

УДК 639.273(265.5)

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СЕВЕРНОГО КАЛЬМАРА
BOREOTEUTHIS BOREALIS (SASAKI, 1923) (CERHALOPODA: GONATIDAE)
В ОХОТСКОМ МОРЕ И СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА**

М.А. Зуев, О.Н. Катугин, Г.А. Шевцов, А.В. Дакус (ТИНРО-Центр)

**DISTRIBUTION AND DIFFERENTIATION OF THE BOREOPACIFIC
GONATE SQUID *BOREOTEUTHIS BOREALIS* (SASAKI, 1923)
(CERHALOPODA: GONATIDAE) IN THE OKHOTSK SEA
AND NORTHWESTERN PACIFIC OCEAN**

М.А. Zuev, O.N. Katugin, G.A. Shevtsov, A.V. Dakus (TINRO-Centre)

Patterns of spatial and vertical distribution, regional and seasonal dynamics in the size structure, and intraspecific differentiation in the boreopacific gonate squid *Boreoteuthis borealis* have been revealed in the Okhotsk Sea and northwestern Pacific Ocean. This squid is found beyond the shelf zone in a wide depth range, dwelling from the surface down to the bathyal and abyssal depths, in the pelagic zone and near the bottom. In the night, squid are distributed over the entire water column, and concentrate in large quantities in the upper epipelagic layer. During the day, squid are distributed mainly below 100 m depth and rarely occur in the near-surface layers. Two size groups of *B. borealis* (small-size and large-size) are known. They differ in size-at-maturity and distribution. It is impossible to distinguish between small- and large-size squid at early ontogenetic stages. Squid of the small-size group are fully mature at a dorsal mantle length (DML) of 120–180 mm, and occur through the entire Okhotsk Sea and to the north of 40° N in the northwestern Pacific Ocean off the Kuril Chain. Squid that belong to the large-size group are fully mature at a DML of 210–300 mm, and occur mainly in the between 46° and 34° N to the east of the southern Kuril Islands and Hokkaido as far as 170° E, and are found in the Okhotsk Sea only occasionally. Spatial ranges of these two size groups of the squid overlap in the northwestern Pacific Ocean.

ВВЕДЕНИЕ

Северный кальмар *Boreoteuthis borealis* (Sasaki, 1923) — один из наиболее массовых представителей семейства Gonatidae, многочисленной и экологически важной группы пелагических головоногих моллюсков Северной Пацифики [Okutani et al., 1988; Nesis, 1997]. Этот вид кальмара был описан по экземплярам очень хорошей сохранности; все они были пойманы на джиггеры у восточного побережья острова Хоккайдо. Автор описания отнес нового кальмара к роду *Gonatopsis* вместе с видом *Gonatopsis octopedatus* (Sasaki, 1920) на основании отсутствия у обоих видов ловчих щупалец [Sasaki, 1920, 1923]. После того, как были описаны новые представители рода *Gonatopsis* — *G. borealis makko* [Okutani, Nemoto, 1964] и *G. japonicus* [Okiyama, 1969], род *Gonatopsis* был подразделен на два подрода: *Gonatopsis* s.str. (виды с пятирядной радулой) и *Boreoteuthis* (виды с семирядной радулой) [Несис, 1971]. Позже было предложено повысить таксономический ранг *Boreoteuthis* до уровня самостоятельного рода на основании анализа генетических связей в

семействе Gonatidae [Катугин, 2004]. Последующий анализ филогенетических отношений среди кальмаров-гонатид на основании изучения последовательностей ДНК подтвердил вывод о сильной дивергенции *Boreoteuthis* от других представителей семейства [Lindgren et al., 2005].

Boreoteuthis borealis широко распространен от северной части Берингова моря до залива Аляска и дальше на юг до Калифорнии на востоке, в Охотском море и до северо-восточного Хонсю на западе северной части Тихого океана [Несис, 1982; Murakami, 1976; Murata et al., 1976; Naito et al., 1977; Kubodera et al., 1983; Kubodera, 1986; Okutani et al., 1988; Nesis, 1997]. Он встречается от поверхности до батипелагиали, и даже абиссали, и в ряде регионов, например в Охотском и Беринговом морях, этот кальмар — один из самых многочисленных представителей головоногих эпи- и мезопелагиали [Несис, Шевцов, 1977; Диденко, 1991а, б; Радченко, 1992; Лапко, 1995; Атлас..., 2003, 2005, 2006; Nesis, 1997; Katugin, Zuev, 2007].

Северный кальмар хорошо отличим от других видов семейства Gonatidae по следующим весьма характерным внешним признакам: плотное телосложение, короткие руки примерно одинаковой длины, крупный широкий плавник, а также буроватая с фиолетовым отливом кожа мантии. Из-за отсутствия проблем с видовой идентификацией *B. borealis* и вследствие высокой частоты встречаемости этого кальмара в пелагиали по данному виду имеется значительный объем достоверной информации, накопленной в морских экспедициях ТИНРО-Центра. Тем не менее, при анализе распределения и биологии северного кальмара возникает ряд трудностей ввиду того, что *B. borealis* — полиморфный вид. В северо-западной части Тихого океана северный кальмар представлен двумя группировками: мелко-размерной и крупноразмерной [Nesis, Nezlin, 1993], однако ни таксономический статус, ни особенности роста представителей обеих группировок не изучены. Особи мелко-размерной группировки обитают в Беринговом и Охотском морях и в восточной Пацифике, а крупноразмерные кальмары обитают преимущественно в открытых водах северо-западной Пацифики [Jefferts, 1983; Kubodera et al., 1983; Nesis, Nezlin, 1993; Nesis, Nikitina, 1995; Shevtsov et al., 2005]. Представители обеих группировок отличаются друг от друга по ряду генетических признаков [Lindgren et al., 2005] и по внешним характеристикам формы стаголитов [Беркутова, 2006], однако для идентификации в полевых условиях использовать эти признаки пока не представляется возможным. Тем не менее, различия в размерах при созревании и районах распространения мелко- и крупноразмерных кальмаров позволяют предположить экологическую обособленность обеих группировок в пелагических сообществах.

Мы проанализировали имеющуюся в ТИНРО-Центре информацию о встречаемости *B. borealis* в уловах и его биологических особенностях в Охотском море и северо-западной части Тихого океана с целью дифференциации кальмаров мелко- и крупноразмерной группировок на основании анализа данных о размерах, зрелости и распределении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы по встречаемости и биологии северного кальмара были собраны в 58 научно-исследовательских и промысловых экспедициях с 1979 по 2004 г. в северо-западной части Тихого океана и Охотском море, где было поймано 281931 особей, из которых 29569 взято на анализ (табл. 1).

Лов кальмаров проводили пелагическими и донными тралами различных модификаций от поверхности до 3240 м при средней скорости траления от 3 до 5 узлов. Как правило, длительность каждого траления составляла 1 час. Горизонтальное раскрытие пелагических тралов составляло 30–80 м, донных 16–25 м, в

Таблица 1. Собранный и проанализированный материал по кальмару *Boreoteuthis borealis* (А – число тралений; Б – число тралений с кальмаром; В – число пойманных кальмаров; Г – число проанализированных кальмаров)

Table 1. Database for the squid *Boreoteuthis borealis* used in this study (quantity of: А – trawlings; Б – catches with squids; В – specimens, total; Г – specimens examined)

Судно	Сроки работ	А	Б	В	Г
Каменское	30.09.1979–25.10.1979	36	3	4	4
Дарвин	31.07.1980–06.08.1980	17	2	46	46
Каменское	03.03.1981–13.03.1981	88	5	14	14
Новокотовск	16.09.1981–16.09.1981	1	1	10	10
Простор	23.06.1985–27.09.1985	281	64	2083	1908
Современник	24.11.1985–28.01.1986	85	14	37	37
Простор	07.02.1986–02.07.1986	337	10	64	63
Новокотовск	11.05.1986–27.06.1986	182	34	838	838
Гневный	30.05.1986–30.05.1986	1	1	7	7
Новоульяновск	07.04.1987–03.05.1987	110	9	313	267
Мыс Тихий	22.10.1987–26.01.1988	79	19	239	239
Гиссар	08.11.1987–27.11.1987	38	13	188	89
Гиссар	27.07.1988–29.07.1988	5	3	131	131
Дарвин	19.07.1989–13.08.1989	101	3	5	5
Профессор Солдатов	10.08.1989–02.09.1989	38	20	246	246
Новокотовск	24.09.1990–30.01.1991	193	76	3990	115
Дарвин	21.10.1991–03.01.1992	243	131	86188	1046
ТИНРО	03.01.1992–12.03.1992	203	95	4061	1132
Новоульяновск	14.07.1992–17.08.1992	130	49	13190	1833
Профессор Кагановский	15.07.1992–29.07.1992	52	10	1160	307
Пусан-851	28.07.1992–14.08.1992	17	8	443	162
Джу Янг №1	29.08.1992–16.09.1992	26	3	33	33
Санфлауэр	03.12.1992–07.04.1993	94	43	1332	1086
Салвиа Хо	12.01.1993–02.04.1993	96	34	3236	505
Взморье	30.06.1993–08.07.1993	38	6	68	68
Профессор Солдатов	02.07.1993–15.08.1993	131	40	12738	4112
ТИНРО	06.07.1993–17.08.1993	131	45	24074	1482
Профессор Кизеветтер	19.07.1993–03.08.1993	33	8	2411	80
Профессор Леванидов	02.11.1993–13.12.1993	77	19	250	147
ТИНРО	06.08.1994–13.10.1994	194	44	2340	1354
Профессор Леванидов	09.11.1994–27.01.1995	160	71	14282	1903
Профессор Кизеветтер	27.05.1995–08.08.1995	102	34	2957	198
ТИНРО	21.06.1995–16.08.1995	180	21	11677	0
Профессор Кагановский	10.07.1995–29.08.1995	134	46	16384	674
Профессор Леванидов	17.07.1995–09.08.1995	75	10	3827	0
Профессор Леванидов	12.11.1995–28.12.1995	114	37	8845	0
Профессор Леванидов	31.07.1996–15.09.1996	85	27	4014	1544
Танкай Мару	03.09.1996–03.09.1996	1	1	1	1
Профессор Леванидов	10.07.1997–31.08.1997	185	24	7501	157
Эмеральда	02.10.1997–02.10.1997	1	1	25	25
Лобана 1	23.10.1997–23.10.1997	26	1	2	2
ТИНРО	08.02.1998–25.08.1998	373	87	1788	0
Танкай Мару	22.08.1998–24.08.1998	6	3	102	102
ТИНРО	26.08.1998–11.12.1998	309	53	16781	0
Профессор Кагановский	05.07.1999–16.11.1999	346	44	9983	1246
ТИНРО	25.02.2000–13.06.2000	320	39	171	55
Кайо-Мару	12.06.2000–19.07.2000	15	15	230	225
Профессор Кагановский	03.09.2000–11.11.2000	174	50	4937	0
Профессор Леванидов	10.09.2000–14.12.2000	297	59	118	0
Бородино	01.03.2001–13.05.2001	210	30	128	128
ТИНРО	31.03.2001–30.06.2001	308	27	112	0
Каврай	27.06.2001–22.10.2001	403	100	3404	176

Судно	Сроки работ	А	Б	В	Г
Профессор Леванидов	04.11.2001–22.11.2001	45	12	305	190
Профессор Кагановский	08.03.2002–09.06.2002	316	65	499	0
Профессор Леванидов	21.07.2002–23.08.2002	109	36	7980	2197
Лотос 04	27.08.2002–23.09.2002	30	2	9	9
Профессор Кагановский	09.08.2003–03.11.2003	257	31	1674	764
ТИНРО	09.06.2004–17.07.2004	74	26	4456	2607

зависимости от типа трала, его модификации, оснащения и скорости траления. Для облова молоди в кутцовую часть трала вставлялась мелкочейстая вставка с размером ячеи 10 мм.

Сбор и обработку кальмаров осуществляли по принятой в ТИНРО-Центре методике [Шевцов, 1971; Филиппова, 1972; Зуев и др., 1985]. Использовали стандартный показатель общего размера кальмаров – дорсальную длину мантии (ДДМ). При вскрытии определяли пол, стадию зрелости, у самок длину нидаментальных желез (ДНЖ). Стадии половой зрелости *B. borealis* оценивали по общей шкале, разработанной для кальмаров [Несис, 1982; Зуев и др., 1985]. Сезонную динамику размерного состава рассматривали ежемесячно отдельно в Охотском море и северо-западной части Тихого океана.

По совокупности данных о размерах и половозрелости кальмаров определяли принадлежность изученных особей к мелко- или крупноразмерной группировкам. Неполовозрелых особей (ранние онтогенетические стадии и молодь с ДДМ ≤ 60 мм) не дифференцировали по размерным группировкам. К мелко-размерной группировке относили кальмаров на I стадии с ДДМ < 130 мм, самцов и самок на II стадии с ДДМ < 140 и < 157 мм соответственно и особей на III, IV и V стадиях с ДДМ < 179 мм. К крупноразмерной группировке относили самцов и самок на I стадии с ДДМ > 130 и > 150 мм, на II стадии с ДДМ > 150 и > 158 мм соответственно, а также невскрытых кальмаров и особей на III, IV и V стадиях с ДДМ > 180 мм. Размеры и половозрелость самок и самцов рассматривали ежемесячно и отдельно для кальмаров мелко- и крупноразмерной группировок.

Дифференциация *B. borealis* на мелко- и крупноразмерную группировки была учтена при построении карт пространственного распределения данного вида кальмара в обследованном регионе. На основании данных о встречаемости в уловах кальмаров разных размеров были построены карты пространственного распределения отдельно для ранних онтогенетических стадий (ДДМ 11–20 мм) и молоди (ДДМ 21–60 мм) без определения принадлежности особей к двум размерным группировкам. Кальмаров, у которых определяли пол и стадию зрелости, классифицировали по мелко- и крупноразмерной группировкам и строили карты пространственного распределения отдельно для неполовозрелых (стадии I–III) и половозрелых (стадии IV–V) особей каждой из группировок. При построении вышперечисленных карт не учитывали количественные показатели (число особей в улове) и использовали только факт присутствия кальмаров той или иной группы в улове.

При составлении графиков вертикального суточного распределения и встречаемости северного кальмара использовали данные четырех рейсов в Охотском море, в течение которых проводились учетные траления по горизонтам на разных глубинах, от 0 до 1200 м (табл. 2). Дневными считались траления между 06:00 и 18:00 (светлое время суток), ночными – траления между 18:00 и 06:00 часов (темное время суток). Встречаемость кальмара оценивали как долю (%) положительных уловов (в улове присутствует хотя бы одна особь кальмара) от общего

числа тралений в данном горизонте в данное время суток. Рассматривали размерный состав и суточную динамику уловов кальмара по горизонтам.

Таблица 2. Материалы для анализа вертикального распределения кальмара *Boreoteuthis borealis* в Охотском море

Table 2. Database for the analysis of vertical distribution of the squid *Boreoteuthis borealis* in the Okhotsk Sea

№ п/п	Судно	Сроки учётных тралений	День / Ночь		
			Число учётных тралений	Число тралений с кальмаром	Число кальмаров
1	Новокотовск	11.05.1986 – 27.06.1986	13 / 23	4 / 11	140 / 443
2	Профессор Солдатов	10.08.1989 – 02.09.1989	20 / 17	9 / 10	140 / 79
3	Новокотовск	21.11.1990 – 22.01.1991	96 / 83	31 / 38	23 / 61
4	ТИНРО	03.01.1992 – 12.03.1992	117 / 84	38 / 55	191 / 974

Для формирования базы данных, включающей параметры станции (наименование судна, район, координаты, дата и время, глубина и направление траления, глубина места) и показатели улова (число особей в одном тралении, размер (ДДМ), вес, пол, стадия зрелости, наполнение и содержимое желудка), использовали компьютерные программы «Ихтиолог» (составитель Н.Е. Кравченко), Microsoft Excel и Microsoft Access. Статистический анализ и построение графиков проводили с использованием Microsoft Excel. Для построения карт распределения использовали программу Surfer v.7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Помесячную динамику размерного состава *B. borealis* рассматривали отдельно для двух макрорегионов: Охотское море и северо-западная часть Тихого океана.

В Охотском море размеры (ДДМ) северного кальмара варьировали от 20 до 180 мм за весь период исследований, причем в разные месяцы общие размерные ряды были или уни- или бимодальными (рис. 1). Всего было поймано несколько особей с ДДМ > 200 мм, которые ввиду малочисленности учитывались нами в дальнейшем только при анализе кальмаров разных размерных группировок. В декабре и январе ДДМ кальмара варьировала в пределах 60–160 мм, а в уловах доминировали кальмары с ДДМ 100–120 мм. В феврале и марте в уловах стали отмечаться более мелкие кальмары с ДДМ от 20 мм и крупные кальмары с ДДМ до 180 мм; в марте распределение размеров было бимодальным с модами ДДМ 70–80 мм и 120–130 мм. В апреле и мае в уловах также присутствовали кальмары двух размерных групп. В июне мелкие кальмары не отмечены и кривая размеров стала уни-модальной с отчетливым пиком ДДМ 130–140 мм. В июле доминировали кальмары с ДДМ 90–110 мм и 120–130 мм. В августе в уловах стали вновь появляться ранние онтогенетические стадии с ДДМ около 20 мм, а молодь была многочисленна с пиком ДДМ 50–60 мм. Этот пик хорошо прослеживался и в последующие три осенних месяца. В ноябре в уловах доминировали кальмары с модальным классом 70–80 мм ДДМ.

Наши данные показывают, что: (1) в Охотском море северный кальмар присутствует круглый год; (2) в течение года доминирует одна размерная группировка; (3) крупные зрелые кальмары этой наиболее многочисленной группировки встречаются весной – в начале лета; (4) крупные зрелые особи менее многочисленной группировки отмечаются осенью; (5) в течение года ранняя молодь отме-

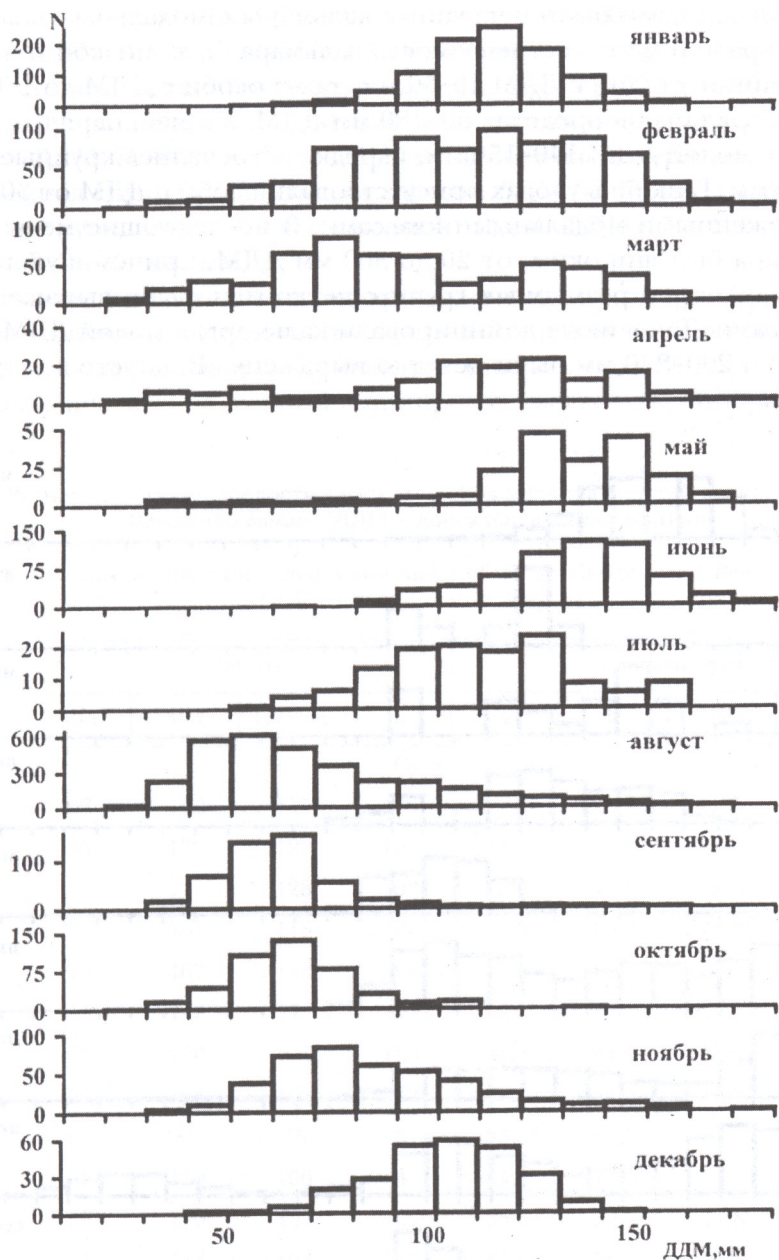


Рис. 1. Размерные ряды кальмара *Boreoteuthis borealis* по месяцам в Охотском море (ДДМ – дорсальная длина мантии; N – число особей)

Figure 1. Monthly changes in the size of the squid *Boreoteuthis borealis* in the Okhotsk Sea (ДДМ – dorsal mantle length; N – number of animals)

чается в уловах дважды: весной (март – апрель) и в конце лета (август). По всей видимости, выявленная динамика размерного состава и дискретность появления крупных (преднерестовых) и мелких (недавно выклюнувшихся) особей свидетельствует о том, что в Охотском море существуют два пика воспроизводства северного кальмара: весенний и летне-осенний.

В северо-западной части Тихого океана выявлена сложная полимодальная картина помесечной динамики размерного состава северного кальмара, где общий размерный ряд оказался более широким, чем в Охотском море, вследствие присутствия в уловах крупных кальмаров (рис. 2). В Тихом океане ДДМ северного кальмара варьировала от 10 до 300 мм за весь период исследований. В январе на-

и более многочисленными были не крупные кальмары с модальным классом ДДМ 70–80 мм. В феврале и марте встречаемость кальмара была низкой и в уловах отмечались как ранние стадии с ДДМ 10–30 мм, так и особи с ДДМ до 160 мм. В апреле размерный ряд был в пределах 50–180 мм ДДМ, а в мае, наряду с доминирующей группой с модой ДДМ 140–150 мм, изредка встречались крупные кальмары с ДДМ 200–240 мм. В июне в уловах присутствовали особи с ДДМ от 30 до 180 мм с нечетко выраженными модальными классами. В последующие месяцы размерный ряд кальмара был широким, от 20 до 300 мм ДДМ, причем в уловах присутствовали кальмары трех размерных групп с четко или слабо выраженными модальными классами. Так в июле доминировали кальмары с модой ДДМ 40–50 мм, а моды 110–160 и 200–230 мм были нечетко выражены. В августе все три группы

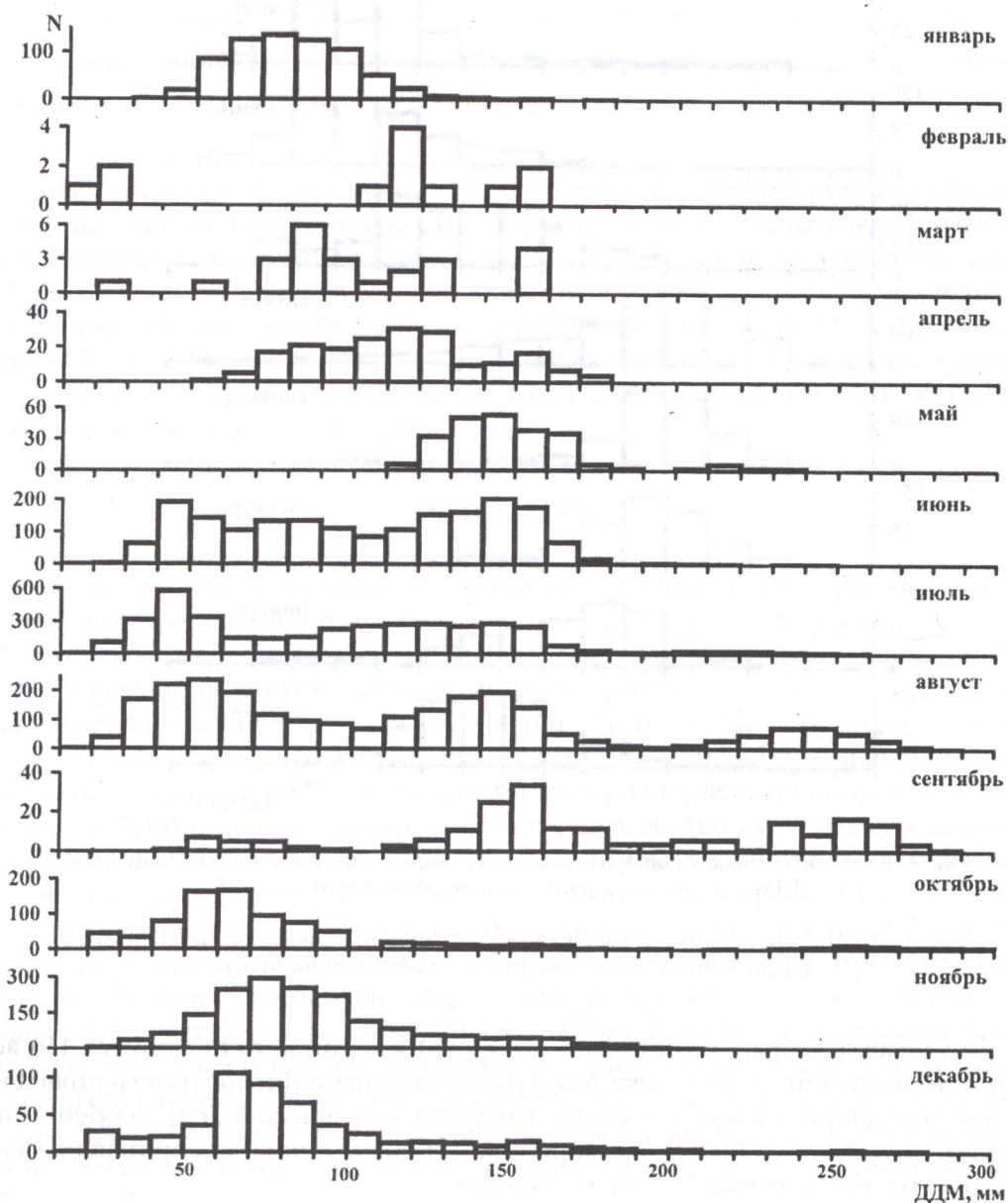


Рис. 2. Размерные ряды кальмара *Boreoteuthis borealis* по месяцам в северо-западной части Тихого океана (ДДМ – дорсальная длина мантии; N – число особей)

Figure 2. Monthly changes in the size of the squid *Boreoteuthis borealis* in the northwestern Pacific Ocean (ДДМ – dorsal mantle length; N – number of animals)

были с четкими модами ДДМ: 50–60, 140–150 и 240–250 мм. В сентябре также было три пика ДДМ: 50–60, 150–160 и 250–260 мм. В октябре молодь с модой ДДМ 50–70 мм доминировала, а более крупные кальмары с ДДМ до 300 мм встречались редко. В ноябре кальмаров с ДДМ > 220 мм в уловах не было, а преобладали особи с модой ДДМ 70–80 мм. В декабре вновь отмечено три размерных группы: многочисленная группа с модальным классом ДДМ 60–70 мм, гораздо менее многочисленная группа со слабо выраженной модой ДДМ 150–160 мм и единично кальмары с ДДМ до 280 мм.

Региональные особенности структуры и динамики размерного состава северного кальмара возникают вследствие того, что в Охотском море доминирует одна размерная группировка (мелкоразмерная), а в северо-западной части Тихого океана обитают кальмары двух размерных группировок (мелко- и крупноразмерной).

Таблица 3. Размеры и стадии зрелости самок и самцов мелкоразмерной группировки кальмара *Boreoteuthis borealis* (ДДМ – дорсальная длина мантии)

Table 3. Size and maturity for females and males of the small-size squid *Boreoteuthis borealis* (ДДМ – dorsal mantle length)

Месяц	ДДМ, мм				Стадия зрелости, %				
	Min	Max	среднее	n	I	II	III	IV	V
<i>Самки</i>									
Январь	67	160	115	486		28.2	69.5	2.3	
Февраль	80	177	128	194	11.3	83.0	5.2	0.5	
Март	62	171	128	102	3.8	70.5	24.8	0.9	
Апрель	70	161	118	53	13.3	66.0	18.9	3.8	
Май	70	167	133	97	12.4	55.7	23.7	8.2	
Июнь	86	192	132	291	23.7	37.1	26.8	12.4	
Июль	60	160	111	125	48.8	41.6	9.6		
Август	55	164	106	232	28.9	54.3	13.8	3.0	
Сентябрь	67	85	75	3	33.3	66.7			
Октябрь	95	110	100	4	25.0	75.0			
Ноябрь	55	190	109	63	35.3	52.9	11.8		
Декабрь	61	143	104	117	41.9	58.1			
<i>Самцы</i>									
Январь	56	175	114	443	12.4	10.4	42	5.2	
Февраль	78	166	129	181	8.8	29.4	41.4	20.4	
Март	97	171	128	81	3.7	24.7	28.4	40.6	2.6
Апрель	54	158	108	30	16.7	60.0	3.3	16.7	3.3
Май	57	155	128	86	14.0	12.8	9.3	63.9	
Июнь	70	176	132	277	13	13	10.1	63.9	
Июль	72	158	108	131	46.6	35.9	16	1.5	
Август	50	155	103	193	24.4	62.1	7.8	5.7	
Сентябрь	70	100	85	2	100				
Октябрь	70	132	98	3	100				
Ноябрь	65	160	115	59	83.0	11.9	3.4	1.7	
Декабрь	63	137	105	133	28.1	60.2	17.3	0.7	

В Охотском море самки мелкоразмерной группировки имеют ДДМ 55–178 мм, самцы – 50–176 мм и в уловах присутствуют кальмары на всех стадиях зрелости (табл. 3). В Тихом океане самки крупноразмерной группировки имеют ДДМ 103–300 мм, самцы – 106–278 мм и в уловах также присутствуют кальмары на всех стадиях зрелости (табл. 4). Средние размеры самок и самцов мелкоразмерной группировки остаются практически неизменными в течение всего года, тогда как у крупноразмерной группировки самые крупные самки и самцы отмечены в октябре, а самые мелкие особи – в следующие два месяца, ноябре и декабре. Для кальмаров обеих группировок отмечены некоторые общие тенденции во встречаемости особей на разных стадиях зрелости. Так половозрелые особи (стадия IV) обеих группировок встречаются, как правило, реже, чем неполовозрелые (стадии I–II) и созревающие (стадия III), а преднерестовые особи (стадия V) вообще чрезвычайно редки. Половозрелые самцы обеих группировок обычно встречаются чаще, чем половозрелые самки. Соотношение полов почти во все месяцы близко к 1:1.

У представителей обеих размерных группировок северного кальмара нет ярко выраженного полового диморфизма по размерам (см. табл. 3, 4). Общие размерные кривые самок и самцов (без подразделения на принадлежность кальмаров к двум размерным группировкам) в Охотском море и Тихом океане примерно одинаковы (рис. 3). В Охотском море размерная кривая для каждого пола имеет один ярко выраженный модальный класс с ДДМ самок 120–130 мм и ДДМ самцов 110–120 мм. В Тихом океане полимодальность размерного ряда отчетливо выражена, что явно связано с присутствием особей крупноразмерной группировки.

Таблица 4. Размеры и стадии зрелости самок и самцов крупноразмерной группировки кальмара *Boreoteuthis borealis* (ДДМ – дорсальная длина мантии)

Table 4. Size and maturity for females and males of the large-size squid *Boreoteuthis borealis* (ДДМ – dorsal mantle length)

Месяц	ДДМ, мм				Стадии зрелости, %				
	Min	Max	среднее	n	I	II	III	IV	V
<i>Самки</i>									
Май	215	225	220	4		100			
Июнь	204	250	227	2		50.0			50.0
Июль	154	269	218	61	4.9	70.5	23.0	1.6	
Август	175	269	239	97	1.1	87.5	10.3	1.1	
Сентябрь	157	275	214	21	42.9	33.3	23.8		
Октябрь	169	300	261	22		36.4	4.5	59.1	
Ноябрь	106	186	148	4	50.0	25.0		25.0	
Декабрь	103	149	123	4	75.0	25.0			
<i>Самцы</i>									
Май	190	235	212	3		33.3	33.3	33.3	
Июнь	191	216	203	4			25.0	75.0	
Июль	135	260	212	67	7.5	6.0	11.9	52.2	22.4
Август	200	265	229	94		1.1	8.5	90.4	
Сентябрь	184	262	235	12		8.3	41.7	50.0	
Октябрь	240	278	257	16			81.2	18.8	
Ноябрь	106	197	142	5	60.0			40.0	
Декабрь	108	168	137	6	66.7	33.3			

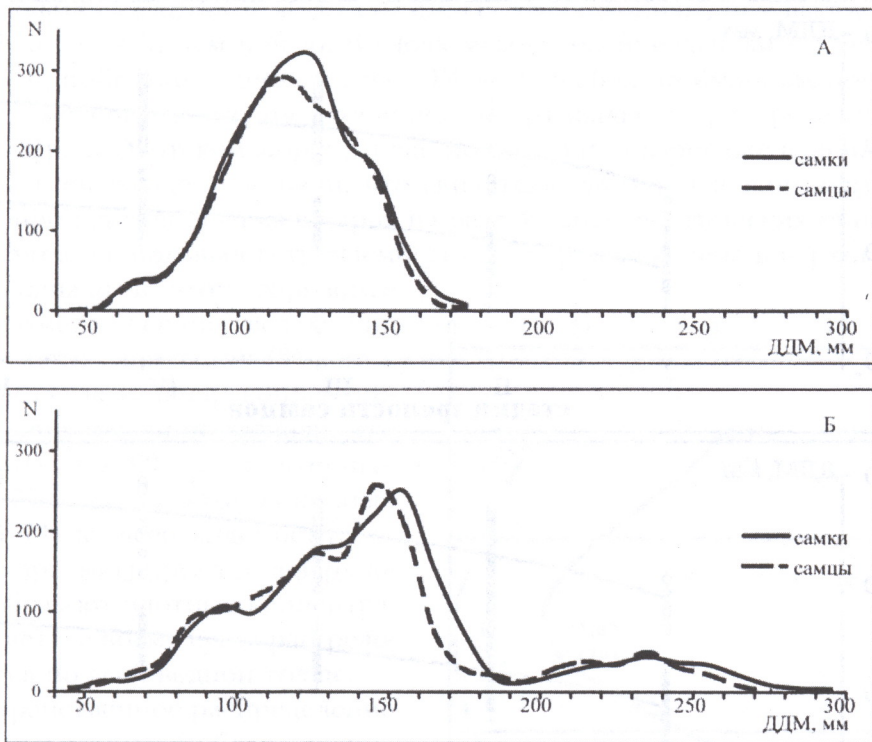


Рис. 3. Размеры самок и самцов кальмара *Boreoteuthis borealis* в Охотском море (А) и северо-западной части Тихого океана (Б) (ДДМ – дорсальная длина мантии; N – число особей)

Figure 3. Size of females and males of the squid *Boreoteuthis borealis* in the Okhotsk Sea (A) northwestern Pacific Ocean (Б) (ДДМ – dorsal mantle length; N – number of animals)

В группе особей с ДДМ < 180 мм наряду с доминирующим пиком ДДМ самцов 140–150 мм и ДДМ самок 150–160 мм присутствуют еще два, а у крупноразмерных самок и самцов с ДДМ > 180 мм имеются одинаковые моды с ДДМ 230–240 мм.

Различия между кальмарами двух размерных группировок четко проявляются на графиках зависимости половозрелости от размеров (рис. 4). Для самок обеих группировок зависимость между ДДМ и ДНЖ (метрический показатель степени зрелости самок) хорошо описывается степенной функцией.

Особенности вертикального распределения северного кальмара рассматривали на примере мелкоразмерной группировки из Охотского моря. Встречаемость по горизонтам и размерный состав кальмара различаются в зависимости от времени суток (рис. 5, 6). В светлое время суток в слое 0–100 м кальмар встречается редко. Так в верхней эпипелагиали днем кальмар отмечен лишь в семи из 59 тралений (встречаемость 11,9%), а в слое 50–100 м ни в одном из 11 учетных тралений кальмара не было. Встречаемость кальмара в это время суток мала (14,3%) и в слое 100–200 м, но резко возрастает до максимальных значений (69,6%) в верхней мезопелагиали и несколько снижается (45%) в более глубоких слоях, 500–1200 м. В слое 0–50 м днем встречаются и молодь, и взрослые с ДДМ 30–120 мм, а в слое 100–200 м отмечены, в основном, взрослые особи с ДДМ > 80 мм. Глубже отмечены как молодь с ДДМ > 40 мм, так и взрослые особи с ДДМ до 180 мм. Днем в слое 200–500 м было поймано больше всего кальмаров (55% всех пойманных днем особей). В темное время суток кальмар перераспределялся в толще воды. Ночью он часто отмечался в верхней эпипелагиали (40,9%), несколько реже (15,0%) в слое 50–100 м, достаточно часто (62,3%) в слое 100–200 м, чаще всего (68,3%) в верхней мезопелагиали и чуть реже (57,9%) на глубинах свыше 500 м.

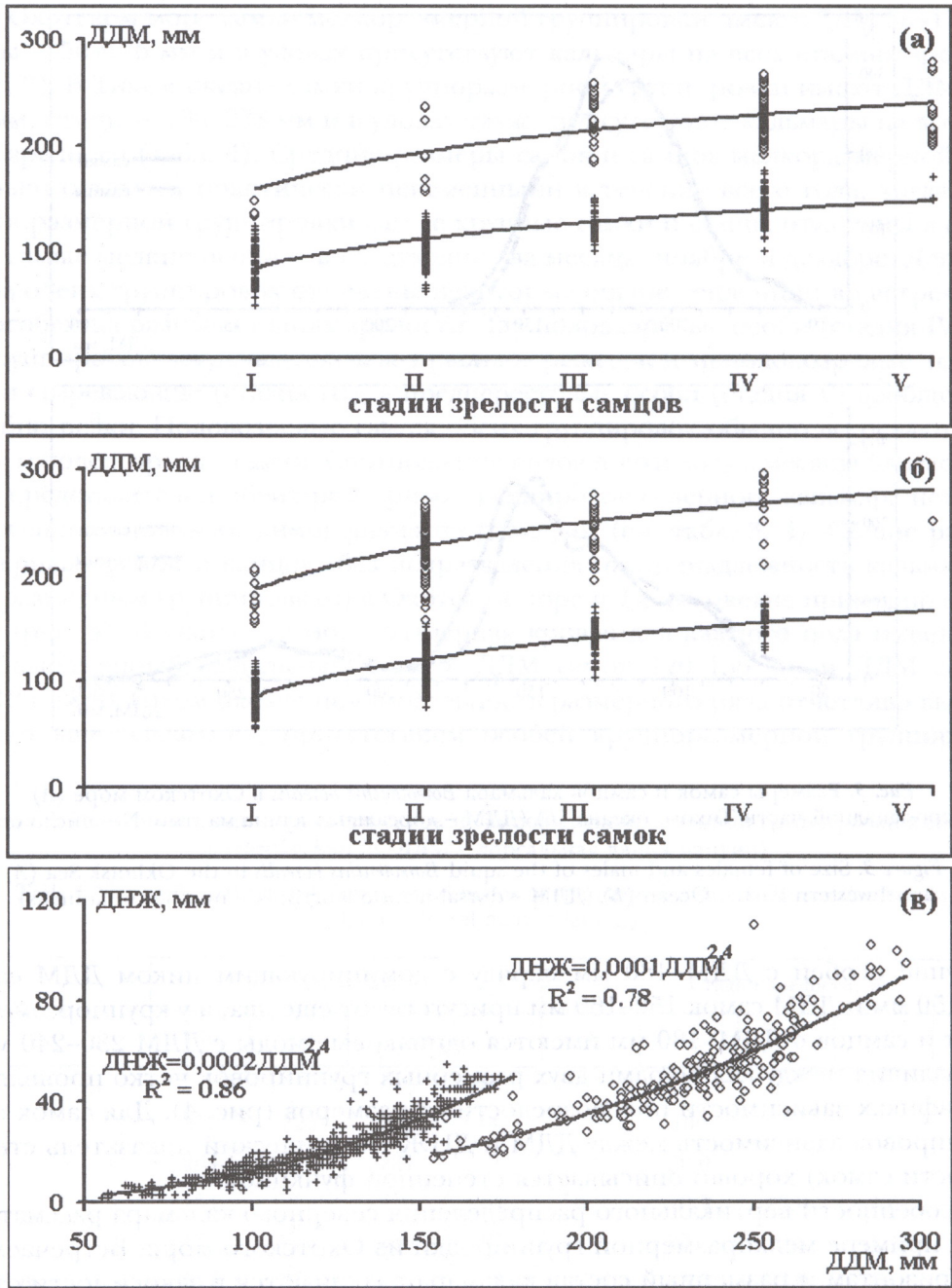


Рис. 4. Зависимость половозрелости от размеров мелкоразмерных (указаны крестиками) и крупноразмерных (указаны кружками) кальмаров *Boreoteuthis borealis* (ДДМ – дорсальная длина мантии; ДНЖ – длина нидаментальных желез)

Figure 4. Size-at-maturity for the small-size (indicated as crosses) and large-size (indicated as empty circles) squid *Boreoteuthis borealis* (ДДМ – dorsal mantle length; ДНЖ – nidamental glands length)

В ночное время в верхней эпипелагиали было выловлено больше всего кальмаров (43,2% всех пойманных особей и 56,9% всех пойманных ночью особей). В этом горизонте ночью встречались кальмары с ДДМ от 40 до 170 мм, но основу уловов составили неполовозрелые особи с модальным классом ДДМ 60–70 мм. Более крупные особи были распределены в темное время суток во всех слоях пелагиали, в частности в слое 50–100 м, где молоди не отмечено. В слоях 0–50 и 100–200 м отмечены самые мелкие кальмары, с ДДМ 20–40 мм. Глубже 200 м от-

мечены кальмары с ДДМ от 40 до 170 мм. На этих глубинах днем выловлено в 1,5 раза больше особей, чем ночью. В слоях мезо- и батипелагиали выловлено 72% всех особей, пойманных днем, и всего 9% всех особей, пойманных ночью.

Нами отмечены следующие особенности вертикального распределения северного кальмара в Охотском море: (1) как молодь, так и взрослые кальмары встречаются по всей толще пелагиали, что свидетельствует о высокой вертикальной миграционной активности кальмаров на разных онтогенетических стадиях; (2) в течение суток наибольшая встречаемость кальмаров отмечена в верхней мезопелагиали, однако в этом горизонте уловы низкие, очевидно, вследствие разреженности скоплений; (3) в темное время суток кальмар концентрируется в верхней эпипелагиали, где было выловлено 43% всех учтенных особей и 57% всех особей из почных тралений; (4) по всей видимости, ночью кальмары мигрируют к поверхности, где образуют плотные концентрации, а в светлое время суток рассредоточиваются по всей водной толще.

Пространственное распределение *B. borealis* рассматривали без ранжирования величин уловов для разных стадий жизненного цикла: постличинки, молодь, а также неполовозрелые и половозрелые особи мелко- и крупноразмерной группировок. Постличиночные стадии (особи с ДДМ 11–20 мм) северного кальмара встречались очень редко на обширной акватории в центральной и южной глубоководной части Охотского моря, у Курильских островов и в открытых водах Тихого океана на восток до 162° в.д. (рис. 7, а). Молодь кальмара (особи с ДДМ 21–60 мм) встречалась с высокой частотой по всему району работ обычно за пределами шельфа, изредка в пришельфовых и прибрежных участках, например, у юго-западной Камчатки, на востоке и юго-востоке Сахалина и северной части Охотского моря (см. рис. 7, б).

Кальмары мелкоразмерной группировки часто встречались и в Охотском море, и в Тихом океане, а картины распределения неполовозрелых и созревающих особей (стадии I, II и III) и половозрелых особей (стадии IV и V) оказались сходными (рис. 8, а, б). В отличие от равномерной встречаемости по акватории ранних

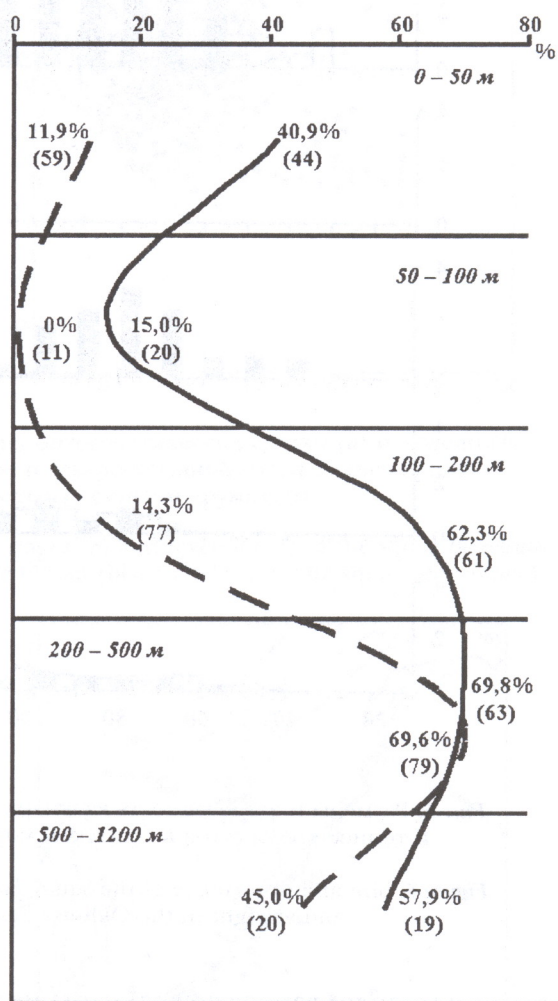


Рис. 5. Вероятность поимки (%) кальмара *Boreoteuthis borealis* на разных глубинах в светлое и темное время суток в Охотском море (пунктирная линия — встречаемость кальмара в дневных тралениях; непрерывная линия — встречаемость кальмара в ночных тралениях; в скобках указано число дневных и ночных тралений в каждом диапазоне глубин)

Figure 5. Catch probability (%) for the squid *Boreoteuthis borealis* at various depth during day and night in the Okhotsk Sea (dotted line indicates squid occurrence in day hauls; solid line indicates squid occurrence in night hauls; the number of day and night hauls within a depth layer is given in parentheses)

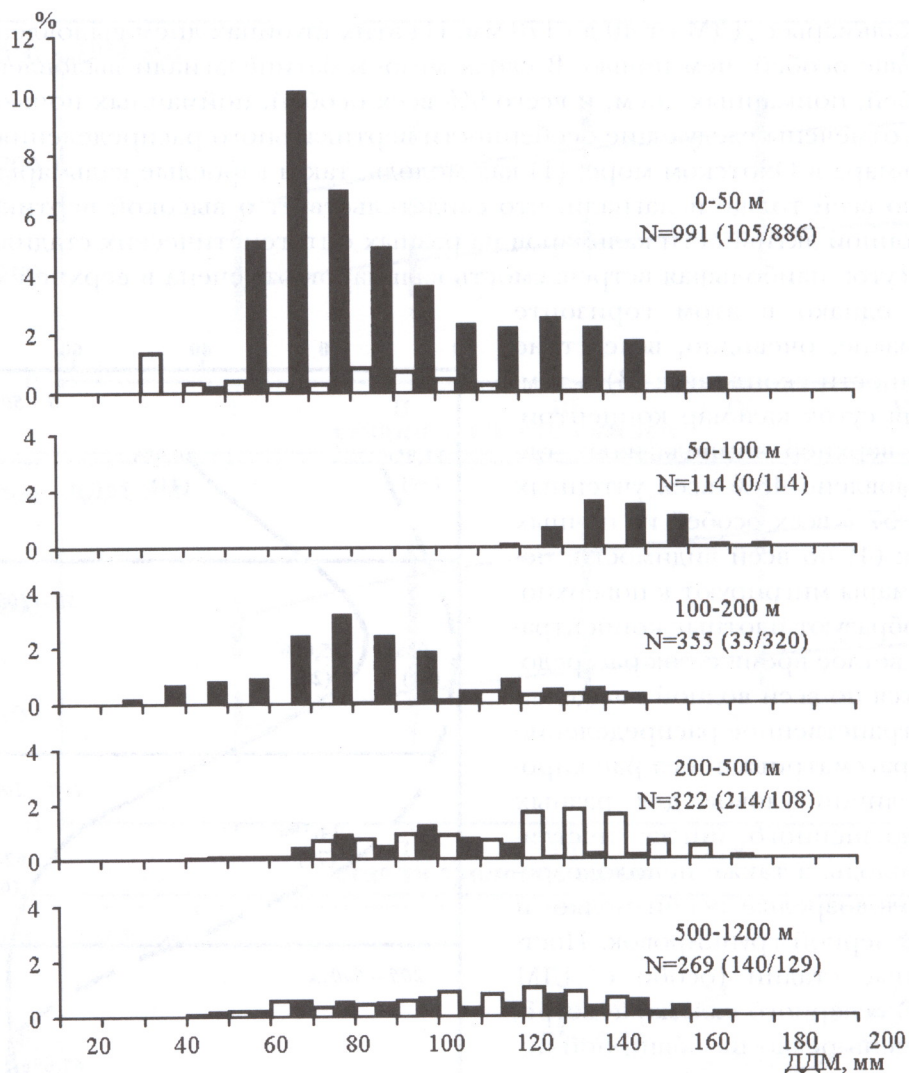


Рис. 6. Размеры и встречаемость кальмара *Boreoteuthis borealis* по горизонтам в светлое и темное время суток в Охотском море (ДДМ – дорсальная длина мантии)

Figure 6. Size and occurrence of the squid *Boreoteuthis borealis* at various depths during day and at night in the Okhotsk Sea (ДДМ – dorsal mantle length)

стадий и молоди, взрослые кальмары мелкоразмерной группировки были распределены более локально. Так они часто встречались на североохотоморском склоне южнее и восточнее банки Кашеварова, в районе впадины ТИНРО и желоба Лебеда, в южной глубоководной котловине и у Курил, но реже отмечались в центральной части Охотского моря. В Тихом океане мелкоразмерные кальмары встречались, в основном, в прикурильских водах севернее 40° с.ш. и лишь изредка – в открытых водах восточнее 155° в.д.

Кальмары крупноразмерной группировки встречались, в основном, в северо-западной части Тихого океана. Неполовозрелые и созревающие особи (стадии I, II и III) встречались чаще, чем половозрелые (стадии IV и V), и на более обширной акватории (рис. 9, а, б). В Тихом океане кальмары крупноразмерной группировки встречались, в основном, между 34° и 46° с.ш. и на восток от южных Курильских островов и о. Хоккайдо до 170° в.д. В Охотском море единичные особи крупноразмерной группировки отмечены на склоне у западной и юго-западной Камчатки и над южной глубоководной котловиной.

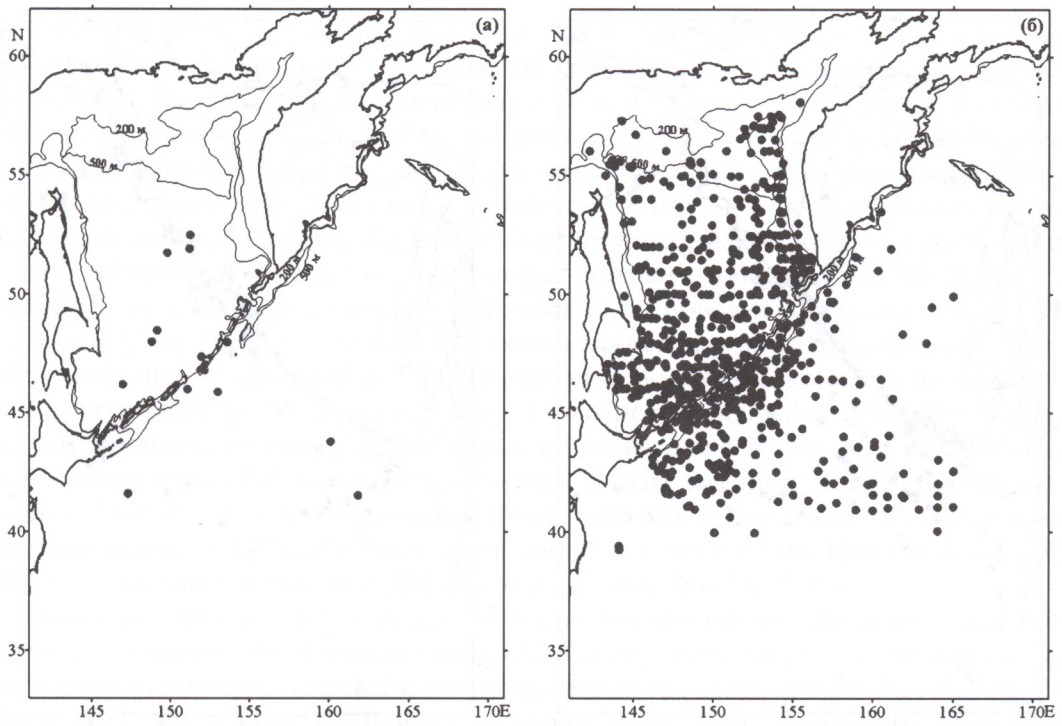


Рис. 7. Пространственное распределение ранних онтогенетических стадий (а) и молоди (б) кальмара *Boreoteuthis borealis* в Охотском море и северо-западной части Тихого океана (встречаемость кальмара показана темными кружками)

Figure 7. Spatial distribution of the early ontogenetic stages (a) and juveniles (б) of the squid *Boreoteuthis borealis* in the Okhotsk Sea and northwestern Pacific Ocean (black circles indicate squid occurrence)

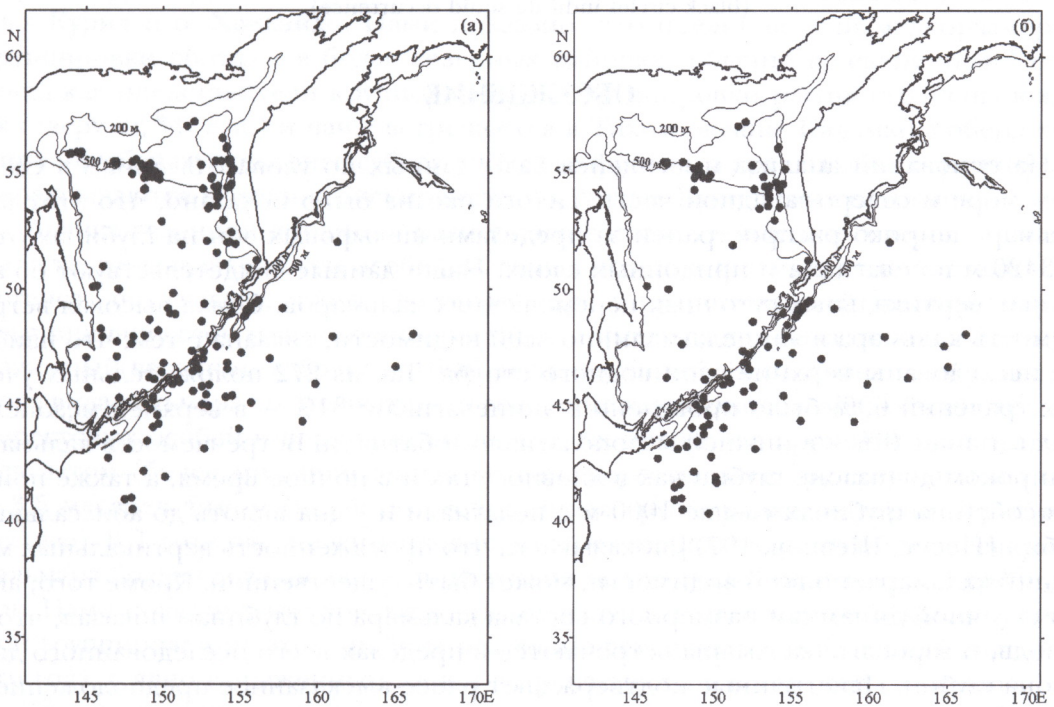


Рис. 8. Пространственное распределение неполовозрелых (а) и половозрелых (б) особей мелкоразмерной группировки кальмара *Boreoteuthis borealis* в Охотском море и северо-западной части Тихого океана (встречаемость кальмара показана темными кружками)

Figure 8. Spatial distribution of immature (a) and mature (б) individuals of the small-size group of the squid *Boreoteuthis borealis* in the Okhotsk Sea and northwestern Pacific Ocean (black circles indicate squid occurrence)

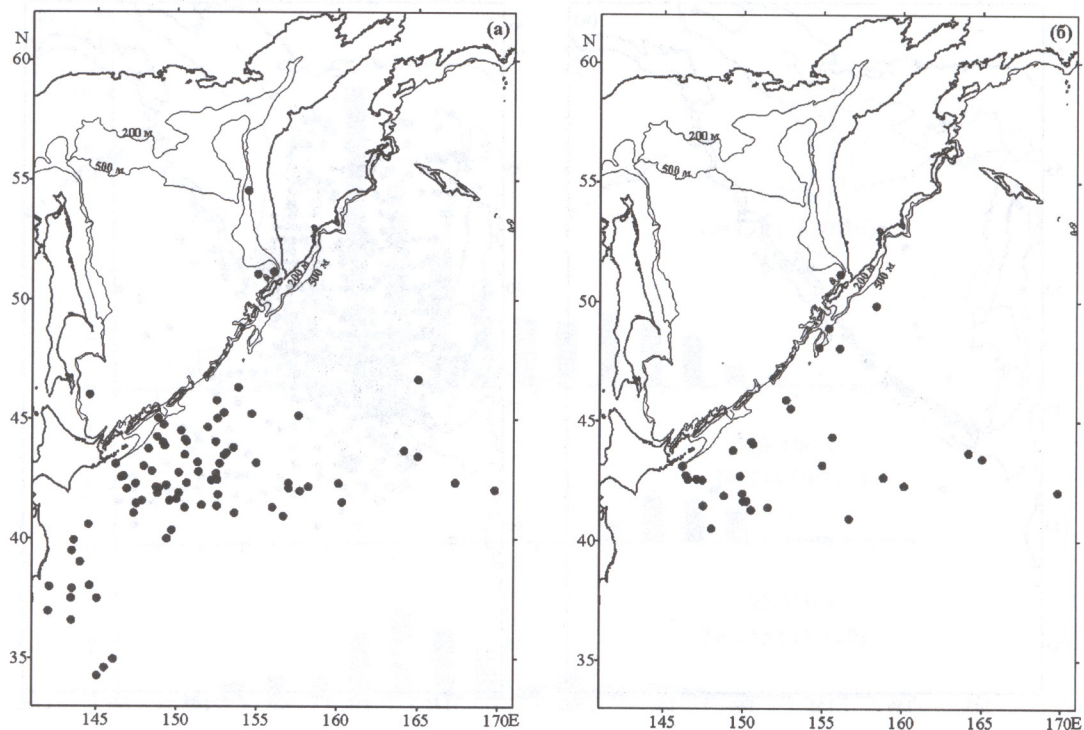


Рис. 9. Пространственное распределение неполовозрелых (а) и половозрелых (б) особей крупноразмерной группировки кальмара *Boreoteuthis borealis* в Охотском море и северо-западной части Тихого океана (встречаемость кальмара показана темными кружками)

Figure 9. Spatial distribution of immature (a) and mature (b) individuals of the large-size group of the squid *Boreoteuthis borealis* in the Okhotsk Sea and northwestern Pacific Ocean (black circles indicate squid occurrence)

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании анализа имеющейся базы данных по уловам *B. borealis* в Охотском море и северо-западной части Тихого океана было показано, что этот вид кальмара широко распространен за пределами шельфовых зон на глубинах от 0 до 3420 м в пелагиали и придонных слоях. Наши данные свидетельствуют об активных вертикальных суточных перемещениях кальмаров. Самая высокая встречаемость кальмара в эпипелагиали, по всей видимости, связана с тем, что наиболее исследованы верхние слои водного столба. Так из 272 положительных учетных тралений 60% было проведено в эпипелагиали, 31% — в верхней мезопелагиали и лишь 9% — в нижней мезопелагиали и батиали. Встречаемость кальмара в широком диапазоне глубин как в дневное, так и в ночное время, а также поимки особей на глубинах свыше 1000 м в пелагиали и у дна вплоть до абиссальных глубин [Несис, Шевцов, 1977] показывают, что протяженность вертикальных миграций кальмара, по всей видимости, может быть существенной. Кроме того, анализ суточной динамики размерного состава кальмара по глубинам показал, что и молодь, и взрослые кальмары встречаются в пределах всего исследованного диапазона глубин. Наши данные подтверждают ранее высказанное предположение о том, что северный кальмар — это активный «вертикальный мигрант» [Roper, Young, 1975; Nesis, 1997], причем способность к суточным перемещениям по вертикали возникает рано в онтогенезе и сохраняется на протяжении практически всего постэмбрионального периода, от ранней молоди до преднерестовых особей.

Ранние онтогенетические стадии *B. borealis* редко отмечались в траловых уловах, а встречаемость кальмара по данным специализированных личиночных съе-

мок нами не рассматривалась. Применение личиночных орудий лова (сеть Маручи-А и разноглубинный трал Айзаакс-Кидд) показало, что ранние онтогенетические стадии *B. borealis* широко распространены в Северной Пацифике к северу от 40° с.ш. [Kubodera, Jefferts, 1984]. То, что в настоящем исследовании использованы данные только по траловым уловам, а траловые орудия лова не позволяют эффективно ловить мелкий нектон, в частности раннюю молодь пелагических кальмаров, по всей видимости, было одной из причин низкой встречаемости ранних стадий *B. borealis*. Тем не менее, единичные поимки особей с ДДМ 11–20 мм в южной котловине Охотского моря, у Курильских островов и в открытых водах Тихого океана позволяют предположить, что воспроизводство кальмара происходит на обследованных акваториях в глубоководных районах. Об этом свидетельствует и распространение ранней молоди и неполовозрелых особей с ДДМ 21–60 мм: эти стадии жизненного цикла встречались в уловах чаще всего. Молодь составляла основу всех уловов *B. borealis* и по данным других авторов. Так во время летней съемки 1992 г. в южной котловине Охотского моря две трети всех пойманных кальмаров имели ДДМ 30–60 мм, а с тихоокеанской стороны Центральных Курил 75% всех кальмаров имели ДДМ 20–60 мм [Nesis, Nezlin, 1993].

Известно, что в северо-западной части Тихого океана *B. borealis* представлен двумя размерными группировками: мелко- и крупноразмерной, которые отличаются размерами при созревании и районами встречаемости [Nesis, Nezlin, 1993; Nesis, 1997]. По нашим данным, кальмары мелкокоразмерной группировки созревают при ДДМ < 150–180 мм, тогда как крупноразмерные кальмары созревают при ДДМ > 220 мм. Самки кальмаров обеих группировок созревают при несколько больших размерах, чем самцы, но половой диморфизм в размерах выражен слабо. Кальмары мелкокоразмерной группировки обитают преимущественно в Охотском море и с тихоокеанской стороны Курильской гряды. Кальмары крупноразмерной группировки обитают преимущественно в Тихом океане восточнее Южных Курил и о. Хоккайдо. Нами показано, что представители мелкокоразмерной группировки обитают в более северных районах (обычно к северу от 40° с.ш.), тогда как представители крупноразмерной группировки распространены южнее (к северу от 34° с.ш.) и чаще встречаются в Тихом океане. Кальмары обеих группировок обитают севернее субарктического фронта, а ареалы обеих группировок перекрываются в тихоокеанских водах восточнее Курильских островов.

Анализ сезонной динамики размерного состава скоплений северного кальмара, а также встречаемости особей на самых поздних и самых ранних стадиях онтогенеза показывает, что в Охотском море у представителей мелкокоразмерной группировки сезон размножения растянут и имеются два пика нереста: более выраженный весенний и более слабый летне-осенний. Если жизненный цикл данного вида кальмара составляет один год, то между периодом встречаемости преднерестовых особей и периодом появления их потомства проходит около 2 месяцев летом (более многочисленная весенне-нерестящаяся группировка) и около 3–3,5 месяцев зимой (менее многочисленная группировка, которая нерестится осенью). В Тихом океане картина динамики размерных характеристик северного кальмара более сложная ввиду присутствия мелко- и крупноразмерной группировок. Нами показано, что зрелые и преднерестовые представители крупноразмерной группировки из этого района регулярно встречаются в течение большей части года, с явно выраженным пиком встречаемости в конце лета — осенью.

Трудности, возникающие при определении принадлежности молоди *B. borealis* к мелко- и крупноразмерной группировкам, не позволили нам с уверенностью судить о распределении ранних стадий каждой из группировок в районах их совместного обитания. Тем не менее, различия в районах обитания взрослых особей обеих группировок дают основание предположить, что, по крайней мере, в Охотском море распространена молодь именно мелкокоразмерной группировки. В Ти-

хом океане, по всей видимости, молодь крупноразмерной группировки распределена несколько южнее и дальше в океан, чем молодь мелкоразмерной группировки. Как в Охотском море, так и в Тихом океане районы распространения ранних онтогенетических стадий и молоди примерно совпадают с районами встречаемости взрослых и половозрелых животных, свидетельствуя о том, что онтогенетические миграции имеют слабо выраженную горизонтальную составляющую. По всей видимости, уже на самых ранних стадиях кальмары начинают совершать регулярные вертикальные миграции, в основном, в пределах эпи- и мезопелагиали, что делает их жизненный цикл слабо зависящим от доминирующих в рассматриваемом регионе генеральных течений. Тем не менее, на формирование различий между группировками внешние условия должны были оказать существенное действие. И действительно, анализ структуры ареала каждой из группировок показывает, что кальмары мелкоразмерной группировки обитают преимущественно в северо-бореальных регионах, тогда как распространение кальмаров крупноразмерной группировки можно считать южно-бореальным.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море. 2003 / Под ред. В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров. М.: Изд-во ФГУП «Национальные рыбные ресурсы». 1040 с.

Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана. 2005 / Под ред. В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров. М.: Изд-во ФГУП «Национальные рыбные ресурсы». 1082 с.

Атлас количественного распределения nekтона в западной части Берингова моря. 2006 / Ред. В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров. М.: Изд-во ФГУП «Национальные рыбные ресурсы». 1072 с.

Беркутова А.М. 2006. Морфология статолитов северного кальмара *Gonatopsis borealis* (Cephalopoda: Gonatidae) // Биология. Наука XXI Века. Пущино. С. 256.

Диденко В.Д. 1991а. Биологические ресурсы головоногих моллюсков в пелагиали Охотского моря в зимний период 1990/91 г. // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана: Тезисы докладов. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 88–90.

Диденко В.Д. 1991б. Биологические ресурсы кальмаров в западной части Берингова моря в осенний период 1990 года // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана: Тезисы докладов. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 90–92.

Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н. 1985. Нектонные океанические кальмары. М.: Агропромиздат. 224 с.

Катугин О.Н. 2004. Кальмары семейства Gonatidae Северной Пацифики: генетическая дифференциация и проблемы систематики и филогении // *Ruthenica*. Т. 14, 1. С. 73–87.

Лапко В.В. 1995. Роль кальмаров в сообществах Охотского моря // *Океанология*. Т. 35. Вып. 5. С. 737–742.

Несис К.Н. 1982. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Легкая и пищевая промышленность. 360 с.

Несис К.Н., Шевцов Г.А. 1977. Первые сведения об абиссальных головоногих моллюсках Охотского моря // *Биология моря*. Т. 5. С. 76–77.

Радченко В.И. 1992. Роль кальмаров в экосистеме пелагиали Берингова моря // *Океанология*. Т. 32. Вып. 6. С. 1093–1101.

Шевцов Г.А. 1971. Инструкция по сбору и определению видов промысловых кальмаров в Тихом океане. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 10 с.

Филитова Ю.А. 1972. Методика изучения головоногих моллюсков. М.: Изд-во ВНИРО. 38 с.

Jefferts K. 1983. Zoogeography and systematics of cephalopods of the northeastern Pacific Ocean // Ph. D. Thesis. Oregon State Univ. 291 p.

Katugin O.N., Zuev N.N. 2007. Distribution of cephalopods in the upper epipelagic northwestern Bering Sea in autumn // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 17. N. 2–3. P. 283–294.

Kubodera T. 1986. Relationships between abundance of epipelagic squids and oceanographical-biological environments in the surface waters of the subarctic Pacific in summer // Bull. Internatl. North Pac. Fish. Comm. N. 47. P. 215–228.

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. V. 30. N. 1–2. P. 1–49.

Kubodera T., Jefferts K. 1984. Distribution and abundance of the early life stages of squid, primarily Gonatidae (Cephalopoda, Oegopsida), in the northern North Pacific // Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A. V. 10. N. 3. P. 91–106 (Part 1). N. 4. P.165–193 (Part 2).

Lindgren A.R., Katugin O.N., Amezcua E., Nishiguchi M.K. 2005. Evolutionary relationships among squids of the family Gonatidae (Mollusca: Cephalopoda) inferred from three mitochondrial loci // Mol. Phylogenet. Evol. V. 36. P. 101–111.

Murakami K. 1976. Distribution of squids in the northwest Pacific Ocean (*Gonatopsis borealis* Sasaki, *Onychoteuthis borealijaponica* Okada, *Todarodes pacificus* Steenstrup, *Ommastrephes bartrami* (Lesueur)) // Mon. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. V. 33. N. 1. P. 2–18. (In Japanese).

Murata M., Ishii M., Araya H. 1976. The distribution of the oceanic squids, *Ommastrephes bartrami* (Lesueur), *Onychoteuthis borealijaponica* Okada, *Gonatopsis borealis* Sasaki and *Todarodes pacificus* Steenstrup in the Pacific Ocean off north-eastern Japan // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. V. 41. P. 1–29.

Naito M., Murakami K., Kobayashi T., Nakayama N., Ogasawara J. 1977. Distribution and migration of oceanic squids (*Ommastrephes bartrami*, *Onychoteuthis borealijaponica*, *Beryteuthis magister* and *Gonatopsis borealis*) in the western subarctic Pacific region // Res. Inst. North Pac. Fish. Fac. Fish. Hokkaido Univ. Spec. V. P. 321–337. (In Japanese with English summary).

Nesis K.N. 1997. Gonatid squids in the Subarctic North Pacific: ecology, biogeography, niche diversity and role in the ecosystem // Adv. Mar. Biol. V. 32. P. 243–324.

Nesis K.N., Nezlin N.P. 1993. Intraspecific groupings in gonatid squids // Rus. J. Aquat. Ecol. V. 2. N. 2. P. 91–102.

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. Aquat. Ecol. V. 4. N. 1. P. 9–24.

Okiyama M. 1969. A new species of *Gonatopsis* from the Japan Sea, with the record of a specimen referable to *Gonatopsis* sp. Okutani, 1967 (Cephalopoda: Oegopsida, Gonatidae) // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 17. N. 1. P. 19–32.

Okutani T., Nemoto T. 1964. Squids as the food of sperm whales in the Bering Sea and Alaskan Gulf // Sci. Rep. Whales Res. Inst. V. 18. P. 111–122.

Okutani T., Kubodera T., Jefferts K. 1988. Diversity, distribution and ecology of gonatid squids in the subarctic Pacific. A review // Bull. Ocean Res. Inst. V. 26. N. 1. P. 159–192.

Roper C.F.E., Young R.E. 1975. Vertical distribution of pelagic cephalopods // Smiths. Contrib. Zool. V. 125. N. 3. 277 p.

Sasaki M. 1920. Report on cephalopods collected during 1906 by the U.S. Bureau of Fisheries steamer “Albatross” in the Northwest Pacific // Proc. U.S. Natl. Mus. N 57 (2310). P. 163–203.

Sasaki M. 1923. On a new eight-armed squid from Hokkaido, *Gonatopsis borealis* n. sp. // Annot. Zool. Japon. V. 10. P. 203–207.

Shevtsov G.A., Katugin O.N., Zuev M.A. 2005. Distribution of the large-sized boreopacific gonatid squid (*Gonatopsis borealis*) in the northwestern Pacific Ocean and adjacent marine areas // PICES 14. Abstracts. P. 171.