются только в обзорах, как некритическое повторение гипотезы Федорца (например: Глубоковский и др., 2011).

Другая позиция, которую разделяет большинство авторов, обсуждавших популяционную структуру в Охотском море, предполагает наличие в пределах Охотского моря одной обширной популяции командорского кальмара. Она имеет сложную внутреннюю структуру, а ее ареал охватывает все Охотское море (Катугин, 1998; Алексеев, 2012а, 2018; Katugin et al., 2013). В пользу такой трактовки населения командорского кальмара в Охотском море свидетельствует отсутствие генетической разнородности в населении кальмара (Катугин, 1998). Таким образом, в настоящее время основной рабочей гипотезой является наличие одной популяции командорского кальмара, населяющей всё Охотское море.

Обобщенные данные учетных съемок ТИНРО-Центра в Охотском море показывают, что командорский кальмар встречается там практически повсеместно, за исключением только самых северных мелководных прибрежных участков (Атлас ..., 2003, рис. 984), а участки повышенной численности командорского кальмара тяготеют к шельфовому склону. В центральной части моря его численность значительно ниже, а случаи находок нерегулярны. Такая картина

распределения вполне ожидаема, исходя из опыта наблюдений за распределением командорского кальмара в других районах его ареала, где он также концентрируется, в первую очередь, в придонных слоях воды над шельфовым склоном – как правило, в пределах глубинного теплого слоя воды.

По данным Насагавы с соавторами (Nasagawa et al., 1998) молодь командорского кальмара была отмечена в эпипелагических ловах с охотоморской стороны Курильских островов в сентябре 1996 г. вместе с несколькими другими видами гонатид. Данные по всем видам были приведены совместно и трудно понять, какова в них доля командорского кальмара и где он был пойман. Можно только отметить, что в указанный сезон в Охотском море молодь гонатид встречалась единично и только мористее северных Курильских островов и в центральной части моря, в южной части моря молодь гонатид в эпипелагиали не отмечалась. Это вполне согласуется с упомянутыми выше закономерностями распределения командорского кальмара в Охотском море (Атлас..., 2003)

Данные о распределении и численности командорского кальмара в Охотском море (Атлас..., 2003), приводятся отдельно по горизонтам поимки (верхняя эпипелагиаль, пелагиаль, мезопелагиаль) и сезонам года, но не содержат информации о размерах, половом составе уловов или каких-либо иных биологических характеристиках кальмара, равно как не содержат и оценок его перемещений в пределах Охотского моря. В связи с этим невозможно оценить различия в составе уловов командорского кальмара в зависимости от сезона, района моря или глубин поимки.

Данные эпипелагических съемок показывают достаточно далекое проникновение командорского кальмара на участки акватории над обширным североохотоморским шельфом (Атлас ..., 2003. рис. 986-981). Очевидно, что пелагическая молодь распространена в северной части моря несколько шире, чем обитающие в мезопелагиали более взрослые особи. Глубина залегания холодного подповерхностного слоя (см. гл. 2) в северной части моря такова, что эта водная масса занимает большую часть широкого североохотоморского шельфа (Дьяков и др., 1997: стр. 43, рис. 2). Если исходить из обитания взрослого командорского кальмара в более теплых водах глубинного теплого слоя, проникновение командорского кальмара на участки над североохотоморским шельфом, возможно

только на эпипелагической стадии в сезон летнего прогрева поверхностных вод, а с переходом к придонной стадии кальмар должен выходить на внешний край шельфа. Такие особенности распределения взрослых особей, в отличие от пелагической молодежи, связаны в Охотском море с положением вод теплого глубинного слоя, глубина залегания верхней границы которых минимальна в западной части моря, где она находится в горизонте около 250 м. Это достаточно точно соответствует верхнему горизонту поимок командорского кальмара у Восточного Сахалина (Алексеев, 2018; Аюпов, 2003). Проникновению взрослых кальмаров над шельфом препятствуют холодные воды подповерхностного слоя. В отличие от взрослых кальмаров, ранняя молодежь, обитающая в эпипелагиали, может проникать в районы над шельфом в поверхностном слое сезонного прогрева. Основное время ее обнаружения над шельфом в северной части Охотского моря – это весна и лето (Атлас..., 2003).

Сходная картина более широкого распространения пелагической молодежи наблюдается и в берингоморской популяции командорского кальмара, где молодежь обнаруживается как над обширным шельфовым мелководьем в северной части моря, так и в центральной части моря, над глубоководными котловинами (см. рис. 5.20, 5.21), тогда как взрослые кальмары в Беринговом море в своем распределении достаточно строго приурочены к ТПС вдоль шельфового склона. Верхняя граница их распределения располагается, как правило, на глубине около 200 м. Поимки взрослых особей командорского кальмара на глубинах выше верхней границы ТПС редки и носят случайный характер.

По среднегоголетним картам распределения командорского кальмара в Охотском море выделяются два района с относительно более высокими концентрациями командорского кальмара: участки вдоль шельфового склона северных Курильских островов и Западной Камчатке, а также присклоновый участок западной части моря, вокруг о. Ионы и банки Кашеварова и далее на юг вдоль Восточного Сахалина, приблизительно до мыса Терпения на юге (Атлас, 2003). В немногочисленных работах, рассматривающих распространение молодежи командорского кальмара в Охотском море (Kubodera, Jefferts, 1984 В, fig. 16) также показано, что наиболее многочисленные поимки параларв командорского кальмара и его молодежи (длиной мантии не более 30 мм) приурочены в Охотском море к

водам у северных Курильских островов с «шлейфом» в северо-западном направлении, вдоль шельфового склона (Рис. 5.22). Особи с длиной мантии более 30 мм из уловов в эпипелагиали практически исчезают, что хорошо согласуется с оценками размеров, по достижении которых кальмары опускаются в более глубокие слои воды (Архипкин и др., 1996; Arkhipkin et al., 1998). Горбатенко с соавторами (1995) в ноябре 1990 – январе 1991 гг. наблюдали молодь командорского кальмара практически на всем протяжении вдоль склона шельфа вокруг глубоководной котловины Охотского моря. По оценкам, приведенным Катугиным с соавторами (2013, fig. 1), плотность распределения молоди командорского кальмара в эпипелагиали этой части моря может достигать 1 тыс. экз. на 1 км² поверхности моря.

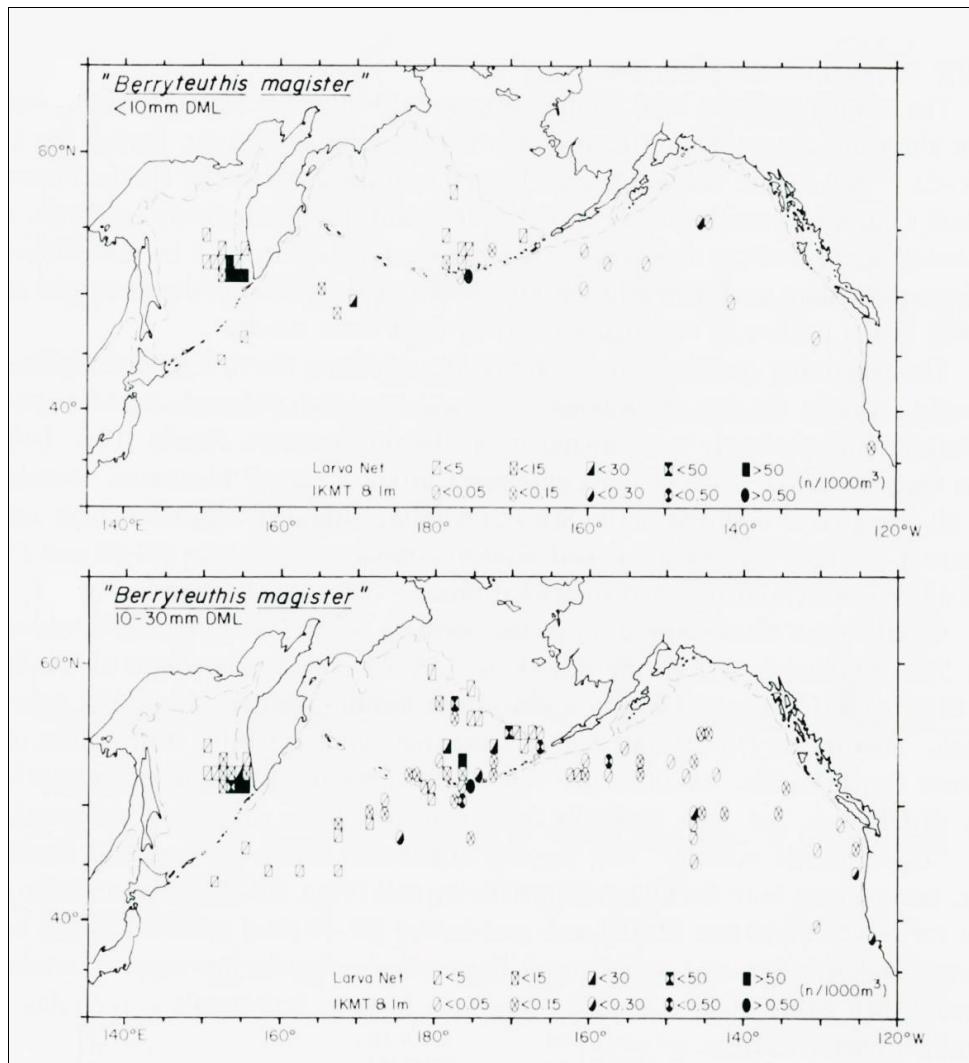


Рис. 5.22. Точки поимки параларв («<10 mm DML») и ранней молоди («10-30 mm DML») командорского кальмара в Северной Пацифике (по: Kubodera, Jefferts, 1984 В, р. 175, fig. 16, с небольшими изменениями)

С охотоморской стороны северных Курильских островов нами были получены данные о распределении и биологическом состоянии придонных стадий командорского кальмара зимой 2005 и весной 2010 гг. Плотность распределения кальмара в районе работ была незначительной. В декабре 2005 г. западнее о. Атласова на глубинах 800-1000 м они составляли в среднем 2,8 кг/ч траления (максимальное значение – 3,6 кг/ч траления). В апреле 2010 г. уловы были чуть выше, составляя в среднем 20,6 кг/ч траления, при максимальном значении 40 кг/ч траления. Состав уловов кальмара в декабре 2005 г. и апреле 2010 г. различался – в декабре 2005 г., по сравнению с апрелем 2010 г., отмечались особи более крупных размеров, соотношение стадий зрелости в апреле также было смещено в сторону более поздних стадий (Рис. 5.23, 5.24). Сравнивая материалы этих двух лет, следует иметь в виду возможность межгодовых различий в сроках нереста, однако это единственные прямые наблюдения нереста в этом районе, поэтому приходится использовать их, помня о приведенной выше оговорке. В обоих случаях в уловах значительную долю особей составляли нерестящиеся и отнерестившиеся кальмары (стадии зрелости 6-1, 6-2 и 7). В декабре они составляли 54,5% всего улова по численности, а в апреле – 26,4%. Можно говорить о том, что и в декабре 2005 г., и в апреле 2010 г. в исследованном районе наблюдался нерест командорского кальмара. Горбатенко с соавторами (1995) в ноябре 1990 – январе 1991 гг., при исследованиях в северной части Охотского моря, также отметили зрелые особи командорского кальмара только в ограниченном районе к западу от северных Курильских островов и Юго-Западной Камчатки.

В декабре нерест той группировки кальмаров, к которой принадлежали нерестовые особи, был близок к завершению. Картины соотношения стадий зрелости похожи, но не повторяют закономерности, наблюдаемые в Беринговом море. Например, соотношение стадий зрелости самок, с двумя достаточно хорошо выраженными функциональными группировками, несколько напоминают картину, наблюдающуюся для самок в Беринговом море в декабре 1997 г. (см. рис. 5.5) или в конце весны 1996 г. (см. рис. 5.14), в то время как картина соотношения стадий самцов в декабре 2005 г. сходна с картиной в Олюторском заливе августе 1998 г. (см. рис. 5.10), а апрель 2010 г. скорее напоминает соотношение стадий самцов в мае 1996 г. в Наваринском районе Берингова моря (см. рис. 5.14).

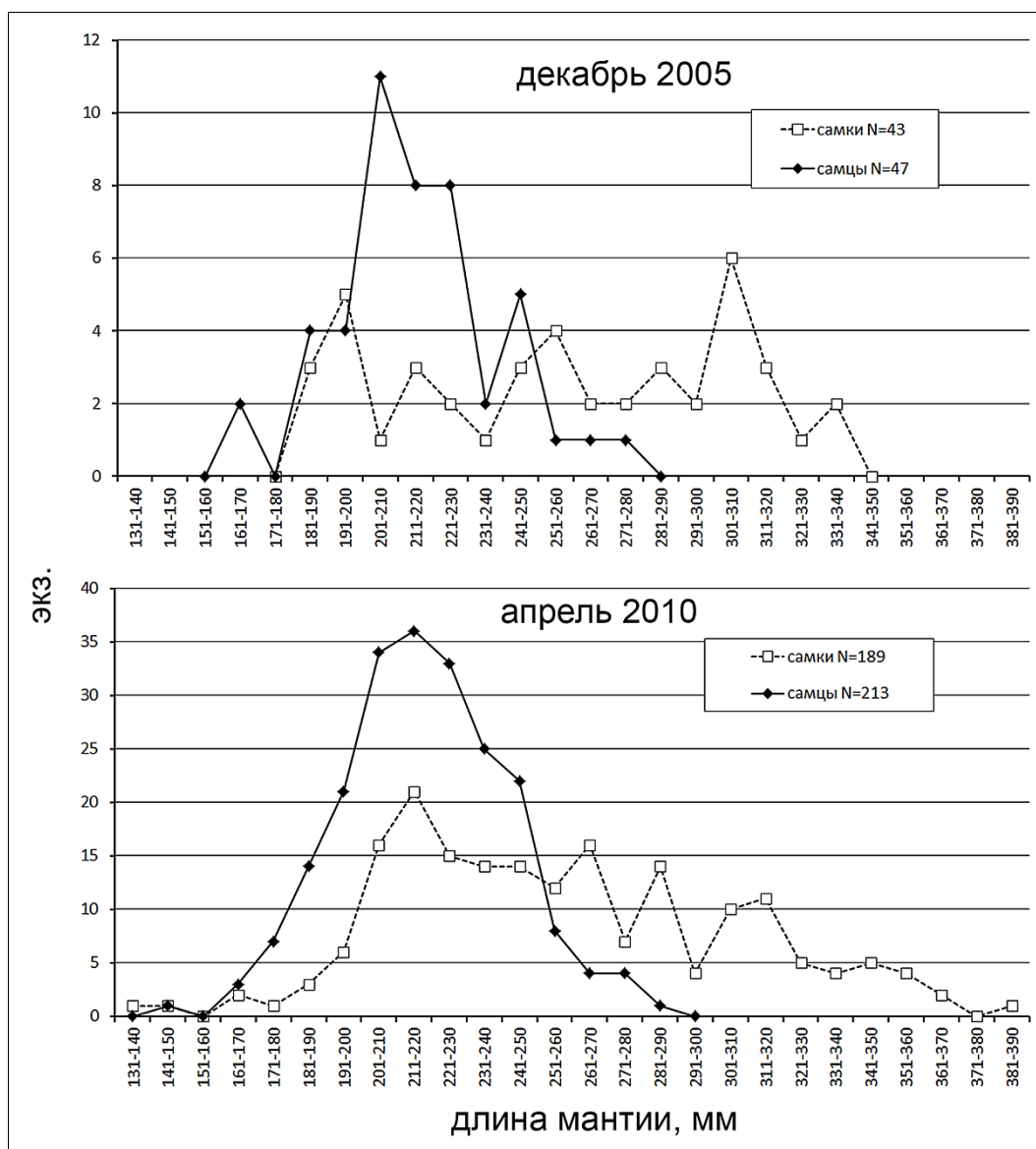


Рис. 5.23. Размерный состав командорского кальмара в траловых уловах с охотоморской стороны северных Курильских островов (западнее о. Атласова) в декабре 2005 и апреле 2010 гг.

В марте 2005 г. в уловах была высока доля зрелых кальмаров на стадиях зрелости 6 и 7 (61% общей численности), среди которых доля кальмаров, близких к завершению нереста (стадия 6-2) или выбойных (стадия 7) составляла более трети – 38,8% всех нерестовых особей. В апреле, при более низкой доле 6 и 7 стадий зрелости (59,2% общей численности), была выше доля кальмаров, недавно вступивших в нерест (стадия 6-1) – (75,3% всех нерестовых особей). Доля самок среди нерестовых особей была заметно меньше, чем у самцов (27,7% и 72,3% соответственно) (Рис. 5.24), что характерно для начального этапа нереста командорского кальмара вследствие того, что самцы одного поколения обычно

несколько опережают самок по темпам созревания (см. рис. 5.10). Размерный состав уловов кальмара в апреле 2010 г. дифференцированно по стадиям зрелости показан в таблицах 5.1 и 5.2 (объемы выборок 1995 г. были недостаточны для такого же дифференцированного подсчета).

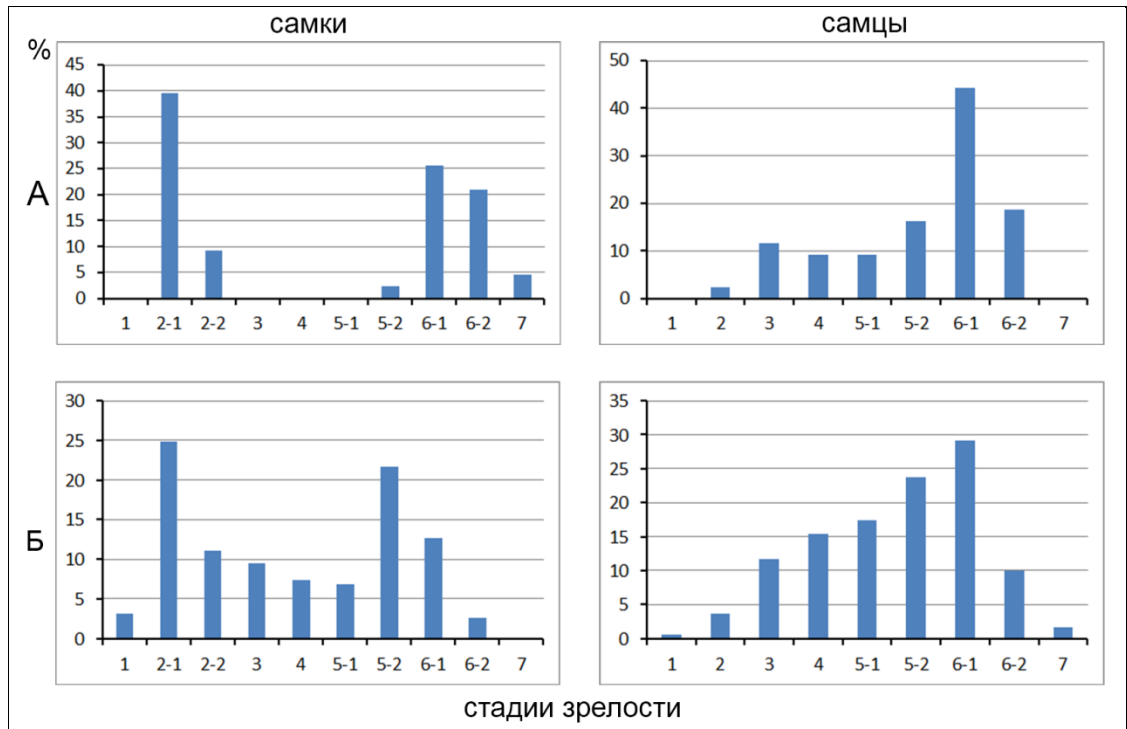


Рис. 5.24. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах с охотоморской стороны северных Курильских островов (западнее о. Атласова) в декабре 2005 и апреле 2010 гг.

Данные о биологическом состоянии командорского кальмара из других районов Охотского моря очень скудны, в значительной степени, как было указано выше, по причине отсутствия интереса к рыбохозяйственным исследованиям этого вида в Охотском море. Имеются данные о биологических характеристиках командорского кальмара у Восточного берегов Сахалина и в северо-западных участках Охотского моря, полученные в ходе комплексных траловых учетных съемок, выполнявшихся СахНИРО, позволяющие оценить изменения размерного состава и биологического состояния командорского кальмара в этих районах. К сожалению, суровые гидрологические условия в Охотском море ограничили период, в течение которого были получены эти данные, летне-осенним сезоном.

Наиболее длительным был период наблюдений в ходе учетной траловой съемки на НИС «Дмитрий Песков» с июля по октябрь 2000 г., когда были получены данные по биологии командорского кальмара из северной и северо-

западной частей Охотского моря, от Шантарского района до зал. Терпения (Восточный Сахалин). Эти материалы демонстрируют изменения размерного ряда кальмара при перемещении от банки Кашеварова с северной части моря к Шантарскому району и далее к Восточному Сахалину (Рис. 5.25).

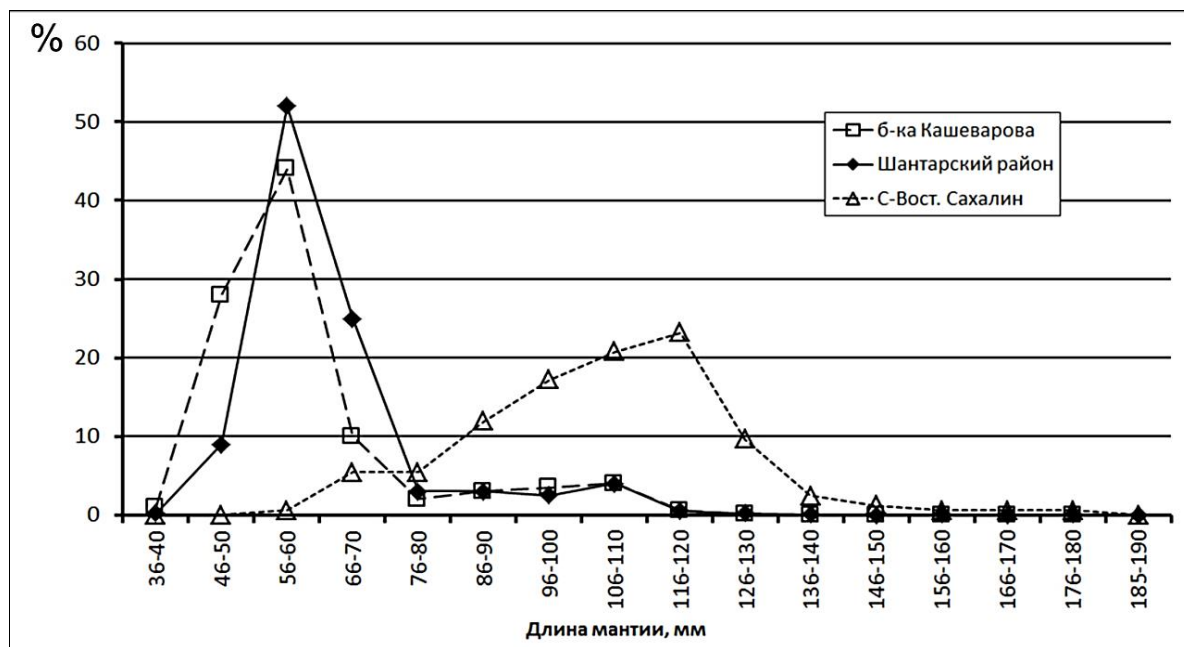


Рис. 5.25. Размерный состав уловов командорского кальмара в северной и северо-западной части Охотского моря (по данным комплексной траловой съемки НИС «Дмитрий Песков», июль-октябрь 2000 г.)

Как видно из рисунка 5.25, в северной части моря (банка Кашеварова и Шантарский район) в уловах абсолютно доминировали ювенильные особи с длиной мантии от 3 до 9 см. Различие в составе уловов по соотношению размерных групп между районом банки Кашеварова и Шантарским районом очень незначительное: положение модальной размерной группы осталось неизменным, заметно лишь небольшое увеличение доли более крупных размерных классов в сторону более крупных размеров в Шантарском районе. Вероятно, это связано с ростом кальмаров при направленном продвижении по маршруту общей циклонической циркуляции вод. Учитывая существование в районе банки Кашеварова зоны повышенной продуктивности (Карпушин и др., 1997), вполне возможно, что миграции молоди командорского кальмара в этот район носят характер отнюдь не случайного заноса с течениями, и уже далее, от банки Кашеварова, часть особей заносится и в Шантарский район.

Если интерпретировать размерный состав уловов у банки Кашеварова и Шантарского района в 2000 г. в сравнении с данными о размерном составе уловов в прикурильском районе в апреле 2010 г. по стадиям зрелости (Табл. 5.1, 5.2), можно предположить, что в районе банки Кашеварова доминировали ювенильные особи, а также ранняя молодь на стадии быстрого соматического роста (самцы и самки стадии 1, на которой еще не наблюдается размерный половой диморфизм). Также в этих районах, возможно, присутствовали отдельные особи кальмара, достигшие 2 стадии зрелости с длиной мантии от 140 до 180 мм.

У берегов Северо-Восточного Сахалина, по сравнению с Шантарским районом и банкой Кашеварова, размерный ряд уже значительно сместился в сторону более крупных размеров и стал более растянутым, с менее выраженной модальной группой. Характер размерного ряда еще не показывает заметной размерной дифференциации самцов и самок, но можно предположить, что группа особей размерных классов 16–19 см сформирована, в первую очередь, самками, характеризующимися высокими индивидуальными темпами роста. Информация о составе уловов командорского кальмара у Юго-Восточного Сахалина, собранная в 2000 г., ограничивалась приведением среднего размера кальмаров в уловах – 104,7 мм (98,3 мм – у Северо-Восточного Сахалина), на основании чего можно судить о дальнейшем росте кальмаров при дальнейшем продвижении вдоль берегов Сахалина в южном направлении.

Таким образом, анализ состава уловов показывает, что по мере продвижения кальмаров от банки Кашеварова к Северо-Восточному Сахалину происходил последовательный рост кальмаров. У Северо-Восточного Сахалина уже наблюдалось резкое сокращение доли ювенильных особей в уловах: в большинстве случаев степень развития половой системы не позволяет определить пол кальмаров при длине мантии менее 80 мм (ювенильные особи), в то время как при длине мантии от 100 мм и более определяется пол и стадия развития половой системы.

Распределение самок командорского кальмара в уловах с охотоморской стороны северных Курильских островов в апреле 2010 г. по стадиям зрелости и размерам, экз.

| Длина мантии, мм | Стадии зрелости | | | | | | | | |
|------------------|-----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|
| | 1 | 2-1 | 2-2 | 3 | 4 | 5-1 | 5-2 | 6-1 | 6-2 |
| 131-140 | 1 | | | | | | | | |
| 141-150 | 1 | | | | | | | | |
| 151-160 | | | | | | | | | |
| 161-170 | 2 | | | | | | | | |
| 171-180 | 1 | | | | | | | | |
| 181-190 | 1 | 2 | | | | | | | |
| 191-200 | | 4 | 1 | | | | | | |
| 201-210 | | 15 | 1 | | | | | | |
| 211-220 | | 14 | 4 | | | | | | |
| 221-230 | | 7 | 5 | 1 | | 1 | | 1 | |
| 231-240 | | 4 | 4 | 2 | 1 | 1 | 2 | | |
| 241-250 | | 1 | 4 | 3 | 1 | | 1 | 3 | 1 |
| 251-260 | | | 2 | 1 | 2 | | | 5 | 2 |
| 261-270 | | | | 4 | 3 | 2 | 5 | 1 | 1 |
| 271-280 | | | | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | |
| 281-290 | | | | 2 | 2 | 1 | 6 | 3 | |
| 291-300 | | | | | 1 | 1 | | 2 | |
| 301-310 | | | | 1 | | | 6 | 2 | 1 |
| 311-320 | | | | 1 | 1 | 2 | 5 | 2 | |
| 321-330 | | | | 1 | | | 3 | 1 | |
| 331-340 | | | | | | | 3 | 1 | |
| 341-350 | | | | | | 2 | 2 | 1 | |
| 351-360 | | | | 1 | 1 | | 2 | | |
| 361-370 | | | | | | | 2 | | |
| 371-380 | | | | | | | | | |
| 381-390 | | | | | | | 1 | | |
| Σ | 6 | 47 | 21 | 18 | 13 | 11 | 41 | 23 | 5 |

Распределение самцов командорского кальмара в уловах с охотоморской стороны северных Курильских островов в апреле 2010 г. по стадиям зрелости и размерам, экз.

| Длина мантии, мм | Стадии зрелости | | | | | | | | |
|------------------|-----------------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5-1 | 5-1 | 6-1 | 6-2 | 7 |
| 131-140 | | | | | | | | | |
| 141-150 | 1 | | | | | | | | |
| 151-160 | | | | | | | | | |
| 161-170 | | 2 | 1 | | | | | | |
| 171-180 | | 2 | 2 | 2 | 1 | | | | |
| 181-190 | | 1 | 3 | 7 | 2 | 1 | 1 | | |
| 191-200 | | 1 | 7 | 5 | 3 | 3 | 3 | | |
| 201-210 | | 1 | 4 | 6 | 11 | 5 | 6 | 1 | |
| 211-220 | | | 5 | 4 | 8 | 8 | 10 | 3 | 1 |
| 221-230 | | | | 4 | 4 | 9 | 12 | 4 | |
| 231-240 | | | | | 3 | 8 | 9 | 5 | |
| 241-250 | | | | 2 | 3 | 4 | 10 | 3 | |
| 251-260 | | | | | | 3 | 3 | 1 | 1 |
| 261-270 | | | | | | 2 | 1 | 1 | |
| 271-280 | | | | | | 1 | 1 | 2 | |
| 281-290 | | | | | | 1 | | | |
| Σ | 1 | 7 | 22 | 30 | 35 | 45 | 56 | 20 | 2 |

Результаты, полученные в результате аналогичных траловых исследований в другие годы, повторяют, в целом, общие закономерности, установленные по материалам работ 2000 г. В сентябре 1998 г. у Северо-Восточного Сахалина, по результатам промеров, выполненных отдельно по полам, наблюдались сходные с 2000 г. модальные размерные группы: длина мантии 60-70 мм у ювенильных особей и 100-110 мм – у незрелых самок и самцов (Рис. 5.26). Вместе с тем в уловах отмечались и отдельные особи, вероятно находящиеся на более поздних стадиях зрелости (созревающие или зрелые), в том числе было отмечено 5 экз. самок с длиной мантии более 300 мм (8,5 % всех особей), которые, судя по размерам, должны были находиться на стадии зрелости 3 или более. Доля ювенильных особей в уловах у Северо-Западного Сахалина в сентябре 1998 г. была выше, чем в 2000 г. Сходный характер размерного распределения (без разделения промеров по полам) наблюдался и в уловах учетной траловой съемки на НИС «Дмитрий Песков» и в сентябре-октябре 2006 г. (Рис. 5.27).

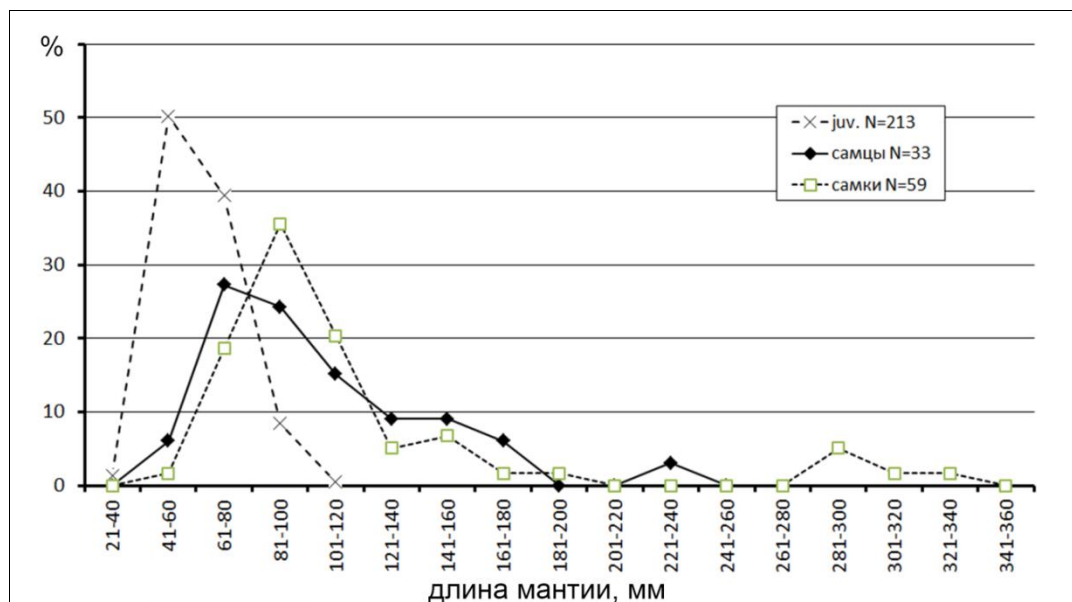


Рис. 5.26. Размерный состав уловов командорского кальмара у Северо-Восточного Сахалина (по данным комплексной траловой съемки НИС «Дмитрий Песков», сентябрь 1998 г.)

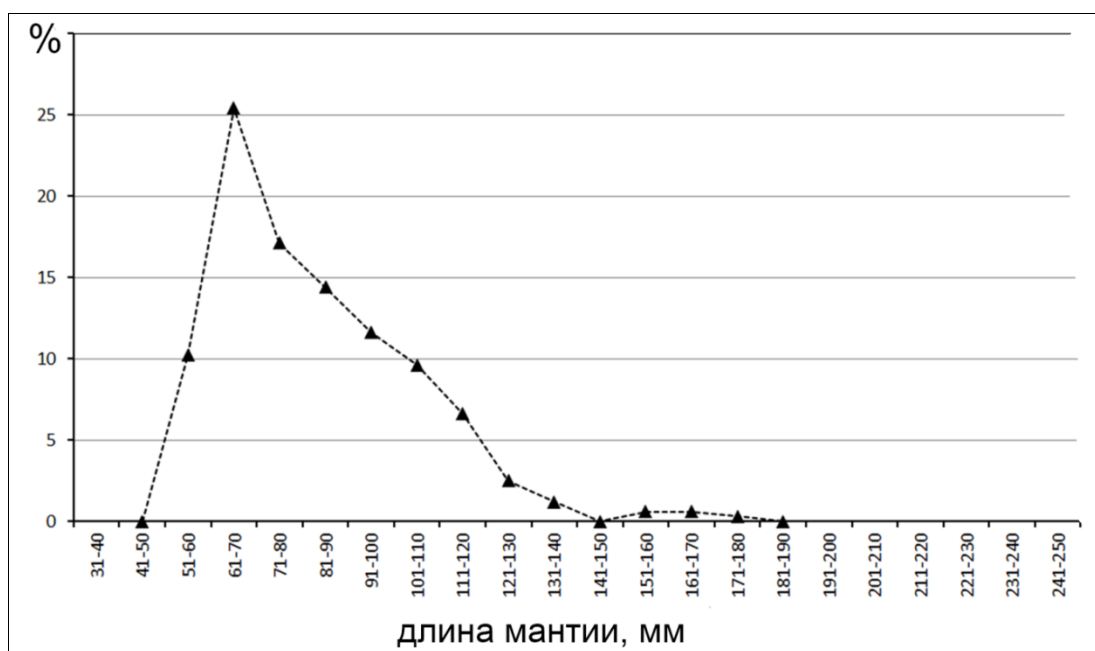


Рис. 5.27. Размерный состав уловов командорского кальмара у Северо-Восточного Сахалина (по данным комплексной траловой съемки НИС «Дмитрий Песков», сентябрь-октябрь 2006 г.)

Наибольшее широкий диапазон размерного состава кальмара, с наличием, предположительно, нескольких групп разных модальных размеров, был отмечен по материалам съемки на НИС «Дмитрий Песков» в заливе Терпения в августе-сентябре 2002 г. (Рис. 5. 28). В этой выборке доля особей, которые, с учетом их размеров, уже могут быть отнесены к особям, завершающим нагул, созревающим, а возможно и зрелым (от 200 мм и более), составила 13%.

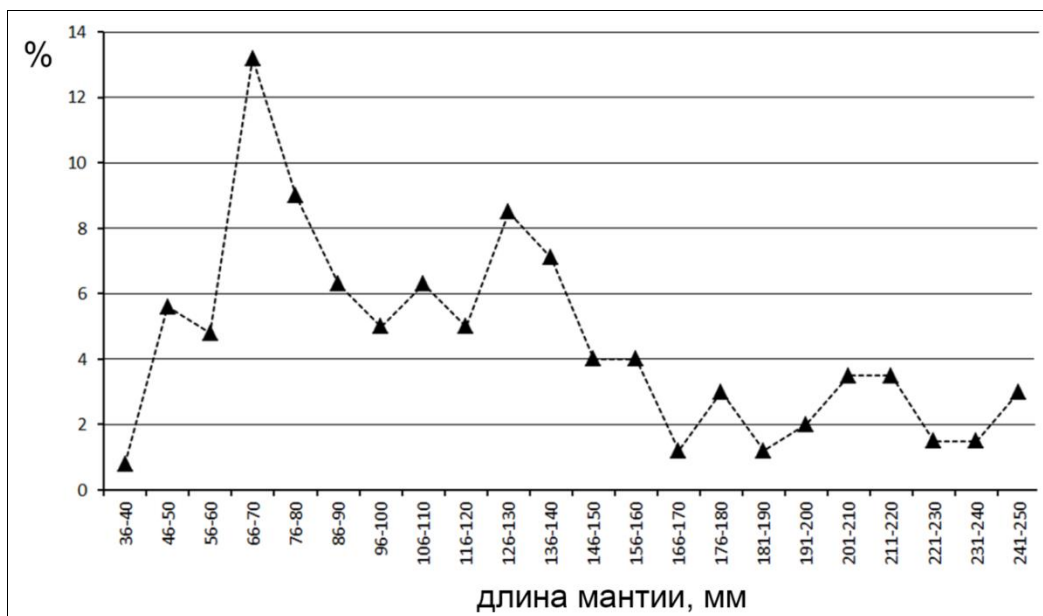


Рис. 5.28. Размерный состав уловов командорского кальмара в заливе Терпения (по данным комплексной траловой съемки НИС «Дмитрий Песков», август-сентябрь 2002 г.)

Приведенные Федорцом (2006) данные о распределении придонного кальмара в западной части Охотского моря на НИС «Новокотовск» в августе-октябре 1984 г. показывали, что точки наиболее высоких уловов командорского кальмара простирались вдоль шельфового склона от центральной части северного Сахалина (примерно по широте 51° с.ш.) до траверза пролива Лаперуза. Эти наблюдения являются также самыми южными из всех, описанных выше, завершая картину перемещения молоди кальмара от северных Курильских островов вдоль северного склона охотоморского шельфа к Сахалину и далее вдоль его восточного берега на юг, с постепенным ее ростом и созреванием в ходе миграции. Вероятно, от залива Терпения и далее на юг уже могут отмечаться зрелые кальмары.

Информация о биологическом состоянии и возможных направлениях миграций командорского кальмара у восточных берегов Сахалина на основании результатов ряда научно-исследовательских экспедиций СахНИРО в 1998-2002 гг., приведенная Аюповым (2003), достаточно хорошо согласуется с представлениями о направлении миграций и функциональном состоянии командорского кальмара у восточного Сахалина, изложенными выше. В результате также делается вывод о том, что шельф Северо-Восточного Сахалина является районом нагула и подращивания молоди командорского кальмара. Аюпов также считает, что молодь командорского кальмара попадает в район с попутными течениями из северных районов моря. При этом он, правда, предположил, что выклев параларв происходит

не в районе нереста у северных Курильских островов, а северо-западнее, на склоне североохотоморского шельфа (вероятно, исходя из предположения о пелагическом характере кладок яиц командорского кальмара). Однако, как уже было описано в главе 4, кладки командорского кальмара до сих пор достоверно не известны, тем более достоверно не определена их плавучесть и способность к переносу течениями.

Максимальные концентрации параларв в непосредственной близости от северных Курильских островов (Kubodera, Jefferts, 1984 В), и неподалеку от обнаруженных нами участков нереста, скорее свидетельствует в пользу выклева параларв вблизи от мест нереста. Когда Аюпов допустил возможность существования локальных участков нереста вдоль всего шельфового склона, окаймляющего глубоководную часть Охотского моря (2003, стр. 196-197), он апеллировал к единичным находкам зрелых кальмаров у Восточного Сахалина. Такие случаи единичных находок зрелых кальмаров у Восточного Сахалина подтверждает и наша работа. Однако, по моему мнению, это скорее указывает на то, что некоторое минимальное «фоновое» количество особей на всех онтогенетических стадиях может быть встречено практически на всем популяционном ареале, так же, как это было показано ранее для Берингова моря (см. стр. 129). Ближайшим районом, в котором можно допустить возможность достаточно массового нереста, по дуге шельфового склона от северной части моря вдоль Восточного Сахалина, вероятно, может быть залив Терпения, на что указывает размерный состав уловов (см. рис. 5.28).

Обобщение приведенных выше сведений позволяет предложить схему миграций и пространственно-функциональной структуры ареала командорского кальмара в Охотском море (Рис. 5.29). В настоящее время, по результатам наших работ 2005 и 2010 гг., достоверно определен только один участок нереста командорского кальмара у северных Курильских островов. Доля нерестовых и выбойных кальмаров, наблюдавшихся там в уловах, сравнима с наблюдавшейся в районах нереста в Беринговом море (см. рис. 5.5, 5.10). Наличие в уловах в этом районе не только функционально зрелых, но и растущих, нагульных и созревающих особей (см. рис. 5.24) дает основание предполагать, что нерест, вероятно, происходит и в других районах – от берегов Юго-Восточного Сахалина до

средних Курильских островов. Сходным образом в Беринговом море ранее была описана цепочка участков нереста командорского кальмара, которая протягивается от Корякского побережья и Олюторского залива к Командорским островам и далее вдоль Алеутской гряды (см. рис. 5.4).

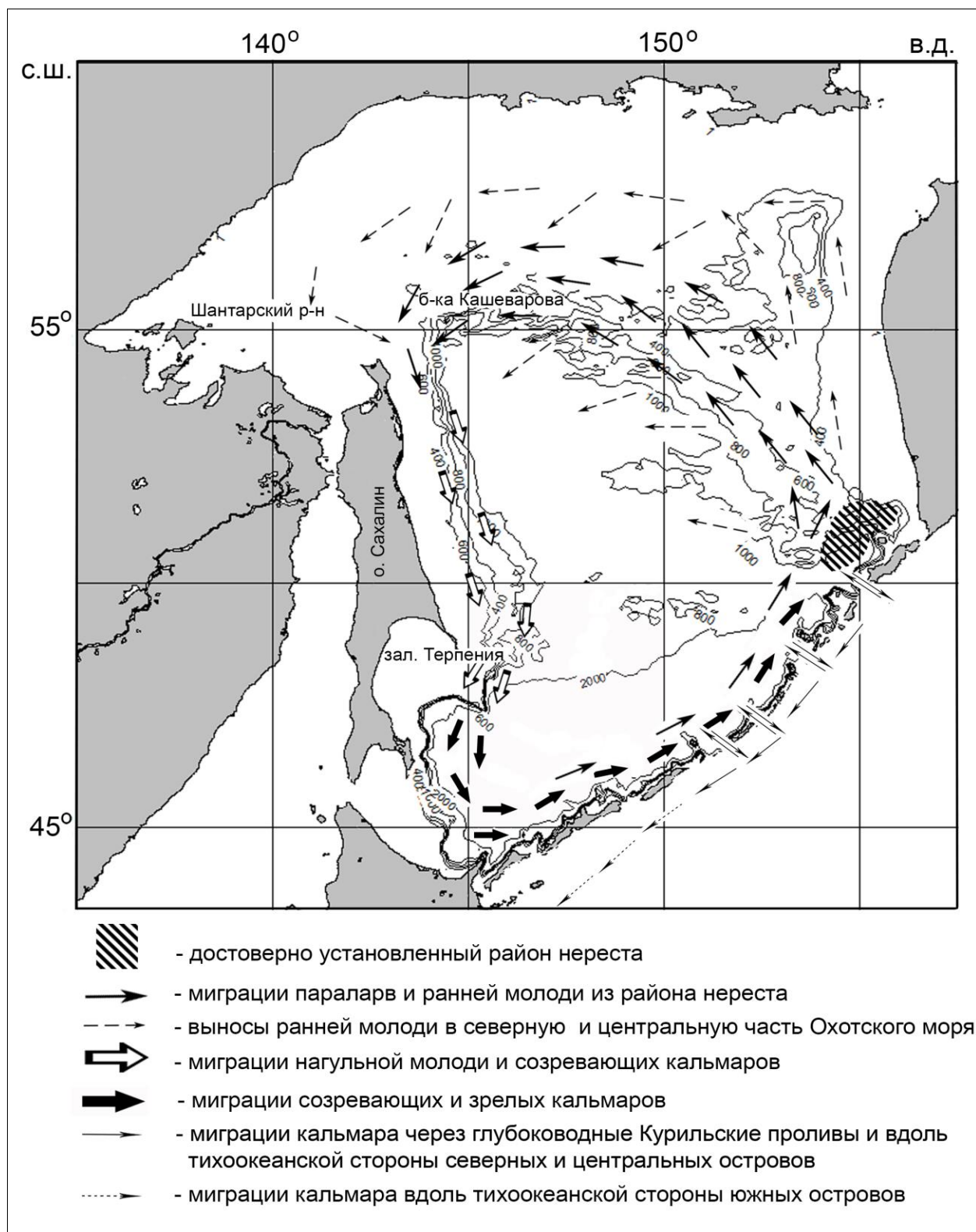


Рис. 5.29. Схема миграций командорского кальмара в Охотском море

Достоверно установлен к настоящему времени один район нереста – с охотоморской стороны северных Курильских островов. В то же время, данные о биологическом состоянии кальмара у Юго-Восточного Сахалина дают основание полагать, что существование нерестилищ охотоморской популяции командорского кальмара возможно и в других районах – от шельфового склона Южного Сахалина и далее вдоль охотоморской стороны Курильских островов, аналогично тому, как район нереста командорского кальмара берингоморской популяции растянут от Корякского берега и Олюторского залива до Алеутской гряды. Существование такой «цепочки» нерестилищ можно рассматривать в качестве механизма, который обеспечивает кальмарам, достигшим половой зрелости, достижение одного из участков, пригодных для нереста, в условиях изменчивости внешней среды: в частности, скорости течений, с которыми мигрируют кальмары и температурного режима, влияющего на сроки роста и созревания кальмаров.

По информации Катугина с соавторами (2013, р. 10-12, fig. 2) участки повышенных концентраций придонного кальмара могут простираться также от северных Курильских островов далее на север, вдоль берегов Западной Камчатки (до 54 тыс. экз./км² у Юго-Западной Камчатки). К сожалению, в этом обзоре не приведена информация о размерном и физиологическом состоянии этих кальмаров, не приведена и информация о сроках и видах работ, на основании которых получены эти данные. Поэтому пока затруднительно оценить эту информацию. Возможно, в будущем в предлагаемой схеме функциональной структуры ареала зону размножения можно будет расширить и на склоны шельфа Западной Камчатки.

Проблемой, существенно усложняющей понимание путей миграций командорского кальмара, является отсутствие, вплоть до настоящего времени, достоверной информации о характере яйцевых кладок командорского кальмара. Вся приводимая информация о них основана исключительно на спекулятивных построениях. Тем не менее, учитывая, что районы массового обнаружения молоди (Атлас ..., 2003) располагаются чуть ниже мест нереста по направлению течения, но в непосредственной близости от них, можно предположить, что выклев параларв происходит недалеко от мест нереста, после чего молодь кальмара поднимается в приповерхностные слои воды. Информация об их последующих поимках

показывает, что ранняя молодь командорского кальмара перемещается вместе с общей циклонической циркуляцией приповерхностных вод.

По пути вдоль северного склона шельфа часть особей пелагической молодежи подхватывается вихревыми образованиями и локальными течениями, которые выносят их в северо-западном направлении – на банку Кашеварова и в Шантарский район. Вихри внутренней периферии циклонической циркуляции могут выносить молодь и в центральную часть моря. Трудно оценить вероятность достижения этими особями Восточного Сахалина. Вероятно, для значительной части кальмаров такая возможность сохраняется, что позволяет считать эти районы зоной нестерильного выселения или нагула. Важно также отметить, что сокращение продолжительности миграции по пути через центральную часть моря или, наоборот, удлинение пути при заносе в Шантарский район, должно привести к «растягиванию» размерного и функционального состава населения кальмара, достигшего берегов Сахалина и мигрирующего далее на юг. Сложная картина размерного состава, наблюдавшаяся нами в заливе Терпения (см. рис. 5.28) соответствует этому предположению.

Районы, которые, исходя из изложенных выше данных, следует рассматривать как зону нагула молодежи командорского кальмара в Охотском море, соответствуют им и с точки зрения кормовой обеспеченности. Наиболее высоким уровнем первичной продукции в Охотском море характеризуются, в первую очередь, район банки Кашеварова, а также участки над материковым склоном северных Курильских островов и Западной Камчатки, а также у Восточного Сахалина (Аржанова, Зубаревич, 1997 А,Б; Карпушин и др., 1997). Приуроченность повышенных концентраций кальмара в летние месяцы именно к этим районам уже упоминалась (Федорец, 2006). Несколько менее выражены участки с повышенной первичной продукцией на склоне южных Курильских островов (Налетова и др., 1997).

По мере дрейфа с общим направлением течения происходит рост и созревание кальмара. Особи, достигшие Северо-Восточного Сахалина, уже опускаются в придонные слои воды. Для кальмаров охотоморской популяции показана достаточно четкая зависимость размерного состава уловов командорского кальмара от глубины (Kubodera, 1992, fig. 4). Достаточно очевидно, что в Охотском море, по мере созревания, кальмары опускаются на бóльшие глубины, где и

происходит нерест, так же, как это хорошо показано на берингоморской популяции (Архипкин и др., 1996). В южной части моря они оказываются примерно в том же диапазоне глубин, что и у северных Курильских островов (Алексеев, 2017) – от 800 м и более (Рис. 5.30), в зоне залегания теплого глубинного слоя (см. рис. 2.8). Исходя из соотношения размеров командорского кальмара со стадиями зрелости (Лищенко и др. 2016) можно считать, что здесь на глубинах более 800 м, вероятно, происходит нерест кальмара. К сожалению, Кубодерой не были приведены данные по числу особей, участвовавших в копуляции, но указано, что самки с длиной мантии более 30 см имели следы копуляции, но указано, что самки с длиной мантии более 30 см имели следы копуляции. Участие самцов в копуляции он, к сожалению, не определял, так как признаки копуляции у самцов не столь очевидны, как у самок (Лищенко и др., 2017; Нигматуллин и др., 1996).

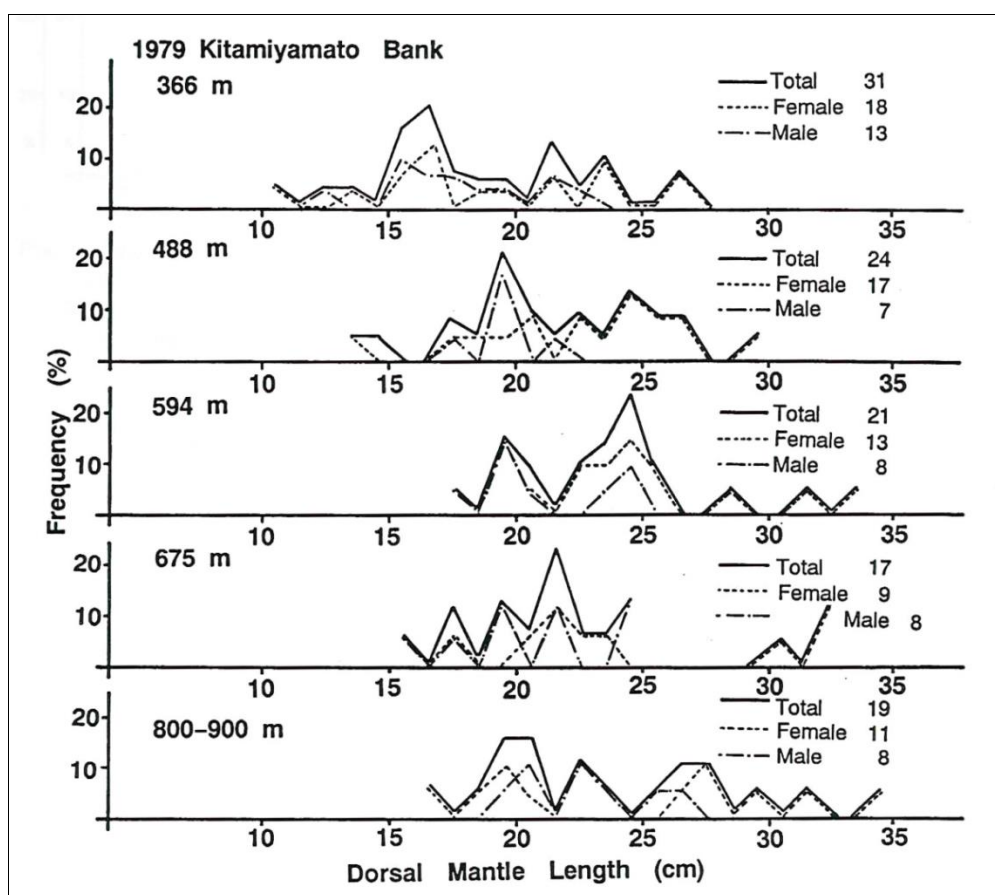


Рис. 5.30. Распределение размерного состава командорского кальмара в южной части Охотского моря (банка Китамиямато) в зависимости от глубины (по: Kubodera, 1992, p. 115, fig. 4).

В отдельных случаях, начиная с шельфа Восточного Сахалина отмечаются экземпляры, имеющие длину мантии более 200 мм, которых, как было указано

выше, можно условно отнести к созревающим. Однако доля крупных (более 200 мм) кальмаров становится заметной только начиная от Юго-Восточного Сахалина (залив Терпения), что вероятнее всего следует трактовать как нарастание доли созревающих особей и, возможно, появление первых зрелых кальмаров. Можно предположить, что отсюда, и далее по пути циклонического круговорота растягивается цепочка участков, на которых возможен нерест командорского кальмара, образующая зону нереста охотоморской популяции (Рис. 5.31).

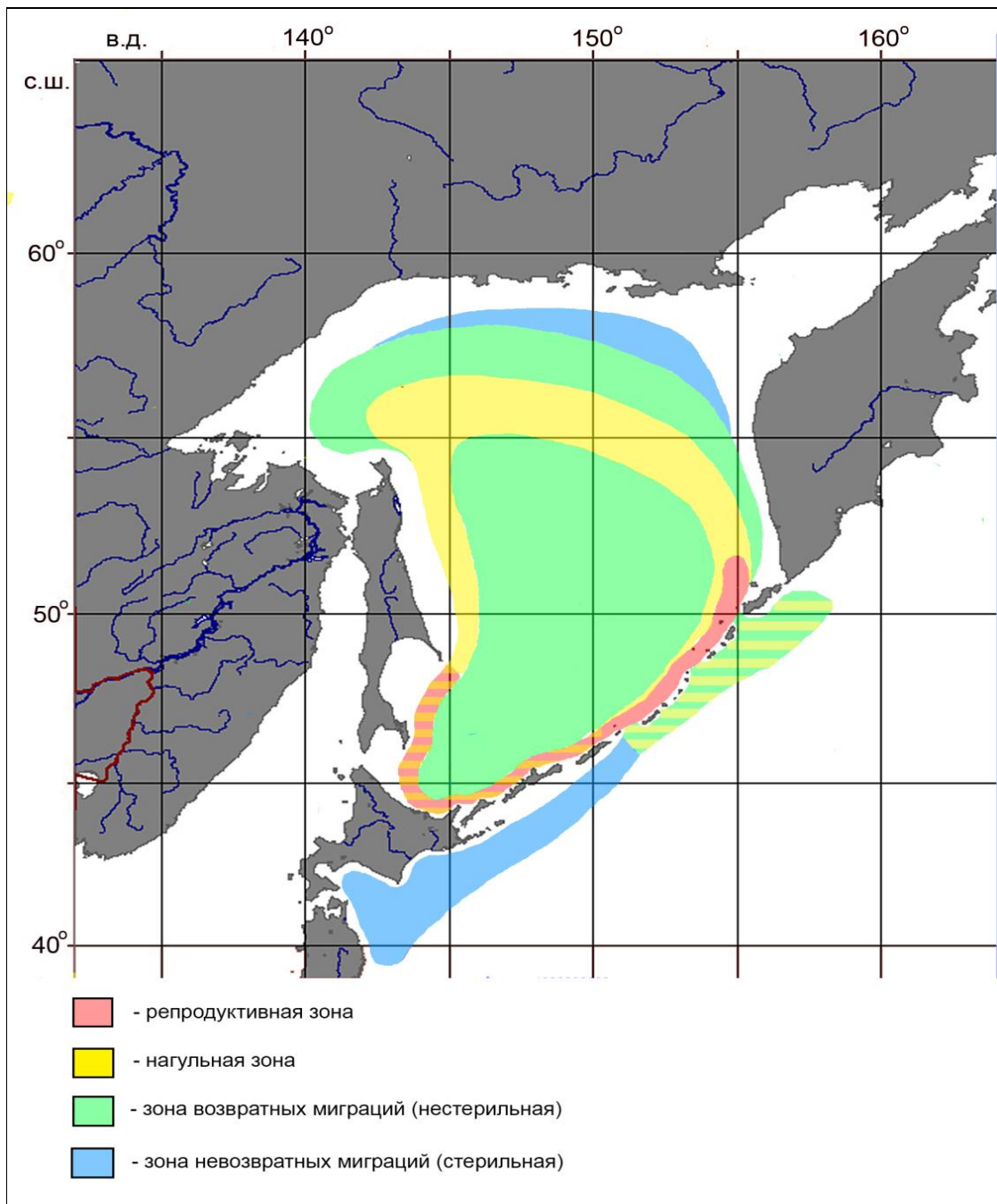


Рис. 5.31. Пространственно-функциональная структура охотоморской популяции командорского кальмара

Оценка роли охотоморской стороны южных и средних Курильских островов в пространственно-функциональной структуре популяции остается слабым звеном в приведенном выше логическом построении, так как крайне тяжелый характер грунтов, не позволяет осуществлять донные траления на этом участке шельфового склона Охотского моря. До настоящего времени нет возможности достоверно подтвердить информацию о возможном наличии здесь участков нереста. Достоверно известно только то, что замыкается цепочка таких гипотетических участков нереста участком с охотоморской стороны северных Курильских островов, где наличие нереста подтверждено прямыми наблюдениями, в то время как признаков нереста кальмара далее по направлению к североохотоморскому шельфу не обнаружено.

Батическое положение участков нереста с охотоморской стороны Курильских островов, предположительно, может характеризоваться меньшими, по сравнению с другими районами Охотского моря, глубинами. Особенности гидрологии прикурильских вод Охотского моря в значительной степени определяются водообменом с Тихим океаном через Курильские проливы (см. гл. 2, стр. 45). Поступление в Охотское море вод ТПС через глубоководные проливы приводит тому, что в районе северных Курильских островов, в зоне влияния интенсивного водообмена с океаном в районе глубоководных проливов, нижняя граница холодного подповерхностного слоя понимается выше, чем в южной части моря, и находится в горизонте порядка 200-250 м, под которым образуется подобие теплого промежуточного слоя в Тихом океане. Это может сказываться на смещении нерестилищ командорского кальмара с охотоморской стороны Курильских островов на глубины, сравнимые с глубинами нереста командорского кальмара в Беринговом море. Положение кальмара в этом горизонте обеспечивало бы и оптимальные условия его питания: в Охотском море основным горизонтом образования скоплений мезопелагических рыб является горизонт 600-800 м. Это коррелирует с глубинами обнаружения взрослых кальмаров в районах Охотского моря, удаленных от Курильских островов, чуть выше ядра теплого глубинного слоя, но значительно глубже градиентной зоны между холодным подповерхностным и глубинным теплым слоями. Горизонт скоплений миктофид поднимается чуть выше (порядка 400-600 м) в районах, прилегающих к

Курильской гряде (Баланов, Радченко, 1995) вследствие влияния притока более теплых тихоокеанских вод через Курильские проливы, несколько «приподнимающих» горизонт залегания теплых глубинных охотоморских вод, которые смешиваются здесь с тихоокеанскими водами ТПС. Здесь же, под термоклинном, располагается и горизонт скоплений серебрянки *Leuroglossus schmidti* (Баланов, Радченко, 1995: рис. 6). Таким образом, горизонт распространения командорского кальмара коррелировал бы с горизонтом обитания одного из основных объектов питания его взрослых особей.

В завершение рассмотрения пространственно-функциональной структуры ареала охотоморской популяции командорского кальмара необходимо рассмотреть обмен между населением с тихоокеанской и охотоморской стороны Курильских островов. Двусторонний характер обмена, обеспечиваемый реверсивным характером течений в проливах (см. стр. 49), а также возможностью периодического усиления течений в том или ином направлении (Алексеев, 2012б), приводит к тому, что происходит выселения части особей охотоморской популяции через проливы на океанскую сторону Курильских островов. Попадая в зону действия Курильского течения, эти особи неизбежно начинают перемещаться вдоль островов с океанской стороны в южном направлении.

Используя реверсивный характер течений в проливах, некоторые кальмары могут возвращаться обратно в Охотское море через ряд глубоководных проливов. Часть особей, достигнувших Курильским течением южных Курильских островов с мелководными проливами, практически утрачивает возможность возвращения в Охотское море. Последний пролив (по направлению от северных к южным островам), через который, вероятно, возможен возврат особей охотоморских особей в Охотское море – пролив Буссоль. Далее к югу глубина в порогах проливов слишком мала для попадания вод слоя ТПС в Охотское море (даже при условии наличия течения соответствующего направления), что делает миграции кальмаров через южные проливы практически невозможным. Исходя из такого понимания особенностей миграций кальмара с океанской стороны Курильских островов, тихоокеанская сторона северных и средних Курильских островов (на юг до пролива Буссоль) может рассматриваться двояко: и как зона возвратных миграций охотоморской популяции командорского кальмара (Алексеев, 2007, 2012 а), и как

нагульная зона. К югу от пролива Буссоль кальмары утрачивают возможность вернуться в репродуктивную зону своей популяции и с точки зрения ее воспроизводства могут считаться безвозвратно утраченными. Это определяет положение зон возвратных и невозвратных миграций кальмаров охотоморской популяции в Тихом океане (Рис. 5.31). Дальнейшее расселение этих кальмаров на юг с Курильским течением возможно вплоть до соприкосновения этих холодных вод с течением Куроисио с тихоокеанской стороны Японии.

Еще одна зона невозвратным миграций, вероятно, должна находиться вдоль северной периферии ареала охотоморской популяции. Пелагическая молодежь здесь обнаруживается (Атлас..., 2003). Достоверных данных, указывающих на то, что занесенная слишком далеко на север молодежь погибает, нет, но, тем не менее, я обозначаю такую зону на рисунке 5.31, по аналогии с такой же зоной в Беринговом море.

Попадание в репродуктивную зону охотоморской популяции кальмаров берингоморского происхождения было упомянуто выше, при описании берингоморской популяции (стр. 204). Важная роль этих особей заключается в обеспечении генетического обмена между берингоморской популяции. С точки зрения популяционной принадлежности, видимо, этих кальмаров надо определять не по происхождению, а по тому, в воспроизводстве какой популяции они, в итоге, участвуют. Можно охарактеризовать их как «репродуктивных иммигрантов» охотоморской популяции.

Кроме рассмотрения отношений между охотоморской и берингоморской популяциями, следует также кратко остановиться на возможностях обмена между Охотским и Японским морем. Невозможность обмена через Татарский пролив в силу существования практически непроницаемого для командорского кальмара гидрологического барьера была обсуждена выше, также представляется крайне затруднительным перенос кальмара из Охотского в Японское море или обратно через пролив Лаперуза (см. стр. 107). На крайнюю обособленность япономорской популяции указывает и молекулярно-генетический и сравнительно-морфологический анализ (Катугин, 1998; Katugin, 2002; Katugin et al., 2013).

Тем не менее, имеется ряд сообщений, которые позволяют поставить под сомнение невозможность проникновения, хоть и незначительного, особей

япономорского происхождения в Охотское море. Несис и Незлин (Nesis, Nezlin, 1993) указывали на поимку летом 1992 г. у восточного Сахалина кальмаров, которые по своим размерам должны бы были относиться, скорее, к ювенильным особям (длина мантии менее 100 мм), но по степени развития гонад соответствовали нагульным особям с начавшимся процессом развития гонад (стадии 2-3). Предложенное авторами объяснение этого феномена существованием в Охотском море «скоропелой» группировки возникло, вероятно, вследствие достаточно популярных в 1990-е годы попыток выявления у командорского кальмара внутривидовых «группировок» по срокам нереста, по аналогии с наиболее изученными на то время отечественными авторами кальмарами-оммастрефидами (Бизиков, 1996 Д; Нигматуллин, 2002; Arkhipkin et al., 1996, 1998 и др.). Такие же находки отмечались Федорцом (2006, стр. 198). И сезон, и район поимки таких особей кажутся подходящими для объяснения этих находок выносом молоди кальмара из Японского моря с Цусимским течением. Ранее (см. стр. 107) я выражал сомнение в том, что температурный режим в приповерхностных водах преимущественно субтропического происхождения в проливе Лаперуза пригоден для обитания командорского кальмара. Однако, учитывая данные о нересте кальмара в юго-восточной части Японского моря (Yuuki, Kitazawa, 1986), логично ожидать присутствия ранней молоди командорского кальмара вдоль берегов Японии именно в водах Цусимского течения. Для ранней эпипелагической молоди возможно обитание при более высоких температурах, чем это установлено для взрослых особей. В таком случае характеристики вод в проливе Лаперуза могут быть для них приемлемыми.

В связи с этим возникает другой вопрос: допустив возможность обмена населением командорского кальмара через пролив Лаперуза, как объяснить отсутствие признаков дрейфа генов между популяциями (Катугин, 1998)? Напрашивается предположение, что, учитывая не только сильную генетическую обособленность япономорской популяции, но и наличие множественных морфологических отличий *B. magister shevtsovi* от *B. magister magister*, и даже более того, различие в репродуктивной стратегии (см. стр. 125), при обсуждении населения Японского и Охотского моря следует говорить о различиях между таксонами не подвидового, а видового ранга. В таком случае нет необходимости

искать объяснения генетической изоляции популяций, так как имеет место репродуктивная изоляция между видами. Однако, поскольку эти рассуждения уже выходят за рамки темы моей работы, не носят характера официального таксономического акта, и было бы правильнее ожидать такого от автора таксона, в своей работе я все еще исхожу из подвидового ранга япономорского *B. magister shevtsovi*.

5.4 Тихоокеанская сторона Камчатки и Курильских островов

Роль тихоокеанских вод вдоль побережья Камчатки (к югу от Камчатского пролива) и Курильских островов в функциональной структуре берингоморской и охотоморской популяций была изложена выше. Однако этот район наиболее важен с точки зрения промысла (в настоящее время здесь добывается около 90 % объемов командорского кальмара, добываемого Россией: Алексеев и др., 2018). На него было обращено внимание многих авторов, посвятивших работы рассмотрению разных аспектов биологии командорского кальмара у Курильских островов (Раилко, 1983, Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1986, 1989; Федорец, Кун, 1988; Шевцов, 1990; Катугин, 1989 А, Б, 1998; Федорец и др., 1997 Б, 2000; Федорец, 2006; Алексеев, 2006 А, 2007, 2009, 2012 А; Катугин и др., 2014; Лищенко, 2015 А, Б; Моисеев, Лищенко, 2015; Лищенко, Лищенко, 2016, 2017; Лищенко и др., 2016), содержащих разнообразные трактовки популяционной принадлежности населения командорского кальмара прикурильских вод, роли этого региона в функциональной структуре ареала командорского кальмара и характеру его миграций. Поэтому необходимо остановиться на роли тихоокеанских вод Южной Камчатки и Курильских островов, рассмотрев в комплексе все население командорского кальмара этого региона.

За исключением шельфового склона Командорских островов, где с 1970-х годов известны устойчивые и плотные скопления командорского кальмара (Шевцов, 1974; Федорец и др., 1997 А), в течение длительного времени участки плотных и достаточно устойчивых скоплений командорского кальмара (вплоть до конца XX века) обнаруживались только с тихоокеанской стороны северных и средних Курильских островов (см. гл. 6). Следствием этого стал повышенный

интерес к причинам и особенностям формирования скоплений и их функциональному значению.

В некоторых случаях скопления кальмара с тихоокеанской стороны островов трактовались как нерестовые (Раилко, 1983; Федорец, 2006). В трактовке популяционной организации командорского кальмара, предложенной Федорцом, предполагалось существование в пределах Охотского моря двух популяций, ареал бóльшей из которых, названной Курильско-Североохотоморской (Федорец, 2006, стр. 201-202), охватывает большую часть Охотского моря (кроме акватории южной котловины), воды Западного субарктического круговорота и тихоокеанскую сторону Курильских островов и северной Японии. Включение в ареал этой «популяции» «западного субарктического круговорота», видимо, было непреднамеренной ошибкой, поскольку это означало бы включение в пределы «курильско-североохотоморской популяции» и всего Берингова моря, где Федорец предлагал выделять свою, берингоморскую, группу из трех популяций. Поэтому далее можно говорить о «курильско-североохотоморской популяции» без Берингова моря. В пределах определенного таким образом ареала популяции Федорец обозначил роль тихоокеанской стороны северных и центральных Курильских островов как репродуктивную («нерестовое пространство» в терминологии Федорца: 2006, стр. 201-202), рассматривая всю северную и центральную часть Охотского моря как район нагула этой популяции. Соответственно такому пониманию была предложена и схема миграций командорского кальмара в этом районе (см. рис. 3.3 А, Б). Согласно этим схемам молодь из предполагаемых районов нереста у Курильских островов должна массово мигрировать в трех направлениях: через Курильские проливы в Охотское море и далее в его северную часть; через открытую часть Тихого океана к Алеутским островам (вероятно, предполагалось, что это происходит с ответвлениями Северотихоокеанского течения, как это описано мной для бериноморской популяции, см. стр. 202) и вдоль тихоокеанской стороны Курильских островов в южном направлении.

Обратные миграции созревающих кальмаров предполагались из Охотского моря вдоль берегов Камчатки и обратно через проливы – такое направление миграций теоретически возможно, учитывая наличие противотечения южной

направленности у берегов Камчатки (Ростов и др., 2007), хотя и не подтверждается ни одним из наблюдений за направлениями миграций кальмара (Аюпов, 2003; Алексеев, 2018; Kubodera, Jefferts, 1984 В). Миграции через проливы для обеспечения обмена (стадами, группами, популяциями – называть общности особей с разных сторон островов можно по-разному) между тихоокеанской и охотоморской стороной островов представляются естественными, но кажется странным существование направленных массовых миграций через проливы, характеризующиеся неустойчивыми реверсивными течениями и сомнительной возможностью поддерживать однонаправленную миграцию в течение длительного времени (что уже несколько раз обсуждалось выше) для обеспечения миграционного цикла кальмара. Также Федорцом (2006) предполагалась возможность миграций кальмаров «северокурильской популяции» на нагул в Берингово море через Камчатский пролив, с последующим возвращением обратно к Курильским островам. Миграции кальмара через Камчатский пролив установлены, но их направление, биологический смысл и популяционная принадлежность кальмаров трактуются мной иначе (см. стр. 202). Наконец, Федорец (2006) и Раилко (1983) допускали миграции кальмара от южных к северным Курильским островам с тихоокеанской стороны гряды. В последнем случае это означало бы миграции против течения, что ни разу не было подтверждено для командорского кальмара в других районах.

Основное возражение против такой схемы пространственно-популяционной структуры заключается даже не в сомнительности описанной схемы миграций, а в том, что в действительности в тихоокеанских прикурильских скоплениях командорского кальмара, несмотря на их плотность и относительную устойчивость, никогда не наблюдался массового нереста – такого, как в районах интенсивного нереста у Командорских островов, в Беринговом море и с охотоморской стороны северных Курильских островов.

Федорец с соавторами (1997 Б, стр. 381), анализируя обобщенные данные о составе уловов командорского кальмара в скоплениях у северных Курильских островов в период с 1987 по 1997 гг. указывали, что они формируются, в основном, за счет нагульных особей. Приведенные ими иллюстрации состава уловов (там же, стр. рис. 6,7) , правда, показывали периоды увеличения доли зрелых самцов у

средних островов Курильской гряды зимой и у северных Курильских островов летом, но при этом доля зрелых самок оставалась невысокой. Поскольку в работе использовалась 4-балльная шкала зрелости Шевцова (см. табл. 1.1), в действительности под понятием «нерестовые» понимались как функционально зрелые (нерестовые) так и физиологически зрелые (преднерестовые особи). Определить их соотношение сейчас невозможно. Это имеет значение, так как нами (неопубликованные рейсовые отчеты МФТ «Иоланта» 2005-2012 гг.) неоднократно наблюдался феномен необычно высокой доли преднерестовых особей в уловах у Юго-Восточной Камчатки, при малой доле нерестовых особей (см. стр. 249).

В работе Катугина с соавторами (2013), в значительной мере суммирующей результаты исследований ТИНРО, иллюстрируется состав уловов командорского кальмара по стадиям зрелости у Курильских островов. К сожалению, четкого указания на использованную шкалу стадий зрелости при подготовке этих рисунков в работе не было приведено, но из обсуждения истории применения разных подходов и шкал стадий зрелости в исследованиях командорского кальмара (Katugin et al., 2013, p. 6-7), и сноски к рисунку можно заключить, что определение стадий зрелости выполнялось на основе шкалы Буруковского соавторами (1977), с объединением физиологически зрелых, функционально зрелых и выбойных особей в одну группу, указанную как 5 стадия зрелости. Практически в течение всего года доля зрелых кальмаров в этом районе была очень невысока (Рис. 5.32). У южных Курильских островов, по тем же данным, также всегда преобладали незрелые особи (с некоторым увеличением доли зрелых кальмаров с конца весны до начала осени) (Рис. 5.33).

Результаты наших исследований также показывали очень невысокую долю нерестовых особей командорского кальмара с тихоокеанской стороны Курильских островов. В январе 1995 г. в траловых уловах с тихоокеанской стороны о. Симушир преобладали нагульные и созревающие кальмары (Алексеев, Бизиков, 1986). Суммарная доля созревающих и зрелых самцов составляла 74 %, а самок – 24 %, но из них только 29 и 13 % были функционально зрелыми (Рис. 5.34). Размерный состав уловов при этом характеризовался значительным числом особей более 300 мм по длине мантии (Рис. 5.35).

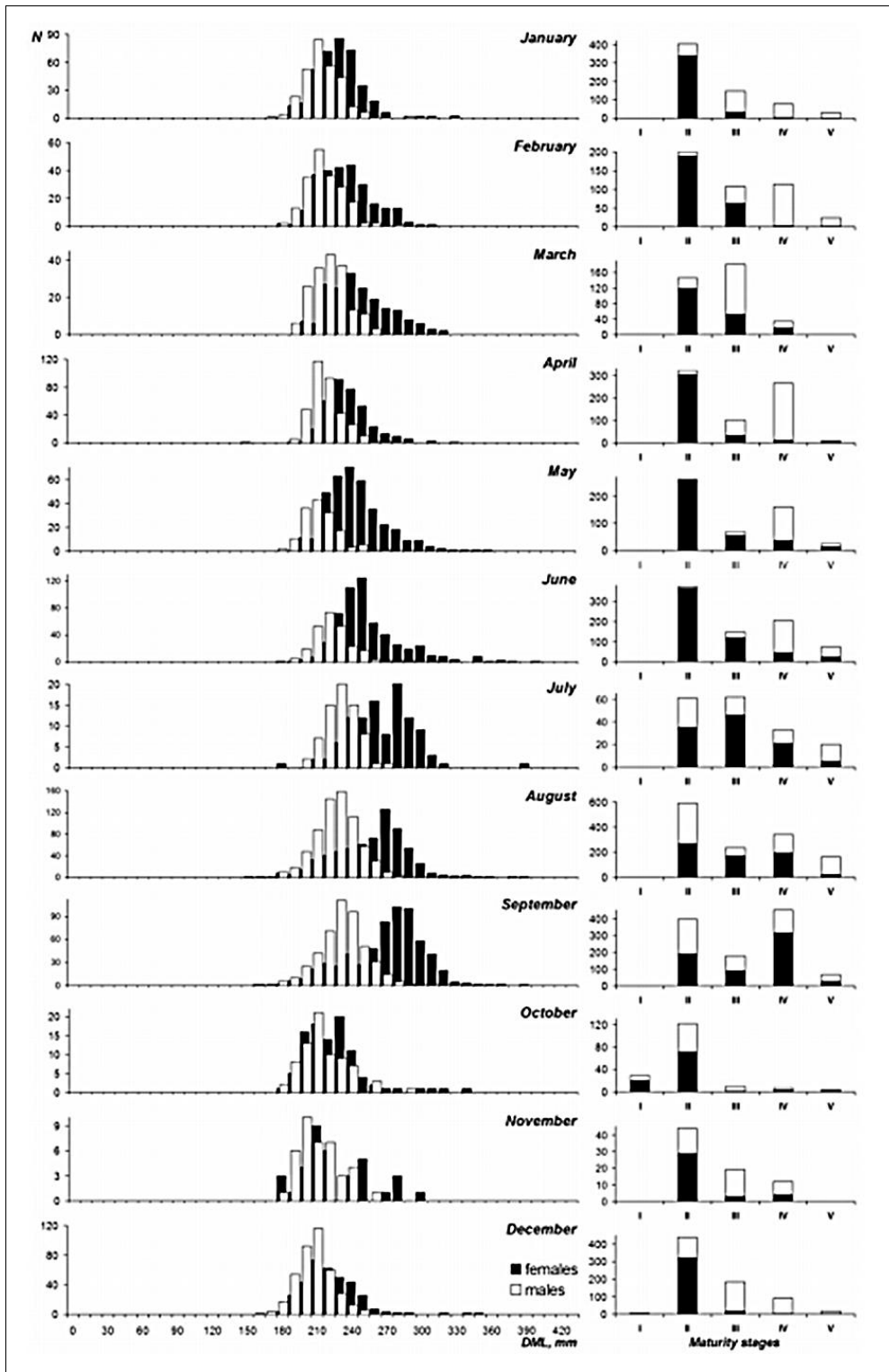


Рис. 5.32. Размерный состав уловов (левая колонка) и соотношение стадий зрелости командорского кальмара (правая колонка) у северных Курильских островов (по: Katugin et al., 2013, fig. 10).

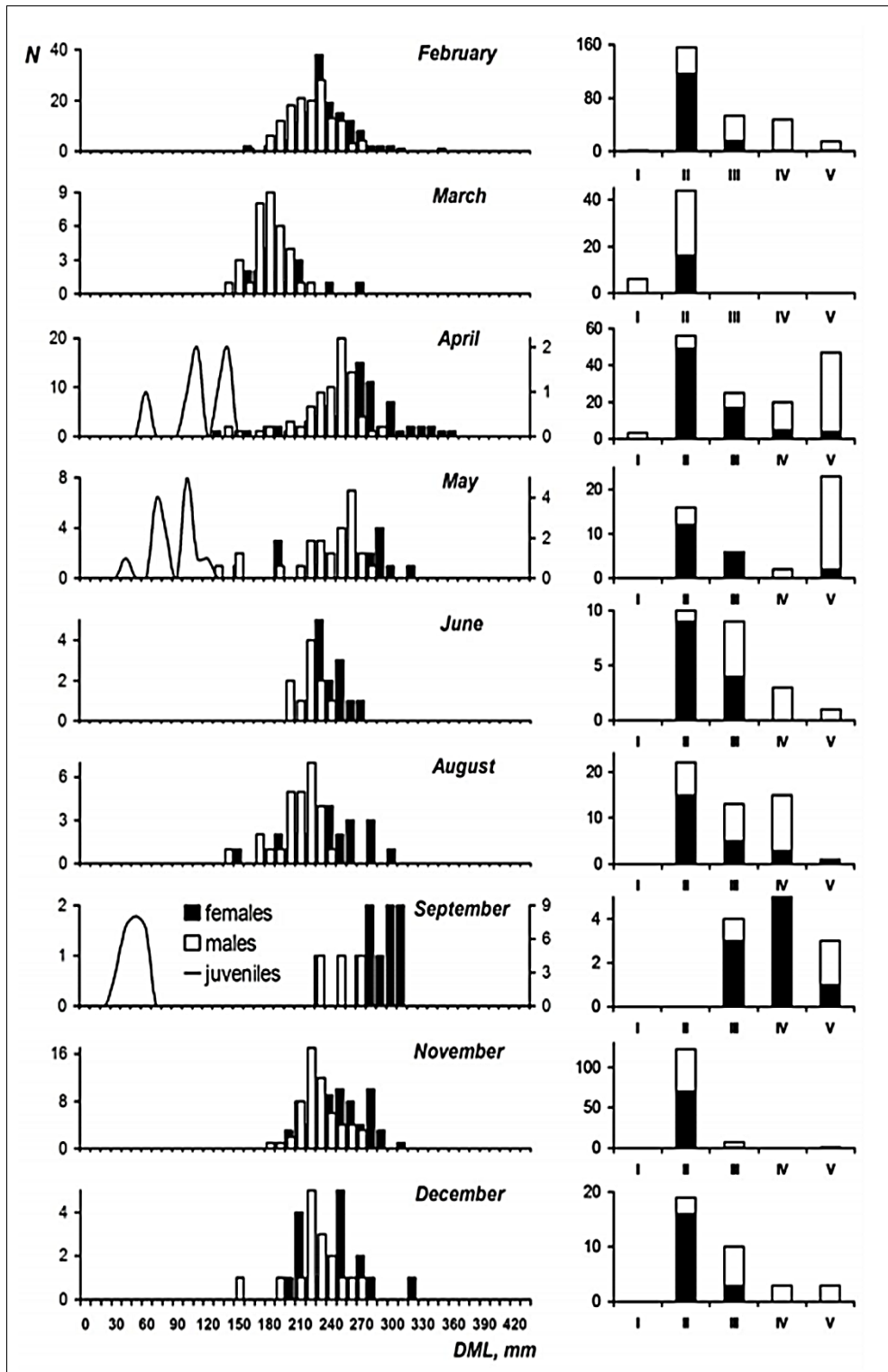


Рис. 5.33. Размерный состав уловов (левая колонка) и соотношение стадий зрелости командорского кальмара (правая колонка) у северных Курильских островов (по: Katugin et al., 2013, fig. 10).

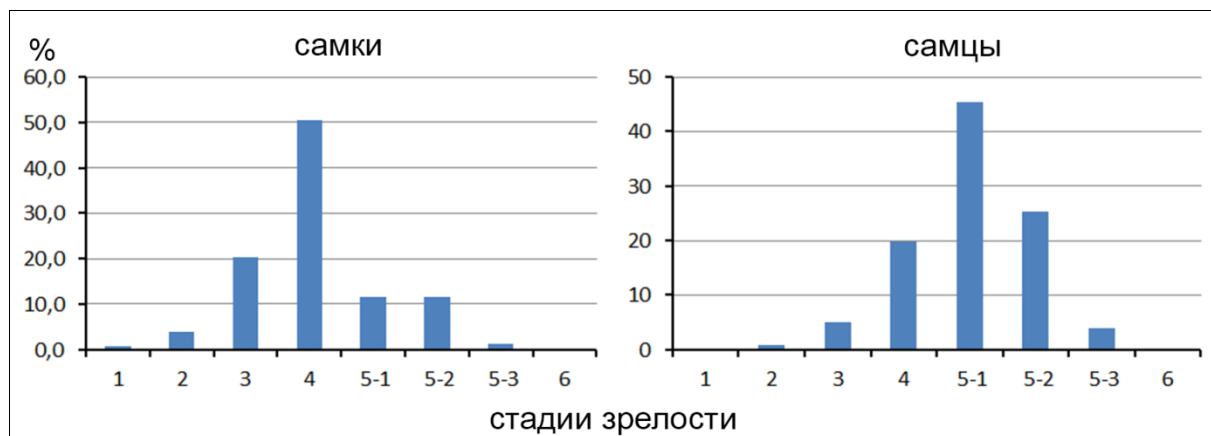


Рис. 5.34. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах с тихоокеанской стороны о. Симушир в январе 1985 г. Стадии зрелости по Буруковскому соавторами, 1977 (см. табл. 1.6)

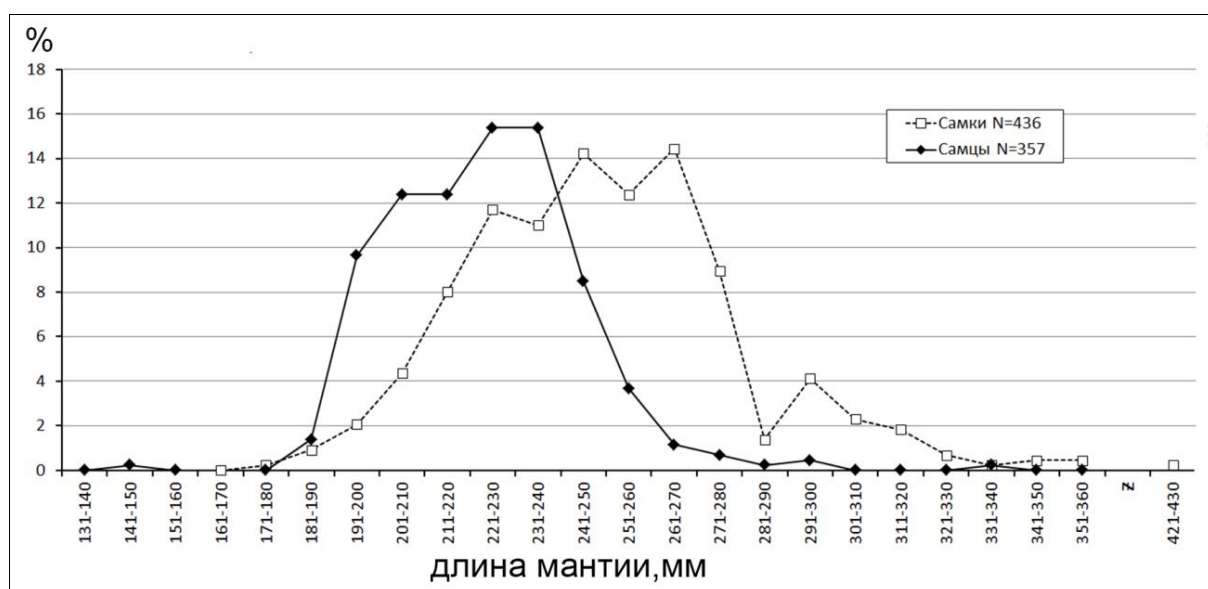


Рис. 5.35. Размерный состав уловов командорского кальмара с тихоокеанской стороны о. Симушир в январе 1985 г.

Наши наблюдения с 2005 по 2012 гг. также не дают оснований для заключения о том, что состав населения командорского кальмара у северных Курильских островов свидетельствует о нересте в этом районе. В 2005 г. в скоплениях с тихоокеанской стороны Курильских островов от о. Парамушир до островов Шиашкотан и Скалы Ловушки в течение длительного периода (с августа по ноябрь) наблюдалась картина изменений размерного состава и соотношения стадий зрелости, не характерная для районов, в которых был достоверно показан нерест кальмара. В течение пяти месяцев наблюдений изменения в соотношении стадий зрелости не носили закономерного характера, так, как это наблюдалось, например, в период формирования нерестового скопления и начала нересте в

Олюторском заливе в 1998 г. (см. рис. 5.10). Изменения размерного состава не носили систематического характера, а к концу периода наблюдений отмечалось даже снижение средних размеров кальмаров (Рис. 5.36). В целом, характер размерного ряда, наблюдавшегося в уловах в районе Четвертого Курильского прилива был и заметно сложнее, а сам ряд шире, чем в районе нерестового скопления в Олюторском заливе (см. рис. 5.9).

В уловах постоянно доминировали активно растущие нагульные самки (стадии 2-1). В августе они составляли 82,5 % численности самок, тогда как доля самок стадий 4 – 6 составляла всего 2 %. У самцов доля нагульных особей (стадии 2 и 3) в августе составляла 62 %, а созревающих и зрелых – 36,5 %. Такое опережение самцами самок по темпам созревания в целом характерно для командорского кальмара. Дальнейшие изменения состава уловов не показали существенного увеличения доли более поздних стадий зрелости, как можно было бы ожидать в случае формирования преднерестового скопления – так, как это было продемонстрировано, например, на преднерестовом (а затем и нерестовом) скоплении кальмара в Олюторском заливе 1998 г. (см. рис. 5.10). В сентябре доля молоди самок на стадии 2-1 даже увеличилась (90 %), у самцов также было отмечено изменение соотношения стадий зрелости в пользу более ранних стадий (68,5 % на стадиях 2 и 3, и 31 % на стадиях 4 – 6) (Рис. 5.36 Б).

После несущественных изменений в октябре, к первой декаде ноября соотношение стадий зрелости в уловах вновь изменилось в сторону снижения доли созревающих и зрелых крупноразмерных особей, как это уже наблюдалось в первой декаде сентября (Рис. 5.36, 5.37). В размерных рядах кальмара к ноябрю исчезли пики, соответствующие крупноразмерным кальмарам, и об их присутствии в минимальном количестве можно было лишь догадываться по асимметрии кривых размерного ряда. Доля самок на стадии 2-1 к первой декаде ноября достигла максимума и составила 91,5 %, а самцов 2 и 3 стадий – 62 %, удивительно точно повторяя ситуацию, наблюдавшуюся в первой декаде сентября. Таким образом, в изменениях состава уловов в важнейшем районе образования скоплений на траверзе Четвертого Курильского пролива с августа по ноябрь 2005 г. невозможно обнаружить признаки приближающегося нереста. Доля зрелых кальмаров к ноябрю так и не превышала нескольких процентов, и не имела устойчивой тенденции к

нарастанию. Не было зафиксировано и сколько-нибудь значимого изменения размеров многочисленной "мелкоразмерной" группировки, что нашло свое отражение в почти неизменном положении основного пика размерного ряда самок, соответствующего этой группировке.

В долговременном аспекте (с августа по ноябрь) изменения биологического состояния кальмаров было очень незначительными. В районе постоянно регистрировались две группировки кальмара, различающиеся по размерам и соотношению стадий зрелости – в уловах с большей или меньшей четкостью, но постоянно просматривались две размерные модальные группы, соответствующие этим группировкам. В сентябре присутствие крупноразмерной группировки было выражено слабо, вероятно из-за ее относительной малочисленности, хотя неправильный характер кривых и говорит о ее присутствии. С октября двувёршинный характер размерных рядов просматривался отчетливо (Рис. 5.36).

Краткосрочные изменения состава уловов могли быть даже более существенными, чем при сравнении по месяцам, и наиболее отчетливо проявлялись при рассмотрении изменений в составе уловов с периодичностью в 2-3 суток, как это было показано для сентября 2005 года (Рис. 5.38). После того, как в первую декаду сентября в уловах появилось большое количество молоди, в начале второй декады она была в значительной степени замещена более крупными особями. Эти крупные кальмары, в свою очередь, были постепенно вновь замещены мелкоразмерными особями, сходными с теми, которые образовывали основу уловов в первой декаде сентября. Можно с достаточной степенью уверенности говорить о том, что такие изменения показывают прохождение через район работ некоей группировки, которая отличалась от кальмаров, составляющих основу скоплений (мелкоразмерная молодь) более крупными размерами и, соответственно, большей долей поздних стадий зрелости. Присутствие этой, "крупноразмерной" группировки в районе Четвертого Курильского пролива отмечалось постоянно, но могло быть выражено более или менее четко, что свидетельствует о том, что эти кальмары в течение всего периода наблюдений мигрировали через район наблюдений, а ход миграций имел волнообразный характер.

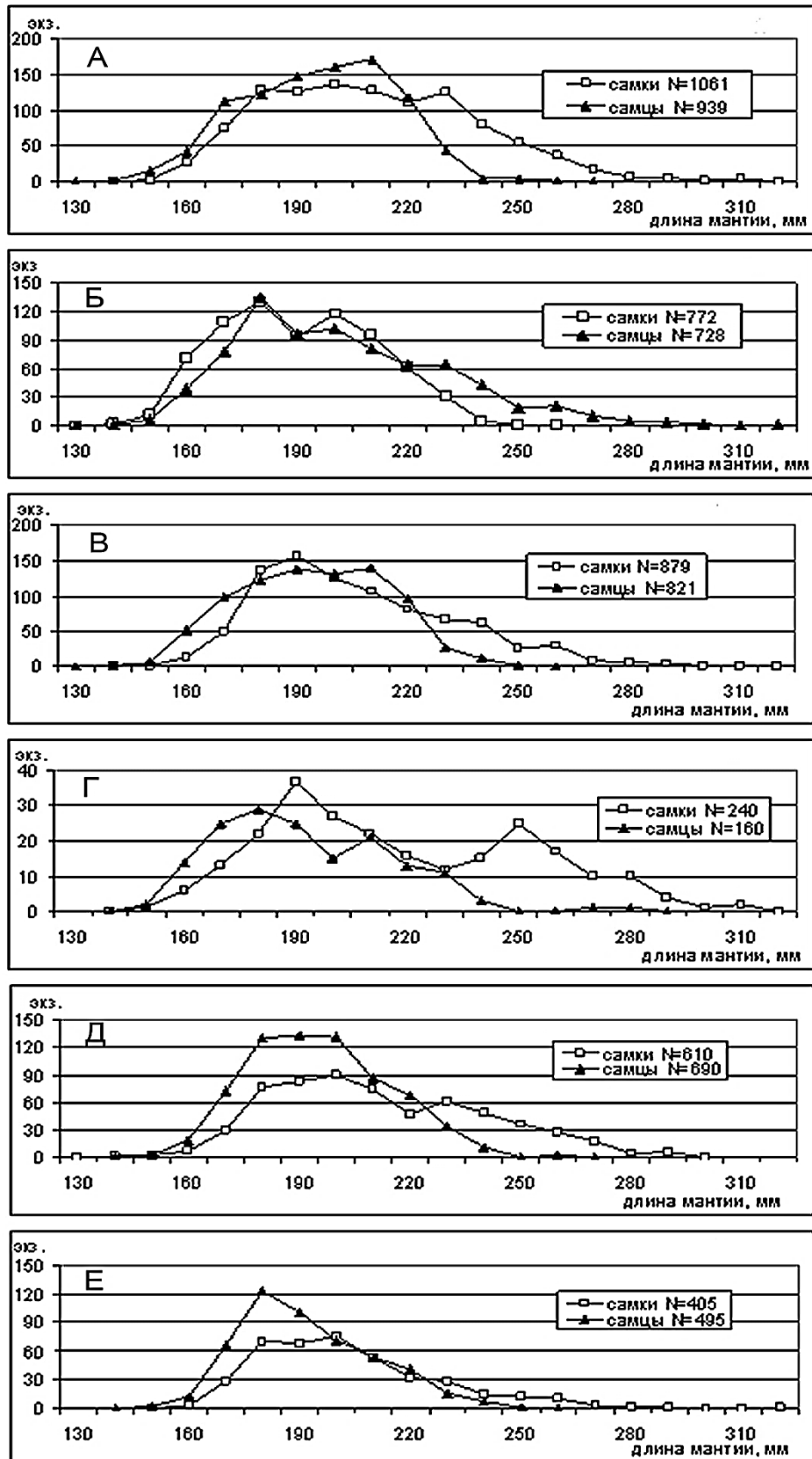


Рис. 5.36. Размерный состав уловов командорского кальмара на траверсе Четвертого Курильского пролива (участок, ограниченный широтами $49^{\circ}15'$ и $49^{\circ}45'$ с.ш.) 17-31 августа (А), 1-10 сентября (Б), 11-19 сентября (В), 13-15 октября (Г), 22-30 октября (Д) и 1-10 ноября 2005 г (Е) (по: Алексеев, 2007, рис. 3).

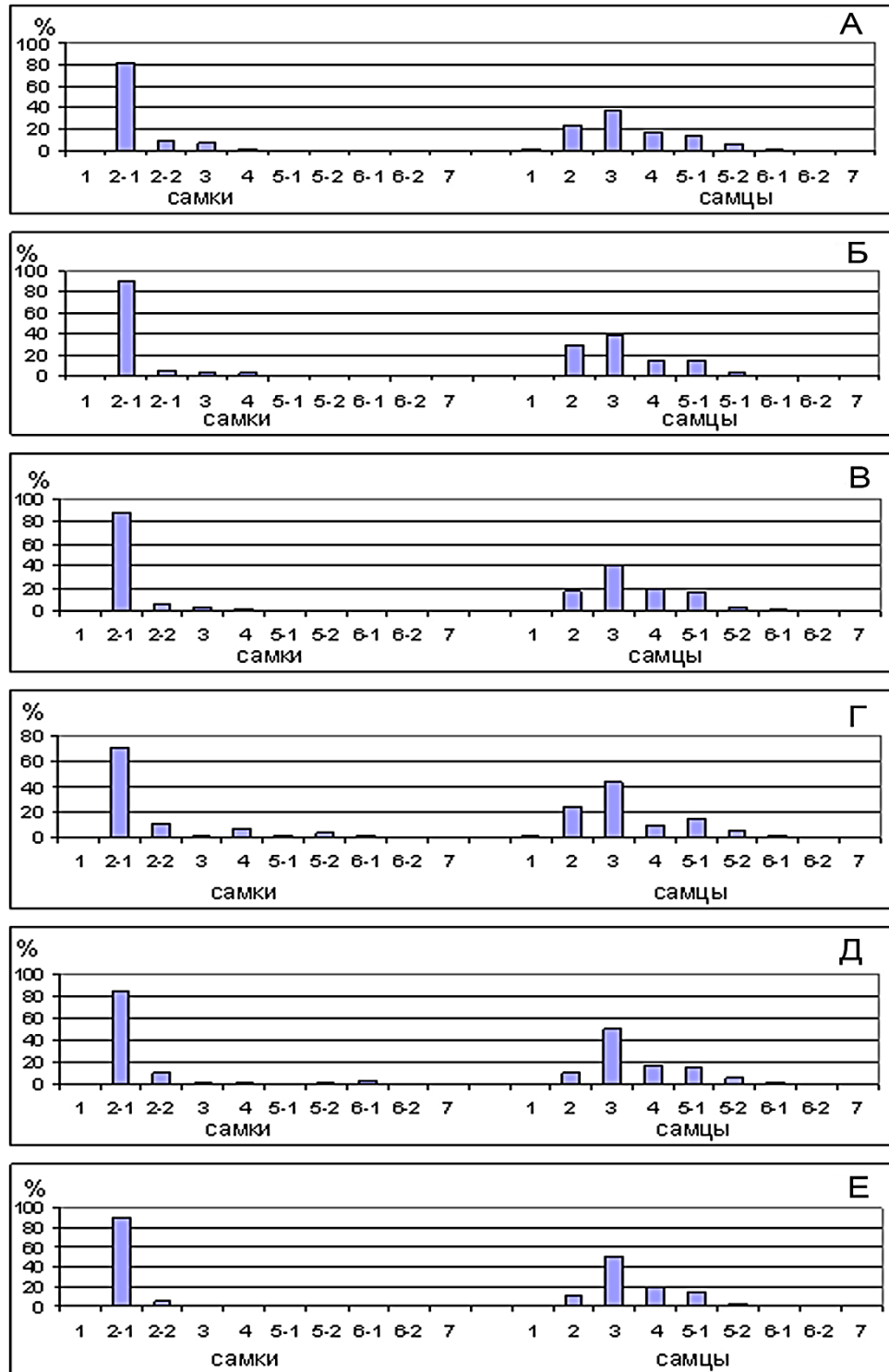


Рис. 5.37. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара на траверзе Четвертого Курильского пролива (участок, ограниченный широтами $49^{\circ}15'$ и $49^{\circ}45'$ с.ш.) 17-31 августа (А), 1-10 сентября (Б), 11-19 сентября (В), 13-15 октября (Г), 22-30 октября (Д) и 1-10 ноября 2005 г (Е) (по: Алексеев, 2007, рис. 4, с небольшими изменениями)

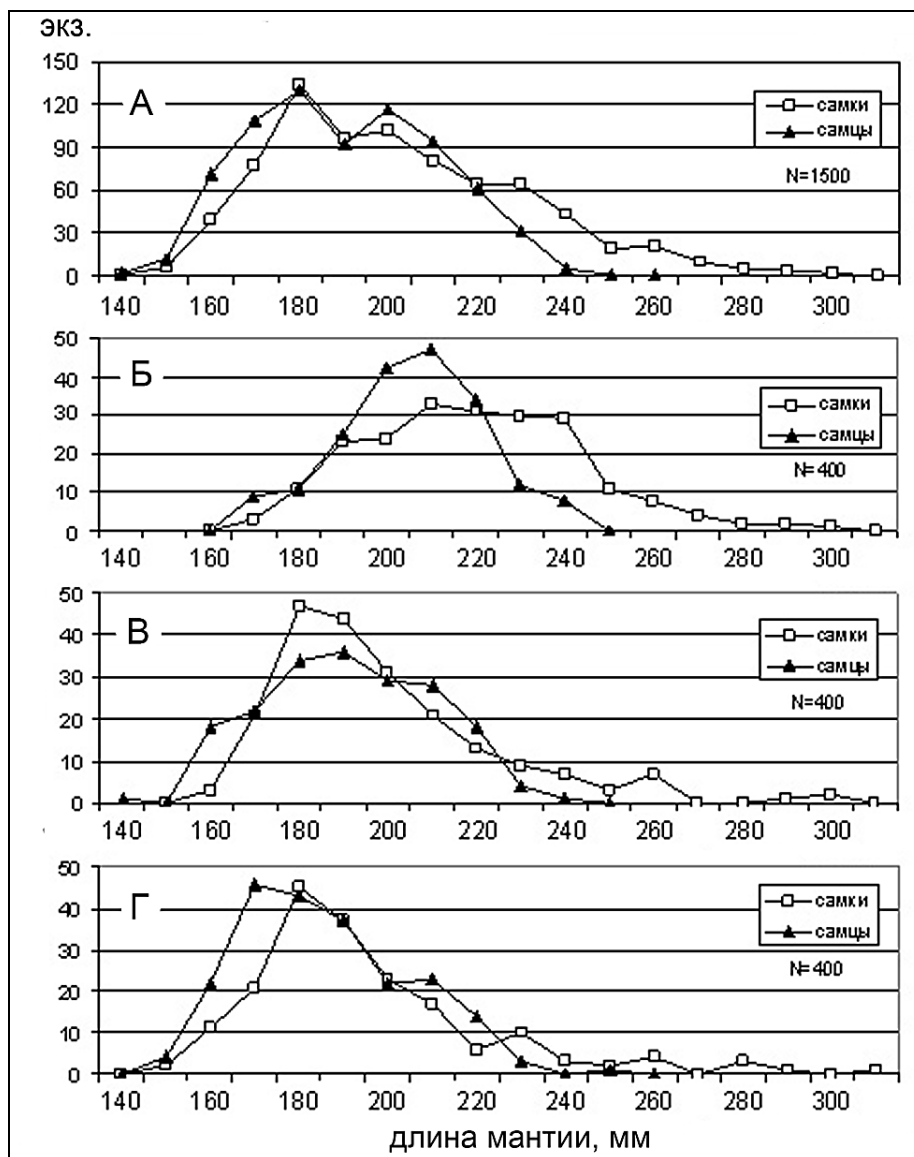


Рис. 5.38. Размерный состав уловов командорского кальмара на траверзе Четвертого Курильского пролива (участок, ограниченный широтами $49^{\circ}15'$ и $49^{\circ}45'$ с.ш.) 1-10 сентября (А), 11-12 сентября (Б), 13-14 сентября (В), 17-19 сентября 2005 г (Г) (по: Алексеев, 2007, рис. 5, с изменениями)

В этот же период наблюдений в районах тихоокеанского склона шельфа к северу (в районе Юго-Восточной Камчатки) и к югу (на траверзе островов Шиашкотан-Скалы Ловушки) наблюдался состав уловов командорского кальмара, существенно отличающийся от района скоплений у Четвертого Курильского пролива (Рис. 5.39-5.42). Сравнение данных о состоянии кальмара на этих трех участках может способствовать пониманию участка шельфа Восточной Камчатки к югу от Камчатского пролива и с тихоокеанской стороны Курильских островов с точки зрения их роли в пространственно-функциональной структуре ареала командорского кальмара.

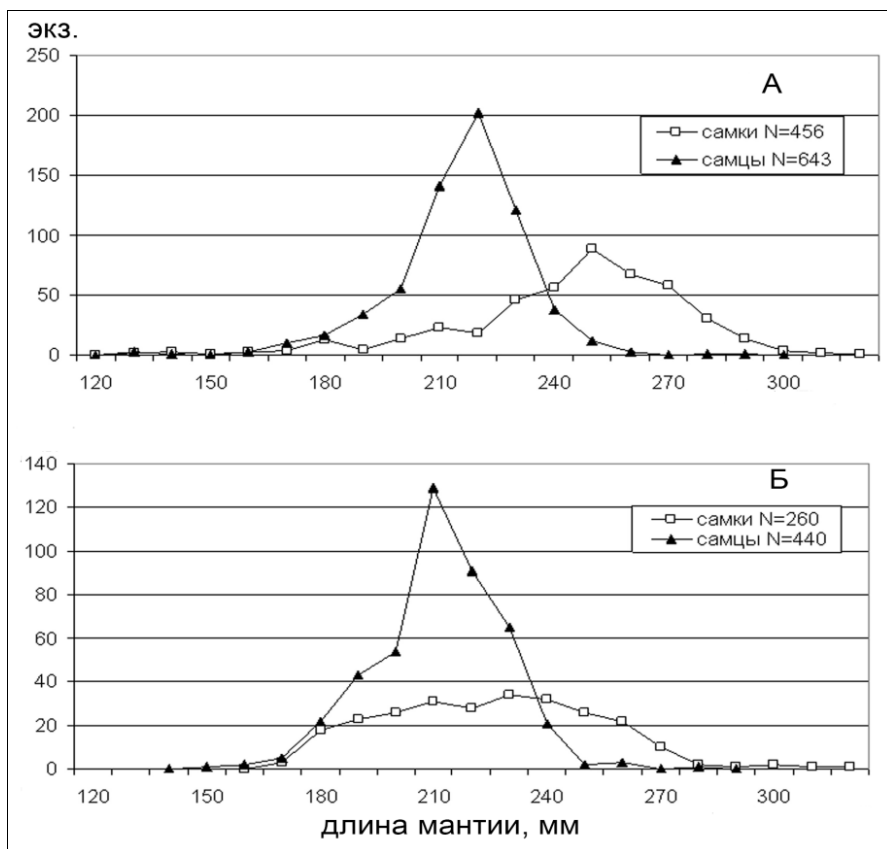


Рис. 5.39. Размерный состав уловов командорского кальмара у Юго-Восточной Камчатки (участок, ограниченный широтами $51^{\circ}05'$ и $51^{\circ}55'$ с.ш.) в период 21-25 сентября (А) и 7 – 12 октября 2005 г (Б) (по: Алексеев, 2007, рис. 1, с изменениями)

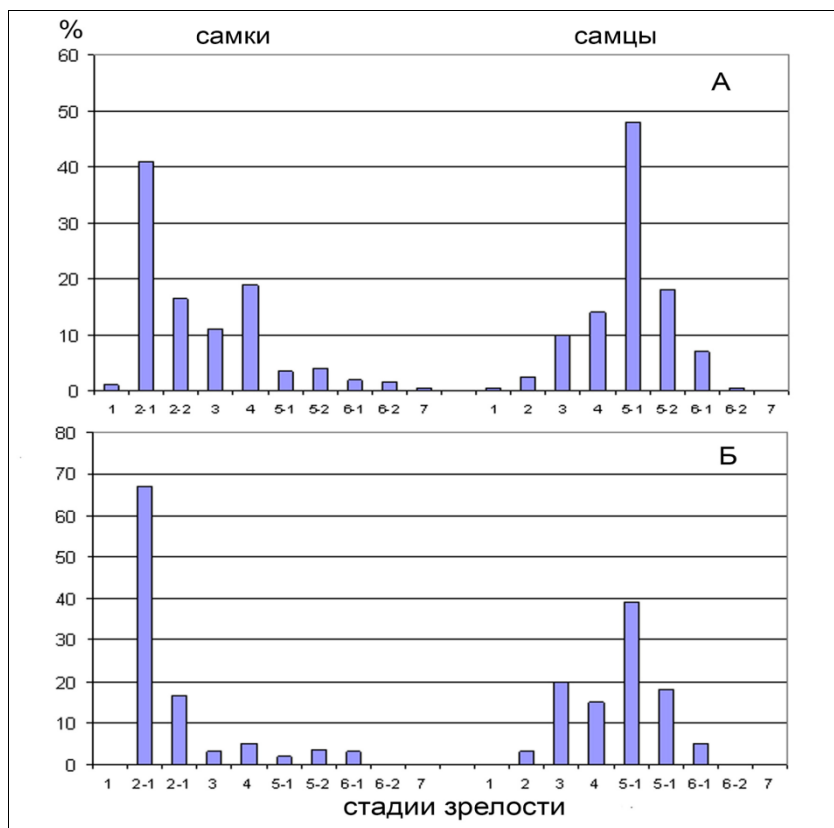


Рис. 5.40. Соотношение стадий зрелости самцов и самок командорского кальмара у Юго-Восточной Камчатки (участок, ограниченный широтами $51^{\circ}05'$ и $51^{\circ}55'$ с.ш.) в период 21-25 сентября (А) и 7 – 12 октября 2005 г (Б) (по: Алексеев, 2007, рис. 2, с изменениями)

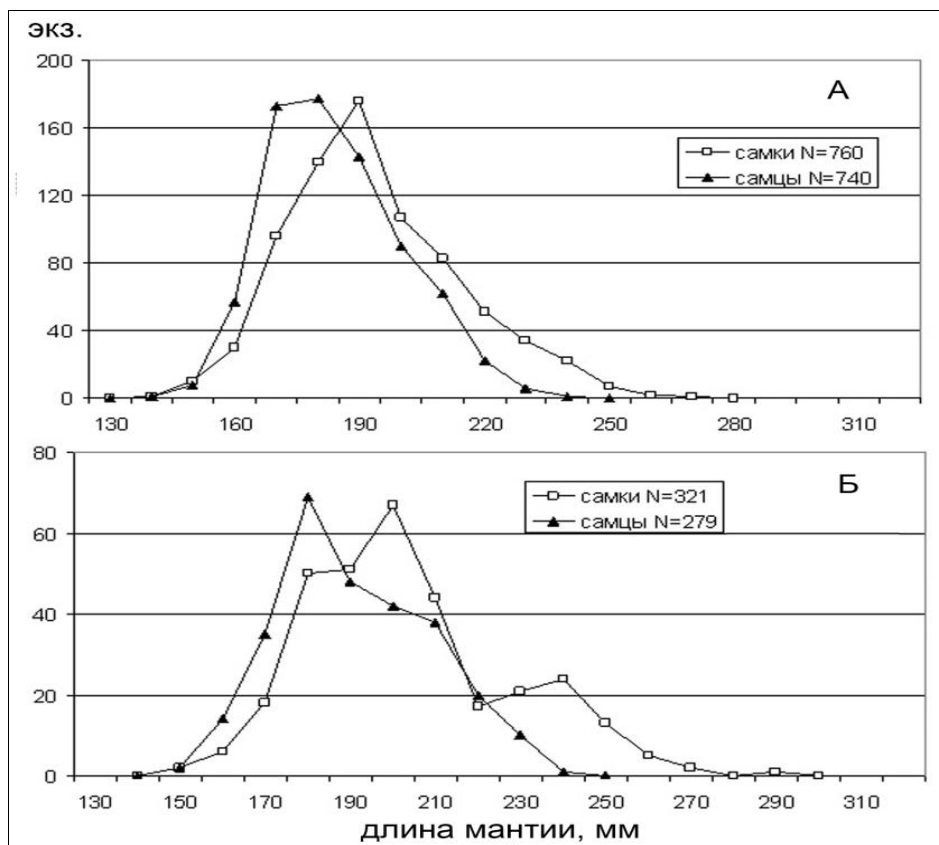


Рис. 5.41. Размерный состав уловов командорского кальмара на траверзе островов Шиашкотан и Скалы Ловушки (участок, ограниченный широтами $48^{\circ}10'$ и $48^{\circ}32'$ с.ш.) 28 сентября – 5 октября (А) и 16-19 октября 2005 г (Б) (по: Алексеев, 2007, рис. 6, с изменениями)

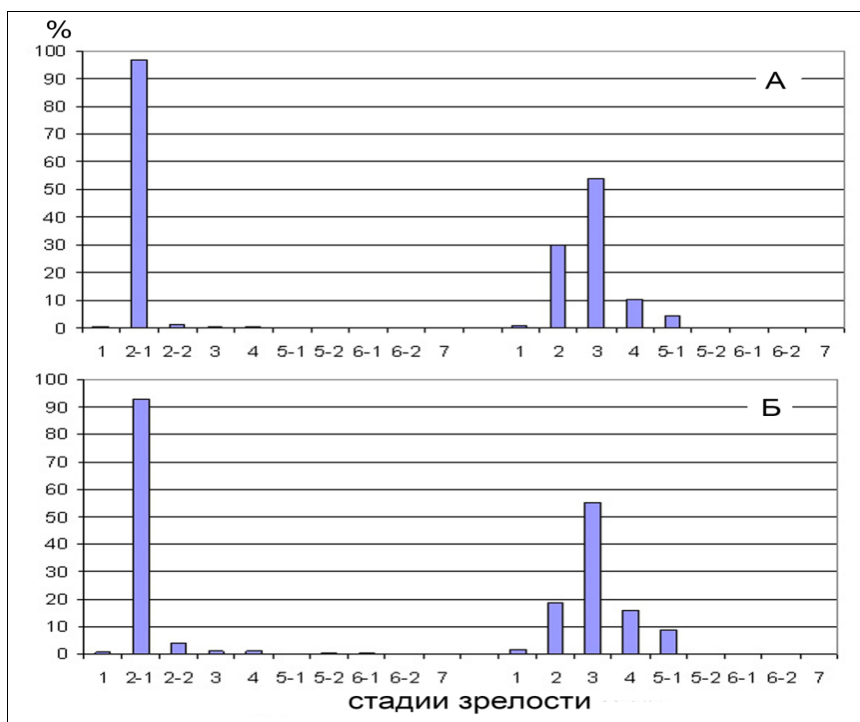


Рис. 5.42. Соотношение стадий зрелости самцов и самок командорского кальмара на траверзе островов Шиашкотан и Скалы Ловушки (участок, ограниченный широтами $48^{\circ}10'$ и $48^{\circ}32'$ с.ш.) 28 сентября – 5 октября (А) и 16-19 октября 2005 г (Б) (по: Алексеев, 2007, рис. 7, с изменениями)

У берегов Юго-Восточной Камчатки в сентябре в уловах была существенно выше доля созревающих и физиологически зрелых кальмаров (см. рис. 5.40 А). Среди самцов в этом районе доля особей 4 и 5 стадий составляла 80 %, среди самок особи на стадиях 2-3, составляли суммарно 68,5 %, хотя и у самок доля созревающих и преднерестовых особей (стадии 4-5) была значительной. Присутствовали и функционально зрелые особи обоих полов (стадия 6), но в очень незначительном количестве. В начале октября доля особей на 2-3 стадиях зрелости у самок в этом же районе составила 86,5 %, а у самцов созревающие и зрелые особи (стадии зрелости 4-5) составляли 72 % численности. Уменьшение средних размеров кальмаров (отчетливо заметное у самок) сопровождалось увеличением доли особей более ранних стадий зрелости, также более четко выраженным у самок (см. рис. 5.39 А, 5.40 А).

На участке вдоль внешнего края свала шельфа обширного мелководья к востоку от островов Шиашкотан – Скалы Ловушки, между широтами 48°10' и 48°32' с.ш. в 2005 г. дважды, с 28 сентября по 5 октября и с 16 по 19 октября основу уловов составляла нагульная молодежь кальмаров. На графиках размерных рядов в обоих случаях четко видны мощные пики, соответствующие этой молодежи с многочисленными размерными классами 180-200 мм у самок и 160-180 мм у самцов в течение 28 сентября – 5 октября (см. рис. 5.41А), а 16-19 октября – 180-210 мм у самок и 170-190 мм у самцов (см. рис. 5.41Б). В конце сентября – начале октября некоторая асимметрия размерных кривых свидетельствовала о незначительном наличии в уловах крупноразмерных особей, их долю невозможно определить точно, вероятно, она не превышала нескольких процентов. К середине октября численность крупноразмерных особей несколько увеличилась, что нашло свое отражение в появлении второго пика на размерной кривой у самок и усилении асимметрии кривой у самцов. При этом мелкоразмерные особи по-прежнему доминировали, составляя около 85 % численности кальмаров.

Изменение соотношения стадий зрелости отражало описанную выше картину размерного состава (см. рис. 5.42): в конце сентября – начале октября абсолютно доминировали самки 2-1 стадии зрелости (97 % численности), а у самцов особи 2 и 3 стадий зрелости составляло 30 и 54 %. В середине октября доля самок 2-1 стадии снизилась до 93 %, а у самцов доля 2 и 3 стадий зрелости

составляла 19 и 55 % соответственно, появились в особи 4 и 5-1 стадий – 16 и 8,5 % соответственно.

Ключом к пониманию наблюдавшейся картины изменений биологического состояния кальмара у северных Курильских островов может быть сравнение состава уловов кальмара из трех участков проведения работ (Рис. 5.43). Как видно из этого рисунка, наиболее четко одновременное присутствие в уловах по крайней мере двух группировок проявляется на среднем (по расположению друг к другу по широте) участке – на траверзе Четвертого Курильского пролива, где примерно две трети уловов составляет мелкоразмерная молодь, а одну треть – заметно более крупные созревающие и, отчасти, преднерестовые кальмары. Наличие этих двух группировок видно на кривых размерного состава уловов из других районов, но их соотношение заметно отличается.

На южном участке (Шиашкотан – Скалы Ловушки) также прослеживается наличие двух группировок, однако крупноразмерные особи составляли всего около 10 % численности. В результате на размерной кривой самок еще прослеживается пик, соответствующий крупноразмерным особям, а у самцов, диапазон размерного ряда которых всегда меньше, чем у самок, на наличие второй группировки указывает лишь асимметрия кривой размерного состава. У берегов Юго-Восточной Камчатки уловы были наиболее однородными, а размеры кальмаров примерно соответствовали размерам "крупноразмерной" группировки, наблюдавшейся у Четвертого Курильского пролива.

Размерный состав крупноразмерной группировки в районе Четвертого пролива довольно точно повторял размерный состав уловов у Юго-Восточной Камчатки с запаздыванием на две недели (Алексеев, 2007). Наиболее вероятным является следующее объяснение наблюдавшегося в ходе работ состава уловов: у Юго-Восточной Камчатки кальмары не могут надолго задерживаться ввиду относительно слабой изрезанности ее берегов и проходящего вдоль них достаточно мощного Камчатского течения. В более северных районах – в Беринговом море – где командорский кальмар исследован более полно, подобное биологическое состояние и размерный состав уловов характерен для августа-сентября (хотя и несколько варьирует от года к году).

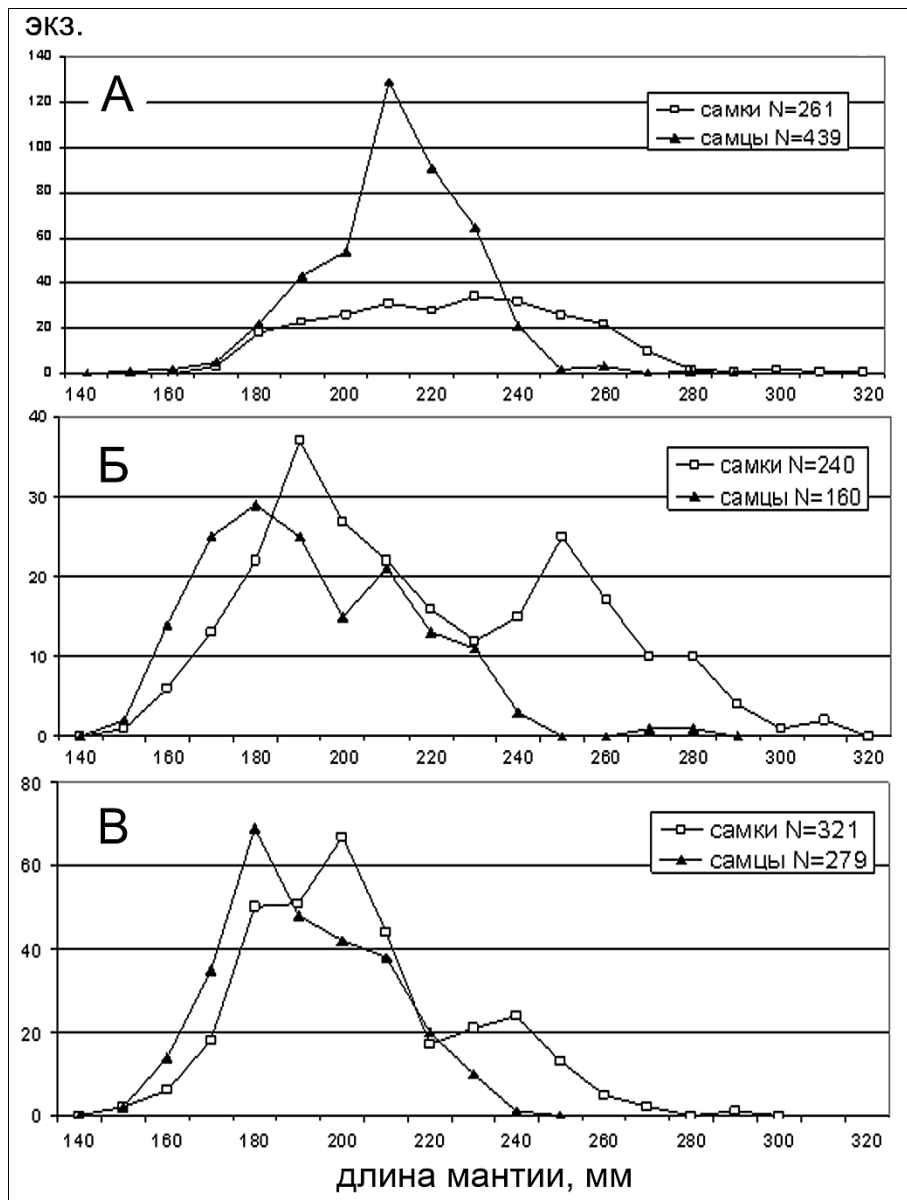


Рис. 5.43. Размерный состав уловов командорского кальмара у Юго-Восточной Камчатки (А), на траверзе Четвертого Курильского пролива (В) и на траверзе островов Шиашкотан - Скалы Ловушки (С) в октябре 2005 г. (по: Алексеев, 2007, рис. 9, с изменениями)

Данные о размерном составе кальмара на траверзе Первого Курильского пролива и о. Парамушир в декабре 2002 г., показало большее сходство размерного состава с Юго-Восточной Камчаткой, нежели с участком на траверзе Четвертого пролива (Рис. 5.44). Это также свидетельствует в пользу того, что миграции кальмара имеют направление преимущественно от Камчатки к Курильским островам, в то время как перемещение кальмара в обратном направлении, против течения, от Четвертого к Первому Курильскому проливу, вероятно, незначительно или отсутствует.

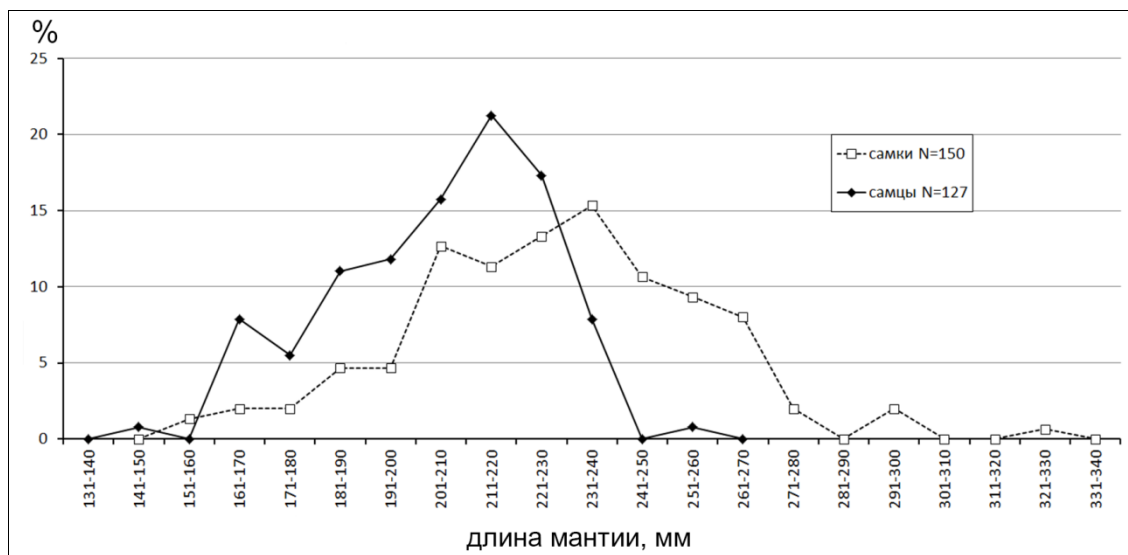


Рис. 5.44. Размерный состав уловов командорского кальмара на траверзе Первого Курильского пролива и о. Парамушир в декабре 2002 г., по траловым уловам судна «Томи-мару № 82»

Согласно представлениям о структуре популяции и направлениях миграций командорского кальмара, в Беринговом море (см. 5.20, 5.21), основным фактором, определяющим направление миграций, является общее циклоническое направление циркуляции (Котенев, 1995; Верхунов, 1996 Б; Хен, 1997 А, Б). Распределение численности кальмара в нерестовых скоплениях зависит от характера циркуляции вод в Беринговом море в конкретные годы (в холодные годы и при активизации циркуляции усиливается значение нерестилиц в районе Корякского склона, а в теплые годы и при общем ослаблении циркуляции усиливается роль скопления в Олюторском заливе). Однако, независимо от того, в каком из двух скоплений концентрируется основная масса кальмара, часть кальмаров подходит в район, непосредственно прилегающий к мысу Олюторский, не достигнув функциональной половой зрелости. Эти кальмары мигрируют дальше на юг, и нерестятся в районе Командорских и Алеутских островов (Федорец и др., 1997 А).

Предположительно, мигрируя на юг от Корякского склона и м. Олюторский, как через хребет Ширшова в пелагиали, так и вдоль шельфового склона, молодь и созревающие кальмары попадают к Командорским островам и к берегам Камчатки. Значительная часть этих мигрирующих кальмаров неизбежно должна подхватываться Восточно-Камчатским течением и выноситься через Камчатский пролив дальше на юг. Таким образом, можно говорить о том, что основу уловов

командорского кальмара у Юго-Восточной Камчатки составляют кальмары берингоморской популяции. Основные биологические характеристики кальмаров у Юго-Восточной Камчатки, наблюдавшиеся в сентябре-октябре 2005 г. (см. рис. 5.39, 5.40) сходны с биологическим состоянием кальмара из районов, прилегающих к мысу Олюторский Корякскому берегу в августе-сентябре (см. рис. 5.5, 5.10, 5.15), это также не противоречит гипотезе о берингоморском происхождении кальмаров у Юго-Восточной Камчатки.

Мигрирующие кальмары перемещаются не постоянно и равномерно, а волнообразно, частично обособленными группировками особей. Мы использовали для этих группировок название «стадо» (Алексеев, 2009; Алексеев и др., 2018), в отличие от элементарных поведенческих агрегаций, «стай» кальмаров (Алексеев, Бизиков, 1986; Алексеев и др., 1989; Моисеев, 2001), хотя такое использование названия «стадо» и не вполне соответствует определениям стаи и стада (Николайкин, 2003), скорее напоминая крупные временные агрегации для сезонных миграций крупных млекопитающих Африки (чем, собственно, с поправкой на особенности биотопа, и являются стада командорского кальмара).

Стада могут различаться по физиологическому состоянию и размерам. Изменения состава уловов, в том числе кажущееся странным уменьшение средних размеров с течением времени, может быть обусловлено прохождением таких различных стад. Нельзя полностью исключить и возможности подхода какого-то количества молоди кальмара от Северных Курил - хотя никогда ранее миграции кальмара против течения не отмечались, вероятно, могут иметь случаи, когда отдельные группировки могут перемещаться на ограниченное расстояние и против течения.

Интересной особенностью кальмаров у Юго-Восточной Камчатки является очень высокая доля в уловах особей 4 и 5 стадий зрелости (созревающие и физиологически зрелые). В районах нереста командорского кальмара в Беринговом море кальмары проходят эти стадии за короткий промежуток времени, вследствие чего их с доля редко становится преобладающей, чаще она невелика. Одним из возможных объяснений такого феномена может быть предположение, что созревающие кальмары (стадии 4 и 5) оказались в районе, по неким причинам не пригодном для нереста. В результате могло не произойти активизации

нерестового поведения кальмаров, и особи с уже созревшими половыми продуктами, даже находясь совместно, не приступают к активному спариванию (хотя отдельные спаривавшиеся особи и регистрируются).

Далее на юг, в районе Четвертого Курильского пролива, кроме особой предположительно берингоморской популяции, в уловах появляются более мелкие кальмары ранних стадий зрелости. Это происходит на уровне первого глубоководного и достаточно широкого пролива. Представляется маловероятным, что молодь мигрирует к Северным Курильским островам из более южных районов, двигаясь против Курильского течения, имеющего здесь скорость от 0,5 до 1 узла (Алексеев и др., 2017). Напротив, с охотоморской стороны общая циклоническая циркуляция с довольно сложной схемой вихрей и локальных течений (Верхунов, 1997) обеспечивает перенос личинок и молоди в северном направлении. В таком случае, наиболее логичным объяснением появления новой группировки незрелых мелкоразмерных кальмаров в районе Четвертого Курильского пролива является его выход через Курильские проливы из Охотского моря (Алексеев, 2006 А, 2009; также см. стр. 250). По наблюдениям Г.В. Шевцова (1990) в апреле-июне 1986 г. с тихоокеанской стороны Курильских островов в траловых уловах командорский кальмар молодь с длиной мантии 130-150 мм также встречался в местах затока на тихоокеанскую сторону холодных охотоморских вод. С тихоокеанской стороны отмечались более крупные нагульные самки с длиной мантии, в основном, 210-220 мм, и зрелые самцы с длиной мантии 190-200 мм.

Наибольший вклад в обмен кальмарами между Охотским морем и тихоокеанской стороной Курильских островов должен принадлежать Четвертому Курильскому проливу, проливам Крузенштерна, Дианы и Буссоль (см. рис. 2.10). Естественно предположить, что после попадания на тихоокеанскую сторону Курильских островов эти кальмары мигрируют далее в южном направлении с водами Курильского течения вместе с кальмарами берингоморского происхождения. По мере продвижения на юг, доля кальмаров, предположительно охотоморского происхождения, в уловах увеличивается (см. рис. 5.43), уже на уровне островов Шиашкотан – Скалы Ловушки достигая приблизительно 90% численности. Вероятно, это объясняется близостью пролива Крузенштерна, имеющего большее сечение, по сравнению с Четвертым Курильским (Богданов,

Мороз, 2000). Графически такие изменения состава уловов кальмара с океанской стороны северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в 2005 г. показаны на рисунке 5.45.

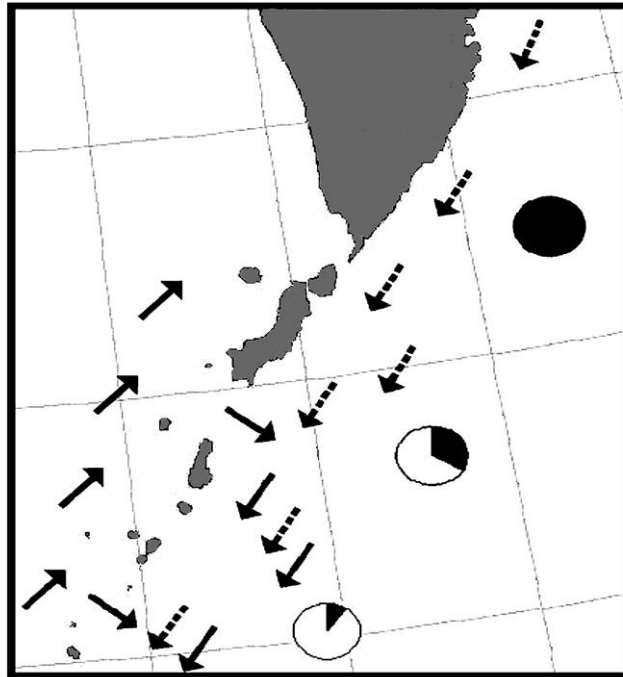


Рис. 5.45. Предполагаемая схема состава уловов командорского кальмара (по популяционной принадлежности) у Юго-Восточной Камчатки и на траверзе Четвертого курильского пролива и островов Шиашкотан и Скалы Ловушки в 2005 г. Сплошные стрелки – предполагаемое направление миграций кальмаров охотоморской популяции, пунктирные стрелки – предполагаемое направление миграций кальмаров берингоморской популяции. Круговые диаграммы: доля кальмаров в уловах в сентябре-октябре 2005 г: белый – охотоморская популяция, черный – берингоморская популяция (по: Алексеев, 2007, рис. 11)

Для оценки достоверности предположения об участии кальмаров берингоморской популяции в формировании населения тихоокеанской стороны северных Курильских островов было выполнено сравнение вылова кальмара у Северных Курил с оценками годового стока Камчатского пролива в слое 0-500 м (Хен, Заочный, 2009), как показателя интенсивности Восточно-Камчатского течения. К сожалению, оценка стока через Камчатский пролив была получена не для всех лет, а величины годового вылова у Северных Курил нельзя рассматривать как прямую производную от численности кальмара в скоплениях у Северных Курил (эта величина зависит, также, от множества экономических и социальных факторов), однако косвенно величина вылова отражает общую численности кальмаров в районе (Алексеев и др., 2018). Нельзя говорить о строгой зависимости

этих двух показателей, но общая тенденция изменения объемов вылова от объема стока, тем не менее, прослеживается (Рис. 5.46), что можно рассматривать как подтверждение достаточно массовых миграций кальмара вдоль берегов Восточной Камчатки к Курильским островам, тем более активной, чем интенсивнее Восточно-Камчатское течение.

Оценки состава уловов командорского кальмара в районе Четвертого Курильского пролива и у Юго-Восточной Камчатки в последующие годы, показало хорошее совпадение основных биологических характеристик. Во все годы наблюдалось очень хорошее сходство состава уловов как по физиологическим, так и по размерным характеристикам (Рис. 5.47 – 5.52). Это дает основание говорить о том, что наблюдавшаяся картина биологического состояния и размерного состава командорского кальмара не была случайной и характерна для осеннего сезона.

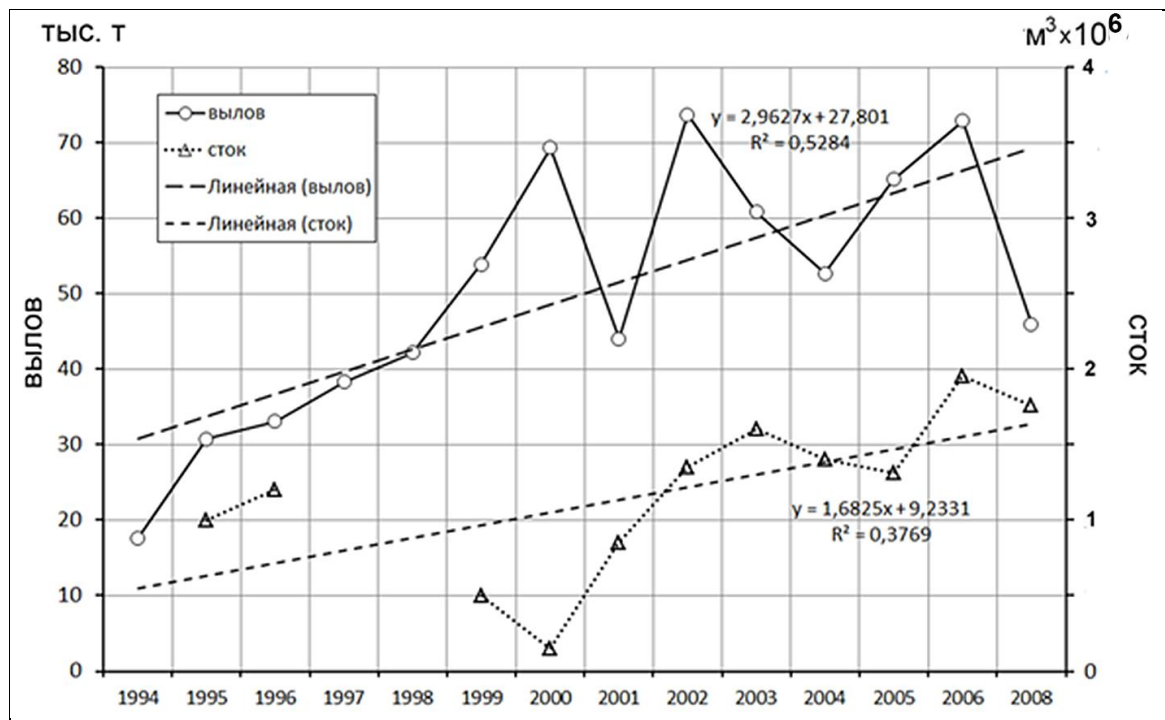


Рис. 5.46. Сравнение интенсивности стока берингоморских вод через Камчатский пролив в слое 0-500 м с годовыми объемами вылова командорского кальмара в Северо-Курильской рыбопромысловой зоне в 1994-2008 гг.

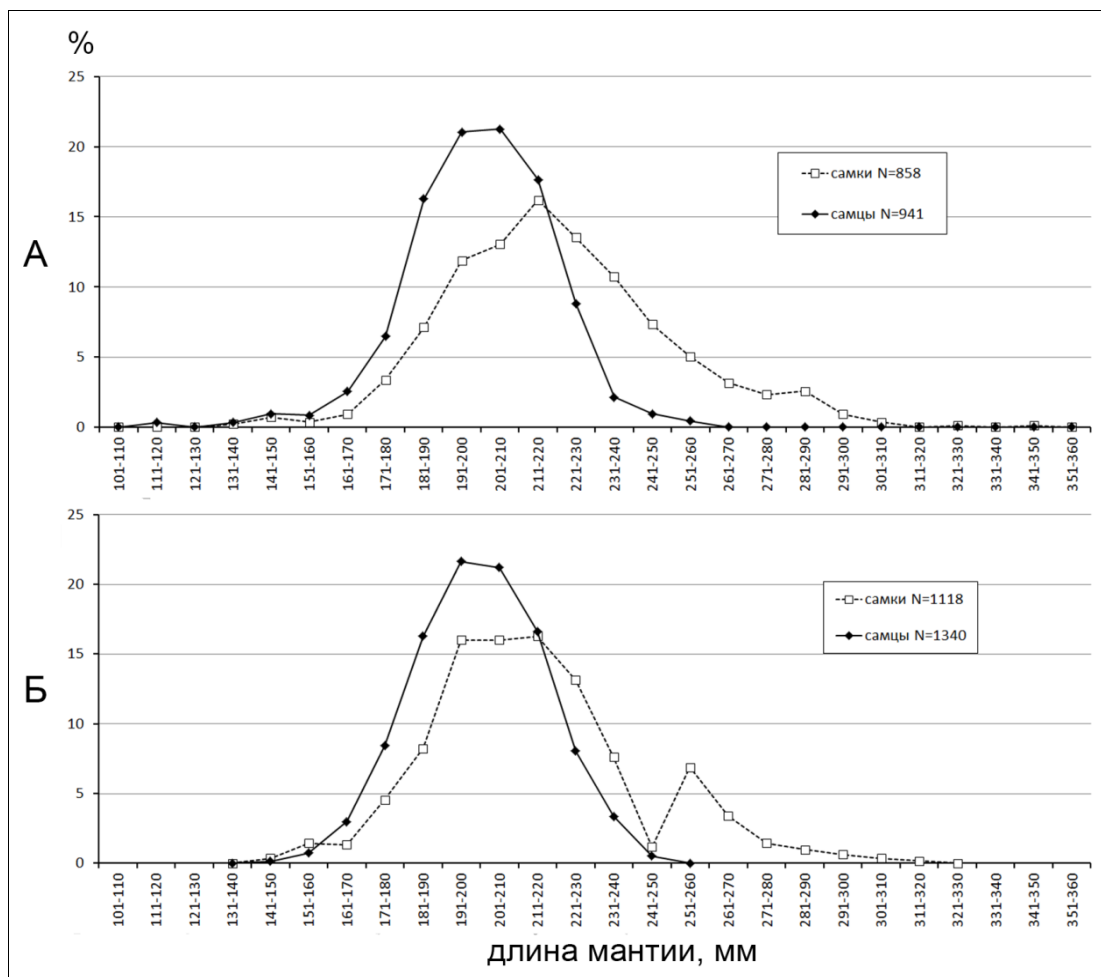


Рис. 5.47. Размерный состав уловов командорского кальмара с тихоокеанской стороны Четвертого Курильского пролива в сентябре (А) и октябре (Б) 2007 г.

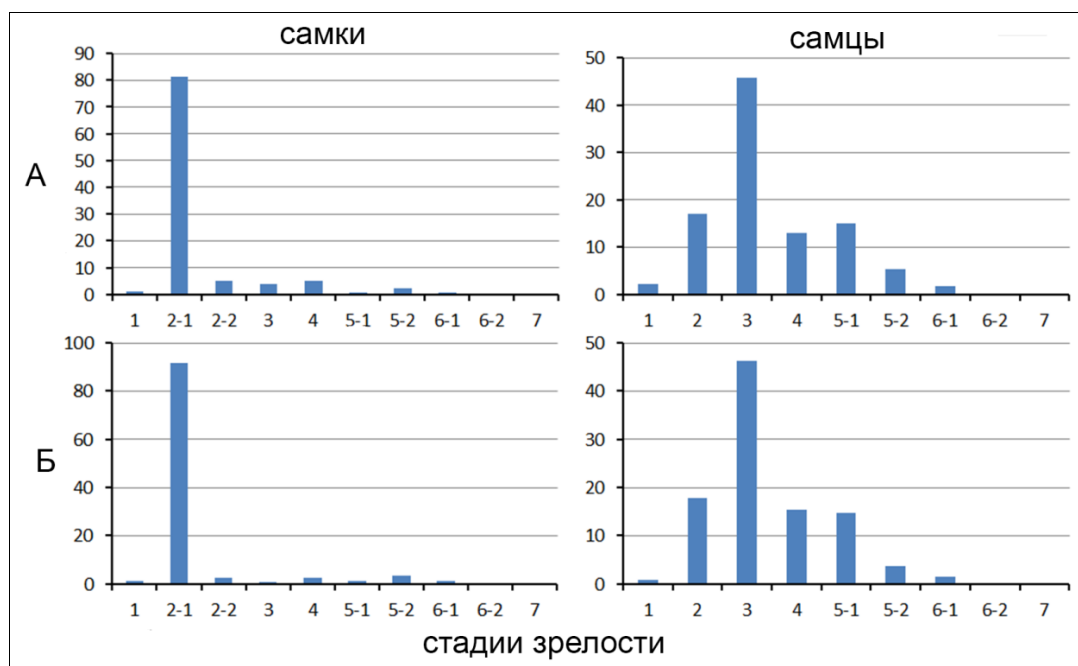


Рис. 5.48. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах с тихоокеанской стороны Четвертого Курильского пролива в сентябре (А) и октябре (Б) 2007 г.

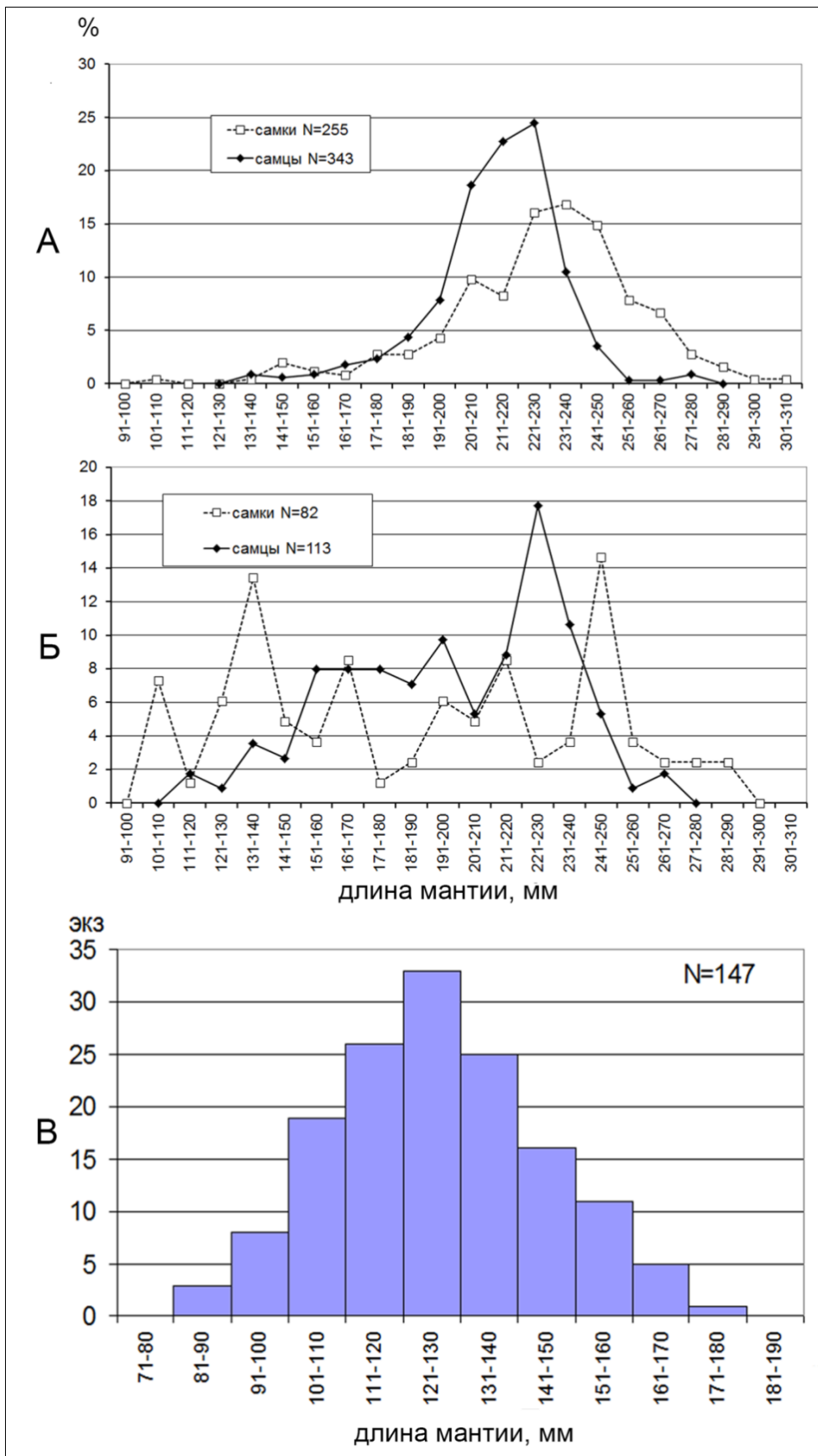


Рис. 5.49. Размерный состав уловов командорского кальмара у Юго-Восточной Камчатки во второй декаде октября 2007 г. А – состав уловов на расстоянии 15-20 миль от береговой линии, по широте $51^{\circ}35' - 51^{\circ}50'$ с.ш. Б – состав уловов в тралении на удалении 25 миль от береговой линии, по широте $51^{\circ}05' - 51^{\circ}10'$ с.ш. В – размерный состав улова ювенильных особей на удалении 25 миль от береговой линии (Б)

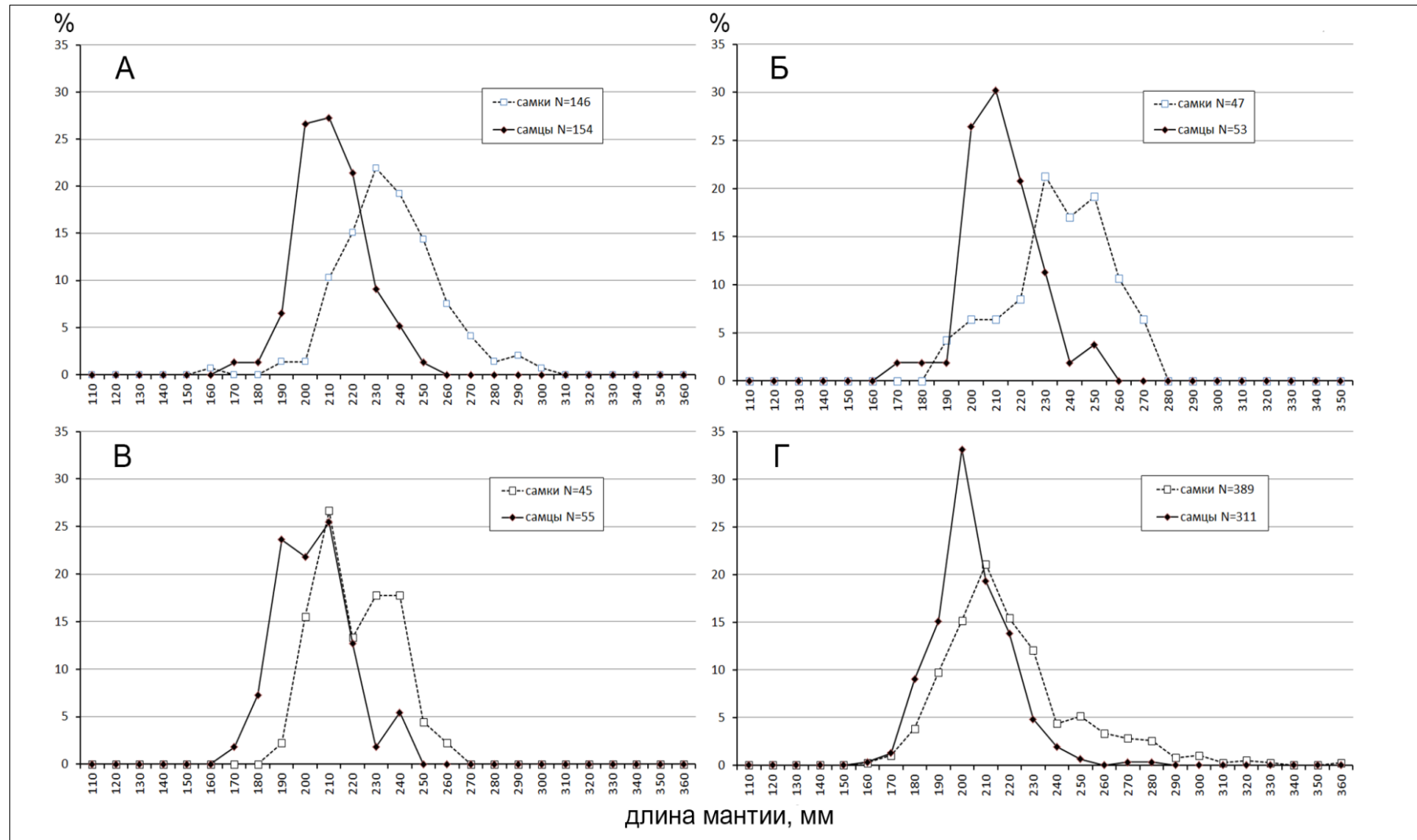


Рис. 5.50. Размерный состав уловов командорского кальмара из района Юго-Восточной Камчатки (А, Б) и тихоокеанской стороны Четвертого Курильского пролива (В, Г) в первой (А, В) и третьей (Б, Г) декадах сентября 2012 г.

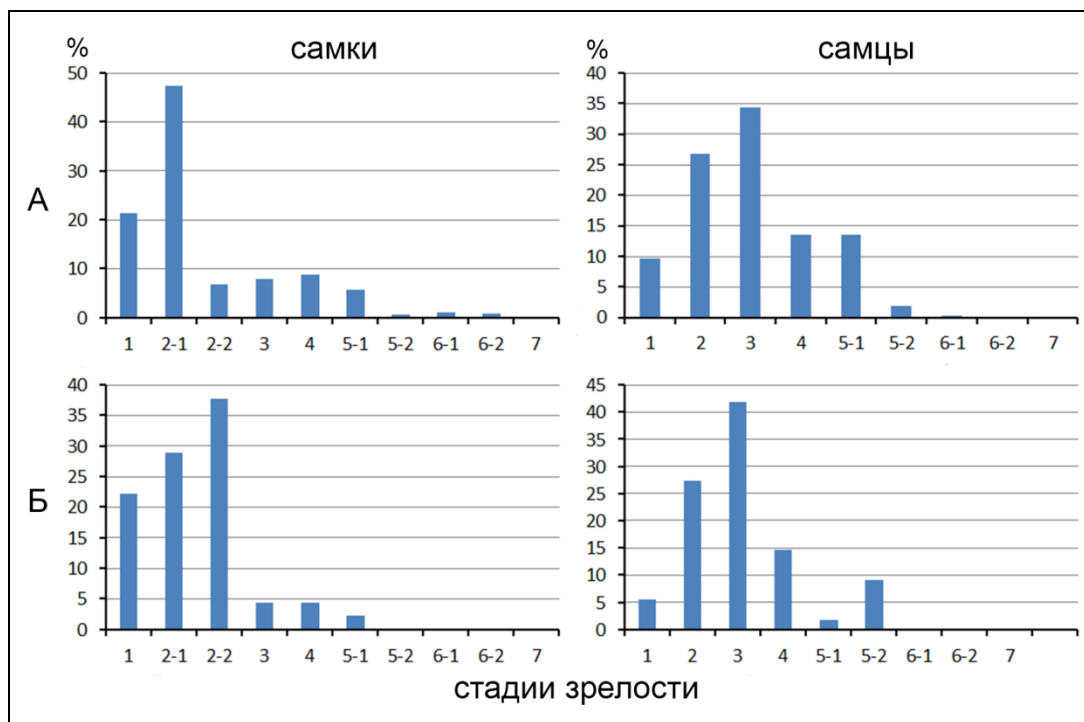


Рис. 5.51. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах с тихоокеанской стороны Четвертого Курильского пролива в 1 (А) и 3 (Б) декадах сентября 2012 г.

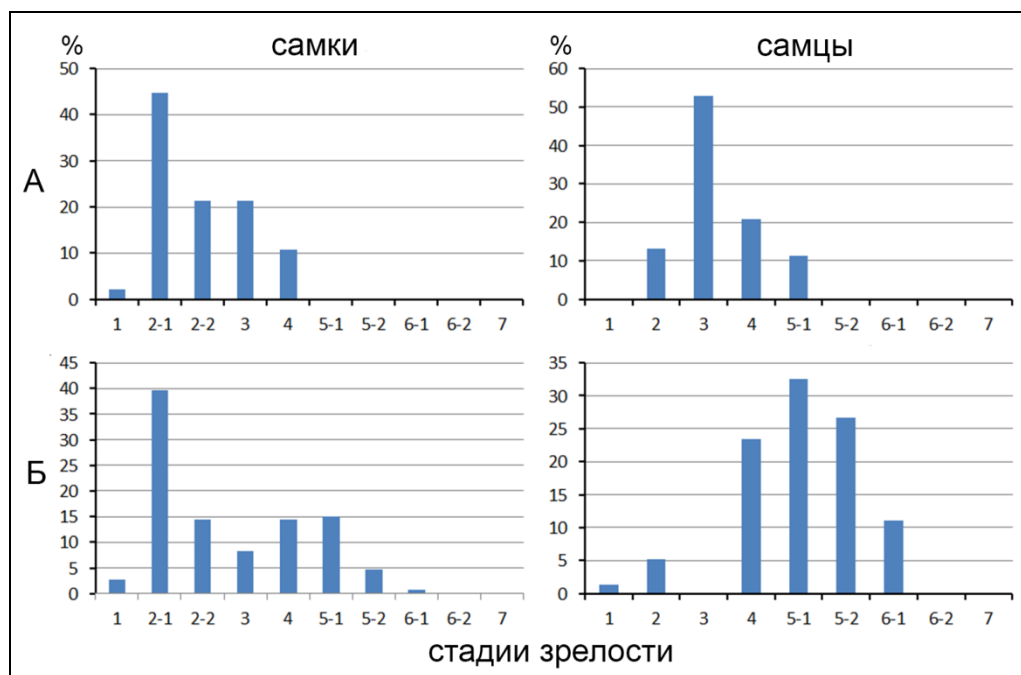


Рис. 5.52. Соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах из района Юго-Восточной Камчатки в 1 (А) и 3 (Б) декадах 2012 г.

Оценка биологического состояния кальмара с тихоокеанской стороны северных Курильских островов, полученная в весенний сезон также показала состав уловов, более соответствующий нагулу и созреванию населения кальмара, с незначительным

количеством нерестовых особей, не дающий оснований говорить о массовом нересте командорского кальмара у северных Курильских островов и в апреле (Рис. 5. 53).

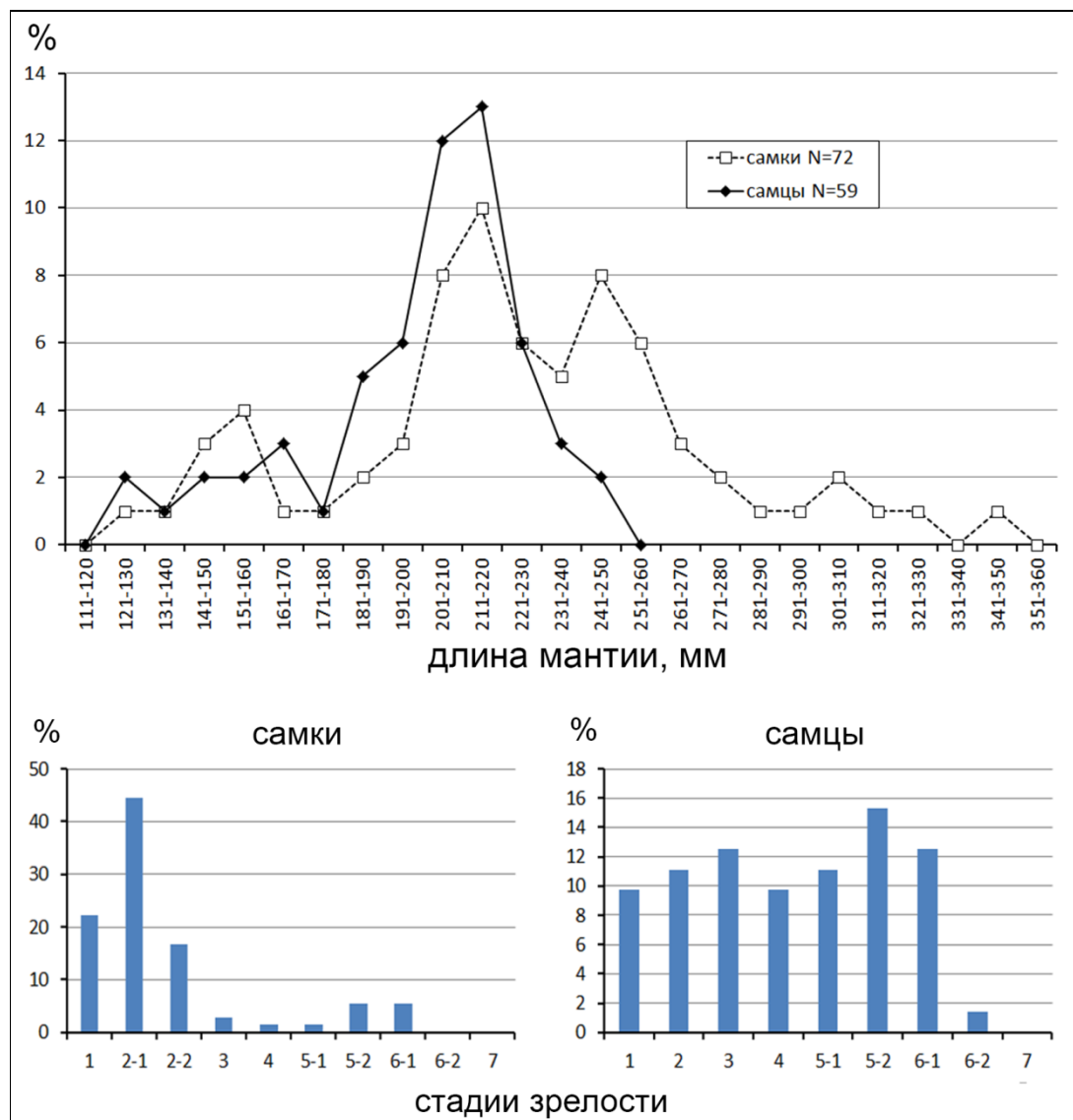


Рис. 5.53. Размерный состав уловов и соотношение стадий зрелости командорского кальмара в траловых уловах с тихоокеанской стороны о. Парамушир в апреле 2010 г.

Дополнительным аргументом в пользу того, что тихоокеанскую сторону Восточной Камчатки и Курильских островов не следует рассматривать в качестве района нереста (зоны размножения) командорского кальмара являются особенности изменений упитанности (индексов размера пищеварительной железы) по сравнению с установленным районом нереста в западной части Берингова моря. Для сравнения приводятся данные о динамике индекса печени в Олюторском заливе Берингова моря в 1998 г. с августа, когда началось формирование нерестовых скоплений, по октябрь, а

также материалы, собранные в те же месяцы 2005 г. с океанской стороны северных Курильских островов (Рис. 5.54).

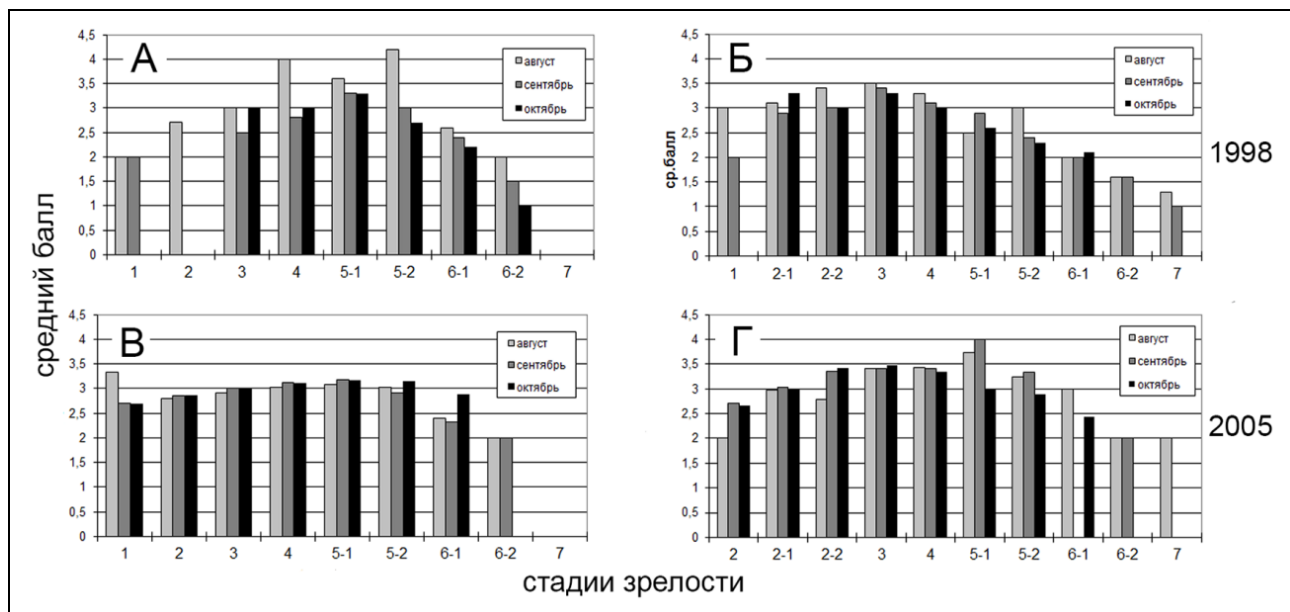


Рис. 5.54. Изменения средних значений индекса размера печени командорского кальмара в северо-Западной части Берингова моря (август - октябрь 1998 г., N=2382) и у северных Курильских островов (август - октябрь 2005 г., N=13600) по полам и стадиям зрелости. А, В – самцы, Б, Г – самки (по: Алексеев, 2012 Б, с изменениями)

В Олюторском заливе наблюдается достаточно постоянная из года в год картина изменений состава уловов с ходом нереста, связанная с нарастанием числа нерестящихся особей и такие же закономерные изменения упитанности кальмаров в связи с постепенным расходом резервов питательных веществ нерестящимися кальмарами (Алексеев, 2017). В пределах каждой из групп (стадий зрелости) созревающих и зрелых кальмаров с ходом нереста (от августа к октябрю) наблюдается постепенное снижение среднего индекса размера печени.

С тихоокеанской стороны Северных Курильских островов, в отличие от Берингова моря, как было описано выше, в тот же период года наблюдалось достаточно постоянное соотношение стадий, однако с точки зрения оценки упитанности этих кальмаров трудно назвать нагуливающимися. Индексы размера печени существенно отстают от тех, которые наблюдались у тех же стадий в основе ареала в Беринговом море в 1998 г. Картина соотношения средних индексов разных функциональных групп оказывается смазанной – у самцов с 3 по 5-2, а у самок со 2-2 по 5-1 стадии зрелости изменения среднего индекса размера печени крайне незначительны, не происходит и

направленного снижения средних индексов от лета к осени, что характерно для Олюторского залива. Встречающиеся единично отнерестившиеся особи (6-2 и 7 стадии) у Курильских островов имеют более высокий средний индекс размера печени, чем в Олюторском заливе.

В комплексе это позволило сделать вывод о том, что с тихоокеанской стороны Курильских островов кальмары постоянно мигрируют, имея худшие, по сравнению с Олюторским заливом, условия для нагула. С точки зрения функциональной структуры ареала эти кальмары находятся за пределами как нерестовой, так и нагульной зон (Алексеев, 2012 Б). Исключение составляют только особи на ранних нагульных стадиях, индекс упитанности которых сравним с Беринговым морем – это соответствует предположению, что для части молодежи охотоморской популяции, попадающей на океанскую сторону Курильских островов имеются возможности для активного питания и можно говорить об их нагуле (при условии их возвращения затем в пределы репродуктивной зоны). Местами такого нагула могут быть локальные апвеллинги в районах временных вихревых образований. Например, Малышев и Раилко (1996) отмечали, что накормленность кальмаров, пойманных в районах образования вихрей с тихоокеанской стороны Курильских проливов в 1,5-2 раза превышала накормленность кальмаров с соседних участков.

Приведенное обсуждение представляется достаточным для того, чтобы дать трактовку района тихоокеанской стороны Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов с точки зрения их роли в функциональной структуре ареала командорского кальмара. Система течений в этом районе характеризуется однонаправленным, незамкнутым потоком Восточно-Камчатского и Курильского течений вдоль шельфового склона, мористее могут иметься течения противоположного направления, представляющие вихри Северотихоокеанского течения, а в районе проливов имеют место реверсивные течения, посредством которых может обеспечиваться связь с Охотским морем. Однако устойчивой замкнутой циркуляции, на которую могла бы опираться независимая популяция, в районе нет. Имеется достаточно данных, указывающих на то, что с тихоокеанской стороны Юго-Восточной Камчатки и Курильских островов не происходит массового нереста командорского кальмара, хотя спаривание и вымет яиц отдельными особями и имеет место (так называемый «фоновый нерест», как это отмечено для Берингова моря). Оценки упитанности кальмара в этих

районах указывают на то, что полноценного нагула кальмара в этих районах также не происходит. На стадиях нагула и созревания он характеризуется невысокими показателями упитанности (см. рис. 5.54), в то время как нерестовые особи имеют нехарактерно высокие показатели упитанности (еще один аргумент в пользу «нетипичности» нереста в этом районе). Для района показано постоянное перемещение кальмара вдоль шельфового склона в юго-западном направлении со скоростями, сравнимыми со скоростью течения. Скопления кальмара приурочены к вихревым образованиям в районах проливов. Обобщенные среднесуточные карты распределения биомассы командорского кальмара (Орлов, 2010) показывают приуроченность участков повышенной биомассы командорского кальмара к широким проливам Курильской гряды и к участкам постоянного формирования мезомасштабных вихрей. Скопления являются временными и, как правило, распадаются в срок от 2-3 дней до 2 недель (Алексеев, 2006 А, 2007; Алексеев и др., 2017).

К югу от последнего глубоководного пролива (Буссоль) происходит расширение шельфа островов и уменьшение глубины в проливах (см. стр. 46), что препятствует дальнейшему обмену между населением взрослых кальмаров между Охотским морем и тихоокеанскими водами. При этом нельзя исключать выноса эпипелагической молодежи Охотского моря в Тихий океан со стоком вод через проливы южной части Курильской гряды, как это указано Федорцом (2006). Единственным направлением миграции всех кальмаров с тихоокеанской стороны южных Курильских островов остается продвижение на юг с Курильским течением вплоть до его соприкосновения с водами Курисио у северо-восточной Японии.

Характер береговой линии с тихоокеанской стороны Хоккайдо и северного Хонсю и соприкосновение Курильского течения с течением Курисио создают там условия для удержания населения кальмара, поступающего с севера, от Курильских островов (см. стр. 48, рис. 2.12). Кроме кальмаров, поступающих с Курильским течением, в этом же районе можно ожидать обнаружение кальмаров япономорской популяции. Учитывая относительную глубоководность Сангарского пролива (минимальная глубина 521 м) и преобладающий вынос вод через него в Тихий океан (Радзиховская, 1961 Б), теоретически, там также может происходить вынос кальмара в Тихий океан.

Возможно, кальмары могут удерживаться в этом районе достаточно долго. Учитывая, что с Курильским течением мигрируют кальмары разного происхождения и разных физиологических стадий, в том числе и созревающие и зрелые особи (см. рис. 5.37, 5.42, 5.48, 5.51), можно допустить, что в районе восточнее Сангарского пролива возможно существование «квазиустойчивого» населения и случаи нереста отдельных особей кальмара. Однако следует иметь в виду, что потомство такого гипотетически возможного размножения отдельных особей обречено на гибель, так как не имеет возможность вернуться в репродуктивные зоны родительских особей (это потребовало бы миграции планктонной молодежи пролив течения вдоль Курильских островов на север), а доступный путь расселения с вихрями вдоль периферии уходящего на северо-восток Северотихоокеанского течения обратно к Командорско-Алеутской гряде слишком продолжителен – оценки скорости дрейфа планктонной молодежи кальмаров в Северотихоокеанском течении (Алексеев, 1989, стр. 32) таковы, что общая продолжительность дрейфа должна составлять несколько месяцев. Это больше оценок продолжительности эпипелагической фазы онтогенеза у командорского кальмара. Кроме того, такой путь миграций сам по себе неустойчив, так как зависит от проникновения на север ответвлений Северотихоокеанского течения, образование которых достаточно изменчиво. Таким образом, даже если и появится потомство нереста отдельных особей у тихоокеанских берегов Японии, оно обречено на гибель. С учетом этого воды к востоку от северной Японии также должны рассматриваться как зона невозвратных миграций берингоморской, охотоморской и, возможно, япономорской популяций. Самовоспроизводство, даже минимальное, этого населения невозможно.

В итоге, имеющиеся данные указывают на отсутствие в районе тихоокеанского склона северных Курильских островов самостоятельного населения командорского кальмара, которое может иметь хотя бы какой-то популяционный ранг. Даже в скоплениях, существующих относительно продолжительное время (несколько недель) не отмечается сколько-нибудь заметных изменений биологического состояния. Описанные выше изменения (см. рис. 5.43) демонстрируют не изменения физиологического состояния в скоплениях, а замещение одного стада другим в пределах одних географических координат. С учетом этого, населению командорского кальмара с тихоокеанской стороны Курильских островов можно присвоить только статус

псевдопопуляции. Этот район населен кальмарами охотоморской и берингоморской популяций и является, одновременно, периферией этих популяций. Его статус с точки зрения пространственно-функциональной структуры ареала показан в схемах миграций и структуры ареала каждой из двух популяций (см. рис. 5.20, 5.21, 5.29, 5.31).

5.5 Японское море

Объем доступной информации о миграциях и реализации онтогенетического цикла командорского кальмара в Японском море значительно уступает Берингову морю, Охотскому морю и Курильским островам. В 1970-х – 1980-х годах, при попытках организации промысла командорского кальмара, были получены данные, в основном, из района банки Кита-Ямато в центральной части моря (Шевцов, 1988 А,Б). Достаточно скромная информация о пространственной структуре популяции командорского кальмара и происходящих в ней процессах в южной и восточной части Японского моря получена примерно в то же время японскими авторами (Nazumi et al., 1979; Yukii, Kitazawa, 1986), и позже представлена в обзоре Кубодеры (1992). Имеется небольшая информация по результатам комплексных траловых съемок ТИПРО и СахНИРО на шельфе и шельфовом склоне Татарского пролива.

Для объединения и совместной интерпретации этих данных, с учетом их неполноты, я вынужден исходить из того, что и в Японском море пространственная и функциональная организация популяции командорского кальмара подчиняется тем же общим принципам, которые установлены в Беринговом и Охотском морях. Такая схема предполагает, что реализация миграционного цикла командорского кальмара должна осуществляться с попутной крупномасштабной циркуляцией в пределах моря. В Японском море она также носит циклонический характер (см. гл. 2, рис. 2.13).

Имеются сообщения о нересте командорского кальмара на подводных возвышенностях в центральной части моря (Раилко, 1979; Шевцов, 1988 А, Б). Раилко указывал на нерест в этом районе в зимний период. В декабре, по нашим данным, там же, на банке Кита-Ямато, в придонном слое над вершиной банки наблюдался взрослый командорский кальмар (Алексеев и др., 1989).

В юго-западной части Японского моря присутствие зрелых кальмаров отмечено в течение холодного сезона, с декабря по май на глубинах 300-665 м (Yuuki, Kitazawa, 1986 по Kubodera, 1992). Наивысшая доля зрелых кальмаров регистрировалась в

феврале-марте. Ким с соавторами (Kim et al., 2008) указал примерно в том же районе Японского моря на глубине 900 м поимку двух самцов, предположительно 3-4 стадий зрелости (судя по наличию у особей щупалец: Рис. 5.56). Размеры особей, приведенные в работе, очевидно ошибочны, судя по указанной массе особей длина мантии должна составлять около 200 мм. Сопоставление размеров кальмаров и наличия щупалец (которые автотомизируются по достижении половой зрелости: Нигматуллин и др., 1996) позволяет предположить, что кальмары находятся в преднерестовом состоянии. Назуми с соавторами (1979) приводили также данные о нересте командорского кальмара в юго-восточной части моря, вдоль берегов Японии, в мае-июле (Nazumi et al., 1979 по Kubodera, 1992). Кубодерой (1992) приведены данные о размерном составе командорского кальмара у западного побережья о Хонсю. Размеры модальных групп практически точно совпадают с размерами половозрелых кальмаров япономорского подвида, указанные Катугиным (1998), исходя из чего можно предположить, что большинство особей из материалов Кубодеры могло быть зрелыми особями (Рис. 5.57). Такие данные позволяют говорить о наличии участков нереста командорского кальмара на всем протяжении шельфового склона от южной части моря на границе с мелководной частью Цусимского пролива и далее вдоль склона шельфа до северной оконечности Японии (банки Рёбун).

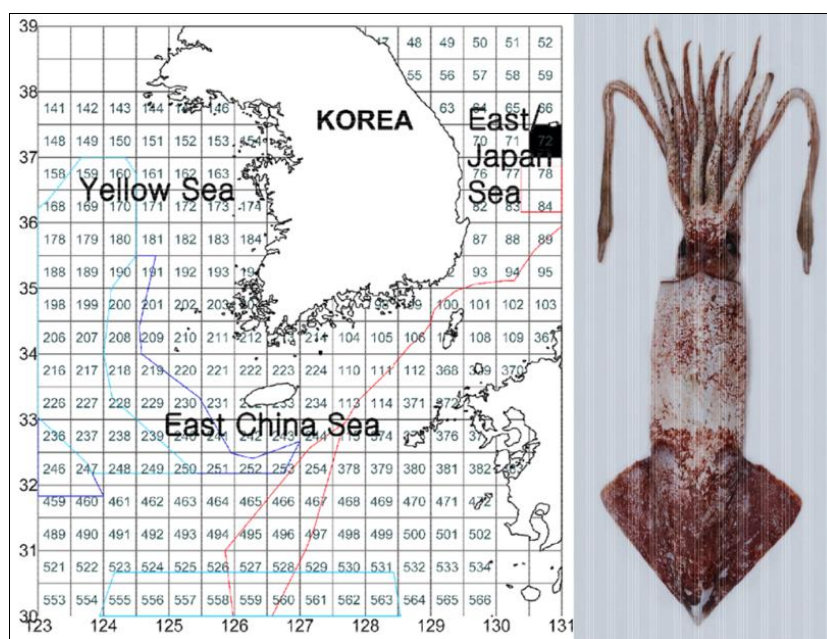


Рис. 5.56. Экземпляр командорского кальмара, пойманный в юго-западной части Японского моря и район его поимки (черная заливка на карте) (по: Kim et al., 2008, fig. 1, 3)

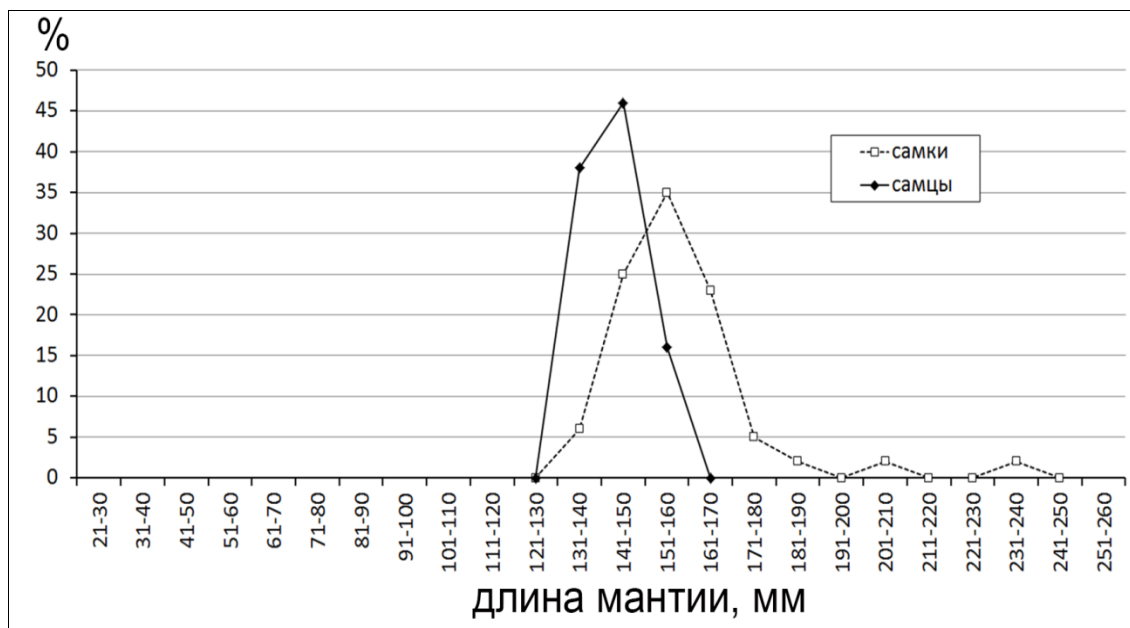


Рис. 5.57. Размерные ряды командорского кальмара в юго-восточной части Японского моря, в районе префектуры Тояма (центральная часть о. Хонсю) (по материалам из: Kubodera, 1992). Размер выборки не известен

Данные о биологии командорского кальмара в восточной части Японского моря к северу от Японии почерпнуты из отчетных материалов учетных траловых съемок ТИНРО и СахНИРО (приложения 2,3). На шельфовом склоне Западного Сахалина командорский кальмар в январе-феврале 2000 г. регистрировался в горизонтах от 300 до 650 м (максимальная глубина тралений) с наиболее высокими уловами в горизонте 600 м. В феврале 1999 г. точки поимки командорского кальмара на склоне шельфа Западного Сахалина располагались между изобатами 200 и 1000 м. Тот же диапазон глубин был указан и в феврале 2001 г., с уточнением, что участки повышенных концентраций кальмара располагались, в основном, глубже 500 м. В некоторые годы отмечалось положение концентраций кальмара на несколько меньших глубинах. В марте-апреле 1986 г. повышенные концентрации кальмара были обнаружены у о. Монерон и к югу от него на глубинах от 160 до 520 м. Было также отмечено, что отдельные экземпляры были пойманы в северной части Татарского пролива на еще меньших глубинах – около 35 м. В апреле-июне 2006 г. и в апреле-мае 2008 г. кальмар отмечался от 200 до 500 м (максимальные глубины тралений), правда, судя по отчетным материалам, плотность распределения кальмара возрастала вплоть до максимальных глубин тралений и, вероятно, кальмар был многочисленен и на бóльших глубинах.

В том случае, когда были получены данные о распределении командорского кальмара и у сахалинского, и у приморского берегов Татарского пролива, от отмечался

от 150 до 604 м, с повышенными концентрациями в диапазоне 400-600 м. Скалкин (1977) отмечал, что командорский кальмар распространен повсеместно вдоль свала глубин в Татарском проливе на глубинах от 140 до 500 м с диапазоном температуры воды от +0,4 до +1,8°C.

В целом по имеющимся данным можно отметить, что во многих случаях максимальные горизонты обнаружения командорского кальмара были ограничены глубинами тралений и нижняя граница его распространения не была определена. Соответственно, вероятно, диапазон глубин обитания кальмара был оценен не полностью по причине неполноты данных с глубин более 500-600 м. Таким образом, практически все поимки взрослых особей командорского кальмара приурочены к холодному глубинному слою с температурами +2,0-0,2°C, а участки повышенных концентраций располагались на шельфовом склоне в глубинном диапазоне, характеризующемся повышенным градиентом изменения температуры как правило, в диапазоне температур +1-2°C (см. гл. 2, рис. 2.14). Эта особенность существенно отличает япономорского командорского кальмара от кальмаров берингоморской и охотоморской популяций, тяготеющих в распределении взрослых особей к ядру заглубленного теплого слоя. Не исключено, что в ходе становления подвида (или вида?) наблюдается процесс адаптации, дошедший до этапа, когда он затрагивает «основной обмен и параллельно или чаще после биохимических перестроек – морфологические признаки» (Голиков, 1987, стр. 4).

Наиболее постоянно образование скоплений командорского кальмара регистрировалось у Юго-Западного Сахалина, у о. Монерон, примерно по широте 47°с.ш. (Рис. 5.58). Этот участок характеризуется наличием мезомасштабного антициклонического вихря, возникающего в районе контакта вод Цусимского течения и потока холодных вод из Охотского моря через пролив Лаперуза (см. рис. 2.13). Иногда положение скопления смещалось чуть севернее, до 48°с.ш. (Рис. 5.58 В). Такое смещение отмечено при проведении работ в мае-июне, тогда как в зимний период (с декабря по февраль) скопление регистрировалось только на широте о. Монерон или немного южнее него. Это вполне согласуется с особенностями образования скоплений кальмара в Беринговом море и у Курильских островов, также, в основном, связанных с присклоновыми вихрями.

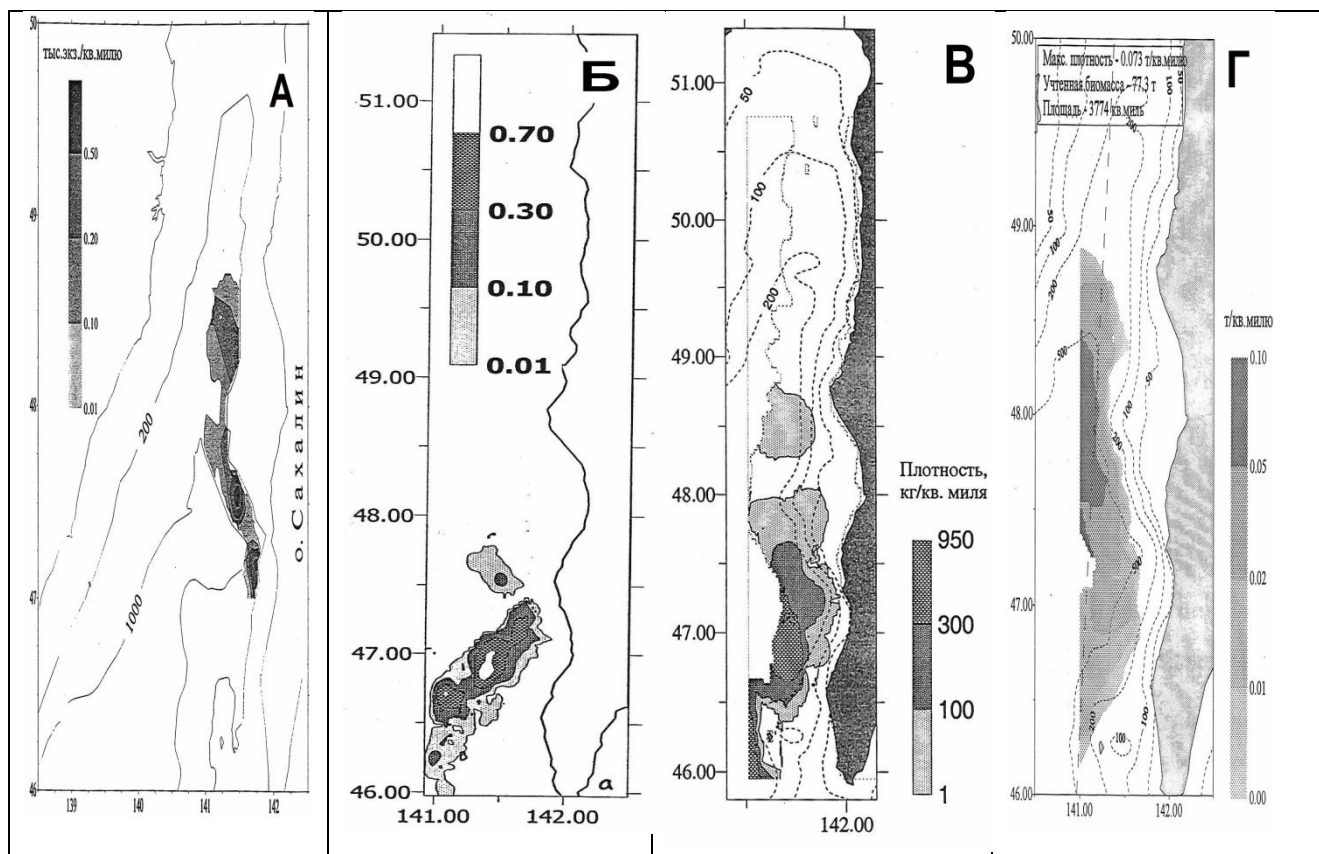


Рис. 5.58. Распределение командорского кальмара в северо-восточной части Японского моря по данным донных траловых съемок НИС «Дмитрий Песков». А – февраль 1999 г.; Б – январь-февраль 2000 г.; В – апрель-май 2008 г.; Г – май-июнь 2001 г.

В 2007 г. оценка распределения в мае-июне во всей части Татарского пролива, с охватом и приморского берега показала наличие участков повышенных концентраций и на склоне шельфа со стороны Приморья (Рис. 5.59). Полученные в результате этой работы данные о распределении кальмара показывают, что наличие скоплений кальмара у берегов Приморья в других случаях не было обнаружено исключительно из-за ограниченности района работ. Биологическое состояние кальмара в уловах, при этом, было очень разнообразным (Рис. 5.60). В уловах присутствовало значительно число ювенильной молодежи, составлявшей суммарно 40 % особей в уловах. Для самцов и самок было зарегистрировано опережение самками самцов по темпам созревания, что крайне нетипично для командорского кальмара их других районов в период формирования нерестовых скоплений, но иногда может наблюдаться в период завершения нереста и подхода в тот же район особей поколения следующего нереста (см. рис. 5.10, 5.14).

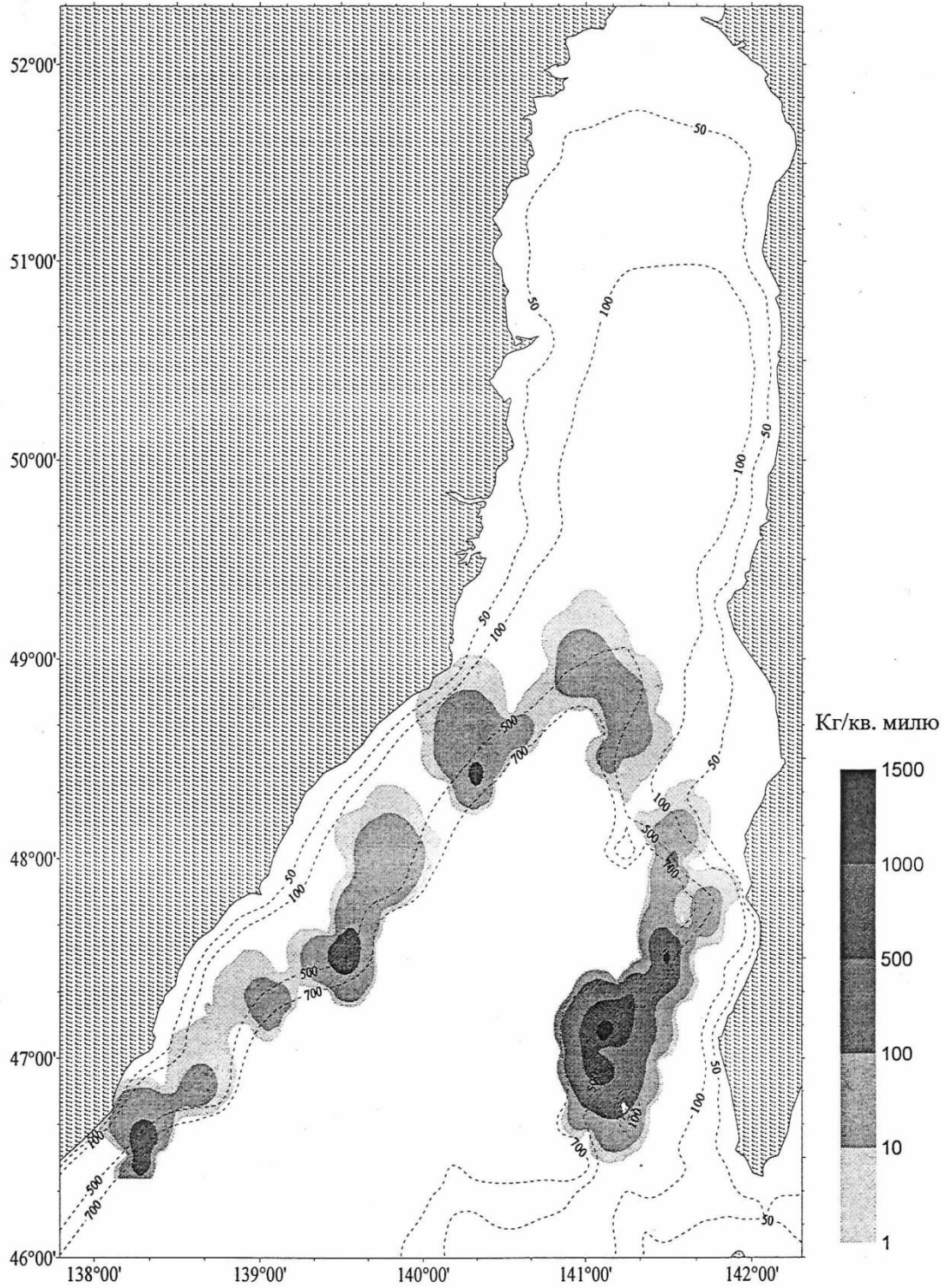


Рис. 5.59. Распределение командорского кальмара в северной части Татарского пролива в апреле-мае 2007 г. по данным донной траловой съемки НИС «Дмитрий Песков».

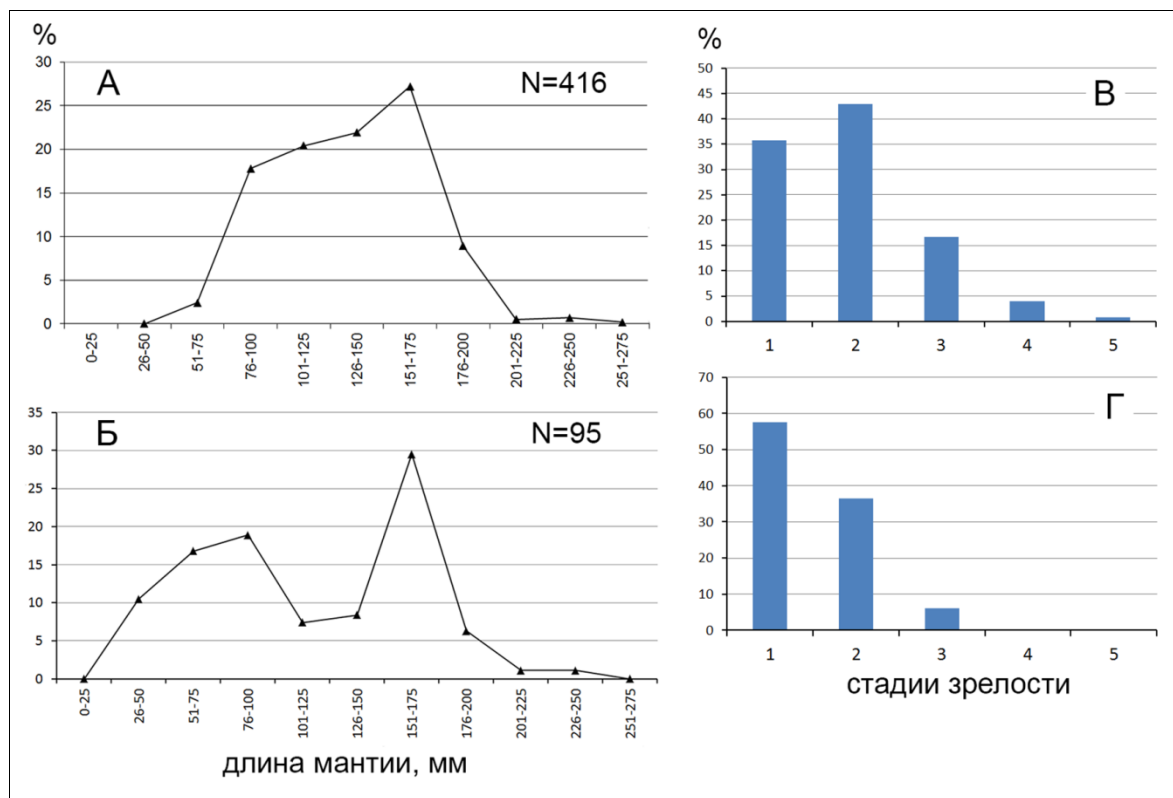


Рис. 5.60. Размерный состав командорского кальмара в восточной (А) и западной (Б) частях Татарского пролива в апреле-мае 2007 г. и соотношение стадий зрелости в целом по Татарскому проливу: В – самки, Г – самцы. Стадии зрелости по Аюпову, 2003 (см. табл. 1.6)

Упоминание о нересте командорского кальмара в Татарском проливе было сделано Раилко (1979). По приводимым им данным наблюдений с 1971 по 1978 гг. во все сезоны наблюдалось увеличение средних размеров кальмаров в уловах по направлению с юга на север. При этом не понятно, в отношении какого из берегов Татарского пролива (или обоих берегов) была отмечена такая закономерность. Также им указывалось, что скопления кальмаров больших размеров отмечались, обычно, с января по март, а к маю средние размеры снижались. На основании этого был сделан вывод о том, что сезон нереста приходится на зиму, причем начинается он в более северных районах, а период с апреля по август был определен им как сезон нагула. При этом какой-либо пространственно-функциональной дифференциации не предлагалось и данных о физиологическом состоянии кальмара в разные сезоны не было приведено.

Тенденция к уменьшению от зимы к лету размеров кальмара в уловах в восточной части Татарского пролива, действительно, наблюдалась (Рис. 5.61). Размерный состав уловов кальмара в большинстве материалов учетных съемок был приведен без дифференциации по полам и физиологическому состоянию (стадиям зрелости).

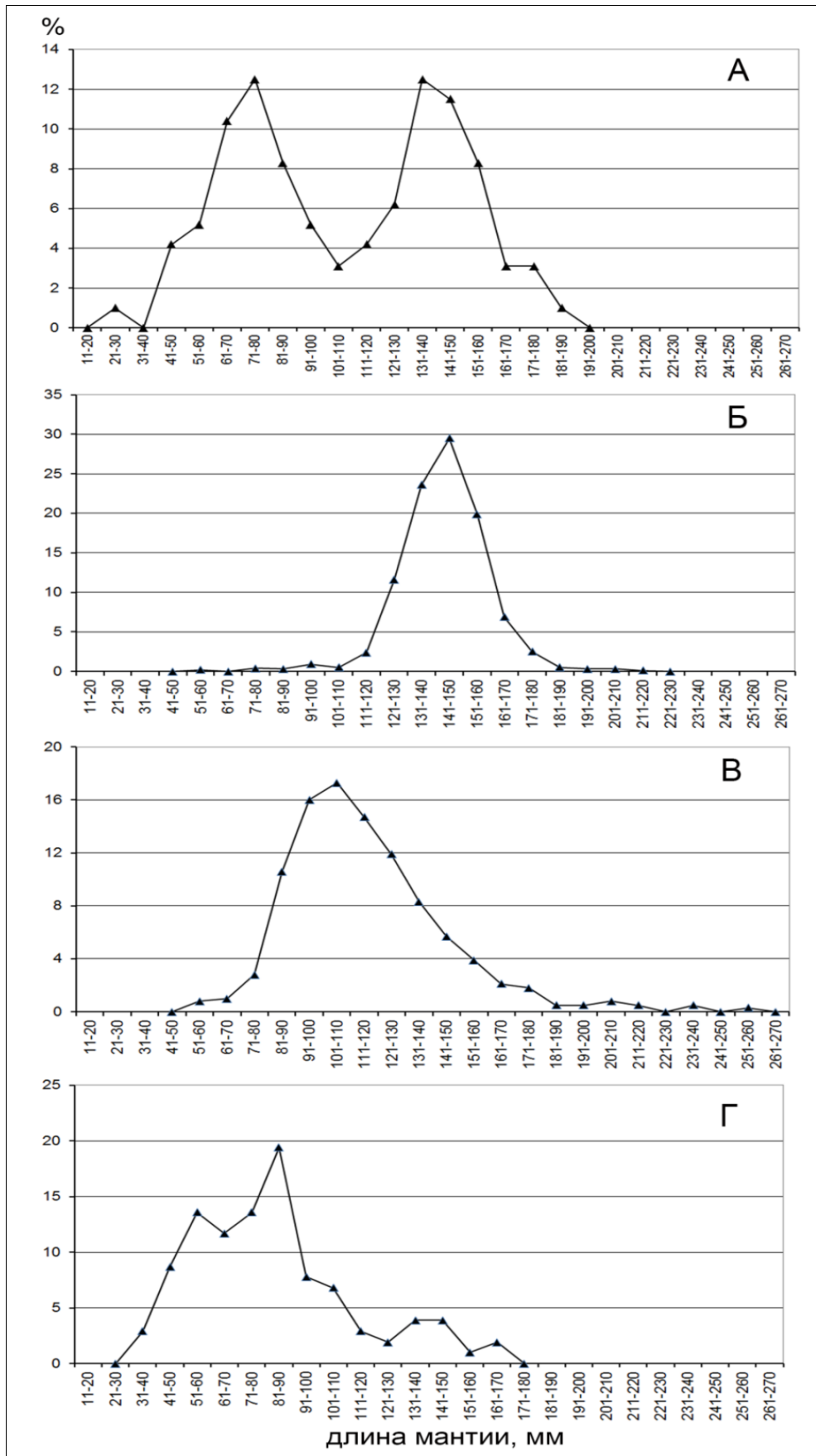


Рис. 5.61. Размерные ряды командорского кальмара (без разделения по полам) в восточной части Татарского пролива в январе-феврале 2000 г. (А), марте-апреле 1986 г. (Б), апреле-мае 2008 г. (В), и мае-июне 2001 г. (Г)

Необходимо сделать поправку на то, что наблюдения были выполнены в разные годы, а на рисунке представлены не в хронологическом порядке, а по порядку смены сезона исследований. Поэтому трудно судить, имеет ли место действительно показанная тенденция изменений размерного состава, или это случайное сочетание данных наблюдений разных лет. Если принять достоверность показанных изменений, следует обратить внимание на присутствие в размерных рядах в восточной части Татарского пролива в январе-феврале 2000 г (Рис. 5. 61 А), и у обоих берегов Татарского пролива и в мае-июне 2007 г. (Рис. 5.60) и 2001 г. (Рис. 5.61 Г) двух модальных групп размерного ряда, с разницей между пиками порядка 60-80 мм. Такие различия в размерах слишком велики, чтобы интерпретировать такие размерные группы как проявление размерного полового диморфизма в пределах одного поколения. Тем более невероятным представляется уменьшение средних размеров в однородной (по возрасту) группе особей с течением времени. Поэтому можно рассматривать такие изменения только как признак совместного обитания в районе исследований двух возрастных групп, одна из которых образована преимущественно ювенильными особями и ранней молодью, а вторая – кальмарами, которые по оценкам Катугина (2000) следует считать созревающими или зрелыми. Соотношение таких групп может меняться с течением времени с сокращением к лету доли зрелых особей и нарастанию доли молодежи (вероятно, следующего поколения). Необходимо еще раз уточнить, что все эти построения базируются на очень скудном материале и являются исключительно умозрительными.

Имеются данные о присутствии взрослых особей командорского кальмара в разреженном состоянии в мезопелагиали Японского моря у берегов Южного Приморья и в центральной части моря, в горизонте от 200-250 м в прибрежных районах и 450-500 м в открытой части моря и до глубины 800-1200 м (Селивановский, Нигматуллин, 2002). Кальмар регистрировался по данным гидроакустических съемок с последующей верификацией по наблюдениям из подводных аппаратов в 1988 и 1989 гг. По тем же акустическим данным авторы сделали вывод о малой подвижности наблюдаемых кальмаров, однако, если внимательно проанализировать приводимую ими информацию, «малоподвижность» касалась лишь вертикальных перемещений кальмара. Горизонтальные перемещения при этом не оценивались, хотя, по данным наших

наблюдений (Алексеев и др., 1989), в естественных условиях кальмары перемещаются, преимущественно, именно в горизонтальной плоскости.

В центральной части моря на нерест кальмара в районе банки Ямато (в том числе ее северной части, банки Кита-Ямато) указывалось многократно (Шевцов, 1988 А, Б; Алексеев и др., 1989; Катугин, 1998). Район обнаружения взрослых особей командорского кальмара в мезопелагиали был установлен в центральной части моря, на участке от берегов южного Приморья до банки Кита-Ямато (Селивановский, Нигматуллин, 2002). Плотность распределения таких «пелагических» особей была невелика – всего, в среднем, около 3000 экз/км² поверхности, при толщине населенного слоя до 1000 м. Учитывая достаточно большую площадь участка при небольшом числе наблюдений, на котором был обнаружен такой кальмар, авторы оценили его суммарную биомассу в достаточно широком диапазоне, от 50 до 300 тыс. т. Даже с учетом оговорки о том, что в эту оценку включается также японский гонатопсис *Gonatopsis japonicus*, который встречается с командорским кальмаром совместно и не может быть отделен по данным акустических оценок, цифра получается внушительной. Район обнаружения кальмара в пелагиали по рельефу дна сходен с участком Берингова моря к югу от м Олюторский, где, вероятно, также происходит переход значительной части особей, мигрирующих к Командорским островам, в пелагиаль. Чисто гипотетически можно предположить, что этими наблюдениями были зафиксированы кальмары, мигрирующие в пелагиали от берегов Приморья к району нереста в центральной части моря.

Обобщение приведенной информации позволяет предложить следующую пространственно-функциональную организацию япономорской популяции: общее направление миграций командорского кальмара в Японском море – с циклоническим круговоротом. Обсуждение участка шельфового склона вдоль Корейского полуострова невозможно в связи с отсутствием данных. С достаточной степенью уверенности можно говорить о наличии полосы участков нереста командорского кальмара на шельфовом склоне от южной части Японского моря (о. Оки) до Юго-Восточного Сахалина (примерно до 47°с.ш.).

Далее на север вдоль сахалинского берега, вероятно, иногда также возможно образование нерестовых скоплений, как показывают результаты наблюдений в отдельные годы. Связать их с особенностями гидрологического режима пока не представляется возможным. При переходе в северной части Татарского пролива на

приморскую сторону шельфового склона в уловах отмечается появление значительного количества ранней молоди (размеры мантии от 20 мм), вероятно практически в стадии параларв. Такое положение зоны нагула молоди согласуется с оценкой, показавшей положение участков повышенной биомассы планктона в апреле-июне в восточной части Татарского пролива и вдоль приморского берега, на банке Ямато и у берегов северной Кореи (Лапшина и др., 1990). По данным Дулеповой с соавторами (1990) продукция планктона в водах Приморья в несколько раз превосходит продукцию в Татарском проливе. Сезон массового обнаружения молоди в уловах также вполне совпадает со сроками повышения продуктивности этих участков – в Японском море сезон максимальных биомасс планктона приходится на весну (Шунтов, Волвенко, 2017).

В районе от берегов Южного Приморья до банки Кита-Ямато в центральной части моря, в пелагиали было отмечено присутствие командорского кальмара (точное определение физиологической стадии невозможно вследствие того, что он регистрировался только визуально и гидроакустическим методами (Селивановский, Нигматуллин, 2002). Наличие в этом же районе ответвления Приморского течения к возвышенности в центральной части моря (см. рис. 2.13) может способствовать переносу созревающих кальмаров к району нереста у банки Кита-Ямато. Аналогичным образом имеют место миграции созревающего кальмара от м. Олюторский через хребет Шишова к Командорским островам в Беринговом море (см. рис. 5.20).

Нельзя также исключить (чисто теоретически) путь поступления молоди от районов выклева в южной части моря к нерестовым участкам в районе банки Ямато с ответвлением Цусимского течения в северо-западном направлении (см. рис. 2.14). Молодь, выклевающаяся в районе банок Ямато и Кита-Ямато, по всей видимости, может переноситься в восточном направлении к шельфовому склону западной Японии, сливаясь с миграциями кальмара вдоль шельфового склона.

Суммируя приведенные рассуждения можно предположить положение функциональных зон в популяции следующим образом: зона размножения располагается над подводными возвышенностями в центральной части моря, а также полосой вдоль шельфового склона от Цусимского пролива до Юго-Западного Сахалина. Далее на север, и с поворотом шельфового склона в обратном направлении вдоль берегов Приморья располагается зона нагула. Вероятно, это единственная популяция, в ареале которой положение зон возвратных миграций ограничивается открытыми

участками моря за пределами района подводных возвышенностей, а зона невозвратных миграций практически отсутствует. Более детальное обсуждение пространственно-функциональной структуры ареала невозможно вследствие крайней фрагментарности и несистемности имеющихся данных.

Связь япономорской популяции с сопредельными популяциями минимальная. Возможность проникновения небольшого числа молодежи в Охотское море обсуждалась выше (см. стр. 234). Бóльшее значение, с точки зрения связи Японского моря с сопредельными водоемами, может представлять Сангарский пролив, характеризующийся достаточными глубинами и преобладающим направлением течений из Японского моря в Тихий океан (Бурков, 1963). Через него возможно проникновение особой япономорской популяции в воды с тихоокеанской стороны Японии.

5.6 Залив Аляска

Существование в водах Северо-Восточной Пацифики, от тихоокеанской стороны Алеутских островов до северной Калифорнии независимой популяции командорского кальмара признается всеми авторами, обсуждавшими популяционную структуру ареала комендорского кальмара (Катугин, 1998; Федорец, 2006; Nesis, 1998; Jereb, Roper, 2010; Katugin et al., 2013; Arkhipkin et al., 2015). При этом Катугиным (1998) показана сильная и четкая генетическая дифференциация кальмаров из зал. Аляска от гигантского надпопуляционного образования в Северо-Западной Пацифике, охватывающего Берингово и Охотское моря, прикамчатские и прикурильские воды. Напротив, кальмары из Северо-Восточной Пацифики демонстрируют генетическое родство с населением командорского кальмара из Японского моря, отличия которого от берингоморских и охотоморских кальмаров настолько сильны, что вызвали у меня сомнения в достаточности подвидового ранга для этой популяции (см. стр. 104, 234, 235).

Если исходить из сформулированных ранее требований к акватории, в пределах которой возможно существование независимой популяции командорского кальмара (см. гл. 3), в качестве гидрологической основы для существования популяции в этом районе может служить только Восточный Субарктический (Аляскинский) круговорот (см. рис. 2.15). Если исходить из этого, то у существующей на основе этой циркуляции популяции следует ожидать одну интересную особенность, отличающую ее от других, рассмотренных выше, популяций. Во всех морях Северо-Западной Пацифики имеется

возможность реализации замкнутого миграционного цикла вдоль шельфового склона. При этом во всех популяциях имеются и альтернативные варианты миграций с преодолением определенных участков пелагиали открытого моря (см. рис. 5.20, 5.29). Для популяции залива Аляска, если исходить из циклонического характера миграционного цикла попутно с течениями, как и в других популяциях, путь от западной части залива и Алеутских островов к восточному направлению к берегам Британской Колумбии и восточной части зал. Аляска может пролегать только в пелагиали, над глубоководной частью залива. Единственной альтернативой могли бы быть обратные миграции кальмара с использованием течений обратной направленности в прибрежных вихрях, чего никогда не наблюдалось в других популяциях и не подтверждено никакими данными.

По материалам сообщения Йоргенсен (2003), на основании данных о районах поимки и численности параларв и ранней молодежи гонатид, в том числе и командорского кальмара, в заливе Аляска наиболее вероятным районом их выклева является участок вдоль шельфового склона к юго-западу от о. Кодьяк, то есть с океанской стороны полуострова Аляска и восточной части Алеутской гряды. Далее по ходу циклонического круговорота в другой работе того же автора (2007) указано на поимки ранней молодежи командорского кальмара в мористой части залива (Рис. 5.62). Также о таких находках сообщали Окутани и Кларк (1992) и Окутани с соавторами (1988).

Окутани (1988) упоминал о поимках параларв командорского кальмара в проливе Джорджия (Ванкувер) с февраля по апрель. В этом же районе, по устным сообщениям, процитированным Катугиным с соавторами (Katugin et al., 2013), обнаруживались и нерестовые особи командорского кальмара. По данным исследований теутофауны данного региона экспедиционными судами ТИНРО (неопубликованные сообщения Ю.А. Федорца), нерест в заливе Аляска происходит ориентировочно в конце осени – начале зимы.

Вертикальная структура вод в Аляскинском круговороте характерна для субарктических вод Тихого океана, с наличием теплого промежуточного слоя, так же, как и в Беринговом море и в прикурильских водах Тихого океана (см. стр. 55, рис. 2.17). Однако отсутствие детализированных данных о горизонтах обитания командорского кальмара не позволяет определить, привязано ли его вертикальное распределение к ТПС, так же как и в Беринговом море.

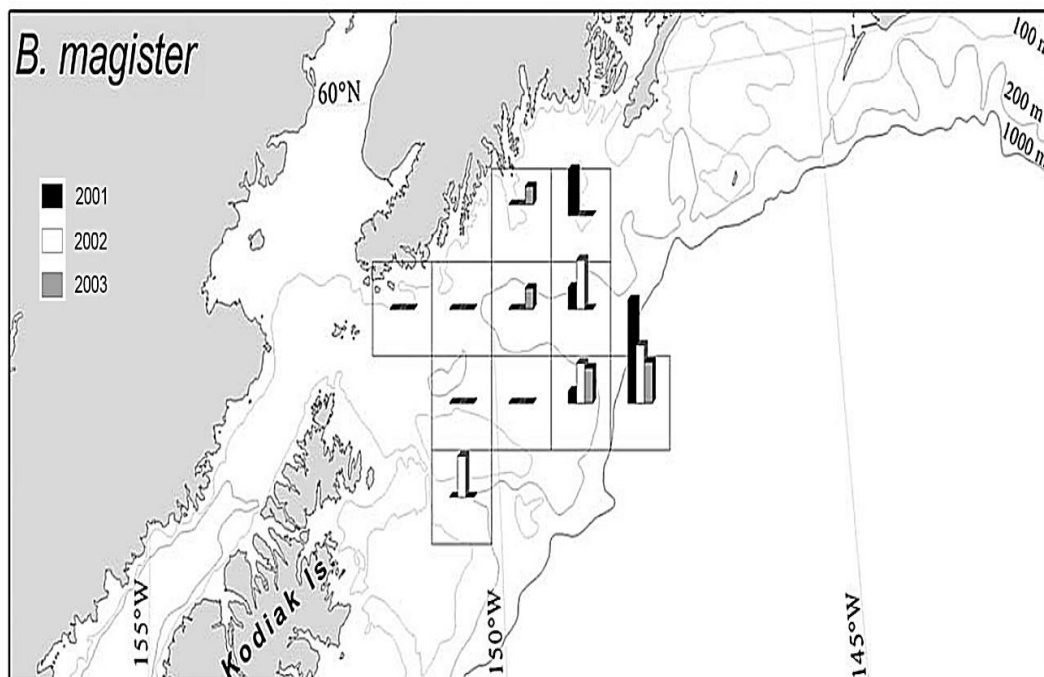


Рис. 5.62. Плотности распределения параларв *Berryteuthis magister* по результатам эпипелагических съемок в апреле-июне 2001, 2002 и 2003 гг. в заливе Аляска. Плотность показана в относительной величине к максимально зарегистрированной (столбец максимальной высоты – 0,45 экз/100 м³) (по: Jorgensen, 2007, fig. 5)

В качестве наиболее вероятной схемы можно предположить общее направление миграций командорского кальмара аляскинской популяции с циклоническим круговоротом. В качестве зоны нереста можно предположить участки шельфового склона от Британской Колумбии, вероятно, до о. Кодьяк. В таком случае можно ожидать, что рост, нагул и созревание должны происходить с дальнейшим выносом далее на запад с Алеутским течением. Попадание части особей в Берингово море через проливы восточной части гряды возможно, но вряд ли имеет сколько-нибудь существенное значение – восточные проливы нешироки и мелководны, что делает их трудно проходимыми для командорского кальмара. Маловероятность такого направления миграций подтверждается и четкой генетической дифференциацией берингоморской и аляскинской популяций. Этого не следовало бы ожидать при наличии достаточного обмена между ними, как это имеет место при контакте между берингоморской и охотоморской популяциями. Остается единственный путь от Алеутских островов – в мористую часть залива, с попаданием этой молодежи в течение обратного направления по северной периферии субарктической конвергенции.

Убедительных фактических доказательств такой гипотетической схемы нет. Тем не менее, еще менее убедительными являются предположения (Федорец, 2006) о существовании к югу от зал. Аляска еще одной популяции с районом нереста к югу от о. Ванкувер. В действительности, информации о командорском кальмаре к югу от залива Аляска ничтожно мало. Это только сообщения о поимках отдельных особей (Berry, 1912, 1913), которые достаточно затруднительно проверить. Поэтому, не имея собственных данных и включая, вслед за другими обзорами (Nesis, 1998; Katugin et al., 2013; Jereb, Roper, 2010), районы к югу от о. Ванкувер в ареал командорского кальмара, я предполагаю, что это, скорее всего, зона выселения (возвратных и невозвратных миграций). Разделение же единой популяции залива Аляска на две на основании разных районов нереста – ошибка. Можно предположить, что, Ю.А. Федорец ошибочно определит положение островов Балленас, будучи введен в заблуждение наличием одноименных островов у берегов Мексики (Mexico..., 2006). На самом деле упоминание о поимке зрелых кальмаров (Gillespie, 1997) относится к одноименной группе островов в проливе Джорджия, то есть у того же о. Ванкувер.

5.7. Единство пространственной организации популяций командорского кальмара

Приведенные описания пространственно-функциональной структуры ареалов популяций командорского кальмара демонстрируют реализацию в пределах ареала каждой из популяций единого плана пространственной организации с учетом специфических особенностей каждого водоема. В определенном смысле, хотя и на другом экологическом уровне, для такой повторяемости основных черт пространственной структуры ареалов разных популяций командорского кальмара можно говорить о применимости к ним сформулированного А.И. Азовским (2003) «свойства самоподобия пространственной структуры», что позволяет сформулировать представление о едином плане строения пространственно-функциональной структуре ареалов популяций командорского кальмара. Это хорошо демонстрируется при сравнении пространственно-функциональной структуры ареалов и миграционных циклов берингоморской и охотоморской популяций, описанных выше.

Единство схемы этих двух популяций организации отчасти завуалировано разной пространственной ориентацией аналогичных структур рельефа, определяющих

гидрологический режим, что легко исправляется представлением карт обоих районов в разной ориентации относительно системы координат (Рис. 5.63).

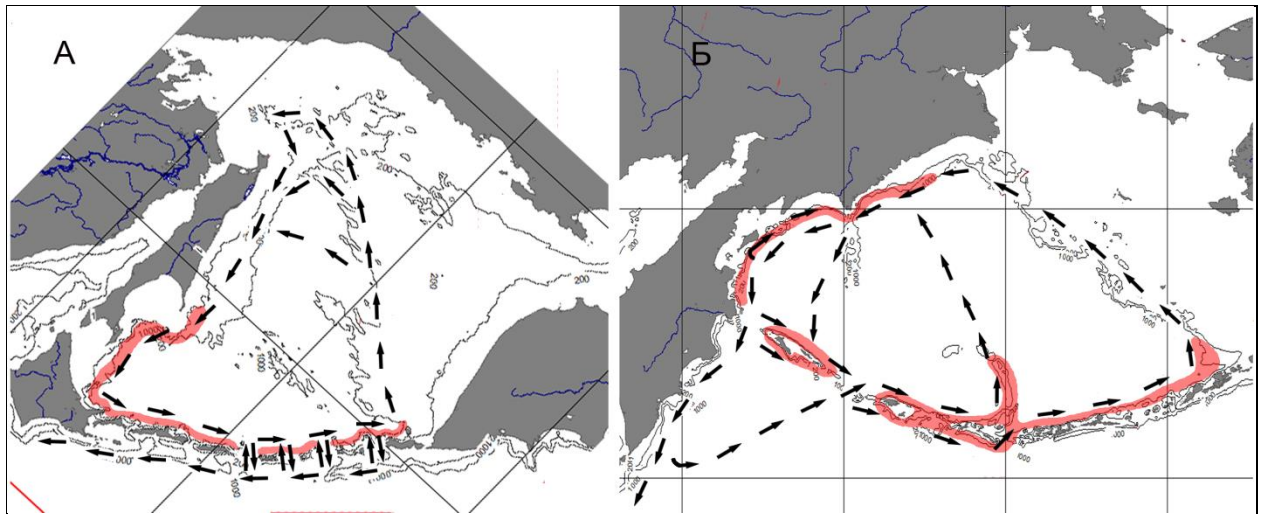


Рис. 5.63. Схема миграционного цикла с его отношением к зоне размножения в охотоморской (А) и берингоморской (Б) популяциях командорского кальмара. Стрелками показаны генеральные направления миграций, красной заливкой выделены районы нереста. Схемы течений см. на рис. 2.2, 2.3, 2.7

При таком представлении становятся отчетливо видны черты сходства пространственной организации этих двух популяций. В обоих случаях в основе ареалов лежит краевое, частично обособленное море, отделенное от океана протяженной островной дугой. В обоих морях генеральная схема циркуляции вод строится на крупномасштабной циклонической циркуляции. В обоих морях установлены достаточно протяженные районы, в отношении которых имеются указания на повышенный уровень первичной продукции в них (на рисунке ориентация Охотского моря изменена так, чтобы эти участки повышенной продуктивности располагались так же, как и в Беринговом море). В результате становятся отчетливо видны следующие общие черты структуры ареалов и миграционных циклов:

- в пределах основного круговорота выделяется зона нагула, приблизительно соответствующая районам повышенной продуктивности; такое соответствие безусловно имеет смысл как максимально полное (по возможности) обеспечение растущего нового поколения кормовыми ресурсами;

- положение зоны размножения связано с участками существования сложных вихревых образований (присклоновых или вокруг островов), 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 (зоны нестерильного выселения), что может рассматриваться как способ расширения нагульного ареала популяции для обеспечения лучших условий для нового поколения (Марти, 1980);

с нагульной зоной в обоих случаях соприкасается обширная мелководная область моря, которая может служить для расширения нагульного ареала молоди, являясь по сути, зоной возвратных миграций;

в обеих популяциях схемы миграционного цикла предполагают наличие нескольких альтернативных путей миграции; вследствие этого представляется не обязательным возвращение очередного поколения (или его части) к месту выклева, и наоборот нерест кальмаров на другом участке в пределах зоны размножения (такая возможность обеспечивается вследствие протяженности такой зоны).

Третья популяция, пространственно-функциональная структура которой обсуждалась в настоящей работе (япономорская) имеет одно отличие: Японское море связано с сопредельными водоемами только узкими мелководными проливами и является гораздо более замкнутым. Ни с одним соседним водоемом связи через островную дугу оно не имеет. Тем не менее, и в нем реализовалась принципиально та же схема, что и в первых двух, описанных выше случаях (Рис. 5.64). Миграционный цикл в нем также опирается на циклоническую циркуляцию вод, имеются альтернативные пути миграций, а предполагаемый район нагула совпадает с районами, характеризующимися повышенной продукцией на низших трофических уровнях. Удивительным образом даже положение наиболее обширного мелководья, которое теоретически может рассматриваться как зона возвратных миграций молоди (северная часть Татарского пролива) имеет то же положение, что и в двух рассмотренных выше случаях. Единственным отличием этой схемы является отсутствие на ней путей миграций за пределы циркуляции Японского моря, что обусловлено его изолированностью. Возможности миграций через проливы Лаперуза и Сангарский столь незначительны, что не заслуживают отображения на карте.

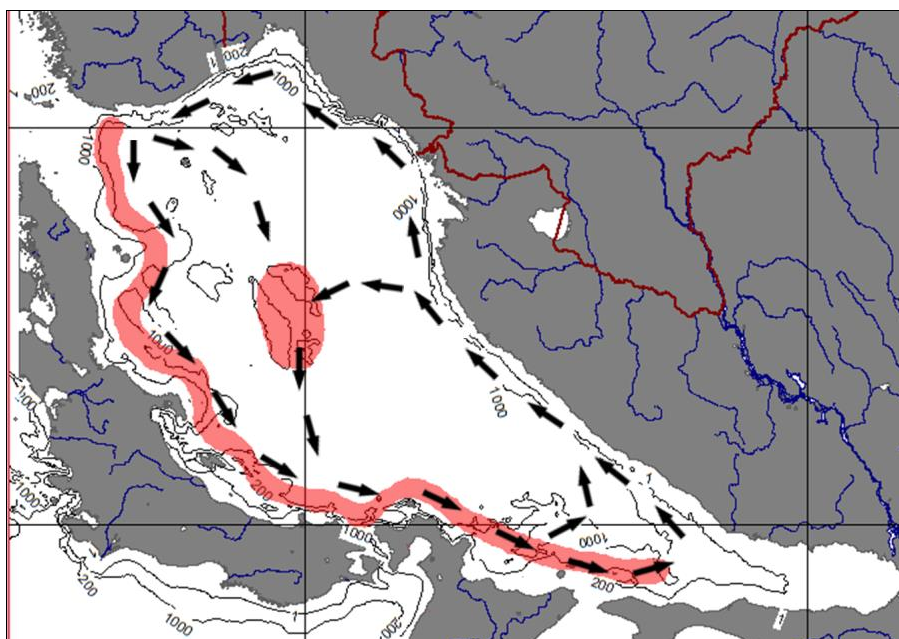


Рис. 5.64. Схема миграционного цикла с его отношением к зоне размножения в япономорской популяции командорского кальмара. Стрелками показаны генеральные направления миграций, красной заливкой выделены районы нереста. Схемы течений см. на стр. рис. 2.14

5.8 Устойчивость популяций командорского кальмара

Приведенная в главах 4 и 5 информация об основных чертах биологии и пространственно-функциональной организации ареалов командорского кальмара позволяет оценить особенности жизненной стратегии вида, реализуемой в каждой из популяций и обеспечивающей их устойчивое существование в составе биоценозов субарктических вод Северной Пацифики. Вопрос устойчивости и саморегуляции биологических систем, в том числе популяций, является важным компонентом изучения экологии сообществ и популяций (Свирижев, Логофет, 1978; Гиляров, 1990; Абдурахманов и др., 2003 и др.). При этом вопросы устойчивости могут рассматриваться с двух позиций. В одном случае объектом рассмотрения могут быть вопросы устойчивого состояния популяции и механизмы, минимизирующие отклонение состояния популяции от такого оптимального значения основных параметров (численности, биомассы, положения границ ареала, численности пополнения и т.п.) в ответ на воздействия внешних факторов среды. Комплекс этих вопросов относится к понятию гомеостаза сообществ (в том числе популяций) (Чернова, Былова, 2004; Шилов, 2011; Северцов, 2013; Захаров, Трофимов, 2014; и др.). Характерно, что понятие гомеостаза, чаще применяется для популяций наземных видов, характеризующихся большей стабильностью вследствие неподвижности субстрата обитания, зачастую

достаточно длительной жизнью и сложной внутривидовой организацией. Близко к этому по смыслу и понятие «саморегуляции» популяции (Никольский, 1974).

Для высокочисленных видов, являющихся членами высокопродуктивных и относительно слабо сбалансированных сообществ и характеризующихся резкими колебаниями численности и ареалов, применять термин «гомеостаз» не очень удачно. Применительно к таким сообществам обычно устойчивость обсуждается в другом аспекте: основной интерес представляют вопросы ответной реакции системы (популяции) на воздействие внешней среды, обеспечивающие предотвращение перехода системы в неустойчивое положение. Для понимания этого можно привести понятие устойчивости в судовой практике. Оно отличается от устойчивости, которая подразумевает способность к пребыванию в заданном состоянии, в то время как устойчивость – способность к восстановлению устойчивого положения, временно утраченного под воздействием внешних сил. Проецируя это на популяции, можно считать, что поддержание гомеостаза подразумевает именно пребывание в состоянии устойчивости, при котором все виды усилий направлены на сопротивление ее потере. Очевидно, пребывание в состоянии гомеостаза тем менее возможно, чем менее устойчива среда – как абиотические факторы, так и само сообщество, населенное рассматриваемой популяцией. Другое понимание того же термина подразумевает не состояние, а набор качеств сообщества, обеспечивающих его возвращение к состоянию устойчивости.

Вопросы устойчивости популяций командорского кальмара возможно рассматривать именно с такой позиции, как способность обеспечивать существование под воздействием внешних факторов. Обсуждать количественные или даже достаточно точные качественные оценки состояния этих популяций невозможно на основе того объема информации о командорском кальмаре, которым мы к настоящему времени располагаем. В действительности, сейчас не существует даже ни одной корректной оценки численности или биомассы хотя бы одной из популяций командорского кальмара. Все существующие методы оценок, имеющиеся в нашем распоряжении, позволяют оценить биомассу небольшой части популяции на ограниченном участке – трудно даже оценить, какова доля населения этого участка для популяции в целом (Планирование..., 2005; Федорец, 2006; Алексеев и др., 2017; Алексеев, 2018). Такие оценки имеют значение только при решении частных практических вопросов эксплуатации запасов. Тем более, очень условны встречающиеся «суммарные» оценки

биомассы, например, за год для определенных районов, или для вида в целом, или межгодовые оценки изменений биомассы (Федорец, 2006; Katugin et al., 2013; Arkhipkin et al., 2015), рассчитанные методами, в основе которых лежит величина фактического вылова. Не существует и методов оценки пополнения и смертности этого вида. Более того, с учетом таких особенностей биологии командорского кальмара, как моноцикличность при короткой продолжительности жизни, ценность и сравнимость оценок, даже в разные сезоны одного года, весьма сомнительна.

Очевидно, что в течение одного года имеют место резкие и разнонаправленные колебания численности и биомассы – в периоды массового выклева очередного поколения численность популяции, вероятно, близка к максимуму, а биомасса наоборот, близка к минимуму, так как население это время состоит, в основном, из параларв, суммарная биомасса которых невелика, как показывают оценки биомассы по эпипелагическим съемкам (например, Лапко, 2002). В такой ситуации информативнее была бы, например, оценка годовой продукции. Такие оценки имеются (Радченко и др., 1995; Чучукало, 2006; Шунтов, Дулепова, 1995, 1997; Шунтов и др., 1997), но на самом деле точность их очень приближительна, так как они определяются преимущественно на оценках соотношения биомасс разных групп (в том числе кальмаров без разделения по видам и без понимания их популяционной принадлежности) в улова и априорных оценках соотношения биомасс трофических уровней.

По положению командорского в экосистемах Северной Пацифики, с учетом характеристики его жизненной формы (см. стр. 103) и смены биотопов, населяемых им в течение онтогенеза, он безусловно, является самым многочисленным и имеющим наибольшую биомассу хищником, консументом 2-3 порядков в сообществах мезопелагиали прибрежных бореальных вод, где он может считаться ведущей формой сообщества (учитывая сообщения о его присутствии не только в придонных слоях, но и на некотором удалении от шельфового склона: Селивановский, Нигматуллин, 2002; Федорец, 2006). На эпипелагическом этапе онтогенеза командорский кальмар является не ведущим, но достаточно значимым компонентом сообщества, консументом 2 порядка и важным компонентом питания консументов 3-4 порядков эпипелагиали. Такая роль в сообществах определяет его общую жизненную стратегию как вида-генералиста (Алексеев, Нигматуллин, 1996; Бизиков, 1996 Б; Горбатенко и др., 2003; Katugin et al., 2013; Nesis, 1998)

Экологическая стратегия популяций высокочисленных видов-генералистов, обитающих в условиях слабо сбалансированных сообществах, основывается на высокой пластичности популяций, для которых характерна пульсация численности и ареалов (напр. Беклемишев, 1969; Мордкович, 2005), которая в таких условиях реализуется у активных нектонных видов (Вдовин, Смирнов, 1992; Глубоков, 2005). Для командорского кальмара, характеризующегося одновременно моноциклической и малой продолжительностью жизни, воздействие внешних факторов может повлечь более серьезные изменения состояния популяции в целом, чем для полициклических видов, у которых аномальные изменения численности у одних поколений могут быть очень резкими, но также могут в определенной мере нивелироваться изменениями численности других поколений (Антонов, 1991; Булатов, 2004; Глубоков, 2005; Кузнецов и др., 2008). Кроме того, следует учитывать, что у массовых полициклических видов с обширными ареалами, таких, как, например, минтай, воздействие разных факторов среды в разных участках ареала и на разные возрастно-функциональные группы может иметь и разную направленность (Шунтов, 2016; Шунтов и др., 1993), и негативное воздействие в одной части ареала может компенсироваться благоприятным воздействием (или хотя бы отсутствием неблагоприятного воздействия) в другой части ареала.

Для командорского кальмара такой механизм компенсации негативного воздействия на одну возрастно-функциональную часть популяции позитивным воздействием на ее другую часть (причем, возможно, одного и того же фактора среды, и тем более воздействием комплекса факторов) невозможно вследствие уже упомянутой моноциклической и крайне короткой продолжительности жизни. В случае возникновения неблагоприятных условий для пополнения популяции, это сказывается сразу на состоянии и численности большей части ее населения, а не только на одном поколении, при наличии смежных благополучных поколений, как у полициклических видов. Командорский кальмар также крайне ограничен в возможности компенсировать изменения своей численности миграциями, обеспечивающими расширение ареала, в силу своей пассивно-нектонной жизненной формы, привязанной к системе течений. Очевидно, что в таком случае у командорского кальмара возрастает роль компенсационных механизмов, связанных с пространственным перераспределением и миграциями в пределах ареала популяции.

Не имея возможности оценить количественные параметры состояния популяций - численность популяций, пополнение и смертность, мы, естественно, не в состоянии обсуждать количественные изменения и роль в этих изменениях тех или иных факторов среды. Изложенные соображения указывают на то, что в настоящее время обсуждать вопросы устойчивости популяций командорского кальмара возможно только с точки зрения рассмотрения особенностей биологии, обеспечивающих адаптацию к условиям населенных им биотопов.

Особенности репродуктивной стратегии и реализация жизненного и миграционного циклов.

В числе наиболее важных особенностей абиотической среды в районах Северной Пацифики, населенных командорским кальмаром, можно отметить четко выраженную сезонность, влекущую периодические изменения параметров среды, выражающиеся как в сезонных изменениях температурного режима в слое сезонного прогрева (поверхностном) и достаточно закономерных сезонных изменениях вертикальной структуры вод, с усилением выраженности зоны термоклина в теплый сезон и усилением дважды в год вертикальной конвекции в весенний и осенний периоды изотермии (Ростов и др., 2007). Имеют место и сезонные изменения интенсивности течений (которые, правда, более выражены в приповерхностных слоях). Приуроченная к сезонной периодичности смена онтогенетических форм командорского кальмара достаточно очевидна и не требует пространной дискуссии.

Пусковым механизмом сезонной вспышки численности планктона является начало таяния льдов, с последующими последовательными вспышками биомассы фитопланктона, растительного зоопланктона и, наконец, хищного зоопланктона, к которым приурочен массовый нерест рыб эпипелагиали (Радченко и др., 1995). Соответственно, период повышенной первичной продукции и, вслед за этим, численности зоопланктона (компонентов биоценоза 1-2 трофических уровней) приходится на начало теплого сезона, с наличием пика («весеннего цветения») экологической весной и, часто, второго, менее выраженного пика («осеннего цветения») экологической осенью (Аржанова и др., 1995; Верхунов, 1995, 1997; Верхунов и др., 1995; Аржанова, Зубаревич, 1997 А, Б).

Более долгопериодные изменения гидрологического режима вод Северной Пацифики (Котенев, 1995; Хен 1997 А, Б, Шунтов, Свиридов, 2005; Лучин, 2008 и др.), также приводят в значительным изменениям термического режима вод (наиболее сильно выраженных а приповерхностных слоях), ледовитости морей, интенсивности течений. Эти изменения также сказываются на популяциях командорского кальмара, в том числе на характере миграций (Верхунов, 1996 Б) и районах формирования скоплений (Алексеев, 2012 А).

Обсуждать воздействие на популяции командорского кальмара биотических факторов – его трофических отношений в биоценозе – пока невозможно. Оценки потребления кальмара имеются в трофических исследованиях (Чучукало, 2006), но они имеют весьма приблизительный, оценочный характер, показывающий только важную роль командорского кальмара в питании ряда хищников высших трофических уровней сообществ, населенных командорским кальмаром. Их точность тем более невысока, поскольку в качестве компонента питания в подавляющем большинстве случаев рассматриваются «кальмары» в целом, при том, что количественных оценок других видов кальмаров в Беринговом и Охотском морях вообще не существует. Доля командорского кальмара в «кальмарах» вообще может быть оценена как «существенная», но не более того. Качественные оценки роли командорского кальмара в питании массовых видов рыб (Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000, 2002; Бизиков и др., 1997; Федорец, 2006) указывают на его существенную роль в питании таких видов, как минтай, малоглазый макрурус и полярная акула, но недостаточны для того, чтобы оценить возможное влияние выедания командорского кальмара этими видами на состояние его популяций. Поэтому как факторы, влияющие на состояние популяций командорского кальмара, его трофические взаимоотношения с этими хищниками рассматривать пока невозможно.

В качестве реакции на перечисленные выше вкратце возможные изменения факторов среды следует обратить внимание на следующие особенности пространственно-функциональной структуры ареалов популяций командорского кальмара и миграционных циклов. Как было отмечено при описании единых черт пространственной организации популяций командорского кальмара (см. стр. 280-283), особенностью всех популяций является наличие очень протяженной зоны размножения. В Беринговом море имеется практически непрерывная полоса зоны размножения в

западной и южной части моря (см. рис. 5.63). Протяженность этой полосы составляет более полутора тысяч миль. При этом важно отметить, что не все потенциальные участки нереста реализуются популяцией для этих целей ежегодно. Например, в 1993-1995 гг. при наличии плотных скоплений у западной части Корякского берега они были незначительными в заливе Олюторский, а в 1996-1998 гг., наоборот, нерестовых скоплений в западной части Корякского склона не обнаружилось, но они имелись в восточной части Корякского склона и в заливе Олюторский (Бизиков, 1996 В, Г; Бизиков и др., 1997; Федорец, 2006; Katugin et al., 2013).

Данных о положении нерестилищ в Охотском море меньше. Достоверно показан нерест с охотоморской стороны северных Курильских островов. У юго-восточного Сахалина наличие зрелых особей отмечается от зал. Терпения (см. стр. 223). На шельфе о. Хоккайдо обнаружены кальмары со следами нереста (Kubodera, 1992). Эпизодическое появление осенью с океанской стороны в районах глубоководных проливов зрелых особей (Лищенко, Лищенко, 2016; Лищенко и др., 2016) указывает на нерест, по крайней мере, с охотоморской стороны средних Курильских островов. Общая протяженность зоны размножения составляет около 900 миль (см. рис. 5.63).

Зона размножения в Японском море определена в значительной степени гипотетически (см. стр. 276). Тем не менее, здесь, вероятно, тоже существует непрерывная цепь участков нереста от южной части моря, вдоль берегов Японии до Юго-Западного Сахалина, общей протяженностью около 1000 миль (см. рис. 5.64).

Наличие такой протяженной цепи нерестовых участков, по моему мнению, имеет адаптивное значение в условиях нестабильности гидрологических режимов в морях, населенных командорским кальмаром. В Беринговом море достаточно хорошо описаны изменения интенсивности циркуляции вод в зависимости от положения Алеутского минимума (Верхунов и др., 1995; Хен, Заочный, 2009). Снижение скорости циркуляции в «теплые» годы, с фактическим распадом единого стрежня течения на систему присклоновых вихрей (Верхунов, 1996 Б) неизбежно должно сказываться на скорости миграций командорского кальмара, связанных с этими течениями. В соответствии с таким предположением, в годы ослабления общей циркуляции в восточной части Корякского района в начале периода нереста (в августе-сентябре) возникало скопление на хорошо развитом антициклоническом вихре над глубоким шельфовым каньоном южнее м. Наварин. В годы интенсивной циркуляции такого скопления не наблюдалось,

скопления начинали образовываться на участке изгиба шельфа в западной части Корякского района. В периоды ослабленной циркуляции скопления на этом участке были незначительными, с концентрациями лишь немного выше фоновых в соседних районах. В Олюторском заливе нерестовые скопления отмечались во все годы наблюдений, но в годы ослабленной циркуляции они были особенно многочисленными (Рис. 5.65).

Таким образом, наличие нескольких участков в районе Корякского берега и Олюторского залива обеспечивало осуществление нереста на участках, которых достигала основная масса созревающих кальмаров в зависимости от их скорости миграций с течениями. Интересно, что в 1998 г. были отмечены нетипичное для предшествующих лет появление нагульной молоди кальмара минуя Олюторский залив, восточнее о. Карагинский, откуда потом наблюдалось перемещение этих кальмаров в Олюторский залив. Это может быть объяснено ослаблением переноса кальмаров от м. Олюторский с Восточно-Камчатским течением к северной Камчатке.

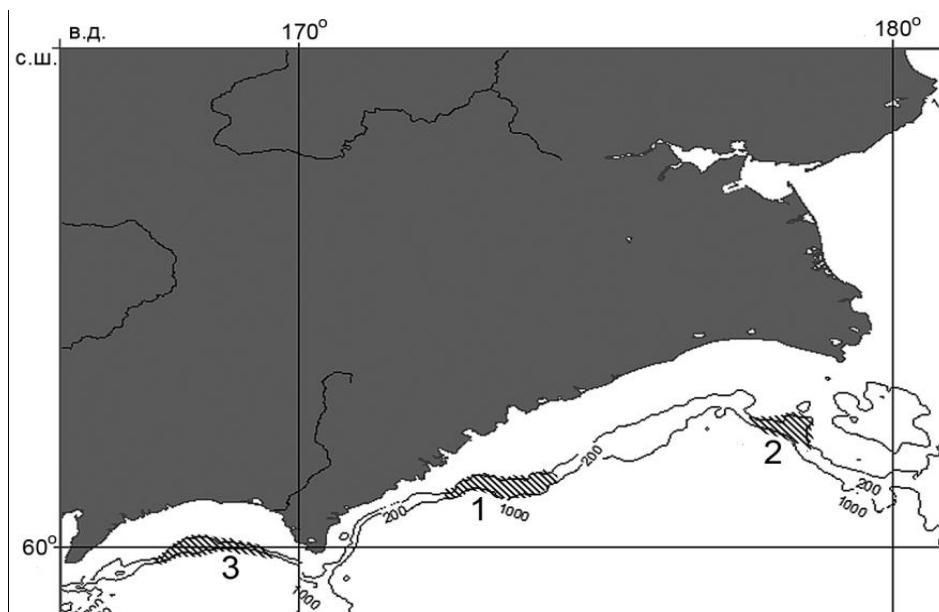


Рис. 5.65. Положение участков образования основных нерестовых скоплений командорского кальмара в периоды интенсивной циркуляции вод в 1993-1994 гг. (1) и ослабления циркуляции вод в 1996-1998 гг. (2,3) в районе Корякского берега и Олюторского залива Берингова моря.

Ранее упоминалась достаточно постоянная закономерность смещения основных нерестовых скоплений от Командорских к Алеутским островам, и далее на восток с ходом нереста (Федорец и др., 1997 А), к сожалению, без межгодового сравнения.

Интересно отметить также описанные выше случаи подхода молодежи кальмара в Корякскому берегу, через центральную часть моря, минуя его восточную часть, в годы ослабления циркуляции (см. стр. 193-194), чему могла способствовать активизации переноса с вихрями через центральную часть моря (Ростов и др., 2007) от хребта Бауэрс.

Описанные изменения положения нерестилищ и путей миграций командорского кальмара в Беринговом море позволяют говорить о существовании механизма поливариантности миграционных путей. Понятие поливариантности использовалось при анализе устойчивости сообществ растений и многообразия путей реализации онтогенеза живых организмов в целом (Жукова, 2008; Леонова, 2013; Нотов, Жукова, 2016 и др.) и показалось мне удобным также и для описания адаптаций миграционного цикла командорского кальмара к изменчивым гидрологическим условиям, вызывающим изменения путей миграции кальмаров в пределах его ареала.

На схеме миграций кальмара в Беринговом море (Рис. 5.20) показаны такие варианты миграционных путей: от Командорско-Алеутской гряды возможен перенос через центральную часть моря или длинный путь вдоль восточноберингоморского склона шельфа; от западной части Корякского района и м. Олюторский – вдоль склона шельфа с системой присклоновых течений. или через хребет Ширшова и глубоководную часть Командорской котловины со стрежнем Восточно-Камчатского течения; из района Камчатского пролива – к Командорским островам, или далее на юг с Восточно-Камчатским течением, с возможностью возврата с вихрями Северотихоокеанского течения обратной направленности. При этом существуют своеобразные «узловые» точки (западная часть Алеутской гряды, м. Олюторский, Камчатский пролив), где возникает альтернатива в направлении миграций и возможна «смена» одной миграционной схемы на другую.

В целом, в пределах ареала берингоморской популяции сформировалась «миграционная сеть», позволяющая отдельным частям населения популяции достигать разных районов в пределах ареала, и в разные сроки. В условиях существования вида в слабо сбалансированном, относительно нестабильном сообществе, испытывающем сильное воздействие изменений климато-океанологических факторов не очень устойчивой периодичности, наличие такой миграционной сети имеет важное и, безусловно, адаптивное значение. Благодаря ей командорский кальмар реализует оптимальную в условиях его биотопа (и с учетом особенностей своей биологии)

жизненную стратегию. В условиях неустойчивости внешней среды (как биотической, так и абиотической) и невозможности компенсировать случайную элиминацию одного поколения (не важно, вследствие воздействия какого фактора), усилия популяции командорский кальмара в Беринговом море направлены не на обеспечение максимальной, по возможности, выживаемости очередного поколения, а на гарантированное выживание и размножение хотя бы части поколения.

Оценка репродуктивной стратегии командорского кальмара (см. стр. 123-124, также Нигматуллин и др., 1996; Katugin et al., 2013) укладывается в сформулированную выше стратегию обеспечения устойчивости популяции. Он является неярко выраженным r-стратегом, имеющим достаточно высокую плодовитость (потенциальная плодовитость 75 тыс. ооцитов, реализованная – в среднем около 45 тыс. ооцитов реализованной плодовитости, а с учетом феномена компенсаторной резорбции – порядка 25 тыс., см. стр. 125, 126).⁷ Это сравнимо с плодовитостью неритических, преимущественно придонных крупных *Myopsida* (Лаптиховский, 2005), но существенно ниже уровня ярко выраженных r-стратегов, активных нектонных кальмаров. Так, например, для *Illex argentinus* реализованная плодовитость склоново-океанической группировки составляет в среднем, порядка 760 тыс. ооцитов, а у океанических кальмаров р. *Sthenoteuthis* – до 1 млн, у *O. bartramii* – до 3 млн (Лаптиховский, 2005; Laptikhovsky, Nigmatullin, 1993, 2005). Размеры ооцитов у них, соответственно, значительно меньше, от 1 мм в диаметре и менее.

Важной особенностью, объединяющей направленность миграционной и репродуктивной стратегии командорского кальмара на увеличение протяженности нерестового периода, является порционность нереста, которая была отмечена уже в первых исследованиях репродуктивной системы (Резник, 1982; Федорец, Козлова, 1986), но важность этого отличия и от видов с однократным нерестом, и с коротким порционным нерестом, обратили внимание Нигматуллин с соавторами (1996). Эта особенность позволяет продлить период, в течение которого кальмары могут сохранять способность к повторному нересту по крайней мере до 1-2 месяцев, как можно заключить из сравнения возраста созревания и максимально зарегистрированного возраста кальмаров (Arkhipkin et al., 1996).

⁷ Имеется в виду номинативный подвид *Berryteuthis magister magister*, протенциальная плодовитость *B. magister shevtsovi* ниже почти на порядок – около 5-10 тыс. ооцитов.

Следствием растянутости периода нереста становится и растянутость периода выклева нового поколения кальмара. Анализ присутствия параларв командорского кальмара в эпипелагиали Охотского моря и северной части Тихого океана (Kubodera, Jefferts, 1984 В, fig. 27) не дает оснований считать, что имеется несколько сезонов выклева параларв. Напротив, во всех районах, хотя и с некоторыми сдвигами, можно говорить об одном сезоне массового присутствия в эпипелагиали параларв командорского кальмара – в большинстве случаев с июня по август. Поимки в другие месяцы имеют место, но не столь многочисленны. Информация о поимках параларв командорского кальмара в Беринговом море (Архипкин и др., 1996; Бизиков и др., 1997; Arkhipkin et al., 1998) указывает на сезон наибольшей их численности в конце весны – начале лета, но также и на их наличие в течение всего периода наблюдений, до октября. Обратный расчет сроков выклева показал, что он происходил в Беринговом море с декабря по июнь (Arkhipkin et al., 1998, fig. 4; также рис. 4.3 настоящей работы).

Акватория, в пределах которой осуществляется нагул молоди командорского кальмара, несравнимо уже (см. рис. 5.21, 5.31), чем у океанических активно-нектонных кальмаров с ярко выраженной г-стратегией. Эти виды объединяет общая черта – наличие огромной нагульной зоны молоди в открытой части океана. Положение собственно нагульных зон командорского кальмара, в моем понимании, ограничивается водами в пределах циклонических циркуляций. Прилегающие к ним зоны возвратных миграций, безусловно, тоже вносят свой вклад в нагул молоди кальмара, но, строго говоря, их можно считать нагульными только с оговорками, поскольку не известно, какова смертность в этих зонах, и каков возврат кальмаров из них в пределы основы ареала. Сокращение плодовитости при увеличении размеров параларв (что, безусловно, повышает их выживаемость и расширяет кормовую базу за счет более крупных жертв) выглядит при этом вполне рациональным. Следует отметить, что нагульные зоны во всех популяциях, для которых я смог, хотя бы гипотетически, предложить схему пространственно-функциональной организации, скоррелированы с участками повышенной продуктивности, на которых может происходить нагул ранней молоди. В Беринговом море это, в основном, восточные и северные районы моря, в Охотском – северная и северо-западная части моря (см. рис. 5.21, 5.31).

Частичное перекрывание нагульных и нерестовых участков (см. те же рисунки), в которых в начале сезона нереста одновременно присутствуют и нерестовые, и

нагульные особи (см. рис. 5.21, 5.31), и наличие альтернативных путей разной протяженности к разным участкам нереста позволяют созревающим кальмарам нереститься в районе огромной протяженности. Имеет место и противоположное явление, также обусловленное наличием «миграционной сети» – в одни и те же участки нереста созревающие кальмары могут поступать разными путями и из разных частей зоны нагула.

По классификации типов нереста по сезонности и протяженности, предложенной Бойлем и Болецки (Boyle, Voletzky, 1996: p. 991, fig. 1 *b,c,d*) командорский кальмар оказывается ближе к типу с растянутым, почти асезонным периодом размножения. У него это выражено не в крайней форме и, в целом, предпочтительный сезон размножения все-таки можно выделить. У наиболее хорошо изученной берингоморской популяции он растянут примерно на полгода, с пиком нереста, приходящимся на осень (и, возможно, вторым, не обязательным пиком в конце нереста). При этом в зависимости от климатического типа года и конкретных особенностей океанологических характеристик Берингова моря сроки нереста могут сдвигаться. Начало сезона нереста может приходиться на август (1998 г., см. рис. 5.10), или на сентябрь-октябрь (1995 г., Бизилов, 1996 В). Соответственно, сдвигаются и сроки пика нереста, а его окончание может приходиться, по-видимому, или на январь-февраль (в годы «раннего сезона нереста»), или на апрель-май (в годы «позднего сезона нереста»). Необходимо еще раз сделать оговорку: информация по определению сроков окончания нереста командорского кальмара, даже в относительно лучше изученном Беринговом море, носит почти полностью спекулятивный характер, так как подтвердить прямыми наблюдениями это сложно: в зимне-весенний сезон в Беринговом море участки шельфового склона, на которых можно ожидать существование нерестовых скоплений, труднодоступны из-за ледовой обстановки. Так, в марте-апреле 2002 г. исследовательское судно не смогло выйти на глубины менее 1000 м ни в районе Корякского берега на 172-174° в.д., ни в Олюторском заливе из-за сплошных ледовых полей в прибрежной зоне (Глубоков, Алексеев, 2002).

Имеет место также существенная индивидуальная изменчивость роста и созревания (Arkhipkin et al., 1998), вследствие которой сроки созревания одного поколения выклева оказываются растянутыми. Возраст созревания кальмаров берингоморской популяции варьирует от 9 до 12 месяцев (Архипкин и др., 1996;

Arkhipkin et al., 1996). Это дополнительно способствует растянутости периода нереста. Так, например, в районе Корякского склона и Олюторского залива массовый нерест начинается, обычно, в сентябре-октябре и продолжается до апреля (см. рис. 5.10). Очень похожую картину растянутого нереста Федорец с соавторами (1997 А) показали для Командорско-Алеутской гряды. При этом первые нерестовые особи начинают отмечаться за 2-3 месяца до массового перехода созревающих кальмаров в стадии функциональной зрелости, а поздне созревающие кальмары стад, образующих население нерестовых скоплений в апреле, наблюдаются в небольшом количестве в уловах 2-3 месяца после быстрого сокращения доли нерестовых особей к маю (см. рис. 5.10). В результате, в течение всего года наблюдается минимальное «фоновое» количество нерестовых особей кальмара. Сходным образом отдельные особи могут созревать за пределами участков, на которых наблюдается массовый нерест, например, у Юго-Восточной Камчатки и с тихоокеанской стороны Курильских островов (см. рис. 5.35, 5.37, 5.40), то есть кроме «фоновой нерестовой активности» в сроки, не характерные для нереста, имеет место еще и такая же минимальная нерестовая активность в районах за пределами основных участков размножения.

Последний, и самый неопределенный, фактор, который пока невозможно оценить, но в будущем следует иметь в виду – изменчивость сроков эмбриогенеза. Никаких оценок продолжительности эмбриогенеза не существует по причине отсутствия достоверных наблюдений кладок яиц командорского кальмара и, тем более, наблюдений за самим эмбриогенезом. Однако такая изменчивость, безусловно, существует, сказывается на сроках выклева и, опосредованно, будет сказываться на еще большем расширении срока выклева параларв.

Описанные особенности нереста и миграций командорского кальмара в Беринговом море имеют общую направленность: удлинение сроков нерестового периода и расширение зоны размножения. Это можно считать адаптацией к специфическим условиям населенных им биотопов в том смысле, как было сформулировано в начале обсуждения: растянутость нерестилиц и сроков нереста, с обеспечением пополнения нерестилиц созревающими кальмарами в течение длительного времени посредством поступления пополнения из разных районов выклева и разного возраста по существующей «миграционной сети».

В таком ключе становится понятным и кажущееся первоначально странным постоянное изменение без видимого тренда состав уловов кальмара с тихоокеанской стороны Курильских островов, на что неоднократно обращалось внимание (Алексеев, 2006 А, 2007; Алексеев и др., 2017; Федорец и др., 1997 Б). Это является отражением достаточно непредсказуемого подхода группировок («стад») кальмара в район Камчатского пролива, откуда начинается вынос кальмара в зону выселения (возвратных и невозвратных миграций). Попадающие туда «стада» кальмара, изначально возникшие в разных районах зоны размножения и прошедшие разные по маршруту и протяженности пути миграции имеют разный размерный и физиологический состав, что и находит отражение в составе уловов у северных Курильских островов (см. рис. 5.36, 5.38). Если принять, что сходный механизм на основе «миграционной сети» существует и в Охотском море, и состав выносимых из Охотского моря кальмаров также подвержен непредсказуемым изменениям, становится понятной пестрота картины уловов командорского кальмара с тихоокеанской стороны Курильских островов.

Предположение о наличии «миграционной сети» в Охотском море, видимо, также обоснованно. По крайней мере, есть свидетельства того, что в северо-западной части моря имеется по крайней мере два пути: вдоль шельфового склона из северной части моря к Восточному Сахалину, или же более протяженный путь миграций с возможной задержкой в районе повышенной продуктивности у банки Кашеварова и в Шантарском районе. На это указывает состав уловов молоди у Северо-Восточного Сахалина (см. рис. 5.25, 5.26).

Описанное существование у охотоморской и, особенно, у берингоморской популяций миграционной сети означает, в том числе, существование целого набора вариантов путей от районов выклева к районам нереста. Очевидно, что протяженность такого миграционного пути должна имеет определенные ограничения, определяемые продолжительностью периода от выклева параларв до созревания кальмара и скоростями миграций, которые для командорского кальмара зависят от скоростей течений (см. стр. 177). Так, в Беринговом море протяженность пути миграции в системе течений может максимально достигать (оценочно) 2-2,2 тыс. миль (по «большому кругу» вдоль шельфовых склонов Берингова моря и Командорско-Алеусткой гряды); около 1,9 тыс. миль по пути той же общей циркуляции, но с миграцией от м. Олюторский через командорскую котловину к Командорским островам; 1,3-1,4 тыс.

миль от хребта Бауэрс через Алеутскую котловину и далее вдоль шельфового склона к Командорским островам; 800 миль от западной части Алеутской гряды вдоль шельфового склона к Корякскому берегу. Здесь продемонстрированы только несколько вариантов, но, в соответствии с теми возможными путями миграций, которые показаны на рисунке 5.20, можно предположить возможные пути от одного участка нереста до другого (очень приблизительно!) от 500 до 2200 миль. Единственным условием определения таких путей было принято обязательное наличие по пути миграции района, который может интерпретироваться как нагульный (без чего трудно представить сочетание миграционного пути с нормальным течением нагула, роста и созревания).

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

В периоды ослабления общей берингоморской циркуляции, как это наблюдалось, например, во второй половине 1990-х годов (Верхунов и др., 1995), продолжительности жизни командорского кальмара может оказаться недостаточно для прохождения полного пути с системой течений вдоль всего континентального склона

Берингова моря. Такой «разрыв» между продолжительностью миграционного и жизненного циклов, формально, мог бы вызвать сомнения в самостоятельности и независимости популяции, к которой принадлежит такое стадо. Такое, например, совершенно немыслимо для видов с развитым хомингом (напр.: Глубоковский, 1995). 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. Однако в таком случае положение района нереста очередного поколения (стада) не будет совпадать с районом нереста родительского поколения (стада).

При этом становится понятным и смысл приведенного в главе 3 одного из условий существования независимой популяции: наличия некоего общего кратного полного завершения миграционных и жизненных циклов. В пределах основы популяции (например, Берингова моря) наличие миграционной сети позволяет реализовать замкнутый миграционный цикл посредством смены нескольких поколений, каждое из которых может иметь собственный район нереста и выклева, но, в итоге, обеспечит замыкание и миграционного и жизненного циклов. Напротив, повторение жизненных циклов за пределами основы ареала популяции (например, при выносе придонного кальмара из Берингова моря с Камчатским течением), независимо от того, сколько таких циклов может быть реализовано на этом пути (таких оценок в настоящее время не существует), не может привести к замыканию миграционного цикла. Это указывает на невозможность существования в таком районе независимой популяции и, безусловно, зависимое положение его населения.

Особенности вертикального распределения.

Выше были описаны особенности каждой из популяций командорского кальмара с точки зрения населения взрослой придонной стадией различных водных слоев, в зависимости от особенностей вертикальной структуры вод в разных водоемах. В Беринговом и Охотском морях придонная стадия кальмара одинаково демонстрирует приуроченность к заглубленным теплым слоям воды (см. стр. 104-114), однако и здесь наблюдается различие в температурах населенных командорским кальмаром слоев: +3,5-4,0°C в ТПС Берингова моря и северной части Тихого океана и +2,0-2,5°C теплом

глубинном слое Охотского моря, что достаточно существенно для холодноводного и относительно stenotherмного во взрослом состоянии вида – например, повышение температуры в ТПС в тихоокеанских водах примерно на $0,5^{\circ}\text{C}$ привело к оставлению командорским кальмаром этого слоя (Лищенко, 2015 Б; Лищенко, Лищенко, 2016; Лищенко и др., 2016). Еще более существенным является отличие по температурному предпочтению япономорской популяции командорского кальмара, обитающего у дна при температурах порядка $+0,5-2,0^{\circ}\text{C}$.

Концепция дискретных адаптивных норм, объясняющая существование нескольких форм, занимающих разные экологические ниши и тем самым увеличивающие адаптивные способности вида в целом (а значит и его устойчивость) описанная Ч.М. Нигматуллиным для перуано-чилийского гигантского кальмара *Dosidicus gigas* (Нигматуллин, 2012; Nigmatullin, 2014) вероятно может быть применена к командорскому кальмару, давая объяснение обитанию в заметно различающихся условиях среды в разных популяциях. Такие дискретные адаптивные нормы, безусловно, имеют место, по крайней мере, для япономорской популяции и всех остальных популяций командорского кальмара.

Адаптивные особенности пищевой стратегии.

Пищевая стратегия командорского кальмара, безусловно, также адаптирована к особенностям населяемых им сообществ пелагиали Северной Пацифики, характеризующихся слабой сбалансированностью и относительно небольшой сложностью трофических сообществ, при достаточно малом таксономическом разнообразии населения нижних трофических уровней, что обеспечивает условия для высокой численности биомассы и численности видов-консументов (Reid et al., 1978), к числу которых относится и командорский кальмар.

Особенности питания и пищевой стратегии командорского кальмара позволяют охарактеризовать вид в целом как классического пищевого оппортуниста с очень широким пищевым спектром (см. стр. 138), что подтверждается всеми исследованиями питания командорского кальмара (Федорец, Кун, 1988; Горбатенко и др., 1995, 2003; Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000, 2002; Федорец, 2006; Katugin et al., 2013). Оппортунистические стратегии питания вообще весьма характерны для массовых видов слабо сбалансированных систем, каковыми являются бореальные воды Тихого океана. К

ним можно отнести практически все массовые виды рыб северной части Тихого океана, занимающих сходные с командорским кальмаром трофические ниши (Глубоков и др., 2000).

Однако было бы неправильным понимать реализацию оппортунистической стратегии как абсолютную неизбирательность и потребление жертв исключительно в соответствии с их текущей доступностью. На способность командорского кальмара к потреблению широкого спектра пищевых объектов по систематическому положению, морфологии жертв, степени подвижности и их размерам накладываются общие особенности реализации жизненного цикла. Достаточно выраженные сезонные изменения размерных и физиологических характеристик командорского кальмара в Беринговом море находят отражение в достаточно выраженных изменениях в составе питания (см. табл. 4.3, 4.4). Наконец, определенное значение имеют и изменения кормового поведения в зависимости от доступности и обилия разных объектов питания, при которых кальмары выбирают оптимальную тактику хищничества (Алексеев и др., 2020).

В результате складывается достаточно закономерная картина изменений пищевого спектра командорского кальмара, которая складывается из взаимно влияющих друг на друга предпочтений в питании в зависимости от меняющегося размерного состава, сезонных изменений численности (особенно быстрорастущих короткоцикловых организмов) и изменений доступности разных компонентов питания в связи со сменой биотопов кальмаром в процессе онтогенеза – все это приводит к формированию своеобразной «сезонной оппортунистической специализации».

6. ЭКСПЛУАТАЦИЯ И УПРАВЛЕНИЕ ЗАПАСАМИ КОМАНДОРСКОГО КАЛЬМАРА

Командорский кальмар, безусловно, является в настоящее время важнейшим промысловым видом кальмаров в России. Рассмотрение его роли в суммарном российском (советском) промысле кальмаров в историческом аспекте показывает, что на протяжении почти полувека его промысел был наиболее стабилен. После фактического прекращения российского промысла кальмаров в открытых водах Мирового океана (Нигматуллин, 2006), с начала XXI века доля командорского кальмара в российском вылове головоногих вылове составляет более 90 %. Показанный на рисунке 6.1 вылов кальмаров в северо-западной части Тихого океана практически полностью относится к командорскому кальмару, вылов других видов кальмаров в показанный на рисунке период составлял там не более нескольких сотен тонн. Более того, если рассматривать добычу Россией всех нерыбных морепродуктов, командорский кальмар составляет в ней около 20 % суммарного годового вылова (Алексеев и др., 2013).

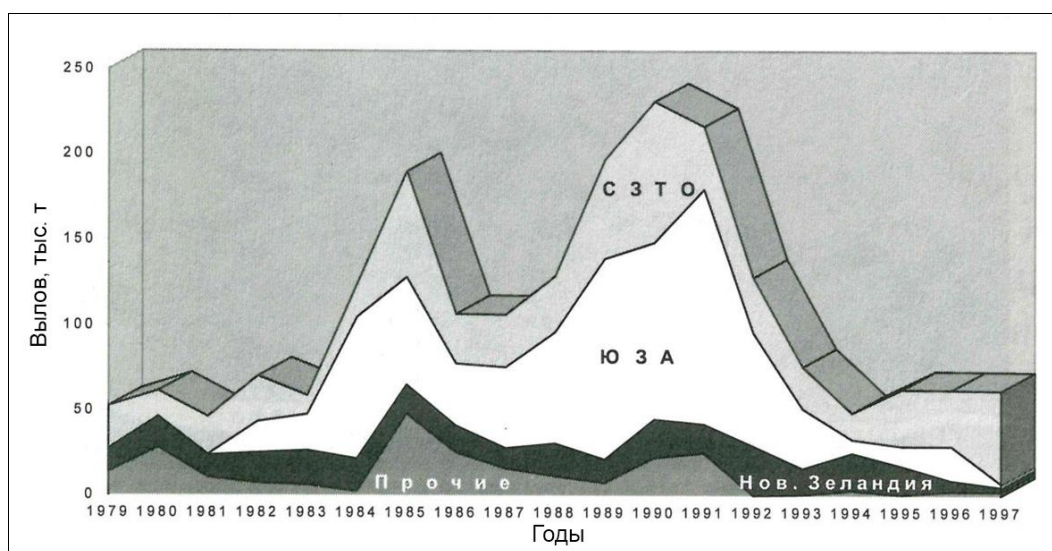


Рис. 6.1. Вылов кальмаров СССР (Россией) в 1970-1997 гг. (по: Бизиков и др., 2002, стр. 11, рис. 2). СЗТО – северо-западная части Тихого океана, ЮЗА – Юго-западная Атлантика.

Многokратно указывалось, что ресурсы командорского кальмара сильно недоиспользуются (Бизиков, 1996 Б; Филиппова и др., 1997; Бизиков и др., 2002; Алексеев и др., 2013). При этом вопрос об оценке реальной величины запасов этого вида и перспективах развития его промысла обсуждается в общих чертах, но по существу остается открытым. Очевидно только, что существующий уровень эксплуатации этого

вида столь незначителен, что его изъятие не сказывается на состоянии его популяций и запаса в целом, как следует из оценок корреляции расчетных величин биомассы кальмара⁸ и его вылова (Katugin et al., 2013, fig. 21).

По результатам обобщения оценок суммарной биомассы кальмаров в Беринговом море было высказано предположение, что она, хотя и уступает приблизительно на порядок биомассе рыб (львиную долю в которой составляет минтай), тем не менее, составляет не менее 4 млн. т (Sobolevsky, 1996). Оценить, какую долю с ней составляет именно командорский кальмар, не так просто, учитывая, что достоверных оценок таких массовых пелагических видов (*Gonatus onyx*, *Gonatus kamchaticus*, *Boreoteuthis borealis* и ряд других), вообще не существует. Можно только предполагать, что на долю командорского кальмара приходится не менее 1 млн. т. Тут, правда, следует оговориться: не совсем ясно, что собственно понимается под «биомассой кальмаров», учитывая, что это очень короткоживущие и быстрорастущие виды, суммарная биомасса одного поколения которых в течение года может меняться, вероятно, на два порядка. Как сравнивать биомассу командорского кальмара в разные сезоны, если кальмар постоянно мигрирует и к моменту достижения взрослого состояния зачастую оказывается за пределами района учета его на стадии молоди (или наоборот) – такой вопрос пока даже не обсуждался.

Оценки биомассы придонного командорского кальмара в западной части Берингова моря, выполненные Федорцом (1977, 1979) в 1976-1977 гг., составляли, приблизительно, от 70 до 350-390 тыс. т (оценки выполнялись отдельно по месяцам и отражали увеличение численности кальмара в скоплениях к разгару нереста). Эти оценки автор сопоставил со значительно более высокими оценками в восточной части моря (Laevastu, Larkins, 1981). Американскими авторами оценка выполнялась для «кальмаров» в целом, однако даже с учетом этого, их оценка указывала на то, что биомасса популяции в целом выше оценок, полученных Федорцом. Оценки моментальных съемок не могли охватывать большую часть моря и были заметно ниже. Например, по оценкам донных траловых съемок (Бизиков и др., 1997) на небольшом участке ареала берингоморской популяции моментальная биомасса командорского кальмара оценивалась величинами от 9,2 до 21,8 тыс. т (Табл. 6.1). Оценки для Берингова моря, используемые в прогнозах вылова, составляют порядка 80-100 тыс. т.

⁸ Практическая ценность оценок биомассы командорского кальмара, как моноциклического вида с продолжительностью жизни около года будет обсуждена ниже

(Состояние..., 2016, 2017) Расчеты, с учетом трофических связей, продукции и соотношения биомасс трофических уровней показывают, что приведенные выше цифры занижены, по крайней мере, на порядок (Федорец и др., 1997Б; Шунтов, Дулепова, 1995).

Таблица 6.1

Моментальные оценки биомассы командорского кальмара в Наваринском и Корякском районах Берингова моря в июне, августе-сентябре и ноябре 2006 г. по данным учетных траловых съемок

| Месяцы | Биомасса, тыс. т |
|-----------------|------------------|
| Июнь | 9,2 |
| Август-сентябрь | 21,6 |
| Ноябрь | 21,8 |

Оценки биомассы кальмаров в Охотском море очень невелики по сравнению с пелагическими рыбами (Шунтов, Дулепова, 1997), однако, тем не менее, и там составляют 1-2 млн т. Возможно, доля кальмаров может быть несколько занижена: наиболее массовые виды рыб в Охотском море (минтай, сельдь) могут быть достаточно полно учтены пелагическими съемками в эпи- и верхней мезопелагиали, на которых и сосредоточены основные исследовательские усилия. Кальмары же в этих слоях обитают на стадиях параларв и ранней молоди, когда масса их особей совершенно несопоставима с массой взрослых кальмаров. Взрослые же кальмары, рассеиваясь в пределах широкого диапазона глубин теплого глубинного слоя Охотского моря, образуют крайне низкие концентрации, плохо поддающиеся учету – так же, как они рассеиваются в мезопелагиали Японского моря (Селивановский, Нигматуллин, 2002).

В районе северных Курильских островов сравнение оценок, выполнявшихся ТИНРО при подготовке прогнозных материалов с использованием для определения биомассы метода «траловых дорожек» (Планирование.., 2005), и наших оценок по методу «проходящих стад» (Алексеев и др., 2017) показали величины биомассы, различающиеся в 2-3 раза, но в обоих случаях исчисляемые сотнями тысяч тонн (Табл. 6.2).

С учетом того, что тихоокеанская сторона Курильских островов квалифицируется как зона выселения берингоморской и охотоморской популяций, можно предположить, что биомасса командорского кальмара в этом районе должна быть значительно (в несколько раз?) ниже биомассы самих популяций.

Таблица 6.2

Оценки биомассы командорского кальмара в Северо-Курильской зоне с использованием разных методов расчета

| Год | Оценка биомассы, т | |
|------|--------------------------|-------------------------|
| | Метод «траловых дорожек» | Метод «проходящих стад» |
| 2005 | 140000 | 418431 |
| 2008 | 140000 | 260566 |
| 2009 | 184000 | 334341 |

Экспертные оценки биомассы кальмаров в Охотском море составляют 1-3 млн. тонн (Атлас..., 2003; Федорец, 2006). При этом они носят достаточно приблизительный характер. Ю.А. Федорец указывал на то, эти оценки относятся ко всему комплексу кальмаров Охотского моря, хотя командорский кальмар и является, судя по всему, наиболее многочисленным видом. Попытки более точных оценок на основании учетных съемок в отдельных районах моря давали гораздо более скромные оценки и скорее интересны с точки зрения относительных оценок зарегистрированных плотностей распределения кальмара. В придонном слое на разных участках северной части Охотского моря она оценивалась от 518 кг/км² до 2420 кг/км² (Федорец, 2006, стр. 214, 214, табл. 4, 5). При этом полученные оценки запаса были явно заниженными – от нескольких десятков до полутора тысяч тонн (Федорец, 2006, стр. 103). Наши оценки плотностей распределения, наблюдавшихся нами в 2005 и 2009 гг. в районе к западу от о. Атласова составляли, в среднем, около 123 кг/км². Оценки, полученные в результате работ СахНИРО на шельфовом склоне Восточного Сахалина (см. табл. 1.2), были существенно ниже, чем в северной и северо-восточной части моря и составляли от 8,8 кг/км² (сентябрь-октябрь 2006 г.) и 8,4 кг/км² (сентябрь-октябрь 2001 г.) у Северо-Восточного Сахалина до 35,67 кг/км² у Северо-Восточного Сахалина и банки Кашеварова (август-сентябрь 1999 г.).

Исходя из того, что в практике исследований в Охотском море никогда не было обнаружено сколько-нибудь значительных концентраций командорского кальмара, было принято допущение, что он держится одинаково разреженно и равномерно над склоном шельфа в диапазоне глубин теплового глубинного слоя. Учитывая, что положение верхней границы этого слоя непостоянно (см. стр. 44, 45), а также имеются различия в глубине его залегания в восточной и западной частях моря, было условно принято наличие разреженных и примерно равномерных концентраций кальмара в

диапазоне глубин 400-1000 м. Площадь дна Охотского моря в этом диапазоне составляет около 275,5 тыс. км². Если допустить, что плотность распределения кальмара повсеместно сравнима с плотностями, наблюдавшимися нами в районе к западу от о. Атласова в 2005 и 2009 гг. (в среднем около 123 кг/км²), моментальная оценка биомассы командорского кальмара в придонном слое над склоном шельфа составит всего около 34 тыс. т. Очень сходные с нашими оценки биомассы кальмара в Охотском море были приведены Лапко (2002). Однако такие оценки представляются сильно заниженными: либо по причине того, что в эпипелагиали оценивалась ранняя молодь с очень высокой численностью при небольшой биомассе, как это было сделано, например, В.В. Лапко, либо работами в придонных слоях не охватывались районы наиболее существенных скоплений кальмара. Если же исходить из средних плотностей распределения, полученных Ю.А. Федорцом (см. выше), то экстраполяция их на всю акваторию моря, населенную придонным кальмаром, можно получить оценки биомассы придонного кальмара от 150 до 670 тыс. т.

Вероятно, оценки от нескольких сотен тысяч до 1 миллиона тонн для охотоморской популяции являются достаточно правдоподобными. Об этом можно судить хотя бы по тому, что вклад охотоморской популяции в формирование населения кальмара с океанской стороны Курильских островов по крайней мере не меньше, чем берингоморской популяции. При этом в оценках биомассы командорского кальмара с океанской стороны островов речь идет о сотнях тысяч тонн (см. табл. 6.2). Вероятно, сезонные колебания суммарной биомассы достаточно велики. Также к этим оценкам в полной мере применимы оговорки, сделанные при обсуждении величин биомассы кальмара в Беринговом море.

Суммарно для популяций Берингова и Охотского морей, в итоге, можно ориентировочно говорить о величинах биомассы командорского кальмара в придонной фазе его онтогенетического цикла порядка 2-3 млн. тонн. Именно этот придонный кальмар представляет интерес для промысла.

Глубокий анализ особенностей промысла командорского кальмара в России выходит за рамки настоящей работы. Достаточно подробную информацию по этому вопросу, включая промысловые характеристики судов, орудий лова, рекомендации по тактике промысла с рассмотрением известных участков промысла и траловых дорожек, глубин и курсов тралений и другую информацию можно почерпнуть, например, из

работы Федорца (2006). В предлагаемой же ниже главе дается лишь достаточно общий обзор становления промысла командорского кальмара в России, с описанием особенностей существующей системы управления его запасами. Затем, на основе этой информации, рассматриваются особенности существующего промысла с точки зрения пространственно-функциональной структуры ареалов его популяций и возможности применения полученных в настоящей работе результатов для совершенствования управления запасами командорского кальмара в России.

6.1 История развития промысла командорского кальмара и его современное состояние

Несмотря на то, что командорский кальмар был описан достаточно давно, в качестве объекта промысла он длительное время не рассматривался. Информация о поимке его рыбаками в России (СССР) и Японии, или у берегов Америки вплоть до второй половины XX века отсутствует. В объемной фаунистической сводке о фауне головоногих моллюсков Японского архипелага М. Сасаки (1929) указывает, что японскими рыбаками этот вид иногда добывается при промысле креветки в Японском море на глубинах более 250 м. Далее, однако, он делает оговорку, смысл которой сводится к сомнению в коммерческой ценности этого вида: "It is said to be edible, but is not cured for the market so that it has no commercial value even at Etchu Prov."

Добыча командорского кальмара рядом стран северотихоокеанского региона начала развиваться с 1960-х годов. При этом интересной особенностью промысла этого вида является то, что, в отличие от других кальмаров, он добывается исключительно тралами. Наиболее эффективен специализированный донный траловый промысел, хотя имеются данные о лове командорского кальмара и разноглубинными тралами (Филиппова и др., 1997; Алексеев, 2013; Алексеев и др., 2018; Jereb, Roper, 2010; Katugin et al., 2013). Хотя командорский кальмар и характеризуется хорошо выраженным положительным фототаксисом (Алексеев и др., 1986, 1989), его лов с привлечением на свет, в отличие от других важнейших промысловых видов, невозможен по причине обитания взрослых кальмаров на больших глубинах и отсутствия вертикальных кормовых миграций к поверхности.

В водах США (Аляски и Алеутских островов) командорский кальмар стал добываться с развитием масштабного тралового промысла рыб. В обзоре промысловых

видов Канады командорский кальмар упоминается (Gillespie, 1997), но, судя по всему, вылов, если он есть, ничтожно мал. В восточной части Берингова моря и у Алеутских островов командорский кальмар постоянно отмечается в качестве прилова при траловом промысле рыб, в основном минтая (Федорец, 2006; Gillespie, 1997; Katugin et al., 2006 В; Ormseth, 2014, 2016; Arkhipkin et al., 2015), при этом он никогда не рассматривался как самостоятельный объект промысла, несмотря на то, что в отдельные годы его суммарный вылов при траловом промысле минтая был достаточно существенным.

Максимальная зарегистрированная величина вылова командорского кальмара в водах США достигла примерно 9 тыс. т в 1978 г. В 1970-1980 гг. объемы вылова были максимальными, составляя, в среднем, 6-8 тыс. т в год, в 1981-1983 гг. вылов оценивался величиной порядка 5 тыс. т (Wolotira et al., 1990). Впоследствии вылов снизился еще больше и в последние годы его величина не превышает 2,5 тыс. т (Рис. 6.1). В целом, объемы вылова командорского кальмара в США хорошо коррелируют с масштабами промысла минтая (Ormseth, 2016). Как будет видно из приведенной ниже информации по объемам вылова командорского кальмара в российских водах, вылов в американских водах более чем на 1-2 порядка ниже российского вылова.

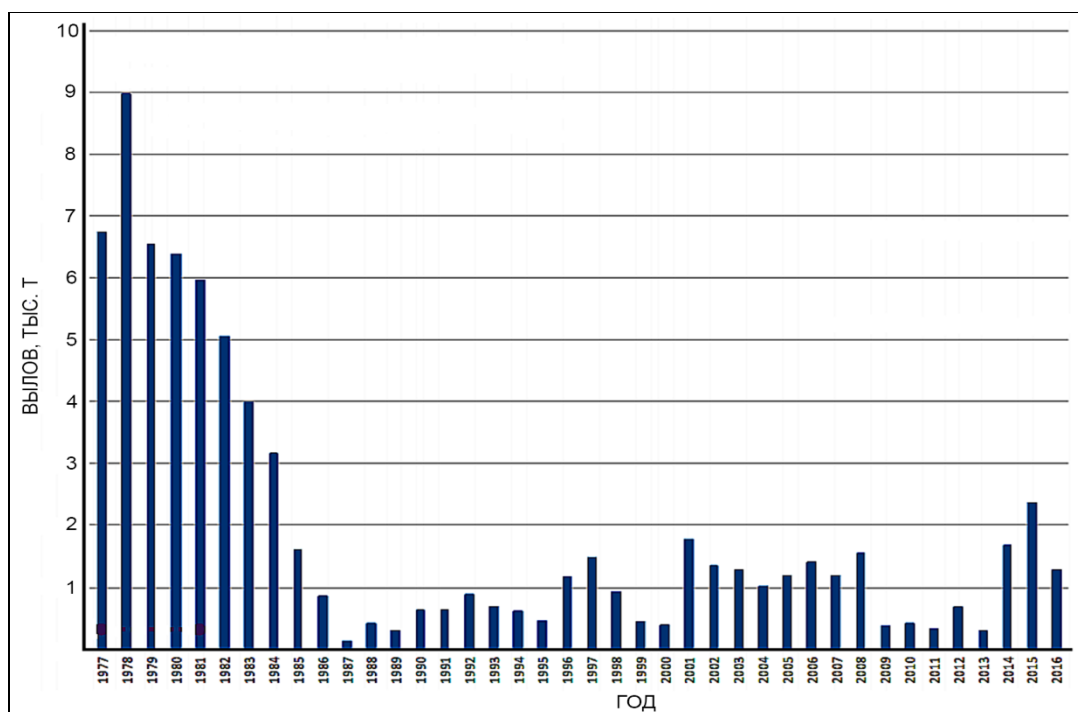


Рис.6.1. Суммарный вылов кальмара (без разделения по видам) в восточной части Берингова моря и у Алеутских островов в 1977-2016 гг. (по: Ormseth, 2016, с изменениями)

Хотя в обзорах промысловой статистики при промысле в американских водах командорский кальмар не выделяется из общей группы «кальмары», приведенные величины вылова практически полностью относятся именно к командорскому кальмару. Единственный вид, который прилавливается в Беринговом море в количествах, позволяющих рассматривать его в качестве промыслового улова - северный кальмар *Boreoteuthis borealis*. При промысле командорского кальмара и минтая в районе Курильских островов он может составлять до 1-2 % от улова командорского кальмара (и только в теплый сезон, зимой этот вид в уловах практически отсутствует). Вероятно, доля северного кальмара в приведенных на рисунке 6.1 данных не превышает этой величины.

В российских водах в довоенное время командорский кальмар вообще не рассматривался, не только как промысловый, но и как перспективный для промысла вид. Головоногие вообще, в том числе и кальмары, не упоминаются ни как объекты промысла, ни даже как перспективные объекты, несмотря на то, что предлагался достаточно обширный список потенциально промысловых видов из числа других таксономических групп (Шпарлинский, 1932). В 1940-1969-е годы командорский кальмар в работах отечественных авторов стал упоминаться, но также не рассматривался как промысловый вид (Кондаков, 1941; Кизеветтер, 1962; Акимушкин, 1963). Отечественный промысел командорского кальмара зародился на рубеже 1960-1970-х годов (Федорец, 2006; Arkhipkin et al., 2015). В это время были получены первые значительные уловы командорского кальмара у Командорских островов (Шевцов, 1974; Шевцов, Федорец, 1975, 1979), что, собственно, и определило русское название этого вида. Изменение оценки хозяйственного значения командорского кальмара и его роли в экосистемах Северной Пацифики привело к росту научных усилий, направленных на изучение этого вида. Первая научная группа, направленно занимающаяся исследованием командорского кальмара, сформировалась в ТИНРО. Информация о первых результатах исследований содержится в работах Г.А. Шевцова (1974), Ю.А. Федорца (1977, 1979), П.П. Раилко (1979) и К.Н. Несиса (1971).

Первоначально попытки организации промысла командорского кальмара были ограничены Командорскими островами, однако одновременно выполнялись работы по оценке перспектив его промысла на шельфовом склоне всего Берингова моря (Шевцов, Федорец, 1975, 1979; Федорец, 1979). Приблизительно в это же время были получены

первые данные о наличии командорского кальмара с тихоокеанской стороны Курильских островов (Раилко, 1983), а также в центральной части Японского моря, в районе банки Кита-Ямато (Раилко, 1979; Алексеев и др., 1989; Шевцов, 1988 А, Б).

Развитие промысла командорского кальмара в СССР/России характеризовалось, в целом, постепенным ростом объемов вылова, с некоторыми флуктуациями. С начала промысла у Командорских островов, с постепенным расширением его географии, вплоть до начала 1990-х годов объемы ежегодного вылова имели тенденцию к росту. По мере формирования спроса на новый для российского потребителя вид продукции рос и вылов кальмара. В значительной степени успешному развитию промысла командорского кальмара способствовали мероприятия по популяризации продукции из командорского кальмара на потребительском рынке и по проведению исследования ресурсной базы и перспектив промысла в рамках комплексной целевой программы «Кальмар», реализовавшейся в 1980-е годы Министерством рыбного хозяйства СССР (Колотовкин, Нигматуллин, 2002).

На первом этапе, в конце 1970-х – начале 1980-х годов, динамика вылова была нестабильной. Затем, в связи с усилиями упомянутой комплексной целевой программы, наблюдалось расширение промысла и рост вылова, максимум вылова командорского кальмара был достигнут в 1990 г. (Рис. 6.2). Последовавшее за этим самое масштабное снижение вылова за всю историю промысла наблюдалось после 1991 г. и связывается с экономической неразберихой, вызванной социально-политическим кризисом начала 1990-х годов, которая сказалась и на вылове командорского кальмара (Алексеев, 2015, Алексеев и др., 2018).

Спад вылова кальмара закончился в 1994 г. После этого, и вплоть до настоящего времени, наблюдается общая тенденция к постепенному увеличению объемов ежегодного вылова. Колебания, наблюдающиеся в этот период, уже в большей степени отражали изменения численности кальмара в районах промысла, хотя зависели и от сроков выставления флота на промысел, числа выставляемых на промысел судов и суммарного промыслового усилия. Например, снижение вылова в 2006-2008 гг. в большей степени было связано, вероятно, с невысокой численностью кальмара в основном районе промысла, как это показывают оценки биомассы кальмара в эти годы (Katugin et al., 2013).

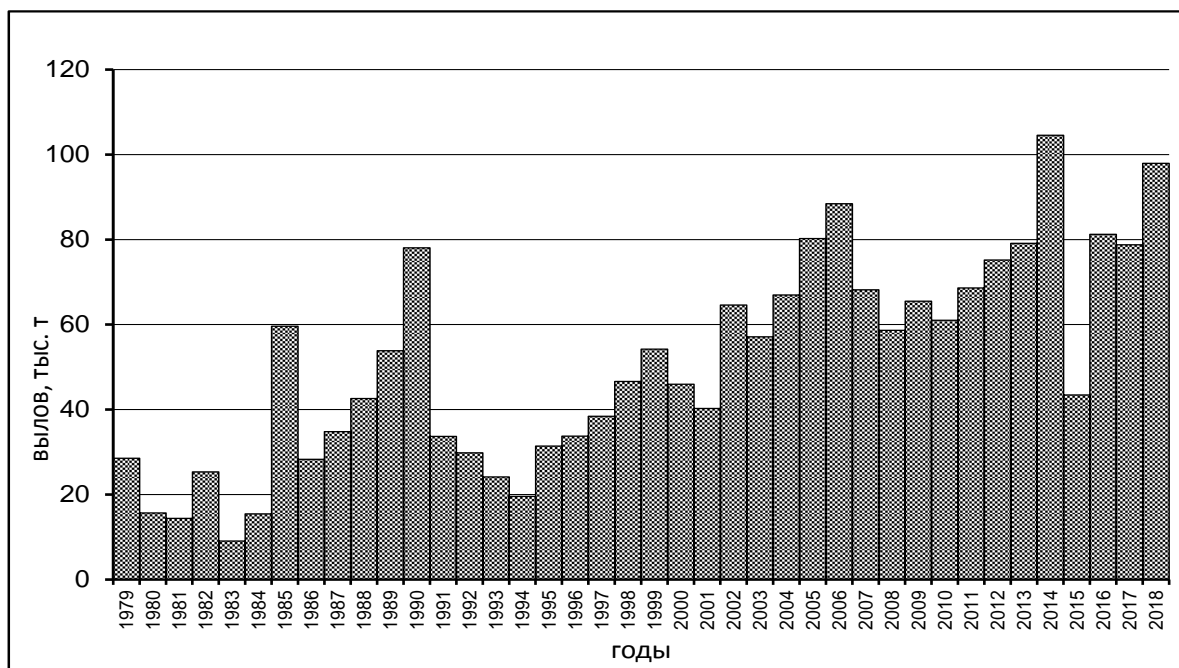


Рис. 6.2. Суммарный вылов командорского кальмара в водах СССР/России с 1979 по 2018 гг.

В 2014 г. на промысле командорского кальмара был достигнут рекордный за всю историю промысла вылов, составивший 104,55 тыс. т. Последовавшее падение уловов в 2015 году было вызвано сочетанием нескольких причин. Добытые в 2014 г. объемы кальмара превысили потребности российского рынка (при том, что этот вид продукции почти полностью поставляется на российский рынок). В условиях неизбежного в таком случае падения закупочных цен, добывающие организации испытывали серьезные трудности со сбытом продукции. По сообщениям представителей добывающих организаций (личные сообщения), в середине 2015 г. на складах добывающих организаций все еще хранилась не реализованная продукция вылова 2014 г.

Вторая причина носит природный, абиотический характер. По данным наблюдений на промысле кальмара в 2015 г. в Северо-Курильской зоне наблюдался аномально сильный прогрев ТПС тихоокеанских вод. В то время как оптимальной температурой для формирования скоплений командорского кальмара являются температуры в диапазоне $+3,5-3,9^{\circ}\text{C}$, обычно наблюдающиеся в ядре ТПС (Верхунов, 1996), в 2015 г. значения температуры в ядре ТПС превышали $4,0^{\circ}\text{C}$, достигая величин $+4,5^{\circ}\text{C}$ в ядре слоя. Предположительно, такая существенная положительная аномалия стала отголоском явления Эль-Ниньо, наблюдавшегося в восточной Пацифике в 2013-2015 гг. (Лищенко, 2015 Б; Лищенко, Лищенко, 2016; Лищенко и др., 2016). В результате произошло перераспределение кальмара из ядра ТПС, где он обычно наблюдается в диапазоне глубин 350-450 м, в сторону меньших и больших глубин, на

периферию ТПС, где сохранялись оптимальные для формирования скоплений температуры. Соответственно, там же наблюдались повышенные концентрации кальмара. В результате на ранее разведанных траловых дорожках скопления кальмара не обнаруживались, снизились показатели уловов на усилие, эффективность промысла снизилась вследствие больших потерь времени в поиске скоплений. Сочетание экологического (температурная аномалия) и экономического (затоваривание) факторов и привело к беспрецедентному падению годового вылова в 2015 г. до уровня 43,4 тыс. т.

Впоследствии этот спад был преодолен. В настоящее время можно говорить о стабильном вылове 80-90 тыс. т в год. Вероятно, на данный момент такая величина является оптимальной с точки зрения соблюдения баланса между выполнением законодательного требования ежегодного освоения квот не менее чем на 70 %, и потребностями рынка.

Развитие промысла командорского сопровождалось постепенным расширением географии его промысла и неоднократным изменением центра его добычи (Рис. 6.3). Изменения в пространственном перераспределении промысловых усилий приводили к изменениям соотношения вылова по районам. В значительной мере эти изменения отражают историю развития промысла в связи с развитием научных исследований и изменения, происходившие в рыбопромысловом прогнозировании, управлении промыслом и экономике рыболовства.

Районом возникновения промысла командорского кальмара в российских водах являются Командорские острова. На их шельфовом склоне которых впервые были обнаружены скопления командорского кальмара, достаточно плотный и устойчивые для ведения промысла (Шевцов, 1974; Федорец и др., 1997 А). На участках формирования этих скоплений были выявлены первые пригодные для промысла ровные участки дна («траловые дорожки») в диапазоне глубин обитания кальмара. Первоначально основной вылов кальмара приходился на этот район, хотя динамика вылова была достаточно неустойчивой (см. рис. 6.2). В условиях жесткого централизованного управления государственным рыболовным флотом и отсутствия жестко закрепленных за судами и организациями квот вылова, этот промысел носил, в значительной степени, несистемный характер - говорить об организованном специализированном промысле командорского кальмара в этот период не очень уместно.

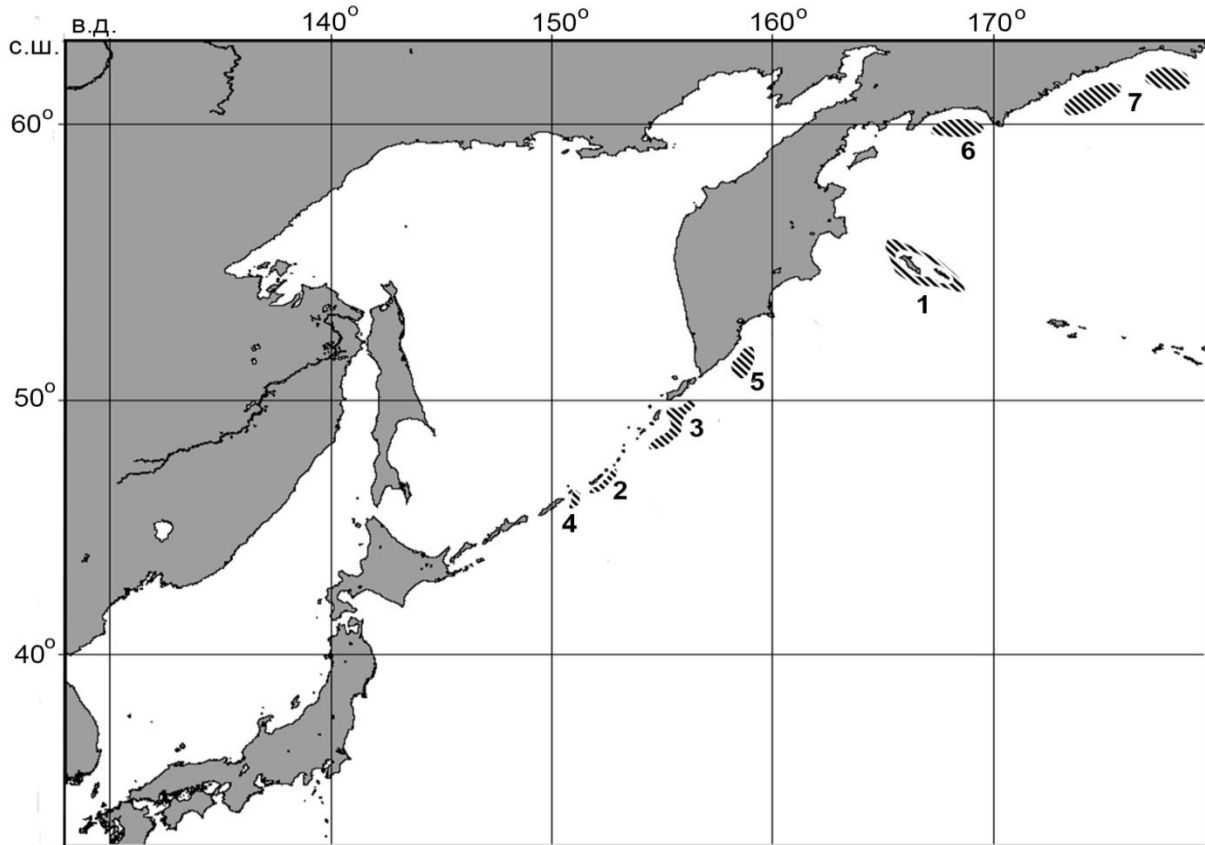


Рис. 6.3. Районы существовавшего ранее или существующего в настоящее время промысла командорского кальмара в водах России. 1 – Командорские острова, 2 – район островов Симушир и Кетой, 3 – район островов Парамушир, Онекотан и Шиащкотан, 4 – северная оконечность о. Уруп, 5 – Юго-Восточная Камчатка, 6 – Олюторский залив, 7 – Корякский район Берингова моря (по: Алексеев и др., 2018, рис. 2)

Окончание первого этапа развития промысла командорского кальмара ознаменовалось открытием промысла у Курильских островов. Первым бал найден участок скоплений кальмара у средних Курильских островов (о-ва Симушир и Кетой), куда сместился центр промысла кальмара. Вплоть до 1986 г. на небольшом участке у островов Симушир и Кетой добывалось до 90 % суммарного вылова командорского кальмара (Рис. 6.4).

Вместе с развитием промысла у средних Курильских островов, добыча кальмара у Командорских островов продолжалась еще некоторое время в ограниченном объеме – на уровне 0,5-3,5 тыс. тонн в год. Дальнейшему росту вылова препятствовали сложные условия промысла, удаленность района и наличие более доступных участков промысла у Курильских островов. Очередной рубеж, не столь значимый с точки зрения распределения вылова по районам и объемов вылова, но окончательно изменивший географию промысла, связан с учреждением с 23 апреля 1993 г. Командорского биосферного заповедника с охранной зоной вокруг островов шириной 30 миль. В

результате, в охранную зону заповедника попали практически все известные траловые дорожки у Командорских островов и промысел в этом районе прекратился полностью.

Со временем рост численности промыслового флота стал сдерживающим фактором для дальнейшего развития промысла у средних Курильских островов. На ограниченном числе траловых дорожек суда были вынуждены работать поочередно, с соблюдением строгой очередности выполнения тралений. Это сильно ограничивало свободу выбора режима лова. Участки, пригодные для донных тралений у островов Симушир и Кетой позволяли добывать ежегодно до 25 тыс. тонн кальмара (в отдельные годы и больше – до 56 тыс. т в 1985 г.). Из-за узости шельфа и шельфового склона в этом районе все пригодные для промысла кальмара участки находятся в пределах территориального моря России, что сказалось на характере промысла у островов Симушир и Кетой позже, с введением в практику управления рыболовством понятия режима прибрежного рыболовства.

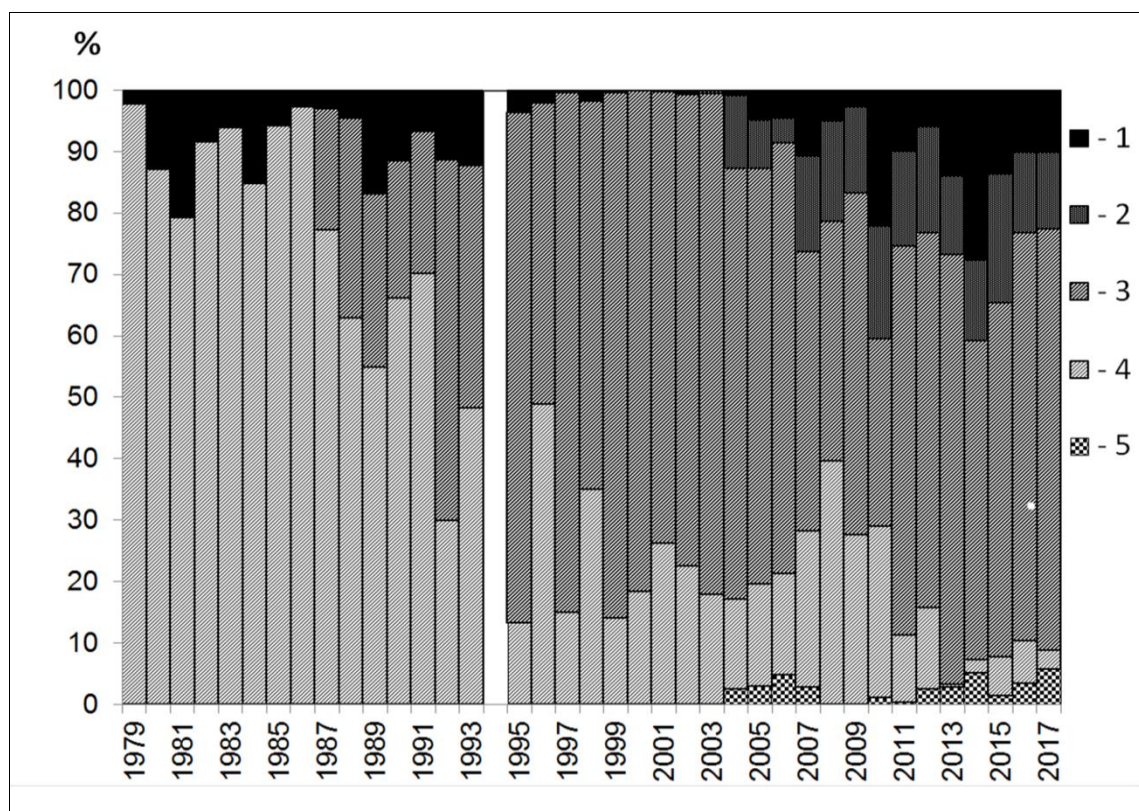


Рис. 6.4. Доля разных районов промысла в суммарном вылове командорского кальмара (в %) в водах России в 1979-2017 гг. 1 – Берингово море (включая Командорские острова), 2 – Юго-Восточная Камчатка, 3 – район островов Парамушир, Онекотан и Шиашкотан, 4 – район островов Симушир и Кетой, 5 – южные Курильские 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.

В результате поиска новых участков для развития промысла кальмара были обнаружены скопления кальмара с тихоокеанской стороны северных Курильских островов, на шельфовом склоне островов Парамушир и Онекотан. Шельф в этом районе значительно более широкий, чем у островов средней части Курильской гряды, с обширными участками, пригодными для донных тралений. Однако наиболее перспективные участки на шельфовом склоне северных Курильских островов оказались приурочены к изгибам рельефа шельфового склона, поблизости от широких глубоководных проливов. На этих участках особенности рельефа и гидрологического режима способствовали формированию квазистационарных водных вихрей, способствовавших образованию скоплений кальмара (Малышев, Раилко, 1986; Федорец и др., 1997 Б; Алексеев, 2009). В результате и у островов Парамушир и Онекотан промысел также сконцентрировался на ограниченном числе траловых дорожек (Федорец, 2006). Стабильный промысел с океанской стороны Четвертого Курильского пролива начался в 1987 г., и это событие можно считать окончанием второго этапа истории промысла командорского кальмара, когда промысел осуществлялся, в основном, у островов Симушир и Кетой. Доля вылова кальмара у островов Парамушир и Онекотан росла и к началу 1990-х годов стала превышать 50 % в суммарном вылове в водах России. Спустя некоторое время после обнаружения участков, пригодных для промысла кальмара поблизости от Четвертого Курильского пролива, были разведаны скопления и траловые дорожки на шельфовом склоне у южной оконечности расширенной части северокурильского шельфа на траверзе островов Шиашкотан и Скалы Ловушки.

В связи с наличием гораздо более удобного для промысла района у о-вов Парамушир-Онекотан, возможности которого были еще далеко не исчерпаны, упомянутое выше закрытие промысла у Командорских островов в 1993 г. фактически привело к прекращению российского промысла командорского кальмара в Беринговом море, даже несмотря на то, что к середине 1990-х годов были обнаружены пригодные для промысла участки в северной части Берингова моря (Алексеев и др., 1996; Бизиков, 1996 Г, Е). В 1990-е годы японскими судами в ходе совместной российско-японской экспедиции в Беринговом море добывалось до 2 тыс. т кальмара в год. С 1993 г. до начала 2000-х годов кальмар в Беринговом море добывался только как прилов, преимущественно при промысле минтая, при этом, в большинстве случаев этот прилов в

промышленной статистике адекватно не отражался. В течение этого периода наблюдался постепенный рост вылова кальмара, который к этому времени более чем на 90 % изымался у северных Курильских островов. Незначительные отклонения от общего тренда в этот период объяснялись сочетанием колебаний численности кальмара и динамики цен и спроса на этот вид продукции на рынке.

Событием, которым знаменуется начало очередного этапа развития промысла командорского кальмара можно считать принятие в 2004 г. Федерального Закона «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов», определивших понятие общего допустимого улова и закрепление квот вылова (долей общего допустимого улова) за пользователями посредством проведения аукционов. До 2007 г. квоты распределялись сроком на один год, с 2008 г. – сроком на 5, впоследствии на 10 лет, с последующей пролонгацией для добросовестных пользователей.

С 2008 г. в практику управления рыболовством было внедрено также разделение режимов рыболовства на промышленное и прибрежное (в пределах 12-мильной зоны), с ограничением тоннажа флота, допускаемого для работы в прибрежной зоне. С этого времени промысел в пределах 12-мильной зоны крупнотоннажными судами был запрещен. Вследствие этого произошло разделение режимов промысла: в районе средних Курильских островов с узким шельфом промысел ведется в 12-мильной зоне среднетоннажными судами; у северных Курильских островов с широким шельфом промысел ведется за пределами 12-мильной зоны, без ограничений по тоннажу судов (фактически – преимущественно крупнотоннажными траулерами).

С закреплением за добывающими организациями квот на вылов командорского кальмара на основе аукционов в небольших масштабах возобновился промысел кальмара в Беринговом море. Его добыча осуществляется не у Командорских островов, а в северной части моря, в районах, которые были обнаружены и определены как перспективные для промысла в 1990-е годы. Добыча кальмара осуществляется в качестве прилова при промысле минтая (выделение квот и установление норм их освоения способствовало улучшению обработки и учета кальмара в прилове), а также в режиме специализированного промысла на небольшом удалении от участков промысла минтая.

Стремление к освоению приобретенных на аукционах квот способствовало и активизации поиска новых возможностей промысла добывающими организациями. В

результате, с 2005 г. началось также промысловое освоение командорского кальмара у берегов Юго-Восточной Камчатки. После 2008 г. дополнительным стимулом к этому стало требование ежегодного освоения приобретенных квот с угрозой потери долей в случае их систематического недоосвоения. В первые годы промысла у Юго-Восточной Камчатки отсутствовал достаточный опыт ведения промысла в этом районе. Несмотря на достижение отдельными судами достаточно высоких уловов (Алексеев, 2009), суда неохотно работали в этом районе, опасаясь повреждения тралового оборудования на недостаточно разведанных участках дна и не ожидая стабильных высоких уловов. В это время отмечалась практика «перевозки» уловов судами из Северо-Курильской зоны в Петропавловско-Командорскую подзону (подача информации о вылове, фактически полученном в соседнем районе – в Северо-Курильской зоне) (Лищенко, 2015 А; Буяновский, Алексеев, 2017). К 2007 г., по мере накопления опыта работы на шельфовом склоне Юго-Восточной Камчатки, промысел стал вестись на постоянной основе, практика «перевозки уловов» перестала быть систематической. С тех пор, вплоть до настоящего времени, у берегов Юго-Восточной Камчатки ежегодно и достаточно стабильно добывается около 10 тыс. т кальмара (см. рис. 6.4). Дальнейшее увеличение вылова в этом районе ограничивается уже не столько способностями флота, сколько объемами разрешенного в этом районе изъятия.

В структуре вылова командорского кальмара на современном этапе следует также отметить, начиная с 2004 г., появление вылова командорского кальмара в относительно новом районе – в Южно-Курильской зоне. Вылов в этом районе прогнозировался и ранее, начиная с 2002 г. Вполне возможно, что в небольших объемах он добывался и до 2004 г. (но не заявлялся в промысловой статистике, так же, как и в Беринговом море). В Южно-Курильской зоне основным участком промысла командорского кальмара является часть пролива Буссоль, примыкающая к о. Уруп, у северной границы Южно-Курильской зоны. Фактически, население кальмара, добываемого там, является продолжением в южном направлении скоплений, облавливаемых у о. Симушир. Поэтому говорить о самостоятельности промысла командорского кальмара в проливе Буссоль можно с достаточной долей условности – только вследствие административного деления, относящего северный и южный берега пролива Буссоль к разным рыбопромысловым зонам. Фактически же речь идет, скорее, о промысле на окраине скоплений, образующихся у островов Симушир и Кетой. Имеются также сообщения о

прилове командорского кальмара при промысле минтая несколько южнее, у о. Итуруп (Федорец, 2006).

Развитие промысла командорского кальмара у южных Курильских островов также связано с установлением квот его вылова – у добывающих организаций появилась заинтересованность в декларировании вылова для сохранения долей квот. Не исключено, вначале также имела место подача данных о вылове кальмара, фактически добытого у о. Симушир. Кроме того, с учетом небольших расстояний между южной оконечностью о. Симушир с одной стороны пролива, и островом и Уруп с другой стороны, возможны случаи непреднамеренного ошибочного указания места вылова. Так или иначе, начиная с 2004 г. в Южно-Курильской зоне регистрируется постоянный вылов командорского кальмара. После 2010 г. он составляет от 0,34 (2011 г.) до 8,02 тыс. т (2018 г.).

В управлении промыслом командорского кальмара важным событием стало разделение единой практики определения рекомендуемых на следующий год объемов вылова на два режима прогнозирования и управления промыслом. В отношении наиболее востребованных промыслом единиц запаса управление стало осуществляться посредством установления ОДУ, а для малоценных и невостребованных единиц запаса была внедрена упрощенная практика в режиме установления возможного (рекомендованного) вылова. Второй из упомянутых режимов характеризуется упрощенной процедурой получения разрешений на вылов по заявительному принципу (без закрепления постоянных долей квот), олимпийской системой освоения и допущение прилова таких видов в рамках норм, установленных правилами рыболовства.

Запасы командорского кальмара в Беринговом море с 2008 г. стали управляться в более мягком режиме рекомендованного вылова. Это привело к росту доли Берингова моря в общей пространственной структуре вылова командорского кальмара, так как был обеспечен доступ к этому ресурсу большего числа рыбаков. Важную роль в данном случае сыграло и улучшение качества статистической информации, суда стали показывать более достоверную информацию о вылове кальмара в качестве прилова. При этом появилась возможность более гибко определять объемы вылова каждой добывающей организацией самостоятельно, без необходимости показывать ежегодно установленный минимум изъятия, как при промысле объектов, для которых установлен ОДУ. Ранее рыбаки, получая небольшие квоты ОДУ на прилов командорского кальмара,

во избежание преждевременного освоения выделенной квоты (при том, что основным объектом промысла являлся минтай, а определенный прилов кальмара при промысле минтая неизбежен) предпочитали не брать в переработку прилов кальмара, занижая тем самым статистику его вылова. В качестве примера можно привести расчеты вероятного прилова командорского кальмара на промысле минтая в Беринговом море в 2001-2002 г., которые показали, что суммарный вылов кальмара в эти годы составлял, оценочно, несколько тысяч тонн в год (Ермаков, Карякин, 2003). При этом официальная статистика показывала вылов кальмара, не превышающий нескольких сотен тонн. Смягчение режима управления запасом кальмара в Беринговом море (включение его в перечень единиц запасов, которые регулируются посредством установления рекомендованного вылова) устранило, по крайней мере, эту причину искусственного занижения данных о величине прилова кальмара.

Изменения в освоении запасов кальмара в районах, управляемых в режиме рекомендованного вылова, повлекшие увеличение доли в суммарном годовом вылове командорского кальмара Берингова моря и Юго-Восточной Камчатки, 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 российского вылова командорского кальмара по основным районам промысла остается достаточно стабильной.

В конце 1980-х годов в качестве перспективного для развития промысла командорского кальмара указывалась подзона Приморье Японского моря (Шевцов, 1988 А, Б). В 1987 г. в ходе экспериментального лова в районе банки Кита-Ямато в центральной части моря были получены уловы командорского кальмара, показывающие возможность ведения его промысла, однако постоянный промысел в этом районе не сформировался. Вероятно, по состоянию на конец 1980-х – начало 1990-х годов, добывающие организации были удовлетворены возможностями, имеющимися у Курильских островов. В 2017 г. стали поступать сообщения о достаточно высоких уровнях прилова командорского кальмара при донном траловом промысле в северной части Японского моря (неопубликованные сообщения специалистов ТИНРО-Центра). Это дает надежду на возникновение, в перспективе, нового района промысла командорского кальмара в Японском море.

Имеются также данные об эпизодических высоких уловах командорского кальмара у берегов Северо-Восточной Камчатки (Федорец, 2006). Вероятно, обнаружение новых районов, пригодных для промысла командорского кальмара у тихоокеанских берегов Камчатки и Курильских островов вполне возможно при наличии заинтересованности в расширение района промысла командорского кальмара.

К настоящему времени сформировалась структура соотношения флота на промысле комендорского кальмара с достаточно устойчивым соотношением среднетоннажных и крупнотоннажных траулеров. То, что в районах промысла этот вид образует скопления в диапазоне глубин от 200 до 600 м, обычно 300-500 м (Бизиков, 1996 Г; Верхунов, 1996 Б; Филиппова и др., 1997; Алексеев, 2009, 2013; Лищенко, 2015; А, Б; Лищенко, Лищенко, 2016; Алексеев и др., 2017; Arkhipkin et al., 2015; Katugin et al., 2013 и др.) определяет требования к используемым судам. Минимальными по размеру и мощности силовой установки, позволяющими вести эффективный промысел командорского кальмара, являются среднетоннажные суда типа СРТМ-к. По наблюдениям на промысле в районе северных Курильских островов в 2005-2007 гг., возможности таких судов вести промысел в условиях плохой погоды или по задевшим грунтам значительно меньше, чем у крупнотоннажных траулеров (типа БМРТ, БАТ, БАТМ, РТМС, РТМ и др.). С другой стороны, как было упомянуто выше, в районе островов Симушир и Кетой, на участках в пределах 12-мильной зоны, промысел могли вести только среднетоннажные суда. Появление в составе рыболовного флота более современных судов, относимых по классу к среднетоннажным, но имеющих более мощную силовую установку (как, например, суда типа МФТ, на которых в 2005-2009 гг. осуществлялись исследования ВНИРО у Курильских островов), способствовало сохранению в составе кальмароловного флота среднетоннажных траулеров и относительно постоянного соотношения средне- и крупнотоннажного флота на промысле командорского кальмара (Рис. 6.5).

Более корректным показателем интенсивности промысла и структуры флота является не численность судов, задействованных на промысле, а величина промыслового усилия (суммарного или по типам судов) в течение года, определяющая их вклад в суммарный вылов (Рис. 6.5 Б,В). Сравнение суммарного вылова и суммарного числа судосутки на промысле кальмара среднетоннажными и крупнотоннажными судами показывает, что доля крупнотоннажных судов на промысле

наиболее высока в Северо-Курильской зоне, где ведется наиболее масштабный специализированный промысел командорского кальмара и отсутствуют ограничения по типам используемых судов. Величина суммарного промыслового усилия и вылова кальмара среднетоннажными судами в Северо-Курильской зоне относится, в основном, к району островов Симушир и Кетой.

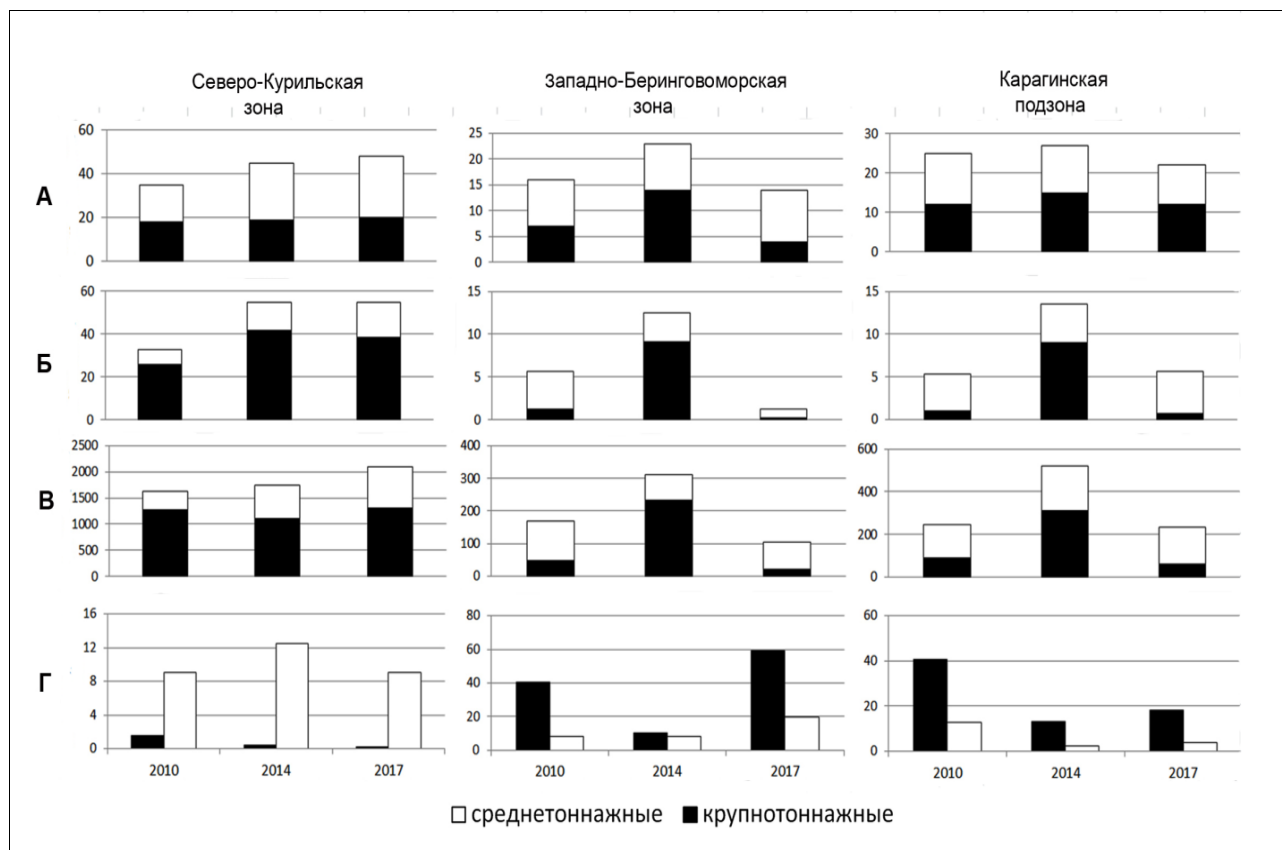


Рис. 6.5. Структура добывающего флота по числу средне- и крупнотоннажных судов на промысле командорского кальмара в 2010, 2014 и 2017 гг. в Северо-Курильской и Западно-Берингоморской зонах и Карагинской подзонах. А – число судов; Б – вылов по типам судов, тыс. т; В – суммарное промысловое усилие по типам судов (судосутки промысла); Г – доля объемов вылова командорского кальмара, добытого в качестве прилова, от суммарных объемов его вылова, в % (по: Алексеев и др., 2018, рис. 4)

Специализированный промысел кальмара в настоящее время может быть практически моновидовым. Ранее считалось, что командорский кальмар плохо регистрируется гидроакустическими методами, вследствие чего поиск его скопления затруднен (Федорец и др., 2000; Федорец, 2006), однако современная гидроакустическая аппаратура способна удовлетворительно регистрировать командорского кальмара, в том числе скопления, расположенные непосредственно у дна, а также оценивать размеры элементарных стай кальмара (Селивановский, Нигматуллин, 2002; Моисеев, Лищенко,

2015). В связи с этим, при выполнении тралений по результатам гидроакустического поиска по горизонтам скоплений в зоне ядра ТПС, может обеспечиваться улов с долей кальмара порядка 98-99 %. Доля кальмара, добываемого в качестве прилова при промысле рыб в уловах значительно ниже и редко превышает 10 %. В районе массового промысла у Курильских островов вылов в качестве прилова обеспечивается почти полностью среднетоннажными судами, ведущими промысел минтая и донных видов рыб на меньших глубинах (см. рис. 6.5 Г).

В Беринговом море, в Западно-Беринговоморской зоне и Карагинской подзоне доля командорского кальмара, добываемого в качестве прилова, оказывается существенно выше. Значительные объемы добываются здесь в ходе промысла минтая. Как было описано выше, смягчение режима управления промыслом кальмара в этих районах, способствовало активизации добычи кальмара и более полному учету его вылова рыбопромысловой статистикой.

Возможность изменения сложившейся структуры промысла командорского кальмара будет зависеть от возможных изменений режима управления запасами командорского кальмара. В случае смягчения режима регулирования и 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 % закрепленных за пользователями квот и, соответственно, исчезновением необходимости осваивать квоты даже при отрицательной рентабельности промысла. Впоследствии должен установиться баланс ежегодного вылова, потребностей рынка и цен на продукцию. Экономические факторы станут определяющими в отношении объема ежегодного вылова – вплоть до тех пор, пока вылов не приблизится к величине, определяемой предельным уровнем эксплуатации доступной сырьевой базы. До тех пор, 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).

6.2. Возможности совершенствования управления промыслом командорского кальмара на основе данных о его пространственно-популяционной биологии

Формирование существующей системы управления промыслом командорского кальмара, опирающейся на действующий Закон «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов» и последующего разделения в 2009 г. режимов управления промыслом на более жесткий (с установлением ОДУ) и более мягкий (с установлением рекомендованного вылова). При соблюдении общих принципов, используемых в организации управления эксплуатацией, система управления промыслом короткоживущего моноциклического командорского кальмара заметно уступает в сложности той, которая применяется для хорошо изученных долгоживущих видов (напр.: Буяновский, Алексеев, 2017; Алексеев и др., 2018). Первоначальное решение об отнесении командорского кальмара к видам, в отношении которых устанавливается ОДУ, было принято, в значительной степени, только на основании значимости этого вида в структуре российского рыбного промысла (см. стр. 301). То, что этот вид характеризуется моноциклией, очень короткой продолжительностью жизни и отсутствием методов корректной оценки как его численности в целом, так и колебаний этой численности, сделало прогнозирование его вылова достаточно формальным и чисто экспертным. Точно так же, последующее разделение его промысла на два режима, со смягчением регулирования промысла в Беринговом море, было не менее формальным – из-под жесткого режима освоения были выведены районы Берингова моря, в которых к тому времени командорский кальмар существенно недоосваивался (см. рис. 6. 4).

Обобщенные данные о пространственно-функциональной структуре ареалов популяций командорского кальмара, приведенные в настоящей работе, позволяют оценить существующую систему управления промыслом и ее соответствие биологии кальмара, более обоснованно. Сравнение информации о существующих районах и характере промысла кальмара и организации ареалов его популяций показывает, что существующие подходы к регулированию промысла командорского кальмара весьма несовершенны. Очевидно, что с точки зрения нанесения возможного ущерба популяции, наиболее уязвимой следует считать зону размножения, в которой формируется репродуктивный потенциал популяции.

Ведение промысла командорского кальмара исключительно донными тралами ведет к вылову кальмаров в придонной фазе его онтогенетического цикла, в районах

образования им плотных скоплений, что позволяет промыслу быть рентабельным. При этом наибольшую потенциальную опасность для популяции представляет ведение промысла непосредственно в районах и в сезоны массового нереста. В этом случае изымаются преимущественно зрелые производители, нерестящиеся или готовые к нересту. Возможное негативное влияние самих промысловых операций на состояние скоплений не оценивалось, но его нельзя исключать. Кладки икры кальмара в уловах тралений никогда не обнаруживались (более того, они вообще достоверно не известны – см. стр. 127), но, если исходить из того, что кладки яиц остаются недалеко от районов нереста (см. стр. 225), потенциально такой негативный фактора также нельзя исключать.

Сравнение схем пространственно-функциональной организации популяций (см. рис. 5.21, 5.31) с расположением районов специализированного промысла кальмара донными тралами (см. рис. 6.3) показывает, что такое совпадение участков специализированного промысла с районами образования нерестовых скоплений берингоморской популяции возможно в Олюторском заливе и у Корякского берега Берингова моря. Образующиеся в западной части Корякского берега и в Олюторском заливе скопления носят именно нерестовый характер. Наибольшей плотности они достигают в осенний сезон. На это же время приходится и основной сезон промысла (Рис. 6.6).

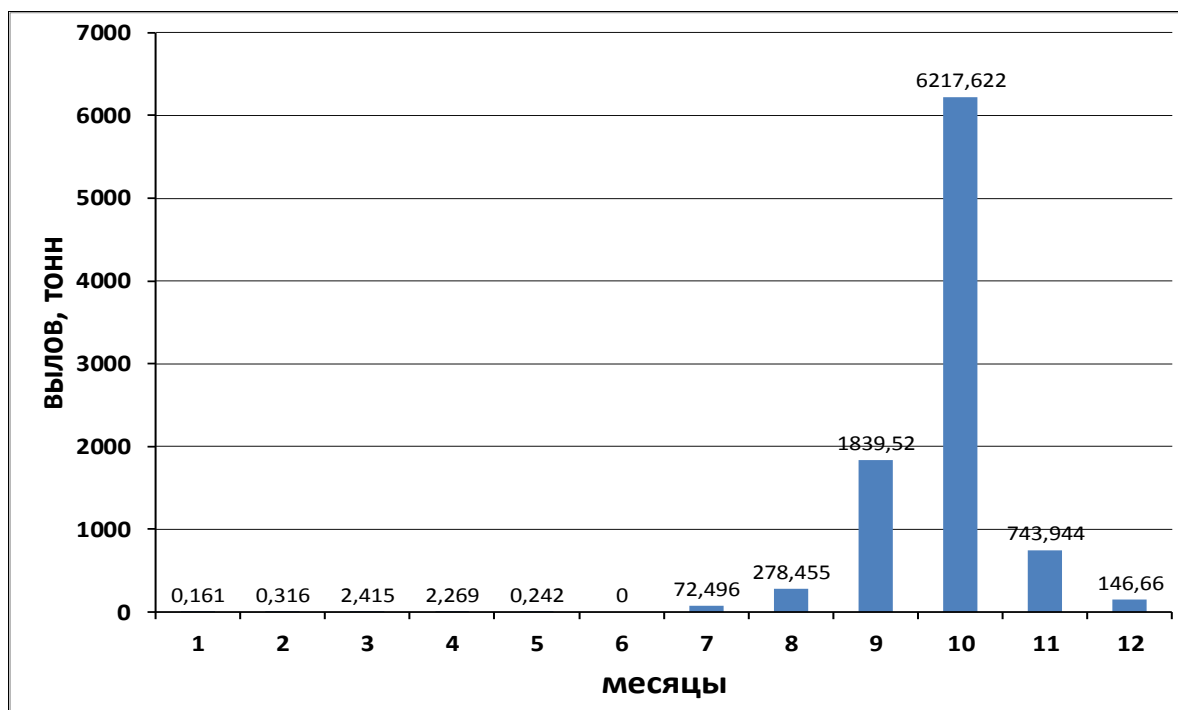


Рис. 6.6. Распределение вылова (по месяцам) на промысле командорского кальмара в Олюторском заливе в 2018 г.

Оценить состояние кальмара и его скоплений на этих участках в конце зимы – начале весны затруднительно из-за их недоступности большинства участков шельфового склона для промысловых операций. Точно так же в этот сезон нет условий и для промысла кальмара, поэтому обсуждать возможности неблагоприятного воздействия на популяцию в весенний период нет необходимости.

До сих пор объемы вылова командорского кальмара в северной части Берингова моря далеко не достигают даже заниженных прогнозных величин возможного вылова (Рис. 6.7). Благодаря этому промысел в Олюторском заливе и у Корякского берега не сказывается на состоянии популяции кальмара, и не будет сказываться, пока вылов не превысит величин, рекомендуемых в настоящее время – по крайней мере 40 тыс. тонн для всего Берингова моря.

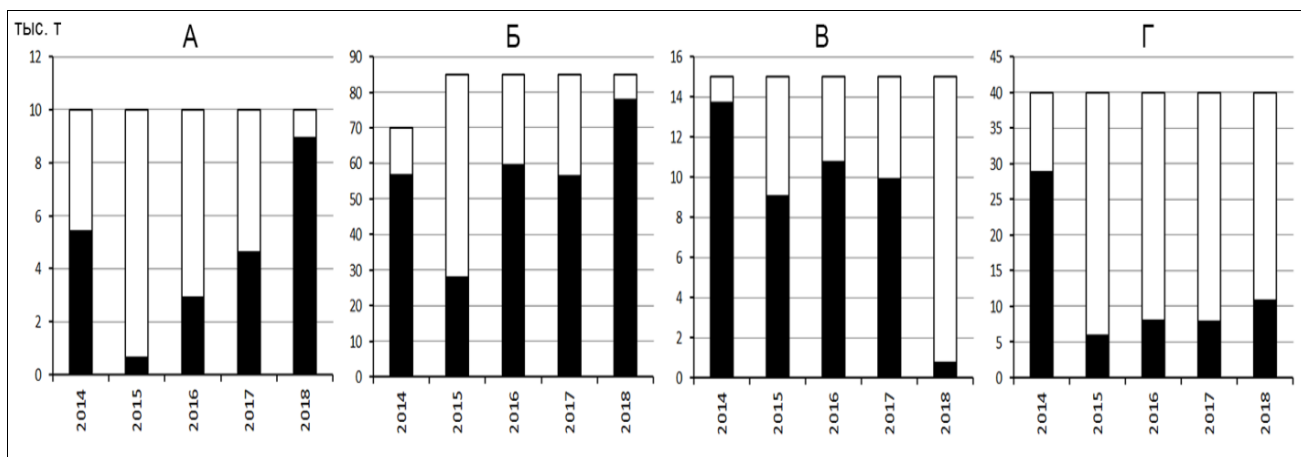


Рис. 6.7. Рекомендуемые объемы изъятия (общая высота столбцов) и фактический вылов (черная заливка) командорского кальмара в основных районах промысла в 2014-2018 гг. А – Южно-Курильская зона, Б – Северо-Курильская зона, В – Петропавловско-Командорская подзона, Г – Западно-Берингоморская зона и Карагинская подзона (суммарно)

Промысел командорского кальмара в восточной части Корякского района (см. рис. 6.3) не столь существенен для популяции, поскольку его скопления там, в основном, являются нагульными преднерестовыми, то есть прямого воздействие на участки нерестилищ там не происходит. Массовые нерест кальмара имеет место на этом участке только эпизодически, в годы ослабления циклонической циркуляции и усиления роли антициклонического вихря над шельфовым каньоном к югу от м. Наварин в удержании здесь скопления кальмара (см. стр.208-209).

Ранее, до 1993 г. район промысла кальмара существовал у самых значимых нерестовых скоплений берингоморской популяции на склонах шельфа Командорских

островов. Однако, с установлением в 1993 г. 30-мильной запретной зоны вокруг этих островов, промысел там прекратился. Это удивительный случай удачного совпадения установления охранных зон Командорского биосферного заповедника, направленных, в первую очередь, на охрану морских млекопитающих, с защитой от промыслового воздействия важнейших нерестилищ командорского кальмара.

Гораздо более безопасно, с точки зрения воздействия промысла на репродуктивный потенциал популяций, ведение промысла в районах за пределами зон размножения. Именно таково положение наиболее важных, с точки зрения объемов вылова (см. рис. 6.7), районов промысла у Юго-Восточной Камчатки и с океанской стороны северных Курильских островов. С точки зрения пространственно-функциональной структуры популяций Юго-Восточная Камчатка (к югу от Камчатского пролива) представляет собой зону возвратных миграций для особей берингоморской популяции (см. рис. 5.21), а попадание в небольшом количестве особей охотоморской популяции возможно, но не столь существенно, чтобы рассматривать этот район в пространственной структуре ареала охотоморской популяции. Вылов даже значительного количества кальмара у Юго-Восточной Камчатки, вероятно, не может нанести значительного ущерба репродуктивному потенциалу ни берингоморской, ни охотоморской популяции. Поэтому существующее в настоящее время регулирование промысла командорского кальмара в Петропавловско-Командорской подзоне посредством установления ОДУ, с точки зрения возможности нанесения ущерба репродуктивному потенциалу популяций, следует признать избыточным.

Масштабный промысел командорского кальмара у Северных Курил, ведущийся на смешанных скоплениях, формируемых особями охотоморской и берингоморской популяций, не затрагивает непосредственно зоны размножения ни одной из этих популяций. Для берингоморской популяции это зона невозвратных миграций и, с точки зрения рациональной эксплуатации, было бы вполне допустимым рекомендовать здесь изъятие особей берингоморской популяции без ограничений – если бы только существовал механизм, позволяющий разделять при промысле кальмаров берингоморского и охотоморского происхождения. На практике это совершенно невозможно, кальмары разного происхождения свободно смешиваются в скоплениях у Курильских островов в самых разных пропорциях, в непредсказуемой зависимости от условий, благоприятствующих их миграциям через Курильские проливы и от

волнообразных подходов стад со стороны Восточной Камчатки (Алексеев, 2007, 2007, 2012; Алексеев и др., 2017). Удовлетворительных методов экспресс-идентификации популяционной принадлежности этих особей до сих пор не существует (Алексеев, 2009; Лищенко, Лищенко, 2017).

Особь берингоморской популяции, достигшие северных Курильских островов либо погибнут, не достигнув половой зрелости, либо, отнерестившись, дадут потомство, не способное вернуться в основу ареала своей популяции (см. стр. 204). Возможно только попадание части кальмаров через проливы в Охотское море где они, видимо, могут участвовать в нересте охотоморской популяции, что объясняет крайнюю слабость генетической дифференциации популяций (Катугин, 1998; Бочарова, Толочкова, 2013). Но и в этом случае по отношению к берингоморской популяции эти кальмары будут равноценны погибшим.

Для охотоморской популяции роль тихоокеанской стороны северных Курильских островов несколько иная (см. стр. 232-233, рис. 5.31). Поскольку для этой популяции этот район рассматривается как совместная хона нагула и зона возвратных миграций, перспективы для кальмаров охотоморской популяции здесь не так плачевны. Часть их (до сих пор не оценено, какая), будучи вынесена через более северные проливы, может мигрировать с течение вдоль островов в южном направлении и вернуться обратно с течениями, направленными в сторону Охотского моря, через расположенные южнее глубоководные проливы (но не южнее пролива Буссоль). Тем не менее, собственно зоной размножения тихоокеанская сторона островов для охотоморской популяции не является. Отдельные особи могут достигнуть тут половой зрелости и отнереститься (так же как и берингоморские), но даже в случае успешного выклева потомства планктонные параларвы будут вынесены с течение генеральным направлением стрежня Курильского течения дальше, к южным Курильским островам. В целом, трудно ожидать в таком районе существенного негативного влияния промысла на репродуктивный потенциал охотоморской популяции.

Единственный оставшийся аргумент в пользу режима управления промыслом с установлением ОДУ для командорского кальмара в Северо-Курильской зоне – достаточно высокий уровень освоения рекомендуемых объемов изъятия. Оно стабильно превышает 50 %, а в отдельные годы приближается к 100 % (Рис. 6.7). Однако такие результаты промысла можно рассматривать и с другой точки зрения: если изъятие

такого количества кальмара не сказывается сколько-нибудь существенно на состоянии популяций, формирующих скопления, то рекомендуемые объемы изъятия сильно занижены. В целом, действие в Северо-Курильской зоне режима определения ОДУ обосновано формальными организационными причинами (высокий уровень освоения) и совершенно не обосновано с точки зрения пространственно-функциональной организации популяций.

Население командорского кальмара в Южно-Курильской зоне, где также устанавливается ОДУ, фактически является частью единого с Северо-Курильской зоной запаса (см. стр. 232-233). Это действительно так, но гораздо более существенным для биологического обоснования методов управления рыболовством кальмара является то обстоятельство, что достигшие южных Курильских островов кальмары утрачивают возможность вернуться в пределы основ ареалов своих популяций. С точки зрения значения для репродуктивных потенциалов своих популяций их можно считать уже умершими. При этом, теоретически, условия для размножения здесь отдельных особей сохраняются, и в районе соприкосновения течений Курильского и Куроисио, с изгибом шельфового склона между островами Хоккайдо и Хонсю, вполне возможно обнаружение неких квазипопуляционных образований. Возможно, это подвигло Т. Окутани и Т. Кубодеру на поиск самостоятельного подвида в этом районе (Okutani et al., 1987). Однако для возможного, теоретически, потомства выклева в этом районе отсутствует возможность достичь основ ареала какой-либо из установленных независимых популяций (см. стр. 265, 266). С учетом всего этого, самым целесообразным подходом к эксплуатации командорского кальмара в этом районе была бы рекомендация изъятия без ограничений. К сожалению, такой режим эксплуатации водных биологических ресурсов в России не предусмотрен.

В Японском море в настоящее время командорский кальмар до последнего времени к вылову не рекомендовался и возможный режим управления промыслом не обсуждался. Только с 2018 г. здесь стало рекомендоваться изъятие в небольшом объеме, с управлением рыболовством в мягком режиме (установление рекомендованного вылова). Однако промысел до настоящего времени не ведется. В случае появления интереса со стороны рыбаков, наиболее вероятное место начала промысла – банка Кита-Ямато (Шевцов, 1988 А, Б), которая, исходя из гипотетической схемы пространственно-функциональной структуры ареала командорского кальмара в Японском море (см. рис.

5.62), находится в пределах зоны размножения. Возможные участки вдоль шельфового склона Приморья будут находиться в пределах зоны нагула и не будут затрагивать зону размножения.

Резюмируя изложенное, можно сделать вывод о том, что действующая система регулирования промысла командорского кальмара очень слабо согласуется с особенностями пространственно-функциональной структуры популяций. Практически везде оно осуществляется без учета особенностей его биологии, по формальным признакам. Из пяти основных районов, где ведется или велся масштабный промысел командорского кальмара (см. рис. 6.3), биологически обоснованный режим эксплуатации действует только у Командорских островов. Более того, существование запретной зоны у Командорских островов никак не связано с управлением промыслом кальмара. Ее положительная роль в охране нерестилищ командорского кальмара является случайным совпадением. В остальных районах режим регулирования или неоправданно мягок с биологической точки зрения (Берингово море), или необоснованно жесток и зарегулирован (Восточная Камчатка и Курильские острова). Отрицательно на состоянии запасов командорского кальмара это не сказывается только по той причине, что методов корректной оценки действительной численности командорского кальмара пока не существует, рекомендации по изъятию в настоящее время сильно занижены и уровень промыслового освоения значительно ниже возможного. Это обеспечивает благополучное состояние берингоморской популяции. В отношении охотоморской популяции – эксплуатируется промыслом только небольшой участок ареала, являющийся, по большей части, зоной возвратных миграций, а промысловое воздействие на основу ареала вообще отсутствует.

Основанные на результате такого обзора общие рекомендации по определению основных направлений совершенствования управления запасами командорского кальмара могут состоять из следующих пунктов:

- уровень эксплуатации командорского кальмара в Беринговом море очень незначителен и не оказывает заметного воздействия на состояние популяции, однако, в случае роста вылова следует рассмотреть вопрос об ужесточении режима добычи, так как она ведется, в основном, в зоне размножения, на участках нерестилищ и в сезоны нереста; стабилизирующим фактором является существование охранной зоны

Командорского заповедника. не позволяющей вести промысел на важнейших нерестилищах в районе Командорских островов;

- У Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов действующий режим, подразумевающий установление ОДУ, представляется излишне жестким; промысел в этом районе не оказывает прямого воздействия на зоны размножения берингоморской и охотоморской популяций; он вполне может быть заменен более мягким режимом, с управлением промыслом посредством установления рекомендованного вылова;

- у южных Курильских островов меры регулирования промысла командорского кальмара, с биологической точки зрения, вообще излишни, так как это район является зоной невозвратных миграций (стерильного выселения) для обеих популяций, формирующих население командорского кальмара в этом районе.

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. Широко-оппортунистическая 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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллаев Р.Б. 2009. Основные принципы динамической биогеографии (пелагиаль) // *Vakı Universitetinin xəbərləri*. № 1. P. 114-118.
2. Абдурахманов Г.М., Криволуцкий Д.А., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. 2003. Биогеография. Серия: Высшее образование // М.: Академия, 2003. 480 с.
3. Азовский А.И. 2003. Пространственно-временные масштабы организации морских донных сообществ // Автореф. дисс. доктора биол. наук. М. МГУ им. М.В. Ломоносова. 52 с.
4. Акимушкин И.И. 1954. Головоногие моллюски в питании кашалота // Докл. АН СССР. Т. 96 (3). С. 665-667.
5. Акимушкин И.И. 1963. Головоногие моллюски морей СССР // М. Изд-во АН СССР. 235 с.
6. Алеев Ю.Г. 1976. Нектон // Киев. Наукова Думка. 391 с.
7. Александронец Ю.А., Магарас Ю.И., Нигматуллин Ч.М. 1983. Особенности распространения и структура ареалов нектонных кальмаров семейства *Ommastrephidae* открытых вод Мирового океана в связи с макромасштабной циркуляцией // Систематика и экология головоногих моллюсков. Л. Изд-во ЗИН АН СССР. С. 99-102.
8. Алексанин А.И., Алексанина М.Г. 2006. Мониторинг термических структур поверхности океана по данным ИК-канала спутников NOAA на примере Прикурильского района Тихого океана // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Физические основы, методы и технологии мониторинга окружающей среды, потенциально опасных явлений и объектов. Вып. 3. Т. 2. М. Изд-во «Азбука-2000». С. 9–15.
9. Алексеев Д.О. 1989. Освоение кальмарами семейства *Loliginidae* мелководий, удаленных от шельфа // Современные проблемы рыбохозяйственных исследований. М. Изд-во ВНИРО. С. 29-39.
10. Алексеев Д.О. 1990. Система и эволюция *Myopsida* (Cephalopoda) Нового Света // V Всес. Конф. по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М. Изд-во ВНИРО. С. 76-77.

11. Алексеев Д.О. 1991. Система, филогения, распространение, биология и перспективы промысла кальмаров подотряда *Myopsida* // Дисс. канд. биол. наук. М. ВНИРО. 129 с.
12. Алексеев Д.О. 1992. Систематическое положение имеющих фотофоры кальмаров семейства *Loliginidae* (Cephalopoda, *Myopsida*) // Зоол. ж., 71 (11). С. 12-23.
13. Алексеев Д.О. 1996. 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. С. 37-38.
14. Алексеев Д.О. 2006 А. Новые данные о биологии командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) у Северных Курильских островов // VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М. Изд-во ВНИРО. С. 199-203.
15. Алексеев Д.О. 2006 Б. 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. Т. 16 (1-2). С. 43-46.
16. Алексеев Д.О. 2007. Роль Северных Курильских островов в функциональной структуре ареала популяций командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) // Тр. ВНИРО. Т. 147. С. 246-265.
17. Алексеев Д.О. 2009. Влияние гидрометеорологических факторов на формирование промысловых скоплений командорского кальмара у Северных Курильских островов // Тез. докл. X Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования. Изд-во ПИНРО. С. 14-15.
18. Алексеев Д.О. 2012 А. Влияние гидрометеорологических факторов на формирование скоплений командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1911) (Cephalopoda, Mollusca) у северных Курильских островов // Вопросы рыболовства. № 2 (50). С. 353-364.
19. Алексеев Д.О. 2012 Б. О возможных подходах к эксплуатации запасов командорского кальмара *Berryteuthis magister* с учетом функциональной структуры

ареалов его популяций // Мат. Всерос. науч. конф. посвященной 80-летию юбилею ФГУП "КамчатНИРО". Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 249-257.

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

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

22. Алексеев Д.О. 2017. Индекс размера пищеварительной железы кальмаров как индикатор их биологического состояния на примере командорского кальмара // Тр. ВНИРО. Т. 166. С. 32-42.

23. Алексеев Д.О. 2018. Представление о пространственно-функциональной структуре ареала охотоморской популяции командорского кальмара *Berryteuthis magister* // Вопросы рыболовства. Т. 19 (2). С. 150-162.

24. Алексеев Д.О., Бизиков В.А. 1986. Некоторые черты биологии и экологии командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) в районе о. Симушир в январе 1985 г. // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М., Изд-во ВНИРО. С. 50-57.

25. Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Архипкин А.И., Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М. 1996. Гидробиологические работы // 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. С. 10-13.

26. Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Ботнев Д.А., Лищенко Ф.В. 2018. История развития промысла командорского кальмара в водах России и его современное состояние // Тр. ВНИРО. Т. 170. С. 90-104.

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

28. Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Хромов Д.Н. 1986. Подводные наблюдения за командорским кальмаром. IV Всесоюзная конференция по промысловым беспозвоночным // Севастополь. Тезисы докладов. С. 126-127.
29. Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Помозов А.А., Хромов Д.Н. 1989. Подводные наблюдения за поведением и распределением командорского кальмара и других головоногих моллюсков в северной части Тихого океана // Подводные исследования в биоокеанологических и рыбохозяйственных целях. М. Изд-во ВНИРО. С. 66-77.
30. Алексеев Д.О., Буяновский А.И., Бизиков В.А. 2018. Принципы построения единой стратегии регулирования промысла крабов и крабоидов морях России. Вопросы рыболовства. Т. 18 (1). С. 21-41.
31. Алексеев Д.О., Горничных А.В. Новый вид брюхоногого моллюска *Buccinum fraussenii* sp. nov. (Gastropoda, Buccinidae), с замечаниями о внутривидовой структуре *Buccinum scalariforme* Beck in Møller, 1842 // Ruthenica: Русский малакологический журнал, 2009. Т. 19 (1). С. 1-18.
32. Алексеев Д.О., Фролов Д.С. 2007. 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.
33. Алексеев Д.О., Зименко Н.П., Нигматуллин Ч.М. 2020. Новые данные об особенностях питания командорского кальмара в Беринговом море // Тр. ВНИРО. Т. 177. С. 6-19
34. Алексеев Д.О., Лищенко Ф.В., Кивва К.К. 2017. Новый метод оценки биомассы командорского кальмара *Berryteuthis magister* // Вопросы рыболовства, Т. 18 (2). С. 216-230.
35. Алексеев Д.О., Нигматуллин Ч.М. 1996. Питание командорского кальмара в Олюторско-Наваринском районе // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: 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. С. 40-43.
36. Алексеев Д.О., Нигматуллин Ч.М. 2000. Питание командорского кальмара *Berryteuthis magister* и его роль в питании некоторых массовых видов рыб западной части Берингова моря. // Морские моллюски. Вопросы таксономии, экологии и

филогении. Автореф. докл. V (XIV) совещания по изучению моллюсков, Санкт-Петербург, 27-30 ноября 2000 г. с.17-18.

37. Алексеев Д.О., Нигматуллин Ч.М. 2002. Трофические взаимоотношения командорского кальмара *Beryteuthis magister* с двумя массовыми видами рыб – *Albatrossia pectoralis* и *Theragra chalcogramma* в Беринговом море. // "VI Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО. С. 126-129.

38. Алексеев Д.О., Феоктистов Е.И. 2005. Рейсовый отчет о работе судна П-0908 "Иоланта" по исследованию командорского кальмара и шельфовых видов рыб в экосистеме Северных Курильских островов в Северо-Курильской зоне (подзона 6103.1 – тихоокеанская сторона) в период с 17 августа по 14 декабря 2005 г. // М. ВНИРО. 42 с. MS

39. Антонов Н.П. 1991. Биология и динамика численности восточнокамчатского минтая // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Владивосток. 23 с. MS

40. 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. 2016. Рыболовство в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2013 г. // Тр. ВНИРО. Т. 160: 133-211

41. Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л., 1997 А. Химическая основа биопродуктивности Охотского моря // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 86-92.

42. Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л., 1997 Б. Сезонные изменения содержания биогенных элементов в Охотском море как основа для оценки продукции фитопланктона // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 92-97.

43. Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л., Сапожников В.В. 1995. Сезонные изменения запасов биогенных элементов в в эвфотическом слое и оценка первичной продукции в Беринговом море // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 162-178.

44. Арнольди К.В. 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // Зоол. ж., Т. 36 (11). С. 1609-1629.

45. Арсеньев В.С. 1967. Течения и водные массы Берингова моря // М. Наука. 135 с.
46. Архипкин А.И. 1988. Сравнительный анализ отметок роста периодичностью менее года на статолитах кальмаров и отолитах рыб // Биологические науки. Т. 11. С. 5-18.
47. Архипкин А.И. 1989. Рост и возраст кальмаров семейства *Ommastrephidae* // Автореф. дисс. канд. биол. наук. М. ИОАН СССР. MS. 25 с.
48. Архипкин А.И. 1996 А. Рост и возраст командорского кальмара в Беринговом море // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: Научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 88-95.
49. Архипкин А.И. 1996 Б. Рост и возраст командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: Научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 143-144.
50. Архипкин А.И., Бизиков В.А. 1996. Возрастная структура молоди командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: Научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 96-101.
51. Архипкин А.И., Бизиков В.А., Верхунов А.В. 1996. Размерно-возрастная структура, вертикальное распределение и возможные пути миграции молоди командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 145-148.

52. Архипкин А.И., Мурзов С.А. 1985. Методика обработки статолитов для изучения роста и определения возраста кальмаров // Зоол. ж. Т. 64(11). С. 1721-1726.
53. Астафьев С.Э. 2004. Обоснование техники и тактики рационального тралового промысла минтая // Автореф. дисс. канд. техн. наук. Владивосток, ТИНРО-Центр. 23 с.
54. Атлас океанов. 1974. Т. 1. Тихий океан // Изд-во ГУНиО. 302 с.
55. Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море. 2003. Под ред. В.П. Шунтова, Л.Н. Бочарова // М.: Нац. рыб. ресурсы, 1040 с.
56. Аюпов И.Р. 2003. Некоторые особенности осеннего распределения потенциально промысловых головоногих моллюсков у Восточного Сахалина // Тр. СахНИРО. Т. 5. С. 184-199.
57. Бабаян В.К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ) // М.: Изд-во ВНИРО. 192 с.
58. Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И., Васильев Д.А., Ильин О.И., Ковалев Ю.А., Михайлов А.И., Михеев А.А., Петухова Н.Г., Сафаралиев И.А., Четыркин А.А., Шереметьев А.Д. 2018. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов // М., Изд-во ВНИРО. 312 с.
59. Багров А.А. 1982. О зараженности кальмаров северной части Тихого океана личинками анизакид (Nematoda, Anisakidae) // Паразитология. Т. 16 (3). С. 200-203.
60. Базанов С.И. 1986. Пищевое поведение кальмара-дозидикуса и некоторые количественные аспекты его питания // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М., Изд-во ВНИРО. С. 124-131.
61. Баланов А.А., Радченко В.И. 1995. Состав и распределение рыб мезо- и батипелагиали Берингова и Охотского морей // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 335-343.
62. Бандурин К.В., Карпинский М.Г. 2015. Креветки северной части Охотского моря // М., Изд-во ВНИРО. 214 с.
63. Баталин А.М. 1964. О водообмене Берингова моря с Тихим океаном. Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Тихого океана // Тр. ВНИРО, Т. 49 – Изв. ТИНРО, Т. 51. С. 7-16.
64. Бей-Биенко Г.Я. 1980. Общая энтомология // М.: Изд-во «Высшая школа». 416 с.

65. Беклемишев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 65 (2). С. 41-50.
66. Беклемишев К.В. 1967. Биогеографическое деление пелагиали Тихого океана в пределах поверхностных и промежуточных вод // Биология Тихого океана. I. Планктон. М., Изд-во «Наука». С. 98-169.
67. Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали // М. «Наука». 291 с.
68. Беклемишев К.В. 1982. О природе биогеографических доказательств // Морская биогеография. М. «Наука». С. 5-11.
69. Беклемишев К.В., Парин Н.В., Семина Г.И. 1977. Пелагиаль. Океанология. // Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. IV. Биогеография океана. М. Изд-во «Наука». С. 219-261.
70. Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии // М. Изд-во «Наука». 504 с.
71. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989 А. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1 // М. «Мир». 667 с.
72. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989 Б. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2 // М. «Мир». 477 с.
73. Бизиков В.А. 1991. Гладиус кальмаров: использование для изучения роста, возраста, внутривидовой структуры и эволюции (на примере семейства Ommastrephidae) // Автореф. дисс. канд. биол. наук. М. ВНИРО. 27 с.
74. Бизиков В.А. 1996 А. Атлас морфологии и анатомии гладиуса кальмаров // М. Изд-во ВНИРО. 248 с.
75. Бизиков В.А. 1996 Б. Командорский кальмар в Беринговом море: роль в экосистемах и биоценологические связи, история и перспективы промысла и задачи исследований // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: Научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 6-8.
76. Бизиков В.А. 1996 В. Размерно-половой состав уловов кальмара в 1995 г. // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в

западной части Берингова моря: Научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 43-74.

77. Бизиков В.А. 1996 Г. Распределение и запас командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: Научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 82-87.

78. Бизиков В.А. 1996 Д. Сезонная и межгодовая изменчивость размерно-половой и возрастной структуры уловов командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: Научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море (Биоресурсы морей России). М.: Изд-во ВНИРО. С. 144-145.

79. Бизиков В.А. 1996 Е. Перспективы промысла командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря // 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. С. 155-157.

80. Бизиков В.А., Алексеев Д.О. 1999. Ресурсы командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря и перспективы их рационального использования // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Тез. докл. Петропавловск-Камчатский. С. 45-46.

81. Бизиков В.А., Алексеев Д.О., Алексеева Е.И., Архипкин А.И., Буланов В.И., Кровнин А.С., Леонтьев С.Ю., Нигматуллин Ч.М., Селютин А.П. 1997. Анализ сезонной изменчивости распределения, численности, структуры запаса, репродуктивной биологии и среды обитания командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря в мае - декабре 1996 года // Отчет о работах по Программе

совместных российско-японских исследований командорского кальмара в Беринговом море). М. ВНИРО. 140 с. MS

82. Бизиков В.А., Буяновский А.И., Гончаров С.М., Поляков А.В., Попов С.Б., Сидоров Л.К. 2013. Базы данных и геоинформационные системы в управлении водными биологическими ресурсами // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов: материалы Первой научной школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 100-летию со дня рождения проф. П.А. Моисеева. М.: Изд-во ВНИРО, 2013. С. 108–133.

83. Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. 2007. Географическая информационная система «Картмастер» // Рыбное хозяйство. №1. С. 96-99.

84. Бизиков В.А., Сидоров Л.К., Алексеев Д.О., Буяновский А.И. 2018. Динамика численности и размерного состава камчатского краба в Баренцевом море в период 2003-2016 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 172. С. 91-127.

85. Бизиков В.А., Филиппова Ю.А., Алексеев Д.О. 2002. Российский промысел головоногих моллюсков: прошлое, настоящее, перспективы развития // VI Всерос. Конф. по промысловым беспозвоночным. Тезисы докладов. М. Изд-во ВНИРО. С. 11-14.

86. Богданов К. Т., Мороз В. В. 2000. Структура, динамика и гидролого-акустические характеристики вод проливов Курильской гряды // Владивосток. Изд-во Дальнаука. 152 с.

87. Бочарова Е.С., Толочкова М.Е. 2013. Проведение сравнительного молекулярно-генетического анализа командорского кальмара из различных участков ареала // Отчет ФГУП «ВНИРО» по подразделу календарного плана «Исследование популяционно-генетической структуры и видового состава промысловых видов беспозвоночных». 6 с. MS.

88. Булатов О.А. 2004. Минтай (*Theragra chalcogramma*) Берингова моря: размножение, запасы и стратегия управления промыслом // Автореф. дисс. докт. биол. наук. М. ВНИРО. 379 с.

89. Бурков В.А. 1963. Некоторые результаты океанографических наблюдений экспресс-методами к востоку и югу от Японии // Океанологические исследования. № 9. Изд-во АН СССР. С. 32-41.

90. Бурков В.А., Павлова Ю.В. 1963. Геострофическая циркуляция на поверхности северной части Тихого океана в летнее время // Океанологические исследования. № 9. Изд-во АН СССР. С. 21-31.
91. Буруковский Р.Н., Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Цымбал М.А. 1977. Методические основы разработки шкал зрелости репродуктивной системы самок кальмаров на примере *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) // Зоол. ж. Т. 52. Вып. 12. С. 1781–1791.
92. Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных // М. Изд-во ВНИРО. 306 с.
93. Буяновский А.И., Алексеев Д.О. 2017. Промысловая статистика как индикатор состояния запаса промысловых беспозвоночных // Вопросы рыболовства. Т. 18 (3). С. 368-382.
94. Вдовин А.Н., Смирнов А.В. 1992. Пространственная структура и миграции половозрелого минтая *Theragra chalcogramma* Pallas (Gadidae) в Охотском море // Биологические ресурсы Тихого океана. М. Изд-во ВНИРО. С. 5-19.
95. Вернадский В.И. 1978. Живое вещество // М. «Наука». 358 с.
96. Верхунов А.В. 1995. Роль гидролого-гидрохимических процессов на шельфе Берингова моря в формировании продуктивности // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 52-78.
97. Верхунов А.В. 1996 А. Гидрологическая обстановка в августе и октябре 1995 г. // 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. С.25-37.
98. Верхунов А.В. 1996 Б. Роль океанографических факторов в формировании скоплений командорского кальмара и донных рыб // 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. С. 150-155.

99. Верхунов А.В. 1997. Развитие представлений о крупномасштабной циркуляции Охотского моря // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 8-19.
100. Верхунов А.В., Рид Р.К., Ткаченко Ю.К., Крюков В.В. 1995. Крупномасштабная изменчивость циркуляции Берингова моря (по результатам экспедиций 1990-1992 гг.) // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 39-52.
101. Виноградов Л.Г. 1969. О механизме воспроизводства запасов камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) в Охотском море у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. Т. 65. С. 337-344.
102. Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я. 1990. Стратегия питания минтая // Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 123-132.
103. Второв П.П., Дроздов Н.Н. 2001. Биogeография // М. Изд-во ВЛАДОС-ПРЕСС. 304 с.
104. Гебрук А.В (отв. ред.) 2002. Биология гидротермальных систем // М. КМК Пресс. 543 с.
105. Гершанович Д.Е. 1962. Новые данные о современных отложениях Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. 46. С. 128-163.
106. Гиляров А.М. 1990. Популяционная экология // М. Изд-во МГУ. 191 с.
107. Глубоков А.И. 2005. Биология и популяционная структура минтая *Theragra chalcogramma* северной части Берингова моря // Автореф. дисс. докт. биол. наук. М. ВНИРО. 48 с.
108. Глубоков А.И., Алексеев Д.О., Бизиков В.А., 2000. О каннибализме минтая в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопросы рыболовства, №1 (4). С. 91-97.
109. Глубоков А.И., Котенев Б.Н. 2006. Популяционная структура минтая *Theragra chalcogramma* северной части Берингова моря // М. Изд-во ВНИРО. 199 с.
110. Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб // М. Наука. 343 с.
111. Глубоковский М.К., Тарасюк С.Н., Зверькова Л.М., Семеняк Л.В., Зименко Н.П., Мурзов Н.Н., Петрова Н.В., Скакун В.А. 2011. Сырьевая база российского

рыболовства в 2011 году (районы российской юрисдикции) (справочно-аналитические материалы) // М. Изд-во ВНИРО. 497 с.

112. Глуховский Б.Х., Гоптарев Н.П., Терзиев Ф.С. (ред.) 1998. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. IX. Охотское море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. 342 с.

113. Голиков А.Н. 1982. О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии // Морская биогеография. М. «Наука». С. 94-98.

114. Голиков А.Н. 1987. Эволюционные аспекты адаптации моллюсков к условиям внешней среды // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. VIII Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Л. Изд-во «Наука». С. 4-5.

115. Горбатенко К.М. 2009. Сезонные изменения размерного состава массовых видов зоопланктона (эвфаузиид, гипериид, сагитт и крылоногих) Охотского моря и прилегающих вод // Изв. ТИНРО. Т. 156. С. 174-191.

116. Горбатенко К.М. 2018. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море. // Автореф. дисс. докт. биол. наук. Владивосток. 47 с.

117. Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е., Надточий В.А., Савин А.Б. 2013. Трофические отношения и бенто-пелагические связи на западнокамчатском шельфе по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N // Изв. ТИНРО. Т. 175. С. 3-25.

118. Горбатенко К.М., Шевцов Г.А., Чучукало В.И. 2003. Особенности питания командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) и его пищевые отношения с минтаем над свалом о-вов Симушир и Парамушир в весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 135. С. 221-230.

119. Горбатенко К.М., Чучукало В.И., Шевцов Г.А. 1995. Суточный рацион двух массовых видов кальмаров в Беринговом и Охотском морях в осенне-зимний период // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 349-357.

120. Гурикова З.Ф., Винокурова Т.Т., Натаров В.В. 1964. Схема ветровой циркуляции течений Берингова моря в августе 1959 и 1960 г. // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Тихого океана. Тр. ВНИРО, т. 49 – Изв. ТИНРО, т. 51. С. 51-76.

121. Давыдов Л.К., Дмитриева А.А., Конкина Н.Г. Общая гидрология // Гидрометеоздат. Л. 1973. 462 с.

122. Дарницкий В.Б., Булатов Н.В. 1997. Охотоморские вихри Прикурильского района // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 36-39.
123. Добровольский А.Д., Залогин Б.С. 1982. Моря СССР // М., Изд-во МГУ. 192 с.
124. Долганов В.Н., Савельев П.А. 2010. О формировании глубоководной ихтиофауны Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 85-90.
125. Дулепова Е.П., Лапшина В.И., Благодеров А.И. 1990. Элементы функционирования пелагической экосистемы японского моря // Изв. ТИНРО, Т. 111. С. 146-152.
126. Дьяков Б.С., Никитин А.А., Павлычев В.П. 1997. Пространственная изменчивость структуры вод Охотского моря и прилегающей части Тихого океана в сентябре 1993 г. // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 40-45.
127. Егорова Э.Н., Сиренко Б.И. 2010. Промысловые, перспективные для промысла и кормовые беспозвоночные российских морей // М.-СПб. Товарищество научных изданий КМК. 285 с.
128. Ермаков Ю.К., Карякин К.А. 2003. Состав прилова при промысле минтая в Охотском и Беринговом морях // Вопросы рыболовства. Т. 4(3). С. 423-434.
129. Ефимкин А.Я. 2014. Питание взрослого японского морского леща *Brama japonica* в Тихом океане и Японском море // Изв. ТИНРО. Т. 176. С. 210-215.
130. Жабин И.А., Лобанов В.Б., Ватанабе С., Ваquita М., Таранова С.Н. 2010. Водобмен между Беринговым морем и Тихим океаном через Камчатский пролив // Метеорология и гидрология. №3. С. 84-92.
131. Жирков И.А. (при участии Азовского А.И., Максимовой О.В.) 2010. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса // М. Т-во научных изданий КМК. 453 с.
132. Жирков И.А., Леонтович М.К. 2012. О природе биогеографических границ // Мат. конф. к 80-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова. М. Т-во научных изданий КМК. С. 70-75.
133. Жирков И.А. 2017. Био-география // Общая и частная: суши, моря и континентальных водоёмов. М. Т-во научных изданий КМК. 568 с.

134. Жукова Л.А. 2008. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров. Изд-во «Лобань». С. 240-260.
135. Замотайлов А.С., Попов И.Б., Белый А.И. 2009. **Экология насекомых**. Краткий курс лекций // Краснодар: КубГАУ, 184 с.
136. Захаров В.М., Трофимов Е.И. 2014. Гомеостатические механизмы биологических систем: гомеостаз развития // Онтогенез. Т. 45, № 3. С. 138-150
137. Захаров Л.А. 1998. Введение в промышленную океанологию // Калинингр. ун-т. Калининград. 84 с.
138. Зевина Г.Б. 1981-1982. Усоногие раки подотряда *Lepadomorpha* (Cirripedia, Thoracica) Мирового океана. Ч. I-II. // Л.: Наука. 407, 223 с.
139. Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР // М. Изд-во АН СССР, 739 с.
140. Зуев Г.В., Несис К.Н. 1971. Кальмары (биология и промысел) // М. Пищевая промышленность. 360 с.
141. Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н. 1985. Нектонные океанические кальмары // М. «Агропромиздат». 224 с.
142. Зуенко Ю.И. 1994 А. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток. ТИНРО. С. 20-39.
143. Зуенко Ю.И. 1994 Б. Холодный подповерхностный слой в Японском море // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток. ТИНРО. С. 40-45.
144. Иванов Д.Л., Сысоев А.И. 2009. Моллюски в мировой кулинарии // М. Товарищество научных изданий КМК. 368 с.
145. Иванов О.А. 2013. Нектон Дальневосточных морей и сопредельных тихоокеанских вод России: динамика видовой и пространственной структуры, ресурсы // Автореф. дисс. доктора биол. наук. Владивосток. ТИНРО-Центр. 47 с. MS
146. Игнатова Т.А., Родина Т.В., Лищенко Ф.В., Моисеев С.И., Алексеев Д.О. 2019. Изменения качества и пищевой ценности мантии командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) в зависимости от продолжительности его хранения в накопителе судна // Тр. ВНИРО. Т. 176. С. 133-144.

147. Карасёв А.Н. 2014. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел // Магадан. Изд-во «Новая полиграфия». 194 с.
148. Карасёв А.Н., Карпинский М.Г. 2018. Пространственное распределение и функциональная структура ареала краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря // Труды ВНИРО. Т. 172. С. 27-47.
149. Карпушин М.А., Сапожников В.В., Толмачев Д.О. 1997. Подъем вод над банкой Кашеварова и его влияние на вынос биогенных элементов в эвфотический слой // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 29-35.
150. Катугин О.Н. 1989 А. Внутривидовая генетическая дифференциация командорского кальмара // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. Тез. докл. Владивосток. С. 37-38.
151. Катугин О.Н. 1989 Б. Изучение родственных связей между различными видами кальмаров семейства Gonatidae методом электрофореза белков // Биология и рациональное использование гидробионтов, их роль в экосистемах. Тез. докл. Владивосток. С. 14-15.
152. Катугин О.Н. 1998. Командорский кальмар *Berryteuthis magister* (Berry, 1913): внутривидовая изменчивость, пространственная и таксономическая дифференциация // Дисс. канд. биол. наук. Владивосток. 283 стр.
153. Катугин О.Н., Кулик В.В., Михайлов А.И. 2014. Проверка статистической достоверности влияния климатических факторов на производительность промысла командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) в районе Курильских островов // Тр. ВНИРО. Т. 151. С. 81-86.
154. Катугин О.Н., Шевцов Г.А. 2012. Головоногие моллюски морей Дальнего Востока России и прилегающей акватории Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 170. С. 92-98.
155. Кауфман З.С. 1976. Экологические закономерности нереста массовых видов беломорских беспозвоночных // Зоол. ж. Т. 55 (1). С. 5-15.
156. Кафанов А.И. 2005 А. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии // Владивосток. Изд-во Дальневосточного университета. 208 с.
157. Кафанов А.И. 2005 Б. Континуальность и дискретность геомериды: биономический и биотический аспекты // Журн. общ. биол. Т. 66 (1). С. 28-54.

158. Кафанов А.И., Кудряшов В.А. 2000. Морская биогеография // М. «Наука». 176 с.
159. Кизеветтер И.В. 1962. Лов и обработка промысловых беспозвоночных Дальневосточных морей // Владивосток. Приморское кн. изд-во. 223 с.
160. Клитин А.К. 2002. Распределение, биология и функциональная структура ареала камчатского краба в водах Сахалина и Курильских островов // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Южно-Сахалинск. СахНИРО. 25 с. MS
161. Ковалев Н.Н., Эпштейн Л.М., Федорец Ю.А., Шевцов Г.А., Бресткин А.П., Розенгарт Е.В., Хованский А.Е. 1990. Способ определения популяционной принадлежности командорских кальмаров. (51)5 А 01 К 61/00. Бюл. Р 2 (71). Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии и Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова.
162. Кожевников Г.А. 1908. Основы понятия зоогеографии // Охотничья энциклопедия. Т. 1. С. 1-25.
163. Колотовкин Б.М., Нигматуллин Ч.М. 2002. История и основные результаты функционирования комплексной целевой программы «Кальмар» // VI Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным. Тезисы докладов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 133-137.
164. Кондаков Н.Н. 1941. Головоногие моллюски Дальневосточных морей СССР // Исследования ДВ морей СССР. Т. 1. С. 216-255.
165. Косенок Н.С., Свиридов В.В. 2006. Питание и вертикальные миграции некоторым массовых видов мезопелагических рыб в Беринговом море осенью 2004 г. // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 67-79.
166. Котенев Б.Н. 1995. Динамика вод как важнейший фактор долгопериодной изменчивости биопродуктивности вод и воспроизводства рыбных запасов Берингова моря // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 7-39.
167. Кузнецов В.В., Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н. 2008. Популяционная структура, динамика численности и регулирование промысла минтая в северной части Охотского моря // М. Изд-во ВНИРО. 174 с.

168. Кузнецова Н.А. 2004. Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Владивосток. ТИНРО-Центр. 24 с.
169. Кузнецова Н.А., Федоренко Ю.А. 1987. О питании командорского кальмара *Beryteuthis magister* // Биология моря, № 1. С. 71-73.
170. Кушинг Д.Х. 1979. Морская экология и рыболовство // М., «Пищевая промышленность». 288 с.
171. Лапко В.В. 2002. Результаты исследований nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 929-939ю
172. Лаптиховский В.В. 1995. Механизмы формирования репродуктивных стратегий кальмаров семейства оммастрефида: Плодовитость, длительность эмбрион. развития и смертность // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Калининград, КГТУ. 27 с.
173. Лаптиховский В.В. 2005. Экология размножения колеоидных головоногих моллюсков // Дисс. докт. биол. наук. М. ВНИРО. 321 с. MS
174. Лапшина В.И., Муравьева О.Е., Степаненко И.Г. 1990. Сезонные и межгодовые изменения в количественной характеристике сетного планктона из вод экономических зон СССР и КНДР // Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 133-145.
175. Леонов А.К. 1960. Охотское море // Региональная океанография. Ч. 1. Гидрометеиздат. С. 186-290.
176. Леонова Т.В. 2013. Механизмы адаптации *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. к различным экологическим факторам // Modern Phytomorphology. Vol. 4. P. 143-146.
177. Лёвушкин С.И. 1982. Проблема островных фаун в свете отношений биогеографии и экологии // Морская гидробиология. М. «Наука». С. 26-51.
178. Линдберг Г.У. 1965. Крупные планетарные колебания уровня океана и палеогеография четвертичного периода // Основные проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука. 1965. С. 135-142.
179. Липская Н.Я. 1986. Возможная величина суточных рационов у эпипелагических кальмаров // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. Сборник научных трудов. М. Изд-во ВНИРО. С. 154-163.
180. Лиховид А.А. 2001. Современная зоогеография: структура, междисциплинарные парадигмы и место геоэкологии в ней // Вестн. Ставропольского гос. унив. № 28. С. 130-141.

181. Лищенко Ф.В. 2010. Рейсовый отчет о работе судна П-0908 "Иоланта" по программе научно-исследовательских работ по оценке состояния запасов промысловых гидробионтов (командорского кальмара) шельфа и материкового склона зоны Северо-Курильская и подзоны Петропавловско-Командорская в период с 24 сентября по 1 ноября 2010 г. // М. ВНИРО. 45 с. MS

182. Лищенко Ф.В. 2012. Рейсовый отчет о работе судна П-0908 "Иоланта" по программе научно-исследовательских работ по оценке состояния запасов промысловых гидробионтов (командорского кальмара) шельфа и материкового склона зоны Северо-Курильская и подзоны Петропавловско-Командорская в период с 28 августа по 29 сентября 2012 г. // М. ВНИРО. 37 с. MS

183. Лищенко Ф.В. 2015 А. Новейшая история промысла командорского кальмара *Berryteuthis magister* у Северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Промысловые беспозвоночные: VIII Всерос. науч. конф. по промысловым беспозвоночным: материалы докладов. Калининград. Изд-во ФГБОУ ВПО "КГТУ". С. 191-193.

184. Лищенко Ф.В. 2015 Б. Состав скоплений и динамика биологического состояния командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) в районе Северных Курильских островов в весенне-летний период 2014 г. // Тр. ВНИРО, Т. 154. С. 31-37.

185. Лищенко Ф.В., Лищенко А.В. 2016. Состав промысловых скоплений командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) в районе северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в летне-осенний период 2015 года // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 40. С. 57-60.

186. Лищенко Ф.В., Лищенко А.В. 2017. Внутривидовая изменчивость обликов статолитов командорского кальмара (*Berriteuthis magister*, Berry 1913) // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. Мат. V науч.-практ. конф. мол. уч. М.: Изд-во ВНИРО. С. 175-179.

187. Лищенко Ф.В., Алексеев Д.О., Лищенко А.В. 2018 А. Использование шкал стадий зрелости репродуктивной системы в исследованиях командорского кальмара // Тр. ВНИРО. Т. 171. С. 26-38.

188. Лищенко Ф.В., Лищенко А.В., Зуев М.А. 2016. Биологическое состояние командорского кальмара (*Berryteuthis magister*, Berry, 1913) в районе Северных

Курильских островов в промысловый период 2015 г. // Научн. конф. «Биоразнообразие и эволюция», посв. памяти академика О.Г. Кусакина. ННЦМБ ДВО РАН. Владивосток: С. 127-132.

189. Лищенко А.В., Лищенко Ф.В., Perez-Raya C. 2018 Б. Использование клювов в определении возраста командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) // Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире: материалы III научной школы молодых учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина. М.: Изд-во ВНИРО. С. 108.

190. Лоция Охотского моря. 1974. Выпуск 1. Южная часть моря // Изд-во ГУНИО. 334 с.

191. Лучин В.А. 2008. Термический режим вод дальневосточных морей (Японского, Охотского, Берингова) // Автореф. дисс. доктора географических наук. Владивосток. ТОИ ДВО РАН. 48 с.

192. Малышев А.А., Раилко П.П. 1986. Океанологические особенности формирования скоплений командорского кальмара у о-ва Симушир // IV Всес. Конф. по промысловым беспозвоночным. М. Изд-во ВНИРО. С. 153-154.

193. Маркина Н.П., Хен Г.В. 1990. Основные элементы функционирования пелагических сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 79-93.

194. Марти Ю.Ю. 1980. Миграции морских рыб // М.: Пищевая промышленность. 248 с.

195. Мельников С.П. 2013. Окунь-клювач *Sebastes mentella* Атлантического и Северного ледовитого океанов (популяционная структура, биология, промысел) // Автореф. дисс. докт. биол. наук. М. ВНИРО. 48 с.

196. Мельниченко А.Л. 2007. Возраст командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) из района северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Курсовая работа студента 4 курса Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. М. 38 с. MS

197. Мещерякова И.М. 1964. Количественное распределение планктона в юго-восточной части Берингова моря летом 1958 и 1959 г. // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Тихого океана. Тр. ВНИРО, Т. 49 – Изв. ТИНРО, Т. 51. С. 141-150.

198. Микулич Л.В., Казак Л.П. 1971. Опыт содержания тихоокеанского кальмара в искусственных условиях // Экология. № 3. С. 94-96.
199. Михайлов Ю.Е. 2018. Биогеография. Раздел ареалогия. Типология ареалов // РИО УГЛТУ. 18 с.
200. Михайловский Г.Е., Захваткин Ю.А. 1986. Типы биологических систем и возможные аспекты их рассмотрения // Журн. общ. биол. Т.47(6). С.759-768.
201. Млынар Е.В., 2011. Особенности экологии и перспективы промысла головоногих моллюсков северной части Японского моря (Татарский пролив) // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Владивосток. ТИНРО-Центр. 20 с. MS
202. Моисеев С.И. 2001. Вертикальное распределение и поведение нектонных кальмаров сем. *Ommastrephidae* и некоторых других групп головоногих // Автореф. канд. дисс. биол. наук. М. ВНИРО. MS. 25 с.
203. Моисеев С.И., Лищенко Ф.В. 2015. Влияние абиотических факторов на микромасштабные скопления командорского кальмара в районе северных Курильских островов // Промысловые беспозвоночные: VIII Всерос. науч. конф. по промысловым беспозвоночным: материалы докладов. Калининград. Изд-во ФГБОУ ВПО "КГТУ". С. 196-198.
204. Мокрин Н.М. 2006. Экология и перспективы промысла тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus* в Японском море // Дисс. канд. биол. наук. Владивосток. ТИНРО-Центр. 197 с. MS
205. Мордкович В.Г. 2005. Основы биогеографии // М. Товарищество научных изданий КМК. 236 с.
206. Мороз И.Ф. 2008. Формирование теплозапаса и динамика вод элементов структуры бароклинного слоя Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 152. С. 271-281.
207. Мороз И.Ф. 2011 А. Особенности структуры водообмена Охотского моря и Тихого океана через Курильские проливы // Вопросы промысловой океанологии. № 8 (1). С. 224-239.
208. Мороз И.Ф. 2011 Б. Восточно-Сахалинское течение: истоки, положение, характеристики // Вопросы промысловой океанологии. №8(2). С. 178-193.
209. Морошкин К.В. 1966. Водные массы Охотского моря // М. Изд-во «Наука». 66 с.

210. Мусаева Э.И., Колосова Е.Г. 1995. Распределение зоопланктона Берингова моря // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 318-329.
211. Налетова Н.А., Сапожников В.В., Метревели М.П. 1997. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 98-103.
212. Натаров В.В. 1963. О водных массах и течениях Берингова моря. Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Тихого океана // Тр. ВНИРО, т. 48 – Изв. ТИНРО, т. 50. С. 111-133.
213. Наумов Н.П. 1963. Экология животных // М. Высшая школа. 618 с.
214. Наумов Н.П. 1977. Популяционная экология (очерк проблем и задач). // Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. Изд-во МГУ. С. 3-23.
215. Наумова Л.Г., Миркин М.Б. 2005. Основы общей экологии // Университетская книга. 240 с.
216. Нейман А.А. 1974. К ландшафтному районированию шельфов Мирового океана // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л. ЗИН АН СССР. С. 15-16.
217. Нейман А.А. 1988. Количественное распределение и трофическая структура бентоса шельфов Мирового океана // М. Изд-во ВНИРО. 101 с.
218. Несис К.Н. 1971. Семейство Gonatidae – массовые кальмары Северной Пацифики (распространение, экология, система и филогения) // Моллюски: пути, методы и итоги их изучения. № 4. Л. «Наука». С. 63-65.
219. Несис К.Н. 1973 А. Система, филогения и эволюция кальмаров семейства Gonatidae // Зоол. ж. Т. 52 (11). С.1626-1638.
220. Несис К.Н. 1973 Б. Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных. Т. 2. С. 8-59.
221. Несис К.Н. 1977. Популяционная структура кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1830) (Ommastrephidae) в тропической Западной Пацифике // Тр. ИОАН СССР. Т. 107. С. 15-29.

222. Несис К.Н. 1982. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана // М.: Изд-во «Легкая и пищевая промышленность». 360 с.
223. Несис К.Н. 1985. Океанические головоногие моллюски: Распространение, жизненные формы, эволюция // М. «Наука» 286 с.
224. Несис К.Н. 1986. Кальмары *Berryteuthis magister* и *Gonatopsis borealis* в Охотском море // IV Всес. Конф. по промысловым беспозвоночным. М. Изд-во ВНИРО. С. 146-147.
225. Несис К.Н. 1987. Тейтофауна Охотского моря // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. VIII Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Л. Изд-во «Наука». С.129-132.
226. Несис К.Н. 1989. Тейтофауна Охотского моря. Биология кальмаров *Berryteuthis magister* и *Gonatopsis borealis* // Зоол. ж. Т. 68 (9). С.45-56.
227. Несис К.Н. 1999. Длительность инкубации яиц у высокоширотных и глубоководных головоногих моллюсков: попытка расчета и экологические последствия // Биология моря. Т. 25 (6). С. 4666-474.
228. Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М. 2000. Принципы построения многоаспектной классификации жизненных стратегий на примере головоногих моллюсков // Морские моллюски: вопросы таксономии, экологии и филогении. СПб. ЗИН РАН. С. 60-62.
229. Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М. 2003. Жизненная форма и возможности использования этого понятия в анализе эволюционных стратегий жизненных циклов // Журн. общ. биол. Т. 64 (3). С. 227-237.
230. Нехаев И.О. 2009. Жизненные формы бентосных брюхоногих моллюсков в районе архипелага Земля Франца-Иосифа // Доклады Академии наук. Т. 424 (5). С. 709-711.
231. Нигматуллин Ч.М. 2000. Резорбция ооцитов у головоногих моллюсков: история вопроса, предварительная типизация и гипотеза о роли в регуляции уровня реализуемой плодовитости // Морские моллюски: вопросы таксономии, экологии и филогении. СПб. ЗИН РАН. С. 65-67.
232. Нигматуллин Ч.М. 2002. Экология и промысел аргентинского кальмара: обзор // VI Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М. Изд-во ВНИРО. С. 158-161.

233. Нигматуллин Ч.М. 2004. К теории жизненных циклов паразитов. Терминология и классификация хозяев по их роли в жизненных циклах гельминтов // Материалы I и II международных чтений, посвященных памяти и 85-летию со дня рождения С.С. Шульмана. Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 96-119.

234. Нигматуллин Ч.М. 2006. Состояние российского и мирового промыслов головоногих и их перспективы // VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М. Изд-во ВНИРО. С. 207-210.

235. Нигматуллин Ч.М. 2007. О неучитываемых артефактах при изучении питания головоногих моллюсков // Моллюски: морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. 7 (16) совещание по изучению моллюсков. СПб., ЗИН РАН. С. 189-192.

236. Нигматуллин Ч.М. 2009. Два направления становления эунектона в эволюции кальмаров и других групп океанических эунектеров // Мат. Всерос. совещания «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия» М.: Палеонтологический институт РАН. С. 24-26.

237. Нигматуллин Ч.М. 2010 А. Типы эколого-поведенческих стратегий и направления нектогенеза эунектонных океанических рыб // Мат. IV Всерос. конф. «Поведение рыб». М., Изд-во «Акварос». С. 301-305.

238. Нигматуллин Ч.М. 2010 Б. Ошибки при реконструкции пищевого поведения океанических рыб по данным о составе пищи: траловая и транзитная пища и судовые отходы // Мат. IV Всерос. конф. «Поведение рыб». М., Изд-во «Акварос». С. 306-310.

239. Нигматуллин Ч.М. 2012. О дискретных адаптивных нормах головоногих моллюсков на примере гигантского кальмара-дозидикуса *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae) Восточной Пацифики // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология, биостратиграфия. Вып. 3. М. ПИН РАН. С. 42-44

240. Нигматуллин Ч.М., Лаптиховский В.В., Сабиров Р.М. 1996. Репродуктивная биология командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря:

научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море. М. Изд-во ВНИРО. С. 101-124.

241. Нигматуллин Ч.М., Чесалин М.В. 2008. Коэволюция океанических миктофовых рыб и нектонных кальмаров // Тези І Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» - Канів. С. 111-113.

242. Николайкин Н.И. 2003. Экология // М. Изд-во «Дрофа». 624 с.

243. Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб // М. Изд-во «Пищевая промышленность». 447 с.

244. Номоконова Л.А. 2000. Цестодофауна командорского кальмара *Berryteuthis magister* западной части Берингова моря // Морские гидробиологические исследования. М. Изд-во ВНИРО. С. 83-88.

245. Нотов А.А., Жукова Л.А. 2016. Поливариантность развития биосистем: основные задачи и направления исследований // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования. Матер. Всерос. науч. конф. Пенза. Изд-во ПГУ. С. 148-150.

246. Орлов А.М. 2000. Значение головоногих моллюсков в питании рыб на материковом склоне северо-западной части Тихого океана // Морские моллюски: вопросы таксономии, экологии и филогении. V (XIV) совещание по изучению моллюсков. Автореф. докл. СПб. ЗИН РАН. С. 67-69.

247. Орлов А.М. 2010. Количество распределения демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // М. Изд-во ВНИРО. 335 с.

248. Парин Н.В. 1968. Ихтиофауна океанской эпипелагиали // М. Изд-во «Наука». 186 с.

249. Парин Н.В. 1988. Рыбы открытого океана // Из-во «Наука». 272 с.

250. Первеева Е.Р. 2005. Распределение и биология стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) в водах, прилегающих к острову Сахалин // Автореф. дисс. кандидата биологических наук. М. ВНИРО. 22 с. MS

251. Петров К.М. 2007. Биотические и биономические принципы морской биогеографии // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ

беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М. Товарищество научных изданий КМК. С. 148-192.

252. Планирование, организация и обеспечение исследований рыбных ресурсов дальневосточных морей России и северо-западной части Тихого океана. 2005 // Владивосток. ТИНРО-Центр. 231 с.

253. Плахотник А.Ф. 1962 А. О водообмене Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. 46, с. 185-189.

254. Плахотник А.Ф. 1962 Б. Гидрология северо-восточной части Тихого океана // Тр. ВНИРО. Т. 46, с. 190-201.

255. Плахотник А.Ф., 1964. Гидрологическая характеристика залива Аляска. Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Тихого океана // Тр. ВНИРО, т. 49 – Изв. ТИНРО, т. 51. С. 17-50.

256. Полтев Ю.Н. 1993. Отчет о работе в рейсе с 22.04.93 по 28.06.93 на японском промысловом судне «Томи-Мару-82» в районе Северных Курильских островов по теме 1 // СфТИНРО. Южно-Сахалинск. 80 с.

257. Полутов А.И. 1985. Промысел тихоокеанских кальмаров // М. «Агропромиздат». 145 с.

258. Приказ Минсельхоза России от 21.10.2013 № 385 «Об утверждении правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна». 109 с.

259. Протасов А.А. 2010. О ключевых концепциях гидробиологии // Журн. Сиб. Гос. Унив. Биология. Т. 3. С. 228-239.

260. Радзиховская М.А. 1961 А. Водные массы Японского моря // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М. Изд-во АН СССР. 108-121.

261. Радзиховская М.А. 1961 Б. Водный и тепловой баланс Японского моря. // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М. Изд-во АН СССР. 132-145.

262. Радченко В.М., Волков А.Ф., Фигуркин А.Л. 1995. Особенности сезонного состояния планктонных и рыбных сообществ эпипелагиали Берингова моря // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 329-335.

263. Раилко П.П. 1979. Распределение и некоторые черты биологии командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) в Японском море // Моллюски. Основные результаты их изучения. Тез. докл. Л. Изд-во «Наука». С.128-129.

264. Раилко П.П. 1983. Биология и распространение командорского кальмара *Berryteuthis magister* в районе Курильских островов // Систематика и экология головоногих моллюсков. Л. ЗИН АН СССР. С. 97-98.
265. Раилко П.П. 1986 А. Методика оценки коэффициента уловистости кальмаров тралами // IV Всес. Конф. по промысловым беспозвоночным. М. Изд-во ВНИРО. С. 155-157.
266. Раилко П.П. 1986 Б. Методика оценки уловистости тралов при облове кальмаров // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М. Изд-во ВНИРО. С. 94-100.
267. Раилко П.П., Федорец Ю.А., Диденко В.Д., Кравченко Н.Е. 1996. Оценка возраста и роста командорского кальмара в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 224-233.
268. Резник Я.И. 1982. Некоторые результаты гистологического исследования гонад самок командорского кальмара *Berryteuthis magister* в Олюторско-Наваринском районе Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 106. С. 62-69.
269. Резник Я.И. 1983. Общая морфология репродуктивной системы командорского кальмара *Berryteuthis magister* // Систематика и экология головоногих моллюсков. Л. ЗИН АН СССР. С. 64-66.
270. Ростов И.Д., Юрасов Г.И., Рудых Н.И., Мороз В.В., Дмитриева В.В., Набиуллин А.А., Храпченков Ф.Ф., Ростов В.И., Бунин В.М. 2007. Атлас по океанографии Берингова, Охотского и Японского морей. <http://www.pacificinfo.ru>.
271. Самко Е.В., Новиков Ю.В. 2003. Среднемноголетняя геострофическая циркуляция вод Прикурильского района Тихого океана // Океанология, 2003. Т.43. №6. С. 1-7.
272. Саускан В.И. 1996. Экология и биологическая продуктивность океана // Калининград. Изд-во Калининградского университета. 72 с.
273. Саяпина Т.А., Чупикова Е.С., Бояркина Л.Г., Касьянов С.П., Ковековдова Л.Т. 2012. Технологическая характеристика северного кальмара (*Boreoteuthis borealis*) Охотского моря – перспективного объекта промысла // Известия ТИНРО. Т. 169. С. 212-220.
274. Свешников В.А. 1982. Система жизненных форм полихет // Доклады Академии наук СССР. Т. 264 (1). С. 253-256.

275. Свешников В.А., Кантор Ю.И. 1985. Система жизненных форм двустворчатых моллюсков // Доклады Академии наук СССР. Т. 283 (1). С. 235-239.
276. Свешников В.А., Станкявичюс А.Б. 1987. Система жизненных форм морских переднежаберных брюхоногих моллюсков (Gastropoda, Prosobranchia) // Доклады Академии наук СССР. Т. 295 (5). С. 1268-1272.
277. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. 1978. Устойчивость биологических сообществ // М. Изд-во «Наука». 352 с.
278. Северцов А.С. 2013. Эволюционная экология позвоночных животных // М. Товарищество научных изданий КМК. 347 с.
279. Седаева О.С., Шевченко Г.В. 2001. О взаимосвязи сезонных вариаций уровня моря и атмосферного давления в районе Курильской гряды // Динамические процессы на шельфе Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: Институт морской геологии и геофизики Сахалинского научного центра ДВО РАН. 2001. С. 81-93.
280. Селивановский Д.А., Нигматуллин Ч.М. 2002. О стационарном населении командорского кальмара *Beryteuthis magister* в мезопелагиали Японского моря // VI Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М. Изд-во ВНИРО. С. 169-172.
281. Селютин А.П., Кочкин П.Н. 1996. Замерно-половой состав и распределение рыб из экологического окружения командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря: научные итоги берингоморской экспедиции ВНИРО в 1993-1995 гг. по программе совместных российско-японских научных исследований командорского кальмара в Беринговом море. М. Изд-во ВНИРО. С. 124-139.
282. Семёнов В.Н. 1982. Биогеографическое районирование шельфа южной Америки на основе классификации видовых ареалов донных беспозвоночных // Морская гидробиология. М. «Наука». С. 184-269.
283. Сергеев М.Г. 2012. Концепции пространства в биогеографии // Биогеография: методология, региональный и исторический аспекты: Материалы конференции, приуроченной к 80-летию Вадима Николаевича Тихомирова (1932 – 1997) М. Т-во научных изданий КМК С. 206-208.
284. Сизова Ю.В. 1961. Циркуляция вод Японского моря // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М. Изд-во АН СССР. 146-154.

285. Скалкин В.Г. 1977. К распределению и биологии командорского кальмара в Татарском проливе // Всес. науч. конф. по исп. пром. беспозв. на пищевые, кормовые и техн. цели. Тез. докл. - ЦНИИТЭИРХ, - С. 87-88.

286. Сологуб Д.О., Алексеев Д.О., Горянина С.В. 2018 А. Распределение функциональных групп баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в районе его промысла в 2013-2017 гг. // Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире: материалы III научной школы молодых учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина. М.: Изд-во ВНИРО. С. 131.

287. Сологуб Д.О., Алексеев Д.О., Горянина С.В. 2018 Б. Пространственное распределение функциональных групп баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио в районе его промысла в 2013-2017 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 172. С. 49-69.

288. Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // Материалы к прогнозу общего вылова гидробионтов на 2016 год (информационный помощник). 2016. Владивосток. Изд-во ТИНРО. 121 с.

289. Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // Материалы к прогнозу общего вылова гидробионтов на 2017 год (информационный помощник). 2017. Владивосток. Изд-во ТИНРО. 139 с.

290. Справочник по химическому составу и технологическим свойствам водорослей, беспозвоночных и морских млекопитающих. 1999. Быков В.П. (ред.) // М. Изд-во ВНИРО. 262 с.

291. Старобогатов Я.И. 1982. Проблема минимального выдела в биогеографии и ее приложение к фаунистической (фауногенетической) биогеографии моря // Морская биогеография. М. «Наука». С. 12-17.

292. Стрельцов В.Е., Агарова И.Я., Гуревич В.И., Павлова Л.Г. 1974. Опыт экологического районирования песчаной литорали (по результатам рекогносцировочных биологических и геохимических работ на Дальнем пляже, Восточный Мурман) // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л. ЗИН АН СССР. С. 86-87.

293. Тарасевич М.Н. 1963. Материалы по питанию кашалотов северной части курильских вод (район Парамушира, Онекотана-Шиашкотана) // Тр. ИОАН. Т. 71. С. 197-206.

294. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции // М.: Наука, 1977. - 301 с.
295. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. 1973. Очерк учения о популяции // М.: Наука. 276 с.
296. Федорец Ю.А. 1977. Биологические особенности *Berryteuthis magister* со свала глубин Берингова моря в осенний период 1976 г. // Всес. науч. конф. по исп. пром. беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели. Тез. докл. Л.: Изд-во «Наука». С. 97-98.
297. Федорец Ю.А. 1979. Некоторые результаты исследований командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry) в Беринговом море // Моллюски. Основные результаты их изучения. Тез. докл. Л.: Изд-во «Наука». С.122-123.
298. Федорец Ю.А. 1983. Сезонное распределение кальмара *Berryteuthis magister* в западной части Берингова моря // Систематика и экология головоногих моллюсков. Л. ЗИН АН СССР. С. 129.
299. Федорец Ю.А. 1986 А. Ритмика питания командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) в западной части Берингова моря // IV Всес. Конф. по промысловым беспозвоночным. М. Изд-во ВНИРО. С. 158-159.
300. Федорец Ю.А. 1986 Б. Биология и запасы кальмара *Berryteuthis magister* (Gonatidae) у Командорских островов // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М. Изд-во ВНИРО. С. 57-66.
301. Федорец Ю.А. 2006. Командорский кальмар *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) Берингова и Охотского морей (распределение, биология, промысел) // Дисс. канд. биол. наук. Владивосток. ТИНРО-Центр. 283 с.
302. Федорец Ю.А., Диденко В.Д., Раилко П.П., Кравченко Н.Е. 1997 А. Биология кальмара *Berryteuthis magister* на нерестилищах у Командорских островов // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 393-429.
303. Федорец Ю.А., Козлова О.А. 1986. Размножение, плодовитость и численность кальмара *Berryteuthis magister* (Gonatidae) в Беринговом море // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М. Изд-во ВНИРО. С. 66-80.
304. Федорец Ю.А., Козлова О.А. 1988. Особенности распределения командорского кальмара в западной части Берингова моря и у Восточной Камчатки // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования

промысловых беспозвоночных. Тез. докл. Всес. совещания. Владивосток. Изд-во ТИНРО. С. 74-76.

305. Федорец Ю.А., Кун М.С. 1988. Состав пищи и питание командорского кальмара *Beryteuthis magister* у Курильских островов в 1987 г. // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных. Тез. докл. Всес. совещания. Владивосток. Изд-во ТИНРО. С. 70-72.

306. Федорец Ю.А., Лучин В.А., Диденко В.Д., Раилко П.П., Кравченко Н.Е. 1997 Б. Условия формирования скоплений кальмара *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) у Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 374-392.

307. Федорец Ю.А., Раилко П.П. Диденко В.Д. 1999. Состояние запасов и промысел командорского кальмара // Отчет о научно-исследовательской работе по теме «Биологические ресурсы Тихого океана и дальневосточных морей, их рациональное использование и переработка». Владивосток. ТИНРО-Центр. 88 с., 6 табл., 26 рис. MS

308. Федорец Ю.А., Раилко П.П., Диденко В.Д., Филатов В.Н. 2000. Руководство по поиску скоплений и промыслу командорского кальмара у Курильских островов // Владивосток. Изд-во ТИНРО. 26 с.

309. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. 1980. Экология // Изд-во МГУ. 463 с.

310. Филиппова Ю.А. 1972. Методика изучения головоногих моллюсков // М., Изд-во ВНИРО. 36 с.

311. Филиппова Ю.А. 1973. Распространение и биология кальмаров // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных. Т. 2. С. 60-101.

312. Филиппова Ю.А. 1983. Методика изучения головоногих моллюсков Мирового океана // М., Изд-во ВНИРО. 31 с.

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

314. Хен Г.В. 1997 А. Основные закономерности многолетних изменений ледового покрова Охотского и Берингова морей // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 64-67.

315. Хен Г. В. 1997 Б. Межгодовая динамика гидрологических областей на шельфе западной части Берингова моря в связи с меандрированием Камчатского

течения // Экология nekтона и планктона дальневосточных морей и динамика климато-океанологических условий. Изв. ТИНРО. Т.122. С. 484-496.

316. Хен Г.В., Заочный А.Н. 2009. Изменчивость расхода Камчатского течения и океанологических параметров в Камчатском проливе // Изв. ТИНРО. Т. 158. С. 247-260.

317. Чесалин М.В. 1994. Питание океанических кальмаров рода *Sthenoteuthis* и их роль в трофической системе пелагических сообществ // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Севастополь. ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского. 24 с.

318. Чесалин М.В., Шульман Г.Е., Щепкина А.М., Аболмасова Г.И. 1975. Динамика содержания резервных веществ в печени океанических кальмаров рода *Sthenoteuthis* при созревании // Биология моря. № 1-2. С. 84-89.

319. Чернова Н.М., Былова А.М. 2004. Общая экология // М.: Изд-во «Дрофа». 416 с.

320. Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях // Автореф. дисс. докт. биол. наук. Владивосток. ТИНРО-Центр. 48 с. MS

321. Шарова И.Х. 1981. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // М. Изд-во «Наука». 360 с.

322. Шевцов Г.А. 1971. Инструкция по сбору и определению видов промысловых кальмаров в Тихом океане // Владивосток, Изд-во ТИНРО. 8 с.

323. Шевцов Г.А. 1974. Некоторые черты биологии кальмара *Berryteuthis magister* из района Командорских островов // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л. ЗИН АН СССР. С. 68-69.

324. Шевцов Г. А. 1978. Тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus* Steenstrup, 1880 (Cephalopoda, Ommastrephidae) северо-западной части Тихого океана (биология, распределение, состояние запасов) // Автореф. канд. дисс. канд. биол. наук : Владивосток. ДВНЦ АН СССР. 25 с.

325. Шевцов Г.А. 1988 А. Инструкция по промыслу командорского кальмара в Японском море на банке Кита-Ямато // Владивосток, Изд-во ТИНРО. 14 с.

326. Шевцов Г.А. 1988 Б. Командорский кальмар (*Berryteuthis magister*) банки Кита-Ямато экономической зоны СССР Японского моря // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Владивосток. ТИНРО. С. 78-79.

327. Шевцов Г.А. 1990. Особенности распределения командорского кальмара в пелагиали у Курильских островов // V Всес. конф. по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М. Изд-во ВНИРО. С. 99-100.

328. Шевцов Г.А., Мокрин Н.М. 1998. Фауна головоногих моллюсков зоны России Японского моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. Т.: 123. С. 191-206

329. Шевцов Г.А., Федорец Ю.А. 1975. Распределение и некоторые черты биологии командорского кальмара в Беринговом море // Отчет о научно-исследовательской работе по теме «Изучение закономерностей распределения, состояния запасов и возможности промысла массовых видов кальмаров Тихого океана» (промежуточный). Владивосток. ТИНРО. 45 с. MS

330. Шевцов Г.А., Федорец Ю.А. 1979. Состояние запасов и возможные уловы командорского кальмара в западной части Берингова моря // Отчет о научно-исследовательской работе по теме «Изучение закономерностей распределения, состояния запасов и возможности промысла массовых видов кальмаров Тихого океана» (промежуточный). Владивосток. ТИНРО. 20 с. MS

331. Шевцов Г.В., Эпштейн Л.М. 1986. Активность холинэстераз как один из показателей эволюции кальмаров // IV Всес. Конф. по промысловым беспозвоночным. М. Изд-во ВНИРО. С. 170-172.

332. Шилов И.А. 1999. Истоки и сущность популяционной экологии (несколько вступительных замечаний) // Сибирский экологический журнал. Т. 1. С. 1-3.

333. Шилов И.А. 2011. Экология // Изд-во «Юрайт». 512 с.

334. Шпарлинский В. 1932. Новые объекты промысла. // М. – Л. Снабтехиздат. 72 с.

335. Шульман Г.Е., Нигматуллин Ч.М. 1981. Изменение индексов печени у кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson) из тропической зоны Индийского океана в экспериментальных условиях // Экология моря. Вып. 5. С. 87-94.

336. Шунтов В.П. 2016. Почему изменяется численность минтая (*Theragra chalcogramma*) // Изв. ТИНРО. Т. 185. С. 31-48.

337. Шунтов В.П., Волвенко И.В. 2017. Дополнения к количественным оценкам зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Северной Пацифики // Изв. ТИНРО. Т. 191. С. 130-146.

338. Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.Н. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей // Владивосток. Изд-во ТИНРО. 426 с.
339. Шунтов В.П., Дулепова Е.П. 1995. Современное состояние, био- и рыбопродуктивность экосистемы Берингова моря // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. М. ВНИРО. С. 358-387.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П. 1997. Современный статус, био- и рыбопродуктивность экосистемы Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 248-261.
340. Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С. 1997. Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 3-15.
341. Шунтов В.П., Свиридов В.В. 2005. Экосистемы Берингова моря на рубеже 20 и 21-го веков // Изв. ТИНРО. Т. 142. С. 3-29.
342. Щетинников А.С. 1988. Питание и пищевые отношения массовых кальмаров семейства *Ommastrephidae* в юго-восточной части Тихого океана // Автореф. дисс. канд. биол. наук. М. ИОАН СССР. 21 с.
343. Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология // М. Высшая школа. 303 с.
344. Яхонтов В.В. 1964. Экология насекомых // М. Изд-во «Высшая школа». 460 с.
345. Alexeyev D.O. 1991. Systematics and phylogeny of bioluminescent *Loliginidae* // Bull. Mar. Sci. Vol. 49 (1-2). P. 660.
346. Alexeyev D.O. 1994 A. New data on the distribution and biology of squids from the Southern Pacific. // Ruthenica: Русский малакологический журнал. Т. 4 (2). С. 151-166.
347. Alexeyev D.O. 1994 Б. *Enoploteuthis (Paraenoploteuthis) semilineata*, a new species of squid (Cephalopoda, Oegopsida, Enoploteuthidae) from the Southern Pacific // Ruthenica: Русский малакологический журнал. Т. 4 (2). С. 167-171.
348. Alexeyev D.O. 2003. 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.

349. Alexeyev D.O., Fraussen K. *Neptunea alabaster* sp.nov., a new species of genus *Neptunea* (Neogastropoda, Buccinidae) from the Bering Sea. //Ruthenica: Русский малакологический журнал, 2005. Т. 15 (1), С. 13-22.
350. Anderson F.E. 2000. Phylogeny and historical biogeography of the loliginid squids (Mollusca, Cephalopoda) based on mitochondrial DNA sequence data // Molec. Phyl. Evol. Vol. 15. P. 191-214.
351. Arkhipkin A.I. 1992. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages. // J. Northwest Atlantic Fish. Sci. Vol. 12. P. 63-74.
352. Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Krylov V.V. Nesis K.N. 1996. Distribution, stock structure and growth of the squid *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and autumn in the Western Bering Sea // Fish. Bull. 94 (1): 1-30.
353. Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Verkhunov A.V. 1998. Distribution and growth in juveniles of the squid *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) in the Western Bering Sea // Sarsia. Vol. 83. P. 45-54.
354. Arkhipkin A.I., Rodhouse P.G.K., Pierce G.J., Sauer W., Sakai M., Allcock L., Arguelles J., Bower J.R., Castillo G., Ceriola L., Chen C-S., Chen X., Diaz-Santana M., Downey N., González A.F., Amores J.G., Green C.P., Guerra A., Hendrickson L.C., Ibáñez C., Ito K., Jereb P., Kato Y., Katugin O.N., Kawano M., Kidokoro H., Kulik V.V., Laptikhovskiy V.V., Lipinski M.R., Liu B., Mariátegui L., Marin W., Medina A., Miki K., Miyahara R., Moltschaniwskyj N., Moustahfid H., Nabhitabhata J., Nanjo N., Nigmatullin Ch.M., Ohtani T., Pecl G., Perez J.A.A., Piatkowski U., Saikliang P., Salinas-Zavala C.A., Steer M., Tian Y., Ueta Y., Vijai D., Wakabayashi T., Yamaguchi T., Yamashiro C., Yamashita N., Zeidberg L.D. 2015. World Squid Fisheries // Reviews in Fisheries Science & Aquaculture, 23:2. P. 92-252.
355. Augustyn, C.J., Grant W.S. 1988. Biochemical and morphological systematics of *Loligo vulgaris vulgaris* Lamark and *Loligo vulgaris reynaudii* D'Orbigny nov.comb. (Cephalopoda: Myopsida) // Malacologia. Vol. 29. P. 215-233.
356. Bayne B.L., Worrall C.M. 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations // Marine Ecology. Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 3. P. 317-328.
357. Bernard, F.R. Preliminary report on the potential commercial squid of British Columbia // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci., 1980. - N.942. - 51 p.

358. Berry, S.S. 1912. A review of the cephalopods of western North America // Bull.Bur.Fish. Wash. - No.30. - P. 263-336.
359. Berry, S.S. 1913. Notes on some west American cephalopods // Proc. Acad.Nat.Sci. Philadelphia. No. 913. P. 72-77.
360. Bidder, A.M. 1966. Feeding and digestion in cephalopods // Physiology of Mollusca, Vol. 2. NY: Academic Press. P. 97–124.
361. Blanchier B., Boucaud-Camou E. 1982. Contenu lipidique de la glande digestive de *Sepia officinalis* L. a maturite sexuelle // Malacologia. Vol.22 (1-2).P.691-696.
362. Blanchier B., Boucaud-Camou E. 1984. Lipids in the digestive gland and the gonad of immature and mature *Sepia officinalis* (Mollusca: Cephalopoda) // Mar. Biol. Vol. 80. P. 39-43.
363. Boucaud-Camou E. 1971. Constituants lipidiques du foie de *Sepia officinalis* // Mar. Biol. Vol. 8 (1). P. 66-69.
364. Boucher-Rodoni R., Mangold K. 1977. Experimental study on digestion in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopoda) // J.Zool. Lond. Vol. 183. P. 505-515.
365. Boyle P.R., Boletzky S.v. 1996. Cephalopod populations: definition and dynamics // Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. 25. P. 985-1002.
366. Clark F.N. 1928. The weight-length relationship of the California sardine (*Sardina caerulea*) at San Pedro // Fish. Bull. U.S., Vol. 12/ P. 5-59.
367. Clarke, M. R. & Fitch, J. E. 1979. Fossil statoliths of Cenozoic teuthoid Cephalopoda of North America // Palaeontology. Vol. 22. P. 479–511.
368. Clarke, M. R., Fitch, J. E., Kristensen,T., Kubodera,T., Maddock, L. 1980. Statoliths of one fossil and four living squids (Gonatidae: Cephalopoda) // J. Mar. Biol. Assoc. UK/ Vol. 60. P. 329-347.
369. Drobny P., Norcross B.L., Bickford N. 2007. Age, growth and movement of the squid species *Berryteuthis magister* in the Eastern Bering Sea // The changing North Pacific: Previous patterns, future projections, and ecosystem impacts. PICES 16th Ann. Meeting. P. 74.
370. Ekman S. 1953. Zoogeography of the Sea // London, Sidgwick and Jackson. 417 p.

371. Fedulov P.P., Amaratunga T. 1981. On dates of short-finned squid, *Illex illecebrosus*, immigration onto the Scotian shelf // NAFO Scr. Doc. 81/VI/32. Ser. No. N311. 8 p.
372. Froerman Yu. M. 1984. Feeding spectrum and trophic relationships of short-finned squid (*Illex illecebrosus*) in the Northwest Atlantic // NAFO Sci. Coun. Stud. Vol. 7. P. 67-75.
373. Gillespie G.E. 1997. Review of Biology, Fisheries and Assessment of Oceanic Squids, particularly *Ommastrephes bartrami*, *Onychoteuthis borealijaponica*, *Gonatopsis borealis* and *Berryteuthis magister* // Department of Fisheries and Oceans Canadian Stock Assess. Secr. Res. Doc. 97/143. Nanaimo, B.C. 45 p.
374. Gudmundson C.J., Zeppelin T.K., Ream R.R. 2006. Application of two methods for determining diet of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) // Fish. Bull. No. 104. P. 445-455.
375. Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics // Nature. Vol. 396 (5). P. 41-49.
376. Hanski I. 1999. Metapopulation ecology // Oxford series in ecology and evolution. Oxford University Press. 313 p.
377. Hawkins F.J.S., Salkeld P.N., Bayne B.L., Gnaiger E., Lowe D.M. 1985. Feeding and resource allocation in the mussel *Mytilus edulis*: evidence for time-averaged optimization // Marine Ecology. Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 20. P. 273-287.
378. Hendrickson L.C., Holmes E.M. 2004. Northern shortfin squid, *Illex illecebrosus*, life history and habitat characteristics // NOAA Tech. Mem. NMFS-NE-191. 36 p.
379. Hunsicker M.E., Essington T.E., Aydin K.Y., Ishida B. 2010. Predatory role of the commander squid *Berryteuthis magister* in the eastern Bering Sea: insights from stable isotopes and food habits // Marine Ecology Progress Series, Vol. 415: P. 91-108.
380. International chronostretigraphic chart. 2015. www.stratigraphy.org
381. Jackson G.D. 1994. Application and future potential of statolith increment analysis squids and sepioids // Can.J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 51. P. 2612-2625.
382. Jackson G.D., Arkhipkin A.I., Bizikov V.A., Hanlon R.T. 1993. Laboratory and field corroboration of age and growth from statoliths and gladii of the loliginid squid *Sepioteuthis lessoniana* (Mollusca: Cephalopoda) // Recent advances in cephalopod fisheries biology. Tokai University Press, Tokyo. P. 189-199.

383. Jefferts, K. Zoogeography and Systematics of Cephalopods of the Northeastern Pacific Ocean // Ph.D. Diss. - Oregon State Univ. Corvallis, 1983. 291 p.
384. Jefferts K., 1988. Zoogeography of cephalopods from the northeastern Pacific Ocean // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. 26 (1). P. 123-157.
385. Jereb P., Roper C.F.E. (Eds.) 2010. Myopsid and oegopsid squids // Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Vol. 2. FAO, Rome. 605 p, 10 plates.
386. Jorgensen E. 2003. Identification of gonatid squid spawning areas in the Bering Sea and Gulf of Alaska based on paralarval distribution, with comments on paralarval taxonomy // Biology, recruitment and culture of cephalopods. The International workshop and symposium of CIAC. P. 42.
387. Jorgensen E.M. 2007. Identification, distribution and relative abundance of paralarval gonatid squids (Cephalopoda: Oegopsida: Gonatidae) from the Gulf of Alaska, 2001-2003 // Journal of Molluscan Studies, 173 (2): 155-165.
388. Juanico M. 1983. Squid maturity scales for population analysis. Advances in assessment of world cephalopod resources // FAO Fishery Tech. Pap., 231. P. 341-378.
389. Katugin O.N. 1995 A. Genetic differentiation in *Berryteuthis magister* from the North Pacific // ICES Mar. Sci. Symp. 199. P. 459-467.
390. Katugin O.N. 1995 B. Morphology, genetic divergence, and evolution of *Berryteuthis magister*, *Berryteuthis anonychus* and *Gonatopsis borealis* (Cephalopoda: Oegopsida) // XII Intern. Malac. Congress. Vigo. CSIS. P. 312.
391. Katugin O.N. 2000. A new subspecies of the schoolmaster gonate squid, *Berryteuthis magister* (Cephalopoda: Gonatidae), from the Japan Sea // [Veliger](#), 43. P. 82-97.
392. Katugin O.N. 2002. Patterns of genetic variability and population structure in the north pacific squids *Ommastrephes bartramii*, *Todarodes pacificus*, and *Berryteuthis magister* // Bull. Mar. Sci., 71 (1). P. 383-420.
393. Katugin O.N., Berkutova A.M., Gillespie G.E. 2004. Morphometric variation in the gladii of the squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) from different regions of the North Pacific // Mollusks of the Noretheastern Asia and Northern Pacific: biodiversity, ecology, biogeography and faunal history. Vladivostok. Dalnauka. P. 62-66.
394. Katugin O.N., Chichvarkhina O.V., Zolotova A.O., Chichvarkhin A.Yu. 2015. DNA barcoding for squids of the family Gonatidae (Cephalopoda: Teuthida) from the boreal

North Pacific. Mitochondrial DNA, DOI: <http://dx.doi.org/10.3109/19401736.2015.1110792>. 9 p.

395. Katugin O.N., Lindgren A.R., Amezcuita E., Nishiguchi M.K. 2006 A. Squids of the family Gonatidae – genetic relationships and life cycle strategies // Cephalopod life cycles. CIAC Symposium, Hobart. P. 36.

396. Katugin O.V., Shevtsov G.A., Zuev M.A., Didenko V.D., Kulik V.V., Vanin N.S. 2013. *Berryteuthis magister*, Schoolmaster Gonate squid // Advances in squid biology, ecology and fisheries. Part II: P. 1-48.

397. Katugin O.N., Zuev N.N., Didenko V.D. 2006 B. Spatial and vertical distribution of cephalopods in the Western Bering Sea // Cephalopod life cycles. CIAC Symposium, Hobart. P. 81.

398. Kawakami T. 1980. A review of sperm whale food // Sci. Rep. Whales Res. Inst. No. 23. P. 199-218.

399. Kim Y., Lee D.W., Wong K.B., Chun Y.Y. 2008. First record of three species of octopodidae and gonatidae, cphalopods in the East Japan Sea // J. Envir. Biol. Vol. 29 (4). P. 581-584.

400. Kubodera T., 1982. Ecological studies of pelagic squids in the Subarctic Pacific region // Doc. Thes. submitted to Hokkaido Univ., Faculty of Fisheries. 255 p. (in Japanese, Engl. res.)

401. Kubodera T., 1992. Biological characteristics of the gonatid squid *Berryteuthis magister magister* (Cephalopoda: Oegopsida) off Northern Hokkaido, Japan // Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo. No. 25. P. 111-123.

402. Kubodera T. 1996. Cephalopod fauna of Sanriku and Joban Districts, Northeastern Japan // Mem.Nat.Sci.Mus. Tokyo. No. 29. P. 188-207.

403. Kubodera T., Jefferts K. 1984 A. Distribution and abundance of the early life stages of squid, primarily Gonatidae (Cephalopoda, Oegopsida), in the Northern North Pacific (part 1) // Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. A. Vol. 10 (3). P. 91-106.

404. Kubodera T., Jefferts K. 1984 B. Distribution and abundance of the early life stages of squid, primarily Gonatidae (Cephalopoda, Oegopsida), in the Northern North Pacific (part 2) // Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. A. Vol. 10 (4). P. 165-193.

405. Kubodera T., Lindsay D., Okutani T. 2009. Deep-sea cephalopods filmed by JAMSTEC submersibles around Japanese waters // CIAC Symposium. Vigo, Spain. P. 76.

406. Kubodera T., Okutani T. 1981 A. *Gonatus middendorffii*, a new species of gonatid squid from the Northern North Pacific, with notes on morphological changes with growth and distribution in immature stages (Cephalopoda, Oegopsida) // Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. A. Vol. 7 (1). P. 7-27.
407. Kubodera T., Okutani T. 1981 B. The systematics and identification of larval cephalopods from the Northern North Pacific // Res. Inst. N. Pac. Fish., Hokkaido Univ., Spec. Vol. Oct. 1981. P. 131-159.
408. Kubodera, T., Pearcy W.G., Murakami K., Kobayashi T., Nakata J., Mishima S. 1983. Distribution and abundance of squids caught in surface gillnets in the Subarctic Pacific, 1977-1981 // Mem.Fac. Fish. Hokkaido Univ. Vol.30(1,2). P.1-49.
409. Laevastu T., Larkins H. 1981. Marine fisheries ecosystem: It's quantitative evaluation and management // Fishing News Books. Farnham, U.K. 162 p.
410. Laptikhovsky V.V., Nigmatullun Ch.M. 1993. Egg size, fecundity, and spawning in females of the genus *Illex* (Cephalopoda: Ommastrephidae) // ICES J. Mar. Sci. Vol. 50. P. 393-403.
411. Laptikhovsky, V.V., Nigmatullin Ch.M. 2005. Female reproductive biology of the orange-back squid, *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup) (Ommastrephidae: Oegopsidae) in the eastern tropical Atlantic // Scientia Marina. Vol. 69 (3). P. 383-390.
412. Laubscher R., Durholtz D., Lipinski M.R. 2006. Methodology of loliginid statolith data processing for ageing studies // Cephalopod life cycles. CIAC Symposium, Hobart. P. 82.
413. Lebedev K., Yoshinari H., Maximenko N. A., and Hacker P. W. YoMaHa'07: Velocity data assessed from trajectories of Argo floats at parking level and at the sea surface. 2007 // IPRC Technical Note No. 4(2), June 12, 2007, 16 p.
414. Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // Bull. Entomol. Soc.f Amer. Vol. 15. P. 237-240.
415. Lipinski M., 1986. Methods for the validation of squid age from statoliths // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. Vol. 64. P. 799-808.
416. Lipinski M., 1979. Universal maturity scale for the commercially important squids (Cephalopoda: Teuthoidea). The results of maturity classification of the *Illex illecebrosus* (LeSueur, 1821) populations for the years 1973-1977. // ICNAF Res. Doc. 79/11/38/ Ser. № 5364. 40 p.

417. Lipinski M.R., Durholtz M.D., Underhil L. G. 1998. Field validation of age readings from the statoliths of chokka squid (*Loligo vulgaris reynaudii* d'Orbigny, 1845) and an assessment of associated errors // ICES Journal of Marine Science. Vol. 55. P. 240–257.
418. Lischenko, F., Alexeyev, D., Lischenko, A. 2017 A. Size and weight of commander squid, *Berriteuthis magister* in 2005 and 2016-2017 // Cephalopod Science from Biology to Welfare, CephInAction & CIAC Meeting, Heraklion, Crete. P. 38
419. Lischenko, F., Lischenko A., Bizikov, V. 2017 B. Statolith shape variability in *Berryteuthis magister* // Cephalopod Science from Biology to Welfare, CephInAction & CIAC Meeting, Heraklion, Crete. P. 40.
420. Mangold K. 1983. Food, feeding and growth in cephalopods // Mem. Nat. Mus. Victoria. No. 44. P. 81-93.
421. Mexico boating guide. 2d ed. Pacific Mexico: Baja, Sea of Cortez & all mainland Mexico from Puerto Vallarta to the Guatemala border. 2006 // Point Loma Publishing. Cal. USA. 258 p.
422. Moyle P. B., Cech J. J. 2004. Fishes: An introduction to ichthyology. 5th ed. // Prentice Hall, New Jersey. 726 p.
423. Muthukrishnan K.R., Ramasubramanian V., Vairamani S., Shanmugam A. 2014. Studies on the lipid composition of liver (digestive gland) oil of cuttlefish *Sepia prashadi* (Winckworth, 1936) // International Research Journal of Pharmacy. № 5 (4). P. 306-312.
424. Naef A. 1921. Das System der dibranchiaten Cephalopoden und die Mediterranen Arten derselben // Mitt. Zool. Station Neapel. 22. P. 527-542.
425. Naef A. 1921-1923. Cephalopoda. Fauna and flora of the Bay of Naples // Mon. No. 35. Part. I, Fasc. I-II. Engl. translation 1972, Jerusalem, Israel Program for Scientific Translations Ltd. 917 p.
426. Nagasawa K., Ueno Y., Sakai J., Mori J. 1998. Autumn distribution of epipelagic fishes and squids in the Okhotsk Sea and Western North Pacific Ocean off the Kuril Islands and Southeast Hokkaido // Bull. Nat. Res. Inst. Far seas Fish. No. 35. P. 113-130.
427. Naito M., Murakami K., Kobayashi T. 1977. Growth and food habit of oceanic squids (*Ommastrephes bartrami*, *Onychoteuthis borealijaponicus*, *Berryteuthis magister* and *Gonatopsis borealis*) in the Western Subarctic Pacific Region // Res. Inst. North Pacif. Fish. Fac. Fish. Hokkaido Univ. Spec. vol. Contr. 91. P. 339-351.

428. Naito M., Murakami K., Kobayashi T., Nakayama N., Ogasawara J. 1977. Distribution and migration of oceanic squids ((*Ommastrephes bartrami*, *Onychoteuthis borealijaponicus*, *Berryteuthis magister* and *Gonatopsis borealis*) in the Western Subarctic Pacific Region // Res. Inst. North Pacif. Fish. Fac. Fish. Hokkaido Univ. Spec. vol. Contr. 90. P. 321-337.
429. Natsukari, Y., H. Mukai, S. Nakahama & T. Kubodera. 1993. Age and growth estimation of a gonatid squid, *Berryteuthis magister*, based on statolith microstructure (Cephalopoda: Gonatidae) // In T. Okutani, R.K. O'Dor & T. Kubodera, eds. Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology. Tokyo: Tokai University Press, 351–364.
430. Nazumi T., Kasahara S., Hamabe M. 1979. Supplements and amendments to the previous paper on reproduction and distribution of *Berryteuthis magister* (Berry) // Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab. Vol. 30. P. 1-14.
431. Nesis K.N. 1995. Population dynamics of the Commander squid *Berryteuthis magister* (Berry) in the western Bering Sea during the autumn spawning season // Ruthenica. Vol. 5 (1). P. 55-69.
432. Nesis K.N. 1996. Mating, spawning and death in oceanic cephalopods: a review // Ruthenica. Vol. 6 (1). P. 23-64.
433. Nesis K.N. 1997. Gonatid squids in the Subarctic North Pacific: ecology, biogeography, niche diversity and role in the ecosystems // Adv. Mar. Biol. The Biogeography of the Oceans. Vol. 32. Academic Press/ San Diego-London-Boston-New York-Sydney-Tokyo-Toronto. P. 245-325.
434. Nesis K.N. 1998. The gonatid squid, *Berryteuthis magister* (Berry, 1913): distribution, biology, ecological connections and fisheries // In: Okutani T. (ed.) Contributed papers to international symposium on large pelagic squids. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo, P. 233–249.
435. Nesis, K.N., Nezhlin N.P. 1993. Intraspecific groupings in gonatid squids // Rus. J. Aquatic Ecol. Vol. 2 (2). P. 91-102.
436. Nesis K.N., Nikitina I.V. 1995. Vertical distribution of squids in the Southern Okhotsk Sea and Northwestern Pacific off Kurile Islands (Summer 1992) // Rus. J. Aquatic Ecol. Vol. 4 (1). P. 9-24.

437. Nesis K.N., Zuev G.V. 2003. Squid (biology and fishing) Selected English translations of publications on cephalopods by Kir N. Nesis. Vol. 2 // Smithsonian Institution Libraries. 291 p.
438. Nigmatullin Ch.M. 1991. Biological parameters for the distribution of nektonic squids of the family Ommastrephidae in the epipelagial World Ocean // Bull. Mar. Sci. Vol. 49. № 1-2. P. 665-666.
439. Nigmatullin Ch.M. 2009. The size relation of predator and prey: problem of standard length of cephalopods // CIAC Symposium. Vigo, Spain. P. 80.
440. Nigmatullin Ch.M. 2011. Structural and functional aspects of nektonic squid food and parasite relations in the World Ocean ecosystems // PICES 2011 Annual Meeting «Mechanisms of Marine Ecosystem Reorganization in the North Pacific Ocean». Abstracts. Khabarovsk. P. 34.
441. Nigmatullin Ch. M. 2014. Intraspecific structure of Jumbo squid (*Dosidicus gigas*, Ommastrephidae): discrete adaptive norm concept and its hypothetical ecological reasons // 6th International symposium on Pacific squids (Lima, Peru, 10-14 November 2014). Abstracts. Lima: IMARPE Press. P. 17.
442. Nigmatullin Ch. M., Arkhipkin A.I. 2009. Hierarchical classification of cephalopod migrations // CIAC Symposium. Vigo, Spain. P. 29.
443. Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I. 1998. A review of the biology of the diamond-back squid, *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae) // In: Okutani T. (ed.) Contributed papers to international symposium on large pelagic squids. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo. P. 155-181.
444. Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I., Sabirov R.M. 1995. Age, growth and reproductive biology of diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 124, No 1-3. P. 73-87.
445. Nigmatullin Ch. M., Laptikhovskiy V.V. 1994. Reproductive strategies in the squids of the family Ommastrephidae (preliminary report) // Ruthenica. Vol. 4 (1). P. 79-82.
446. Nishimura S. 1968. A preliminary list of the pelagic Cephalopoda from the Japan Sea // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Vol. 16 (1). P. 71-83.
447. Ohizumi H., Kuramochi T., Amano M., Miyazaki N. 2000. Prey switching of Dall's porpoise *Phocoenoides dalli* with population decline of Japanese pilchard *Sardinops melanostictus* around Hokkaido, Japan // Mar. Ecol. Progress Ser. Vol. 200. P. 265-275.

448. Ohtani K. 1973. Oceanographic structure in the Bering Sea // Mem. Fac. Hokkaido Univ. 21 (1). P. 65-106.
449. Okutani T. 1966. Studies on early life history of Decapodan Mollusca – II. Planctonic larvae of Decapodan Cephalopods from the Northern North Pacific in summer seasons during 1952-1959 // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. No. 45. P. 61-79.
450. Okutani T. 1967. Preliminary catalogue of decapodan Mollusca from Japanese waters // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. No. 50. P. 1-16. (in Japanese, Engl. res.)
451. Okutani T. 1973. Guide and keys to squid in Japan // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. No. 74. P. 83-111. (in Japanese, Engl. res.)
452. Okutani T. 1980. Useful and latent cuttlefish and squids of the World // Nat. Coop. Assoc. Squid Processors. 66 p.
453. Okutani T. 1988. Evidence of spawning of *Berryteuthis magister* in the Northeastern Pacific (Cephalopoda: Gonatidae) // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. 26 (1). P. 193-200.
454. Okutani T., Clarke M.R. 1992. Gonatidae. «Larval» and juvenile Cephalopods: a manual for their identification // Smith. Contr. Zool. No. 513. P. 139-156.
455. Okutani T., Kubodera T., Jefferts K. 1988. Diversity, distribution and ecology of gonatid squids in the subarctic Pacific: a review // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. 26 (1). P. 193-200.159-192.
456. Okutani T., Nemoto T. 1964. Squid as the food of sperm whales in the Bering Sea and Alaskan Gulf // Sci. Rep. Whales Res. Inst. No. 18. P. 111-122, 5 pl.
457. Okutani T., Satake Y., Ohsumi S., Kawakami T. 1976. Squids eaten by sperm whales caught off Joban District, Japan, during January-February, 1976 // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. No. 87. P. 67-113.
458. Okutani T., Tagawa M., Horikawa H. 1987. Cephalopods from continental shelf and slope around Japan // Tokyo. Tosho Printing Co., Ltd. 194 p.
459. Ormseth O.A. 2014. 21. Assessment of the squid stock complex in the Bering Sea and Aleutian Islands // NPFMC Bering Sea and Aleutian Islands Safe. BSAI Squids. Dec. 2014. P. 1885-1912.
460. Ormseth O.A. 2016. 21. Assessment of the squid stock complex in the Bering Sea and Aleutian Islands // NPFMC Bering Sea and Aleutian Islands Safe. BSAI Squids. Dec. 2016. P. 1963-1992.

461. Pavlov V.K., Pavlov P.V. 1996. Oceanographic description of the Bering Sea. Ecology of the Bering Sea: a review of Russian literature // Alaska Sea Grant Rep. No. 96-01. Fairbanks. P. 1-96.
462. Potter I.F. 2010. Movement and behavior of ocean sunfish, *Mola mola*, in the Northwest Atlantic // Diss. Ph.D. Univ. New Hampshire. 192 p. Manuscr.
463. Reid J. L., Brinton E., Fleminger A., Venrick E. L., McGowan J. A. 1978. Ocean circulation and marine life // Advances in Oceanography. Plen. Publ. Corp. P. 65-130.
464. Rodhouse P.G., Hatfield E.M.C. 1990. Age determination in squid using statolith growth increment // Fish. Res. Vol. 8. P. 323-334.
465. Rodrigo A.P., Costa P.M. 2017. The role of the cephalopod digestive gland in the storage and detoxification of marine pollutants // Frontiers in physiology. Vol. 8. Article 232. 2017. 9 p.
466. Sasaki, M. 1915. On a New Species of Oegopsids from the Bay of Toyama, *Gonatus septendentatus* // Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., V. P. 185-189.
467. Sasaki M. 1929. A monograph of the dibranchiate cephalopods of the Japanese and adjacent waters // J. Coll. Agric. Hokkaido Imp. Univ. Vol. XX. 357 p. 29 pl.
468. Sinclair E.H., Walker W.A., Thomason J.R. 2015. Body size regression formulae, proximate composition and energy density of Eastern Bering Sea mesopelagic fish and squid. PLoS ONE. No. 10(8): e0132289. doi:10.1371/journal.pone. 0132289. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26287534>. 13 p.
469. Sobolevsky Ye.I. 1996. Species composition and distribution of squids in the Western Bering Sea // Ecology of the Bering Sea: a review of Russian literature. Alaska Sea Grant Rep. No. 96-01. Fairbanks. P. 1-96.
470. Spratt J.D. 1978. Age and growth of the market squid, *Loligo opalescens* Berry, in Monterrey Bay // Fish. Bull. California. 169. P. 35-44.
471. Springer A.M., McRoy C.P., Flint M.V. 1996. The Bering Sea Green Belt: shelf-edge processes and ecosystem production // Fisheries oceanography. Vol. 5. No. 3/4. P. 205-223.
472. Stabeno P.J., Reed R.K. 1994. Circulation in the Bering Sea basin observed by satellite-tracked drifters: 1986-1993 // J. Phys. Res. Vol. 24. P. 848-854.
473. Sugiyama M., Kousu S., Hanabe M., Okuda Y. 1989. Utilization of squid // New Delhi. Oxonian Press Ltd. 251 p.

474. Sweeney M.J., Roper C.F.E., Hochberg F.G. 1988. A catalog of the type specimens of recent Cephalopoda described by S. Stillman Berry // *Malacologia*. Vol. 29 (1). P. 7-19.
475. Sweeney M.J., Roper C.F.E., Mangold K.M., Clarke M.R., Boletzky S. 1996. «Larval» and Juvenile Cephalopods: A Manual for Their Identification // Washington D.C. Smithsonian Inst. Press. 282 p.
476. Tafur R., Argüelles J., Nigmatullin Ch. 2010. Variation of digestive gland index related to gonadal maturation of *Dosidicus gigas* in Peruvian waters // 5th International Symposium on Pacific Squids 2010 (October 13-15 2010, La Paz, Baja California Sur. Mexico). La Paz: CIBNOR. P. 68.
477. Trujillo E.E., Moltschaniwskyj N., Katugin O.N., Nishiguchi M.K. 2009. Molecular evolution in the family Gonatidae (Cephalopoda, Teuthida) inferred from three mitochondrial loci // CIAC Symposium. Vigo, Spain. P. 94.
478. 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. 2005. Systematics of Indo-West Pacific loliginids. 2005 // Phuket Mar. Biol. Center Res. Bull. Vol. 66. P. 23-26.
479. Voight G. 1996. The hectocotylus and other reproductive structures of *Berryteuthis magister* (Teuthoidea: Gonatidae) // *The Veliger*. Vol. 39 (2). P. 117-124.
480. Wolotira R.J., Allen M.J., Sample T.M., Henry R.L., Iten C.R., Noel S.F. 1990. Life history and harvest summaries for selected Invertebrate species occurring off the West Coast of North America. Vol. 2. Cephalopods and Crustacea // NOAA Tech. Mem. NMFS F/NWC-183. Seattle. 191 p.
481. Yuuki Y., Kitazava H. 1986. *Berryteuthis magister* in the Southwestern Japan Sea // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fisheries*. Vol. 52. P. 665-672

ПРИЛОЖЕНИЯ

Материалы экспедиционных исследований командорского кальмара, использованные в
работе

| Судно | Год/ месяцы | Сборщики | Кол-во тралений (станций) | Биологический анализ, экз. |
|--|------------------|--|---------------------------------|-------------------------------|
| Японское море | | | | |
| НПС "Одиссей" | 1984/12 | Алексеев Д.О. Бизиков В.А. | 6 | 9 |
| Охотское море | | | | |
| МФТ "Иоланта" | 2005/12 | Алексеев Д.О. Феоктистов Е. | 5 | 93 |
| МФТ "Иоланта" | 2010/4 | Моисеев С.И. | 18 | 622 |
| Тихоокеанская сторона Курильских островов и Юго-Восточная Камчатка | | | | |
| НПС "Одиссей" | 1985/1 | Алексеев Д.О. Бизиков В.А. | 19 | 835 |
| «Томи-мару № 82» | 2002/11-12 | Орлов А.М. | 6 | 300 |
| МФТ "Иоланта" | 2005/8-11 | Алексеев Д.О. Феоктистов Е.И. | 186 | 13623 |
| МФТ "Иоланта" | 2006 | Павлов В.П. | 61 | 2500 |
| МФТ "Иоланта" | 2007/9-11 | Алексеев Д.О. | 105 | 5900 |
| МФТ "Иоланта" | 2008/10-12 | Голуб А.Н. | 100 | 5400 |
| МФТ "Иоланта" | 2009/8-10 | Лищенко Ф.В. | 32 | 3114 |
| МФТ "Иоланта" | 2010/9,11 | Лищенко Ф.В. | 12 | 1673 |
| МФТ "Иоланта" | 2011/10-11 | Лищенко Ф.В. | 26 | 2600 |
| МФТ "Иоланта" | 2012/8-9 | Лищенко Ф.В. | 13 | 2000 |
| БАТМ "Министр Ишков" | 2013/6-7 | Лищенко Ф.В. | 7 | 282 |
| БАТМ «Борисов» | 2016/5-6 | Лищенко Ф.В. Лищенко А.В. | 139 | 10322 |

| Берингово море | | | | |
|--------------------------|--------------------|---|------------|--------------|
| "Кайё-мару № 28" | 1993/5-8 | Бизиков В.А. Архипкин А.И. | 139 | 10278 |
| "Кайё-мару № 28" | 1994/5-9 | Алексеев Д.О. Голуб А.Н. | 196 | 5100 |
| "Кайё-мару № 28" | 1994/10-12 | Бизиков В.А. Голуб А.Н. | 106 | 4800 |
| "Кайё-мару № 28" | 1995/5-8 | Алексеев Д.О. Селютин А.П. | 130 | 5248 |
| "Тенью-мару № 57" | 1996/5-10 | Алексеев Д.О., Селютин А.П., Леонтьев С.Ю. | 342 | 10919 |
| "Тенью-мару № 57" | 1996/ 10-12 | Бизиков В.А. Алексеев Д.О. | 142 | 3129 |
| "Тенью-мару № 78" | 1997/11-12 | Алексеев Д.О. Лаптиховский В.В. | 170 | 6311 |
| "Тенью-мару № 78" | 1998/8-10 | Алексеев Д.О. Бизиков В.А. | 120 | 2392 |
| "Кайё-мару № 28" | 1998/11-12 | Алексеев Д.О. Гончаров С.М. | 77 | 1385 |
| "Тенью-мару № 78" | 1998/8-10 | Алексеев Д.О. | 120 | 2420 |
| "Кайё-мару № 28" | 1999/6-8 | Бизиков В.А. Глубоков А.И. | 150 | 4887 |
| "Кайё-мару № 28" | 1999/11-12 | Бизиков В.А. Алексеев Д.О. | 80 | 758 |
| "Кайё-мару № 28" | 2000/6-8 | Алексеев Д.О. Глубоков А.И. | 141 | 3207 |
| "Кайё-мару № 28" | 2001/8-10 | Алексеев Д.О. Новиков Р.Н. | 152 | 3793 |

Примечание: экспедиции с участием автора выделены жирным шрифтом

Материалы научно-исследовательских рейсов, приведенные в рейсовых отчетах экспедиций СахНИРО, использованные в работе.

| Судно | Год/ месяцы | Сборщики |
|-----------------------------|----------------|----------------------------------|
| Охотское море | | |
| «Дмитрий Песков» | 1997/7 | Смирнов И.П. и др. |
| «Дмитрий Песков» | 1998/9-10 | Шепелева О.Н. и др. |
| «Дмитрий Песков» | 1999/9-11 | Букин С.Д. |
| «Дмитрий Песков» | 2000/7-10 | ? |
| «Дмитрий Песков» | 2001/9-10 | Смирнов И.П. |
| «Дмитрий Песков» | 2002/8-9 | Смирнов И.П. |
| «Дмитрий Песков» | 2006/9-10 | Огородников В.С. Смирнов А.В. |
| Японское море | | |
| «Шантар» | 1983/11-12 | Гвалимзянов К.Г. |
| «Хива» | 1986/3-4 | Галимзянов К.Г. |
| «Дмитрий Песков» | 1999/2 | Пометеев Е.В. |
| «Дмитрий Песков» | 2000/1-2 | Ким Сен Ток |
| «Дмитрий Песков» | 2001/4-6 | Немчинов О.Ю. |
| «Дмитрий Песков» | 2006/4-6 | Букин С.Д. и др. |
| «Дмитрий Песков» | 2007/4-5 | Ким Сен Ток и др. |
| «Дмитрий Песков» | 2008/4-5 | Пометеев Е.В. |
| Северные Курильские острова | | |
| «Дмитрий Песков» | 2000/2-3 | Иванов А.Н. |
| Южные Курильские острова | | |
| «Калининск» | 1995/6-7 | Аюпов И.Р. и др. |

Научные отчеты НИИ Росрыболовства (Минрыбхоза СССР, Минрыбхоза России, Госкомрыболовства), использованные в настоящей работе

| НИИ | Исполнители | Название отчета | Год | Объем |
|------------|---------------------------|--|------|-------|
| КамчатНИРО | Николаев А.С. | Отчет о научно-промысловом рейсе «Эйкю-мару 86» по изучению командорского кальмара в западной части Берингова моря с 20 августа по 25 сентября 1993 г. | 1993 | 7 с. |
| КамчатНИРО | В.С. Левин, В.А. Дубинин | Рейсовый отчет о работе на японском судне «Эйкюмару-5» в Беринговом море зимой 1993 г. | 1993 | 10 с. |
| ТИНРО | Шевцов Г.А., Федорец Ю.А. | Отчет «Распределение и некоторые черты биологии командорского кальмара в Беринговом море» (годовой). | 1975 | 45 с. |
| ТИНРО | Шевцов Г.А., Федорец Ю.А. | Отчет «Распределение и размерно-весовая характеристика командорского кальмара <i>Berryteuthis magister</i> в осенний период 1976 г.» (промежуточный). Изучение закономерностей распределения, состояния запасов и возможности промысла массовых видов кальмаров Тихого океана. | 1976 | 29 с. |
| ТИНРО | Шевцов Г.А., Федорец Ю.А. | Отчет «Биологическая характеристика командорского кальмара, зависимость его распределения от абиотических факторов» (промежуточный). Изучение закономерностей распределения, состояния запасов и возможности промысла массовых видов кальмаров Тихого океана. | 1977 | 21 с. |
| ТИНРО | Шевцов Г.А., Федорец Ю.А. | Отчет «Закономерности воспроизводства командорского кальмара в Беринговом море» (промежуточный). Изучение закономерностей распределения, состояния запасов и возможности промысла массовых видов кальмаров Тихого океана. | 1978 | 23 с. |
| ТИНРО | Шевцов Г.А., Федорец Ю.А. | Отчет «Состояние запасов и возможные уловы командорского кальмара в западной части Берингова моря» (промежуточный). Изучение закономерностей распределения, состояния запасов и возможности промысла массовых видов кальмаров Тихого океана. | 1979 | 20 с. |

| | | | | |
|---------|------------------------------------|--|------|--------|
| ТИНРО | Шевцов Г.А., Федорец Ю.А. | Отчет «Биология и промысел командорского кальмара в Беринговом море» (сводный за 5 лет). Изучение закономерностей распределения, состояния запасов и возможности промысла массовых видов кальмаров Тихого океана. | 1981 | 76 с. |
| ТИНРО | Шевцов Г.А., Федорец Ю.А. | Отчет «Популяционная структура командорского кальмара в Беринговом море» (промежуточный). Изучение закономерностей распределения, состояния запасов и возможности промысла массовых видов кальмаров Тихого океана. | 1983 | 26 с. |
| ТИНРО | Федорец Ю.А., Пресняков В.В. | Особенности размерно-половой структуры кальмара <i>Beryteuthis magister</i> у Командорских островов | 1987 | 13 с. |
| ТИНРО | Шевцов Г.А. (руководитель темы) | Биология, распределение, состояние запасов кальмаров и рекомендации для их рационального (сводный отчет за 1981-1985 гг.) промысла. Отчет о научно-исследовательской работе «Освоение и комплексное использование сырьевых ресурсов кальмаров Тихого океана (КЦП «Кальмар» | 1985 | 59 с. |
| СахНИРО | Полтев Ю.Н., Пузанков К.Н. | Отчет о работе в рейсе с 2.11.1994 по 28.12.1994 на японском промысловом судне «Томи-мару №82» в районе Северных Курильских островов по теме 1. | 1994 | 102 с. |
| СахНИРО | Полтев Ю.Н. | Отчет о работе в рейсе с 22.04.93 по 28.06.93 на японском промысловом судне «Томи-мару-82» в районе Северных Курильских островов по теме 1. | 1993 | 80 с. |
| СахНИРО | Худя В.Н., Сенченко И.А. | Отчет о работе в рейсе с 28 июня по 30 июля 1993 г. на японском рыболовном траулере ТОМИ-МАРУ 82 в районе Северных Курильских островов по теме 1. | 1993 | 42 с. |

Специализированная шкала стадий зрелости самок командорского кальмара, используемая в настоящей работе
(по: Лищенко и др., 2018).

| Стадия/ под- стадия | Основные признаки | | | Дополнительные признаки |
|---------------------------|--|--|---|--|
| | Яичник | Яйцеводы | Нидаментальные железы | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | Тонкий прозрачный тяж, при рассмотрении невооруженным глазом содержимое кажется гомогенным, отдельные ооциты можно разглядеть только при достаточно сильном увеличении. При извлечении из мантийной полости выглядит как небольшая прозрачная ниточка. | Прозрачные, не видны невооруженным взглядом | Парные прозрачные, плохо различимые нитевидные тяжи, лежащие сверху на яичнике, их длина не более половины яичника. | Единственное визуальное отличие от самцов – отсутствие маленького прозрачного округлого образования (СКО) у верхнего конца гонады с левой стороны. |
| 2-1 | Полупрозрачный тяж, плотный, упругий его длина около четверти длины мантии. Отдельные ооциты внешне плохо различимы, но при надрезе хорошо видна зернистая структура ткани яичника. | Прозрачные, плохо различимые невооруженным глазом, уложенные «змейкой» нитевидные образования. | Некрупные полупрозрачные тяжи, лежащие сверху на яичнике, их длина около трети длины яичника или чуть больше. | Общий внешний вид «подростковый», прогонистый, внешне не отличимы от самцов ни размерами, ни пропорциями тела. |
| 2-2 | Мутный, белесый почти не прозрачный, заметно увеличенный, его длина около трети длины мантии или несколько больше. Отдельные ооциты хорошо различимы, в виде белых почти одноразмерных точек. Диаметр ооцитов не более 2 мм. | Прозрачные, уложенные «змейкой» тонкие тяжи на поверхности яичника. | Крупные, мутно-белесые, почти не прозрачные упругие, лентовидные образования, их длина около половины длины яичника | Крупные размеры и несколько расширенная вследствие увеличения гонады мантия, что позволяет визуально отнести особи этой стадии к самкам |

| | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-----|--|---|---|--|
| 3 | Сильно увеличенный, упругий, его объем занимает до половины свободного объема задней части мантийной полости. Между ооцитами становятся заметны различия в размере, самые крупные могут иметь в диаметре до 3 мм. Окраска основной массы ооцитов однородная желтовато-белая, отдельные наиболее крупные ооциты могут иметь более интенсивную желтую окраску. | Полупрозрачные, уложенные «змейкой» плоские тяжи на поверхности яичника | Крупные, упругие, лентовидные образования от почти белого до кремового цвета. Их длина около трети длины яичника или немного больше. | Крупные размеры, характерные для взрослых самок. Заметно расширенная мантия вследствие сильного увеличения объема яичника. |
| 4 | Сильно увеличенный, упругий, занимает большую часть объема задней части мантийной полости. Имеет выраженную неравномерную окраску: наряду с незрелыми непрозрачными белыми или желтовато-белыми ооцитами появляются зрелые, прозрачные ооциты янтарного цвета (диаметр зрелых ооцитов до 4 мм). Число зрелых ооцитов значительно меньше числа незрелых. | Полупрозрачные, белесые плоские тяжи, плотно уложенные «змейкой» немного по бокам на поверхности передней части яичника. Яйца в яйцеводах отсутствуют. | Крупные, упругие, кремовые широко-лентовидные, их длина от трети до половины длины яичника. | Крупные размеры, характерные для взрослых самок. Заметно расширенная мантия вследствие сильного увеличения объема яичника. |
| 5-1 | Крупный, раздутый, непрозрачный, занимает почти весь объем мантийной полости. Имеет выраженную неравномерную окраску, наряду с незрелыми непрозрачными белыми или желтовато-белыми ооцитами имеются зрелые, прозрачные ооциты янтарного цвета (диаметр зрелых ооцитов до 4 мм). Число зрелых ооцитов не более половины всех видимых ооцитов. | Большие, упругие, с умеренно растянутыми стенками, содержат не более сотни ооцитов, уложенных не очень плотно, преимущественно в передней части яйцевода, в довольно правильном порядке | Крупные, упругие, кремовые, широко-лентовидные, их длина около половины длины яичника. Ширина двух нидаментальных желез больше половины ширины яичника, так что они прикрывают сверху поверхность передней части яичника. | В крайне редких случаях на внутренней поверхности мантии в ее передней части может быть обнаружен прикрепленный пучок сперматангов с неиспользованными семенными резервуарами. |

| | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-----|--|---|--|--|
| 5-2 | <p>Крупный, раздутый, непрозрачный, занимает почти весь объем полости. Имеет выраженную неравномерную окраску, наряду с незрелыми непрозрачными белыми или желтовато-белыми ооцитами имеются зрелые, прозрачные ооциты янтарного цвета (диаметр зрелых ооцитов до 4 мм). Число зрелых ооцитов может достигать около половины всех видимых ооцитов.</p> | <p>Большие, упругие, с сильно растянутыми стенками, содержат от 2-3 до 7-9 сотен ооцитов, уложенных очень плотно, в довольно правильном порядке</p> | <p>Крупные, упругие, кремовые, продолговатые широко-лентовидные, их длина около половины длины яичника. Ширина двух нидаментальных желез больше половины ширины яичника, так что они прикрывают сверху большую часть поверхности передней части яичника.</p> | <p>Изредка на внутренней поверхности мантии в ее передней части может быть обнаружен прикрепленный пучок сперматангов с неиспользованными семенными резервуарами. У некоторых экземпляров могут быть автотомированы щупальца.</p> |
| 6-1 | <p>Крупный, непрозрачный, раздутый но не очень упругий. Имеет выраженную неравномерную окраску вследствие присутствия в нем незрелых желтовато-белых, прозрачных зрелых и резорбтирующих непрозрачных грязно-желтых ооцитов. Между оформленными ооцитами может иметься небольшое количество белесой жидкости. Число зрелых ооцитов от половины общего числа видимых ооцитов и более.</p> | <p>Большие, упругие, с сильно растянутыми стенками, содержат от 2-3 до 7-9 сотен ооцитов, уложенных очень плотно, но без правильного порядка</p> | <p>Крупные, светло-кремовые, длина около половины длины мантии, без заметных признаков деградации, но не упругие, могут иметь слегка неровные мягкие края.</p> | <p>На внутренней поверхности мантии в ее передней части один или несколько прикрепленных пучков сперматангов, по крайней мере у одного из которых использованы семенные резервуары. Мантия не утончена, но час тично утратила упругость. Начиная с этой подстадии и далее щупальца автотомированы у всех особей.</p> |

| | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-----|---|--|---|--|
| 6-2 | Крупный, частично спавшийся, дряблый, приобретает общую грязно-желтую окраску. Большинство ооцитов зрелые прозрачные или резорбирующие грязно-желтые. Незрелые ооциты очень немногочисленные, единичные. Между ооцитами хорошо видна серовато-белесая жидкость. | Большие, мягкие и дряблые, частично спавшиеся, содержат от нескольких десятков до одной-двух сотен ооцитов | Несколько уменьшены в размерах, длина от половины до трети длины яичника. Дряблые, с мягкими неровными краями. Цвет кремовый или серовато-кремовый. | На внутренней поверхности мантии в ее передней части один или несколько прикрепленных пучков сперматангов, преимущественно с использованными семенными резервуарами. Мантия заметно утончена, дряблая, окраска тканей мантии становится серовато-желтой. |
| 7 | Спавшийся, дряблый, заполнен, в основном, неструктурированной серовато-желтой жидкостью, в которой плавают отдельные зрелые и резорбирующие ооциты. Общая окраска грязно-желтая, сероватая или коричневатая. | Полупрозрачные, спавшиеся, содержит единичные отдельно лежащие ооциты (не более 10-20) | Уплощенные, дряблые, кремовые или желтые образования в медиальной части висцеральной полости | На внутренней поверхности мантии несколько пучков сперматангов с использованными семенными резервуарами. Мантия сильно утончена, дряблая, свисает на гладиусе, ткани мантии зеленовато-желтые или серо-желтые. Иногда мышечная ткань практически отсутствует, остаются только эпителиальные ткани. |

Специализированная шкала стадий зрелости самцов командорского кальмара, используемая в настоящей работе
(по: Лищенко и др., 2018).

| Стадия/под-стадия | Основные признаки | | | Дополнительные признаки |
|-------------------|---|--|--|---|
| | Семенник | Комплекс сперматофорных желез и семепровод | Нидхемов мешок и пенис | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | Тонкий прозрачный тяж | Маленькое прозрачное плоское округлое образование, слабо различимое невооруженным глазом | Не развит | В облике сохраняются некоторые ювенильные признаки: мантия почти полупрозрачная, плавники заметно меньше, чем у взрослых кальмаров. |
| 2 | Мутно-белесый полупрозрачный неширокий тяж | Полупрозрачный, небольшой (размеры сравнимы с размерами жаберного сердца), становятся заметна внутренняя структура | Прозрачный, маленький, пенис едва различим | Основное отличие от 1 стадии: возможность различить хотя бы какие-то отдельные элементы СКО |
| 3 | Цвет от полупрозрачного до почти непрозрачного белесого, крупный, относительно широкий, упругий | Относительно большой (крупнее жаберного сердца), хорошо видна спиральная внутренняя структура | Полупрозрачный, пустой, иногда могут присутствовать редкие прозрачные нитевидные образования (псевдосперматофоры), пенис маленький | |
| 4 | Непрозрачный белый или едва заметно кремовый, крупный, упругий | Большой, четко различима спиральная внутренняя структура, в семепроводе видна белая полоска (поток спермы) | Прозрачный, внутри обычно присутствуют одиночные прозрачные образования (псевдосперматофоры), в некоторых может иметься белая сперма, не занимающая всего объема сперматофора (пробные сперматофоры). Пенис большой, хорошо различим | |

| | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-----|--|--|--|---|
| 5-1 | Непрозрачный белый или едва заметно кремовый, крупный, упругий | Большой, четко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, в семяпроводе виден выраженный белый поток спермы | Полупрозрачный, немного увеличен, содержит от нескольких штук до нескольких десятков сперматофоров нормального строения, с ярко-белыми семенными резервуарами. Пенис большой. | У некоторых экземпляров автотомированы щупальца. |
| 5-2 | Непрозрачный белый или едва заметно кремовый, крупный, упругий | Непрозрачный белый, иногда бежевый, четко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, в семяпроводе виден выраженный белый поток спермы | Полупрозрачный или почти прозрачный, растянутый, полностью заполнен сперматофорами с ярко-белыми семенными резервуарами, их число может достигать нескольких сотен, отдельные могут проникать в пенис и при легком надавливании начинают интенсивно выделяться через пенис | Начиная с этой подстадии и далее щупальца автотомированы у всех особей. |
| 6-1 | Непрозрачный белый или кремовый, среднего размера, мягкий | Непрозрачный бежевый, четко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, в семяпроводе виден белый поток спермы | Полупрозрачный или почти прозрачный, растянутый но не упругий, полностью заполненный нормальными сперматофорами | |
| 6-2 | От полупрозрачного до непрозрачного бежевого, некрупный, дряблый | Непрозрачный бежевый, четко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, иногда в семяпроводе виден поток спермы | Полупрозрачный, дряблый, частично заполнен нормальными сперматофорами | Мантия заметно утончена, дряблая, окраска тканей мантии становится серовато-желтой. |

| | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|--|---------------------------------|---|
| 7 | От полупрозрачного до непрозрачного бежевого, мелкий, дряблый | Непрозрачный бежевый, четко различимы отдельные части комплекса и отдельные сперматофорные железы, в семяпроводе не виден поток спермы | Полупрозрачный, дряблый, пустой | Мантия сильно утончена, дряблая, свисает на гладиусе, ткани мантии зеленовато-желтые или серо-желтые. Иногда мышечная ткань практически отсутствует, остаются только эпителиальные ткани. |