

## Промысловые виды и их биология

УДК 594.58:574

## Новые данные об особенностях питания командорского кальмара в западной части Берингова моря

Д.О. Алексеев<sup>1</sup>, Н.П. Зименко<sup>1</sup>, Ч.М. Нигматуллин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

<sup>2</sup> Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АтлантНИРО»), г. Калининград

E-mail: shellfish@vniro.ru

Представлены новые данные по составу диеты командорского кальмара *Berryteuthis magister*, собранные в 1996–2001 гг. в западной части Берингова моря, расширяющие список кормовых объектов этого вида. Подтверждены существовавшие ранее представления об оппортунистической стратегии этого вида, в рамках которой кальмары могут реализовывать разные пищевые тактики. В отношении Euphausiidae командорский кальмар ведёт себя как «пасущийся хищник», при этом снижается его пищевая активность по отношению к другим объектам. По отношению ко всем другим пищевым объектам он реализует тактику «хищника-засадчика», без сколько-нибудь выраженных пищевых предпочтений. При изменении ловчего аппарата командорского кальмара в результате автотомии щупалец у зрелых особей происходят определённые изменения в составе пищевого спектра: существенно снижается доля Euphausiidae и креветок в диете. Подтверждения гипотезы, согласно которой утрата щупалец может являться механизмом защиты молоди от каннибализма со стороны взрослых особей командорского кальмара, не получено.

**Ключевые слова:** командорский кальмар *Berryteuthis magister*, питание, пищевая стратегия, западная часть Берингова моря.

DOI: 10.36038/2307-3497-2019-178-21-37

## ВВЕДЕНИЕ

Различные аспекты питания и пищевых связей командорского кальмара *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) в западной части Берингова моря изучены весьма неравномерно и, в основном, сводятся к описанию таксономического состава пищевого спектра, его изменчивости, и роли кальмара в трофической структуре экосистемы этого района [Федорец, Кун, 1988; Радченко, 1992; Гор-

батенко и др., 1995; Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000, 2002; Федорец, 2006; Чучукало, 2006; Nesis, 1998; Katugin et al., 2013]. В то же время, достаточно поверхностно изучены экологический составы пищевого спектра и особенности пищевого поведения командорского кальмара.

В ходе ряда экспедиций ВНИРО по изучению командорского кальмара *B. magister* в западной части Берингова моря, в 1996–

2001 гг. были получены данные по его питанию. Результаты обработки части этого материала были опубликованы ранее [Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000, 2002]. Обработка всего собранного материала позволила расширить список пищевых объектов командорского кальмара. Полученные данные подтвердили существующие представления об оппортунистическом типе его пищевой стратегии. Они также позволили оценить пищевые предпочтения командорского кальмара в рамках реализации им различных пищевых тактик.

Накопленный материал оказался также достаточным для анализа установленного ранее феномена автотомии щупалец зрелыми особями командорского кальмара [Окиyата, 1993] и проверки гипотезы о том, что такая автотомия является своеобразным механизмом предотвращения каннибализма [Алексеев, Нигматуллин, 1996; Нигматуллин и др., 1996].

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Анализ состава пищевых комков из желудков командорского кальмара выполнялся по материалам, собранным с 1996 по 2001 гг. из уловов донных тралений в западной части Берингова моря от Олюторского залива на западе до границы исключительной экономической зоны России на востоке, на глубинах от 100 до 620 м. Сезоны сбора материалов в разные годы различались, в целом охватывая период с апреля по декабрь.

Для оценки качественного состава питания командорского кальмара в процессе проведения биологического анализа отбирались желудки с наполнением не менее 2 баллов, содержимое которых изучалось в судовой лаборатории. Отобранные для изучения желудки изымались у кальмаров непосредственно при проведении биологического анализа, который, в свою очередь, выполнялся сразу после подъема улова на борт. До начала анализа желудки хранились в холодильнике при температуре +4–6 °С накрытые влажной тканью, смоченной в морской воде. Содержимое желудков разбиралось под бинокулярным микроскопом при увеличении  $\times 10$ –60. Для каждого обнаруженно-

го компонента питания визуально определялась степень переваренности (в %, от 0 до 90%, обычно с дискретностью в 10%) и доля этого компонента в пищевом комке, также в процентах и с дискретностью в 5% (в редких случаях с дискретностью до 1%) [Зуев и др., 1985]. Всего за этот период было проанализировано 690 желудков особей командорского кальмара с длиной мантии от 97 до 320 мм и стадиями зрелости от 1 до 6–1.

Определение компонентов пищевого комка осуществлялось по эталонным образцам потенциальных объектов питания, собранных из уловов тралений в районе взятия пробы. Пища в желудке кальмаров сильно измельчена [Зуев и др., 1985; Несис, 1982; Филиппова и др., 1996; Федорец, 2006], поэтому для определения систематической принадлежности жертв обычно использовались чешуя и отоциты рыб, статолиты и клювы кальмаров, характерные фрагменты карапакса ракообразных и глаза (у эвфаузиид). Всего в наших материалах было определено 43 компонента питания. Кроме определения систематической принадлежности компонентов питания, по размерам фрагментов оценивали, по возможности, также их размеры, сравнивая размеры фрагментов в пищевом комке с размерами экземпляров из эталонной коллекции. Отдельно учитывались случаи обнаружения переполненных (балл наполнения 5) желудков, содержащих очень слабо переваренные фрагменты крупных особей командорского кальмара (степень переваренности 0–10%). Высока вероятность, что в таких случаях имело место поедание кальмарами, находящимися в трале в состоянии шока, особей своего вида, находящихся рядом с ними. Такие желудки помечались как «шоковое питание».

Ранее, в публикациях, посвященных питанию командорского кальмара в западной части Берингова моря, были представлены результаты сравнительного анализа таксономического состава пищевых объектов и частоты их встречаемости [Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000; Горбатенко и др., 1995; Федорец, Кун, 1988, и др.]. В данном исследовании, кроме частоты встречаемости каждого компонента в составе пищи (в % числа

желудков данного компонента от общего числа проанализированных желудков), был применен также «объёмный индекс», учитывающий долю компонента в пищевом комке и изменение объема рассматриваемой фракции в зависимости от степени её переваренности, в отличие от использовавшейся нами ранее характеристики под таким же названием [Глубоков и др., 2000]. Объёмный индекс (volumetric component index — VCI) рассчитывался для выборки из  $n$  экземпляров по следующей формуле:

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

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

Для сравнительного анализа выборок разного размера использовался относительный объёмный индекс:

$$VCI/N,$$

где  $N$  — объём (число особей) в выборке.

Объём группы, включённой в один компонент, зависел от точности определения и был различным — в некоторых случаях систематическая принадлежность компонента определялась до вида, в других случаях одному компоненту соответствовала достаточно крупная систематическая группа (например Calanoida, Euphausiidae, Mystophidae и т. п.).

В процессе первоначального анализа качественного состава содержимого желудков нами было отмечено, что наполнение желудков крайне неоднородно, поэтому мы предположили, что у кальмаров может существовать избирательность при добыче пищи. Второй гипотезой было предположение того, что одновременное присутствие двух и более компонентов питания в желудке может носить не случайный характер. Для проверки этих гипотез использовали статистический анализ выборки значений VCI методами многомерного анализа, а именно, кластерного анализа и главных компонент.

Многомерный анализ выполняли в программе STATISTICA Version 10.

В выборке переменной величиной являлось значение VCI, признаками являлись компоненты питания (43 компонента), при первоначальном анализе выборка включала в себя 671 переменную для 43 признаков, общий размер матрицы включал в себя 30195 значений VCI. В процессе проведения анализа некоторые признаки объединяли в группы, в таком случае размер матрицы уменьшался. Также размер матрицы уменьшался при проведении анализа части первоначальной выборки (например, при анализе состава пищевого комка кальмаров, относящихся к разным размерным группам, или той или иной стадии зрелости). В кластерном анализе использовали метод иерархической классификации и метод К-средних, в качестве стратегии объединения при иерархической классификации использовали метод Уорда. При применении метода К-средних, задавали максимально допустимое число кластеров, в которые программой должны были быть объединены признаки (компоненты питания). Качество классификации кластерного анализа оценивали по таблицам дисперсионного анализа — по расстояниям между кластерами, коэффициенту  $F$  Фишера сравнения средних и уровню значимости коэффициента  $F$  [Мешалкина, Самсонова, 2008; StatSoft, 2012].

Важной особенностью биологии командорского кальмара является автотомия щупалец при половом созревании. При этом происходит существенное изменение ловчего аппарата: щупальца, которые кальмар способен резко выбрасывать для поимки жертвы на расстояние, сравнимое с длиной мантии, вооруженные многочисленными мелкими присосками, утрачиваются; остаются только относительно коротких 8 рук, вооруженных более крупными (по сравнению с присосками щупалец) крючьями. При анализе возможного изменения пищевого спектра командорского кальмара в связи с утратой щупалец, в связи с тем, что автотомия щупалец не всегда регистрировалась в биологическом анализе, весь исследованный материал разделялся на 2 выборки сле-

дующим образом: незрелые кальмары стадий зрелости 1–4, для которых ранее было показано отсутствие автотомии [Нигматуллин и др., 1996]; зрелые кальмары стадий зрелости 5 (у значительной части особей щупальца автотомированы) и 6 (щупальца автотомированы у всех особей). Стадии зрелости определялись по доработанной специализированной шкале [Лищенко и др., 2018].

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Определения систематического состава компонентов питания командорского каль-

мара, полученные в 1996–2001 гг. в ходе наших исследований, позволили значительно расширить список кормовых объектов этого вида (табл. 1). Примечательно, что наши данные содержат гораздо более общие определения ракообразных в питании командорского кальмара и, при этом, значительно расширяют список видов рыб и головоногих. Вероятно, это связано с различиями в методических подходах к определению компонентов пищевого комка и специализации привлечённых специалистов по различным таксономическим группам. Важное значение

**Таблица 1.** Список объектов питания командорского кальмара *B. magister* в западной части Берингова моря по литературным данным [Горбатенко и др., 1995; Федорец, 2006] и по результатам берингово-морских экспедиций ВНИРО в 1996–2001 гг.

Систематическая группа, вид	Литературные данные	Наши данные (N = 682)	
		Частота встречаемости, %	Объёмный индекс (VCI)
<b>Coelenterata</b>	+		
<b>Chaetognatha</b>			
<i>Parasagitta elegans</i>	+		
<b>Crustacea spp.</b>		3,04	0,144
<b>Calanoida</b>		0,29	0,017
<i>Calanus cristatus</i>	+		
<i>Neocalanus plumchrus</i>	+		
<i>Eucalanus bungii</i>	+		
<b>Euphausiidae</b>		37,83	1,836
<i>Thysanoessa longipes</i>	+		
<i>Thysanoessa inermis</i>	+		
<i>Thysanoessa raschii</i>	+		
<i>Thysanoessa inspinata</i>	+		
<b>Hyperiididae</b>	+	5,94	0,230
<i>Hyperia galba</i>	+		
<i>Parathemisto pacifica</i>	+		
<i>Parathemisto libellula</i>	+		
<b>Gammaridae</b>		0,29	0,006
<b>Pandalidae</b>	+		
<i>Pandalus sp.</i>		5,94	0,202
<i>Pandalus borealis</i>	+	1,59	0,059
<i>Pandalus cf. goniurus</i>		0,29	0,009
<b>Hyppolitidae</b>	+		
<b>Sergestidae</b>		0,87	0,019
<b>Brachiura larvae</b>	+		
<b>Cephalopoda</b>			
<b>Teuthida spp.</b>	+	7,97	0,196

Систематическая группа, вид	Литературные данные	Наши данные (N = 682)	
		Частота встречаемости, %	Объёмный индекс (VCI)
<b>Gonatidae</b>	+	8,41	0,335
<i>B. magister</i>	+	4,78*	0,238
<i>B. magister</i> молодь менее 100 мм DML		3,77	0,138
<i>Gonatus onyx</i>	+	6,67	0,263
<i>Gonatus berryi</i>	+		
<i>Gonatus madokai</i>	+	0,87	0,041
<i>Gonatus cf. pyros</i>		0,14	0,008
<i>Gonatopsis okutanii</i>		0,29	0,017
<i>Boreoteuthis borealis</i>		0,14	0,009
неопределенная молодь <i>Gonatidae</i>		1,88	0,049
<b>Cranchiidae</b>			
<i>Galiteuthis phyllura</i>	+	0,14	0,004
<b>Sepiolida</b>			
<i>Rossia pacifica</i>		0,14	0,004
<b>Octopoda</b>	+	0,58	0,023
<b>Cirrata</b>			
<i>Opistoteuthis californiana</i>		0,14	0,007
<b>Pisces spp.</b>		3,77	0,032
остатки переработки рыбы (судовые вбросы)		1,16	0,066
<b>Myctophiformes</b>			
<b>Myctophidae</b>		9,86	0,423
<i>Stenobrachius leucopsarus</i>	+		
<i>Stenobrachius sp.</i>			
<i>Leuroglossus sp.</i>	+		
<i>Leuroglossus schmidtii</i>		1,88	0,072
<i>Lampanyctus regalis</i>		0,58	0,019
<i>Lampanyctus cf. jordani</i>		5,22	0,252
<b>Argentiniiformes</b>			
<b>Microstomatidae</b>			
<i>Bathylagus pacificus</i>		2,03	0,060
<b>Gadiformes</b>			
<b>Macrouridae</b>			
<i>Coryphaenoides cinereus</i>		0,14	<0,001
<b>Gadidae</b>			
<i>Theragra chalcogramma</i>	+	5,80	0,220
<b>Clupeiformes</b>			
<b>Clupeidae</b>			
<i>Clupea pallasii</i>		1,01	0,064
<b>Osmeriformes</b>			
<b>Osmeridae</b>			
<i>Mallotus villosus</i>		0,72	0,033
<b>Scorpaeniformes</b>			
<b>Scorpaenidae</b>			

Систематическая группа, вид	Литературные данные	Наши данные (N = 682)	
		Частота встречаемости, %	Объёмный индекс (VCI)
<i>Sebastes sp.</i>		0,87	0,046
<b>Cottidae</b>			
<i>Triglops scepticus</i>		0,72	0,017
<i>Icellus spiniger</i>		0,43	0,021
<i>Icellus canaliculatus</i>		0,29	0,009
<b>Psychrolutidae</b>			
<i>Malacocottus zonurus</i>		0,14	0,005
<b>Liparidae</b>		0,72	0,039
<b>Stomiformes</b>			
<b>Stomiidae</b>			
<i>Chauliodus sp.</i>		0,14	0,002
<b>Gonostomatidae</b>			
<i>Gonostoma gracilis</i>		0,58	0,025
<b>Неопределенные остатки пищи</b>		0,58	0,024

*Примечания:* из оценок встречаемости и VCI командорского кальмара исключены желудки, в отношении которых имеются подозрения в «шоковом» характере их содержимого; курсивом выделены объекты, отмеченные в наших исследованиях и ранее не указывавшиеся в качестве объектов питания командорского кальмара; в списке не указан «*Gonatopsis ochotensis*» — несуществующий вид, упомянутый Горбатенко с соавторами [1995] для Берингова моря.

в расширении списка головоногих и рыб — компонентов питания командорского кальмара, вероятно сыграло наличие эталонного материала для определения видов рыб и кальмаров в питании (отолитов, чешуи, хрусталиков глаз, отолитов и клювов), который собирался в течение ряда лет для всех видов, встречавшихся в уловах, которые по размерам и горизонтам поимки могли рассматриваться в качестве потенциальных жертв командорского кальмара.

Из перечисленных объектов питания 22 вида и систематические группы отмечены в питании командорского кальмара впервые. Особо следует указать на наличие в пище фрагментов, идентифицированных как «судовые выбросы» — остатки переработки рыбы на промысловых судах, а также сельди и мойвы. Нахождение последних в питании командорского кальмара достаточно странно, учитывая их преимущественно эпипелагический характер обитания. Вполне возможно, что их нахождение в пище кальмара связано с промыслом в этом районе и, соответственно, значительными судовыми выбросами отходов

разделки рыб и целых не утилизируемых рыб [Нигматуллин, 2010б].

В целом, полученные данные о пищевом спектре командорского кальмара подтверждают многократно высказывавшееся утверждение о широко-оппортунистическом характере питания командорского кальмара [Алексеев, Нигматуллин, 1996; Федорец, 2006]. Вместе с тем, ранее указывалось на закономерные изменения в диетах командорского кальмара в онтогенезе. В основном, они связаны с ростом кальмаров и изменением, в связи с этим, предпочтительных размеров жертв, а также с сезонными изменениями обилия ряда объектов питания, вследствие чего изменяется их доступность и, как следствие, доля в диете кальмара.

Изменения в питании командорского кальмара носят достаточно чётко выраженный циклический сезонный характер, в связи с годичной постэмбриональной частью жизненного цикла. В конце весны — начале лета в диетах преимущественно молодых кальмаров относительно небольших размеров с длиной мантии до 200 мм абсолютно доминируют макропланктонные ракообразные (Euphausiidae,



Hyperiidae). Затем, по мере роста и созревания кальмаров, к осени в их пище начинает возрастать доля более крупных объектов — рыб и головоногих [Алексеев, Нигматуллин, 2000]. На эти особенности накладываются также изменения в интенсивности питания кальмаров по мере созревания [Алексеев, Нигматуллин, 1996].

Степень избирательности питания по отдельным объектам ранее детально не обсуждалась, но может быть рассмотрена сейчас в связи с обобщением данных за все годы исследований и достаточно большой выборкой исследованных кальмаров. Кластеризация всех переменных — компонентов питания методом К-средних на максимально допущенное программой число кластеров не позволила выявить значимое объединение компонентов питания между собой. При этом наиболее удаленным от всех компонентов питания оказался кластер Euphausiidae, обособленность

которого от других кормовых объектов выявилась и в результате факторного анализа. Квадрат евклидова расстояния между этим кластером и наиболее близким к нему другим кластером оказался равным 10,72, при этом расстояния между остальными кластерами не превышало 3,9 (в основном, не более 1). Таким образом обособился кластер Euphausiidae, включающий только один кормовой объект Euphausiidae, что хорошо иллюстрирует дендрограмма кластерного анализа методом иерархической классификации (рис. 1).

Такая картина может быть интерпретирована с точки зрения существования неких, вероятно поведенческих, особенностей питания командорского кальмара эвфаузидами, в отличие от всех других кормовых объектов, при которых в диете кальмаров, питающихся эвфаузидами, резко снижается вероятность обнаружения в пищевом комке других компонентов питания. Гипотетически, это мо-

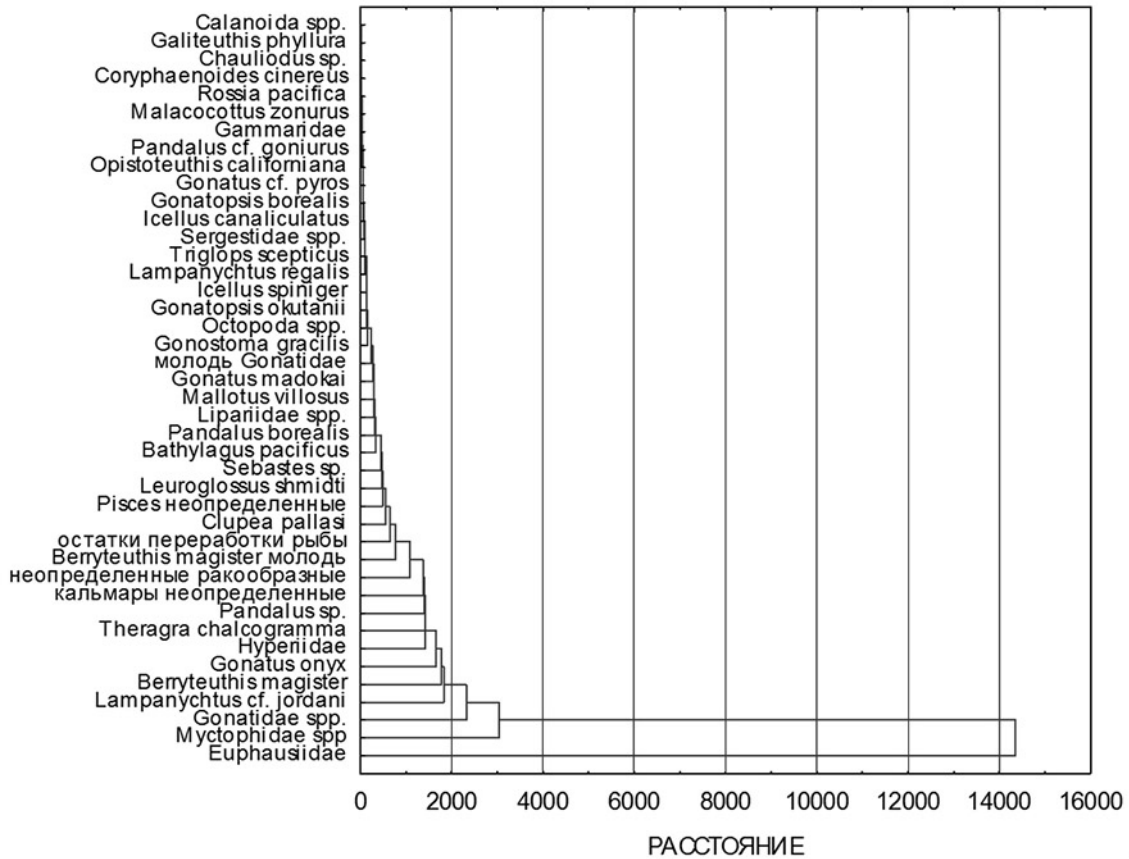


Рис. 1. Дендрограмма иерархической кластеризации 42 компонентов питания командорского кальмара в Беринговом море, N = 671 (метод Уорда, квадрат евклидова расстояния)

жет быть объяснено высокой численностью эвфаузиид и их способностью образовывать плотные и многочисленные стаи («рои»). Возможно, попав в такой «рой» командорский кальмар имеет возможность ловить в течение короткого времени большое количество особей эвфаузиид. Это подтверждается наличием в исследованных желудках одновременно остатков до 200 и более особей эвфаузиид на одном уровне переваренности. Вероятно, такой характер питания командорского кальмара в большей степени соответствует определению «пасущегося хищника» по классификации пищевых поведенческих стратегий nektonных организмов [Нигматуллин, 2010 а]. В отличие от этого, по отношению к другим пищевым объектам, обнаруженным нами в питании командорского кальмара в Беринговом море, особенно более крупных и не склонных к образованию плотных стай, пищевая стратегия командорского кальмара, вероятно, более соответствует определению «хищник-засадчик» по той же классификации.

При кластеризации всех переменных — компонентов питания методом К-средних на максимально допущенное программой число кластеров компоненты питания не объединились между собой в кластеры. Однако значения расстояний между некоторыми кластерами-компонентами питания, а также кластеризация методом К-средних на меньшее, чем максимально допустимое программой число кластеров, а также дендрограммы иерархической классификации показали существование, вероятно, не случайного одновременного присутствия в пищевом комке двух и более компонентов питания (ассоциации компонентов питания).

Наличие некоторых ассоциаций компонентов питания оказалось трудно объяснимым с точки зрения экологии ассоциированных компонентов, их размеров или пищевых предпочтений самого кальмара. Возможно, различия результатов статистических анализов первоначальной выборки одним и тем же методом, но разными стратегиями объединения и выбором разных мер сходства, а также результатов аналогичных статистических анализов дочерних выборок, сгенерированных по разным параметрам («стадия зрелости», «дли-

на», «пол») обусловлены недостаточностью размера первоначальной выборки. Поэтому, для того, чтобы проверить предположение о питании кальмаров сопряжёнными кормовыми объектами, из первоначальной выборки сгенерировали новую, с меньшим числом анализируемых признаков — групп объектов питания. Все объекты питания, за исключением Euphausiidae, которые во всех случаях проведённых статистических анализов как первоначальной выборки, так и дочерних выборок, формировали самостоятельный статистически достоверно обособленный от других кластер, были сгруппированы между собой по принципу экологического и размерного сходства для последующего кластерного анализа этих групп.

Объединение кормовых объектов в группы проводили следующим образом: из таблицы дисперсионного анализа, включающей 43 кластера-компонента питания, выбрали те из них, которые характеризовались наиболее высоким значением коэффициента F и высоким уровнем значимости этого коэффициента ( $p < 0,05$ ). Таких кластеров, характеризующихся достаточным уровнем своеобразия, оказалось 13 (табл. 2). Остальные объекты питания были присоединены к этим выделенным кластерам по признаку размерного и экологического сходства. В случае, если объединение с каким-либо из первоначально выделенных кластеров оказывалось затруднительным, объекты объединяли произвольно, по возможности с учётом их экологических и размерных характеристик в дополнительные группы.

Таким образом были сформированы 16 экологических групп кормовых объектов кальмара: Euphausiidae; Hyperiididae; прочие мезо- и макропланктонные ракообразные; крупные придонные ракообразные; редкие мезопелагические виды разных систематических групп; взрослые *B. magister*; молодь *B. magister* и прочих Gonatidae; *Gonatus onyx*; прочие Gonatidae; придонные головоногие; неопределённые рыбы; рыбы, попавшие в питание, вероятно, в результате промысла; Mucrophiidae; прочие мелкие мезопелагические рыбы; минтай; демерсальные мезо- и батипелагические рыбы. Эти 16 «экологических» групп явля-



**Таблица 2.** Результаты дисперсионного анализа (кластерный анализ методом К-средних) 43 объекта питания, отмеченных в желудках командорского кальмара в Беринговом море

Кластер или кормовой объект	Расстояние		Коэффициент F	Значимость (p) коэффициента F
	между кластерами	внутри кластера		
<i>Coryphaenoides cinereus</i>	0	0	1,9	0,029
<i>Chauliodus sp.</i>	0	1	6,1	0,000
остатки переработки рыбы (судовые выбросы)	6	320	1,1	0,343
<b>неопределенные ракообразные</b>	<b>488</b>	<b>57</b>	<b>482,3</b>	<b>0,000</b>
неопределенные остатки	1	87	0,5	0,920
неопределенная молодь Gonatidae	3	116	1,3	0,230
<b>кальмары неопределенные</b>	<b>526</b>	<b>157</b>	<b>188,4</b>	<b>0,000</b>
<i>Triglops scepticus</i>	0	49	0,4	0,961
<b><i>Theragra chalcogramma</i></b>	<b>656</b>	<b>39</b>	<b>936,1</b>	<b>0,000</b>
Sergestidae	1	43	0,7	0,760
<i>Sebastes sp.</i>	2	190	0,6	0,853
<i>Rossia pacifica</i>	0	9	0,2	0,999
Pisces неопределенные	6	241	1,3	0,224
<b><i>Pandalus sp.</i></b>	<b>662</b>	<b>27</b>	<b>1364,2</b>	<b>0,000</b>
<i>Pandalus cf. goniurus</i>	0	23	0,3	0,992
<i>Pandalus borealis</i>	3	162	0,9	0,553
<i>Opistoteuthis californiana</i>	0	25	0,2	0,999
Octopoda	1	73	0,5	0,918
<b>Myctophidae spp.</b>	<b>1285</b>	<b>144</b>	<b>500,9</b>	<b>0,000</b>
<i>Mallotus villosus</i>	2	146	0,6	0,844
<i>Malacocottus zonurus</i>	0	11	0,2	0,999
<i>Lipariidae spp.</i>	2	153	0,8	0,621
<i>Leuroglossus shmidti</i>	4	234	1,0	0,486
<i>Lampanychtus regalis</i>	0	53	0,5	0,919
<b><i>Lampanychtus cf. jordani</i></b>	<b>77</b>	<b>816</b>	<b>5,3</b>	<b>0,000</b>
<i>Icellus spiniger</i>	1	72	0,5	0,922
<i>Icellus canaliculatus</i>	0	36	0,2	0,999
<b>Hyperiididae</b>	<b>64</b>	<b>630</b>	<b>5,7</b>	<b>0,000</b>
<i>Gonostoma gracilis</i>	1	82	0,6	0,845
<b><i>Gonatus onyx</i></b>	<b>725</b>	<b>80</b>	<b>508,9</b>	<b>0,000</b>
<i>Gonatus madokai</i>	2	134	1,0	0,440
<i>Gonatus cf. pyros</i>	0	29	0,2	0,999
<i>Gonatopsis okutanii</i>	0	71	0,3	0,980
<i>Gonatopsis borealis</i>	0	36	0,2	0,999
<b>Gonatidae</b>	<b>135</b>	<b>972</b>	<b>7,8</b>	<b>0,000</b>
Gammaridae	0	16	0,2	0,999
<i>Galiteuthis phyllura</i>	0	9	0,2	0,999
<b>Euphausiidae</b>	<b>4806</b>	<b>260</b>	<b>1037,7</b>	<b>0,000</b>
<b><i>Clupea pallasii</i></b>	<b>231</b>	<b>54</b>	<b>241,8</b>	<b>0,000</b>
Calanoida spp.	0	16	0,2	0,999
<b><i>B. magister</i> молодь с длиной мантии менее 100 мм</b>	<b>353</b>	<b>32</b>	<b>614,5</b>	<b>0,000</b>
<b><i>B. magister</i></b>	<b>774</b>	<b>92</b>	<b>471,9</b>	<b>0,000</b>
<i>Bathylagus pacificus</i>	4	139	1,7	0,064

Примечание: жирным шрифтом выделены объекты питания со значимыми коэффициентом F. Положение объектов в таблице соответствует степени сопряженности встречаемости объектов в питании.

лись признаками новой выборки тех же, что и в первоначальной выборке, 671 переменных. Каждой переменной соответствовало значение VCI экологической группы. VCI экологической группы представляла собой сумму значений VCI компонентов питания, вошедших в экологическую группу. Таким образом, если в первоначальной выборке число нулевых значений признака (VCI каждого компонента питания) было очень большим, то в новой выборке напротив существенно увеличилось число не нулевых значений признака, что позволило улучшить качество кластеризации.

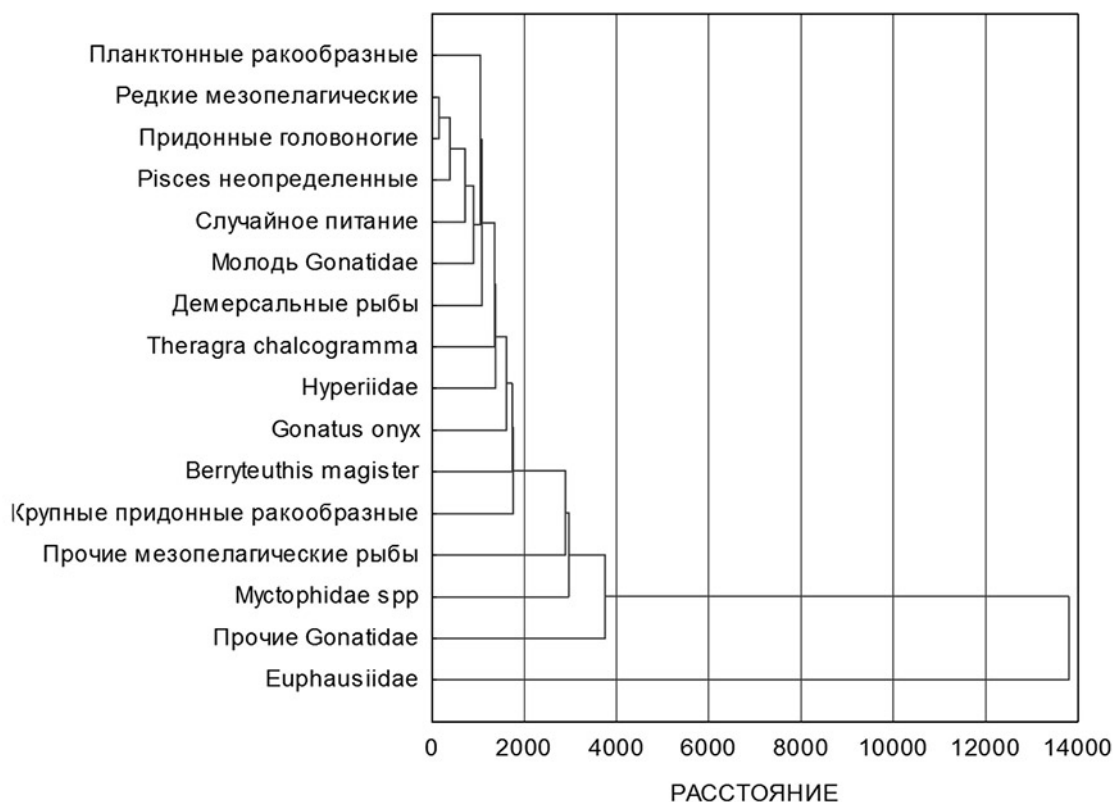
Затем был выполнен кластерный анализ новой выборки методами К-средних и Иерархической классификации. Качество классификации оценивали по таблицам дисперсионного анализа по расстояниям между кластерами, коэффициенту F Фишера сравнения средних и его уровню значимости. При кластеризации в максимальное число кластеров методом К-средних все экологические группы достоверно разделились между собой с высоким уровнем значимости, не выявив наличия бо-

лее крупных комплексов кормовых объектов (табл. 3). Иерархическая классификация стратегией объединения Уорда подтвердила результат кластеризации методом К-средних. Оба метода показали, что кластер Euphausiidae оказался отдалён наиболее значимо от всех других кластеров-экологических групп (рис. 2). Этот результат совпал с результатом статистических анализов первоначальной выборки, который был показан выше (см. рис. 1).

На дендрограмме групп, выделенных по размерным и экологическим характеристикам, прослеживается ещё один кластер, характеризующийся недостаточной степенью статистической достоверности, но хорошо объяснимого с точки зрения экологических характеристик вошедших в них объектов. Он включает в себя Mystophidae, Gonatidae (кроме *B. magister*) и сборную группу «прочие мезопелагические рыбы» (рис. 2). Вероятно, это отражает естественную сопряжённость этих микронектонных объектов питания в желудках кальмаров, питавшихся преимущественно в мезопелагиали, в отрыве от дна. Однако,

**Таблица 3.** Таблица значений дисперсионного анализа групп кормовых объектов командорского кальмара (метод К-средних)

Экологическая группа (название кластера)	Квадрат евклидова расстояния между классами	Коэффициент F	Значимость коэффициента F
Мезо- и макропланктонные пелагические ракообразные	10196,29	1075,85	0,00
Euphausiidae	14566,97	3095,90	0,00
Hyperiididae	10805,66	23479,94	0,00
Крупные придонные ракообразные	10942,56	10817,82	0,00
Редкие мезопелагические виды	10181,85	10791,53	0,00
<i>B. magister</i>	10248,16	746,97	0,00
Молодь <i>B. magister</i> и прочих Gonatidae	10591,96	11800,54	0,00
<i>Gonatus onyx</i>	10827,29	5525,79	0,00
Прочие Gonatidae	11578,94	2745,75	0,00
Придонные головоногие	10181,26	5361,35	0,00
Mystophidae spp.	10423,27	519,73	0,00
Прочие мезопелагические рыбы	11350,73	4234,62	0,00
<i>Theragra chalcogramma</i>	10216,17	906,54	0,00
Демерсальные мезо- и батипелагические рыбы	10665,43	10314,06	0,00
<i>Clupea pallasii</i> , <i>Mallotus vilosus</i> , судовые выбросы	10180,85	1351,71	0,00
Pisces, неопределенные	10175,59	2329,24	0,00



**Рис. 2.** Иерархическая кластеризация методом Варда (квадраты евклидова расстояния) объектов питания командорского кальмара, объединённых в группы по экологическому и размерному признакам, в Беринговом море, N= 682

в целом, попытка кластерного анализа объектов питания командорского по группам, сформированным по экологическому и размерному признакам, также не выявила в питании командорского кальмара статистически достоверного сочетания среди всех объектов питания, за исключением эвфаузиид.

В целом, это ещё раз подтверждает широкооппортунистический характер питания командорского кальмара, с очень слабо выраженной предпочтительностью по отношению к жертвам, за исключением случаев, когда в своём поведении он переходит от тактики «хищник-засадчик» к тактике «пасущийся хищник» при питании эвфаузидами, образующими плотные обширные скопления.

Для оценки возможных изменений в составе пищи командорского кальмара были сформированы выборки, соответствующие кальмарам, имеющим щупальца и без них. Задача несколько усложнялась тем, что при биологическом анализе кальмаров автото-

мия щупалец отмечалась не всегда. Поэтому формирование выборок было осуществлено по косвенному признаку — стадии зрелости. Автотомия щупалец командорского кальмара происходит при его созревании. Щупальца автотомированы в 100% случаев у физиологически и функционально зрелых (нерестящихся) кальмаров (стадия зрелости 6). У физиологически зрелых кальмаров до начала нереста (стадия 5) автотомия отмечается у части особей, однако мы объединили их с функционально зрелыми кальмарами для увеличения объёма выборки, понимая, что это может несколько снизить точность оценки. Таким образом, в выборку особей, предположительно утративших щупальца, были включены все кальмары стадий зрелости 5 и 6. У незрелых кальмаров (стадии зрелости 1–4) щупальца присутствуют в 100% случаев [Нигматуллин и др., 1996]. Эти особи составили вторую выборку. Также, для минимизации фактора влияния размера кальмаров на изменения их

диеты [Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000], выборки зрелых и незрелых кальмаров были разделены на подвыборки для двух размерных групп: от 151 до 200 мм и от 201 до 250 мм. Питание кальмаров размером менее 150 мм и более 250 мм не анализировалось, так как в первом случае они были представлены исключительно незрелыми, а во втором случае — почти одними зрелыми особями.

В результате были сформированы четыре подвыборки (табл. 4). Деление по признаку пола не осуществлялось во избежание дальнейшего дробления выборок. Некоторые группы пищевых объектов, выделенные ранее (см. табл. 3), имеющие определённые черты сходства по экологическим характеристикам и размерам, были дополнительно укрупнены. Часть объектов — очень редких, или тех, которые не характеризуют питание кальмара в естественных условиях — были исключены из анализа.

Полученные данные отражают, судя по всему, достаточно сложную картину взаимосвязанных изменений в составе пищи кальмаров по мере их роста, изменением пищевых предпочтений в связи с более тесной связью

зрелых кальмаров с дном и с автотомией щупалец, а также со спецификой конкретных ситуаций с составом и обилием потенциальных кормовых организмов. К сожалению, вычленил изменения, связанные именно с автотомией щупалец, в таком материале затруднительно. Тем не менее, кроме снижения доли эвфаузиид в питании с ростом кальмаров, можно отметить и менее активное питание эвфаузидами кальмаров, утративших щупалец, независимо от их размеров. Такая же картина наблюдается и для крупных придонных ракообразных — креветок и гаммарид.

Крупные особи командорского кальмара и придонные головоногие, наоборот, встречаются в питании только более крупных кальмаров, и чаще у особей, утративших щупалец. Такой относительно крупный объект, как минтай, ожидаемо чаще встречается в питании крупных кальмаров. Доля некоторых пищевых объектов оказывается на удивление постоянной, независимо от размеров и наличия или отсутствия щупалец (Huperiidae, мезопелагические рыбы). Наконец, встречаемость в питании молоди кальмаров, в зависимости

**Таблица 4.** Относительные объёмные индексы групп пищевых объектов в питании командорского кальмара в Беринговом море

Группы объектов питания	Длина мантии 151–200 мм		Длина мантии 201–250 мм	
	Стадии зрелости			
	1–4 N=122	5–6 N=38	1–4 N=178	5–6 N=142
Euphausiidae	3,044	2,384	1,950	1,390
Huperiidae	0,245	0,624	0,229	0,230
Крупные придонные ракообразные	0,490	0,225	0,287	0,161
<i>B. magister</i> крупные	0	0	0,047	0,148
Молодь <i>B. magister</i> и прочих Gonatidae	0,153	0,183	0,216	0,165
<i>Gonatus onyx</i>	0,161	0,158	0,229	0,542
Прочие Gonatidae	0,737	0,350	0,476	0,808
Придонные головоногие	0	0	0,007	0,042
Рыбы мезопелагического комплекса	0,850	0,248	0,977	0,846
<i>Theragra chalcogramma</i>	0,116	0	0,300	0,156
Демерсальные рыбы мезали и баттали	0,101	0,079	0,114	0,126
<i>Clupea pallasii</i> , <i>Mallotus vilosus</i> , обрезки рыбы	0,096	0,197	0,298	0,082
Pisces, неопределённые	0,009	0,158	0,115	0,144

от размеров и наличия щупалец, демонстрирует небольшие и разнонаправленные изменения в разных размерных выборках.

Таким образом, полученные данные показывают, что, по крайней мере, по отношению к некоторым объектам питания (*Euphausiidae*, крупные особи командорского кальмара), утрата щупалец приводит к существенным изменениям в пищевых предпочтениях кальмара. Однако, следует признать, что по отношению в большинстве других объектов питания полученные нами результаты сильно «зашумлены» влиянием на изменения состава питания сразу нескольких факторов, и не подтверждают ранее высказывавшегося предположения о том, что утрата щупалец может являться своеобразным защитным механизмом, препятствующим поеданию командорским кальмаром своей молодежи [Алексеев, Нигматуллин, 1996].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами данные позволили существенно расширить список объектов питания командорского кальмара, в частности, за счёт ряда видов кальмаров, пелагических и демерсальных рыб. Учитывая полученные подтверждения о широко-оппортунистическом характере питания командорского кальмара, можно ожидать, что дальнейшие исследования еще более расширят его пищевой спектр, в который, вероятно, могут входить практически все виды гидробионтов, которые встречаются совместно с командорским кальмаром и имеют размеры, при которых они могут рассматриваться как его потенциальные жертвы.

Вместе с тем, анализ сопряжённости кормовых объектов в питании показал, что имеются отличия в поведенческой реакции командорского кальмара, по крайней мере, по отношению к одному объекту, к тому же играющему самую большую роль в его питании — эвфаузидам. Можно предположить, что по отношению к этому объекту командорский кальмар реализует поведенческую стратегию «пасущийся хищник» (Нигматуллин, 2010 а) и при этом существенно снижается его пищевая активность по отношению

в другим объектам, обнаруживаемым в его питании.

В отношении всех объектов питания, кроме эвфаузиид, нами не было обнаружено каких-либо существенных предпочтений или значимой сопряжённости нескольких объектов в питании. Отмечено только, что у кальмаров, питающихся преимущественно в пелагиали, отмечена сопряжённость в пищевом комке видов, обитающих в мезопелагиали, что достаточно естественно. Из этого можно заключить, что по отношению ко всем этим объектам командорским кальмаром реализуется пищевая стратегия «хищник-засадчик», без сколько-нибудь выраженного предпочтения по отношению к тем или иным объектам питания.

Нами подтверждены ранее приводимые данные [Алексеев, Нигматуллин, 1996, 2000], указывающие на изменение диеты командорского кальмара в связи с утратой им щупалец при созревании. По крайней мере, по отношению к *Euphausiidae* такие изменения ловчего аппарата командорского кальмара влекут за собой и заметные изменения его пищевых предпочтений. Также, в целом, отмечено увеличение роли в диете кальмаров, утративших щупальца, крупных объектов питания (крупные особи командорского кальмара, придонные головоногие). Однако для большинства объектов питания трудно отделить изменения, вызванные утратой щупалец, от изменений, связанных с ростом кальмаров.

Достоверных данных, которые подтверждали бы гипотезу о том, что автотомия щупалец является механизмом защиты молодежи своего вида от поедания взрослыми особями [Алексеев, Нигматуллин, 1996], нами не обнаружено. Вероятно, для более детального анализа изменений пищевых предпочтений и поведенческих изменений в питании командорского кальмара требуется анализ выборки, многократно превышающей ту, которая имелась в нашем распоряжении.



ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Д.О., Нигматуллин Ч.М. 1996. Питание командорского кальмара в Олюторско-Наваринском районе // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб клоновых 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. 40–43.
- Алексеев Д.О., Нигматуллин Ч.М. 2000. Питание командорского кальмара *Beryteuthis magister* и его роль в питании некоторых массовых видов рыб западной части Берингова моря // Автореф. докл. 5 (14) совещания по изучению моллюсков, СПб. С. 17–18.
- 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 Всерос. конф. по пром. бесп. Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО. С. 126–129.
- Глубоков А.И., Алексеев Д.О., Бизиков В.А. 2000. О канибализме минтая в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопросы рыболовства. № 1 (4). С. 91–97.
- 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
- Зувев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н. 1985. Нектонные океанические кальмары // М.: Агропромиздат. 224 с.
- Лищенко Ф.В., Алексеев Д.О., Лищенко А.В. 2018. Использование шкал стадий зрелости репродуктивной системы в исследованиях командорского кальмара // Труды ВНИРО. Т. 171. С. 26–38.
- Мешалкина Ю.Л., Самсонова В.П. 2008. Математическая статистика в почвоведении. Практикум. М.: МАКС Пресс. 84 с.
- Несис К.Н. 1982. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Лёгкая и пищевая промышленность. 360 с.
- Нигматуллин Ч.М. 2010а. Типы эколого-поведенческих стратегий и направления нектогенеза эктоктонных океанических рыб // Мат. IV Всерос. конф. «Поведение рыб». М.: Изд-во «Акварос». С. 301–305.
- Нигматуллин Ч.М. 2010 б. Ошибки при реконструкции пищевого поведения океанических рыб по данным о составе пищи: траловая и транзитная пища и судовые отбросы // Мат. IV Всерос. конф. «Поведение рыб». М.: Изд-во «Акварос». С. 306–310.
- Нигматуллин Ч.М., Лаптиховский В.В., Сабиров Р.М. 1996. Репродуктивная биология командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб клоновых 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. 103–124.
- Радченко В.И. 1992. К познанию роли кальмаров в экосистеме пелагиали Берингова моря // Океанология. Т. 32 (6). С. 1093–1101.
- Федорец Ю.А. 2006. Командорский кальмар *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) Берингова и Охотского морей (распределение, биология, промысел) // Дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 283 с.
- 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.
- 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.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях // Владивосток: Изд-во ТИНРО. 484 с.
- Katugin O.N., Shevtsov G.A., Zuev M.A., Didenko V.D., Kulik V.V., Vanin N.S. 2013. *Beryteuthis magister*, Schoolmaster Gonate Squid // Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries, Part II. Oegopsid Squids. New-York: Nova Science Publishers. P. 1–48.
- Nesis K.N. 1998. The gonatid squid *Beryteuthis magister* (Berry, 1913): Distribution, Biology, Ecological connections and Fisheries // Okutani T. (ed.). Contributed papers to International Symposium on Large Pelagic squids. Tokyo: Jap. Mar. Fish. Resources. Res. Center. P. 233–249.
- Okiyama M. 1993. Why do gonatid squid *Beryteuthis magister* lose tentacles on maturation? // Nippon Suisan Gakkaishi. Vol. 59 (1). P. 61–65.
- StatSoft Электронный учебник по статистике. 2012. Accessible via: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>. 18.07.2019.

Поступила в редакцию 19.07.2019 г.  
Принята после рецензии 16.08.2019 г.

## Commercial species and their biology

## New data on peculiarities of schoolmaster squid feeding in the Western Bering Sea

D.O. Alexeyev<sup>1</sup>, N.P. Zimenko<sup>1</sup>, Ch.M. Nigmatullin<sup>2</sup><sup>1</sup> Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow, Russia<sup>2</sup> Atlantic branch of FSBSI «VNIRO» («AtlantNIRO»), Kaliningrad

E-mail: shellfish@vniro.ru

New data on diet composition of schoolmaster squid *Berryteuthis magister* in the Western Bering Sea presented in this article. A list of feeding objects of this species sufficiently expanded, mainly by cephalopods and teleost fishes. New data confirm previous reports on opportunistic feeding strategy of schoolmaster squid. Two kinds of feeding tactics of schoolmaster squid in relation to feeding different objects is shown: schoolmaster squid behaves like a grazed predator in relation to most abundant macroplanktonic Euphausiidae. Feeding activity in relation to other feeding objects decreases in this case. From another hand, it implements feeding strategy of ambushing predator in relation to all another feeding objects, without any significant feeding preferences. Changes in diet composition related with changes of predatory apparatus of schoolmaster squid, such as tentacles autotomy of adult specimens, is shown. The proportion of Euphausiidae and shrimps decreased significantly in schoolmaster squid diet after tentacles autotomy. Evidences of hypothesis of tentacles autotomy as a protecting mechanism against juvenile specimens of schoolmaster squid cannibalism from side of adult specimens not confirmed.

**Keywords:** schoolmaster squid *Berryteuthis magister*, feeding, diet, feeding strategy, Western Bering Sea.

DOI: 10.36038/2307-3497-2019-178-21-37

## REFERENCES

- Alekseev D.O., Nigmatullin Ch.M. 1996. Pitanie komandorskogo kal'mara v Olyutorsko-Navarin-skoy rajone [Feeding of schoolmaster squid in the Olutorsk-Navarin Area] // Promyslovyye aspekty biologii komandorskogo kal'mara i ryb sklonovykh soobshchestv v zapadnoy chasti Beringova morya: Nauchnye itogi beringovomorskoj ehkspeditsii VNIRO v 1993–1995 gg. po programme sovmestnykh rossijsko-yaponskih nauchnykh issledovaniy komandorskogo kal'mara v Beringovom more (Bioresursy morey Rossii). M. Izd-vo VNIRO. P. 40–43.
- Alekseev D.O., Nigmatulin Ch.M. 2000. Pitanie komandorskogo kal'mara *Berryteuthis magister* i ego rol' v pitanii nekotorykh massovykh vidov ryb zapadnoy chasti Beringova morya [Feeding of schoolmaster squid *Berryteuthis magister* in and its role in diets of common nectonic fishes in the Western Bering Sea] // Avtoref.dokl. 5 (14) soveshchaniya po izucheniyu mollyuskov, SPb. P. 17–18.
- Alekseev D.O., Nigmatulin Ch.M. 2002. Troficheskie vzaimootnosheniya komandorskogo kal'mara *Berryteuthis magister* s dvumya massovymi vidami ryb — *Albatrossia pectoralis* i *Theragra chalcogramma* v Beringovom more [Trophic relationships of schoolmaster squid *Berryteuthis magister* with two mass species of fishes — *Albatrossia pectoralis* i *Theragra chalcogramma* in the Bering Sea] // VI Vseros. konf. po prom. bosp. Tez. dokl. M.: Izd-vo VNIRO. S. 126–129.
- Glubokov A.I., Alexeyev D.O., Bizikov V.A. 2000. O kannibalizme mintaya v severo-zapadnoy chasti Beringova morya v konce 90-h godov [On walleye pollock cannibalism in the north-western Bering Sea in late 90-ies] // Voprosy rybolovstva. № 1 (4). S. 91–97.

- Gorbatenko K.M., Chuchukalo V.I., Shevtsov G.A. 1995. Sutochnyj racion dvuh massovyh vidov kal'marov v Beringovom i Ohotskom moryah v osenne-zimnij period. [Daily ration of two abundant species of squids in the Bering and Okhotsk Seas in Autumn-Winter time] // Kompleksnye issledovaniya ekosistem Beringova morya. M. Izd-vo VNIRO. S. 349–357
- Zuev G.V., Nigmatullin Ch.M., Nikolsky V.N. 1985. Nektonnye okeanicheskiye kal'mary. [Nectonic oceanic squids]. Moskva: Agropromizdat. 224 s.
- Katugin O.N., Shevtsov G.A., Zuev M.A., Didenko V.D., Kulik V.V., Vanin N.S. 2013. *Berryteuthis magister*, Schoolmaster Gonate Squid // Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries, Part II. Oegopsid Squids. New-York: Nova Science Publishers. P. 1–48.
- Lisichenko F.V., Alexeyev D.O., Lisichenko A.V. 2018. Ispol'zovanie shkal stadij zrelosti reproduktivnoj sistemy v issledovaniyah komandorskogo kal'mara [Scales of reproductive system maturity used in schoolmaster squid investigations] // Trudy VNIRO. T. 171. S. 26–38
- Nesis K.N. 1982. Kratkij opredelitel' golovonogih mollyuskov Mirovogo okeana [Concise key to the World Ocean cephalopods]. M.: Legk. pishch. prom. 360 s.
- Nesis K.N. 1998. The gonatid squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913): Distribution, Biology, Ecological connections and Fisheries // Okutani T. (ed.). Contributed papers to International Symposium on Large Pelagic squids. Tokyo: Jap. Mar. Fish. Resources. Res. Center. P. 233–249.
- Nigmatullin Ch.M. 2010a. Tipy ekologo-povedencheskih strategij i napravleniya nektogeneza eunektonnyh okeanicheskih ryb [Types of ecological and behavioral strategies and directions of nectogenesis of eunektonic oceanic fishes] // Mat. IV Vseros. konf. «Povedenie ryb». M.: Izd-vo Akvaros. S. 301–305.
- Nigmatullin Ch.M. 2010b. Oshibki pri rekonstrukcii pishchevogo povedeniya okeanicheskih ryb po dannym o sostave pishchi: tralovaya i tranzitnaya pishcha i sudovye otbrosy [Incorrect reconstructions of feeding behavior of oceanic fishes by diet components: trawl and transit food, and vessel fish wastes] // Mat. IV Vseros. konf. «Povedenie ryb». M., Izd-vo «Akvaros». S. 306–310.
- Nigmatullin Ch.M., Laptihovskij V.V., Sabirov R.M. 1996. Reproduktivnaya biologiya komandorskogo kal'mara [Reproductive biology of schoolmaster squid] // Promyslovye aspekty biologii komandorskogo kal'mara i ryb sklonovyh soobshchestv v zapadnoj chasti Beringova morya: Nauchnye itogi beringovomorskoj ehkspeditsii VNIRO v 1993–1995 gg. po programme sovmestnyh rossijsko-yaponskih nauchnyh issledovaniy komandorskogo kal'mara v Beringovom more (Bioresursy morej Rossii). M.: Izd-vo VNIRO. S. 103–124.
- Meshalkina Yu.L., Samsonova V.P. 2008. Matematicheskaya statistika v pochvovedenii. Praktikum [Mathematic statistics in edaphology. A manual] // M.: MAKS Press. 84 s.
- Radchenko V.I. 1992. K poznaniyu roli kal'marov v ekosisteme pelagiali Beringova morya [To knowledge of the role of squids in the pelagic ecosystem of the Bering Sea] // Okeanologiya. T. 32 (6). S. 1093–1101.
- Fedorets Yu.A. 2006. Komandorskij kal'mar *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) Beringova i Ohotskogo morej (raspredelenie, biologiya, promysel) [Schoolmaster squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) of Bering and Okhotsk Seas (distribution, biology and fishery)] // Diss. ... kand. biol. nauk. Vladivostok: TINRO-Tsentr. 283 s.
- Fedorets Yu.A., Kun M.S. 1988. Sostav pishchi i pitanie komandorskogo kal'mara *Berryteuthis magister* u Kuril'skih ostrovov v 1987 g. [Food composition and feeding of schoolmaster squid *Berryteuthis magister* at Kuril Islands in 1987] // Syr'evye resursy i biologicheskie osnovy racional'nogo ispol'zovaniya promyslovyh bespozvonochnyh. Tez. dokl. Vses. soveshchaniya. Vladivostok. Izd-vo TINRO. S. 70–72.
- Filippova Yu.A., Alekseev D.O., Bizikov V.A., Khromov D.N. 1997. Spravochnik-opredelitel' promyslovyh i massovyh golovonogih mollyuskov Mirovogo okeana [Commercial and mass cephalopods of the World Ocean. A manual for identification]. M.: Izd-vo VNIRO. 272 s.
- Chuchukalo V.I. 2006. Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryah [Feeding and throphic interaction of nekton and nektobenthos in the Far Eastern Seas] // Vladivostok: Izd-vo TINRO. 484 s.
- StatSoft. Elektronnyj uchebnyk po statistike 2012. [Electronic manual on statistics] // StatSoft, WEB: Accessible via: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>. 18.07.2019.

TABLE CAPTIONS

**Table 1.** A list of feeding objects of schoolmaster squid *B. magister* in the western part of the Bering Sea, by literature [Gorbatenko et al., 1995; Fedorets, 2006] and by results of Bering Sea expeditions of VNIRO during 1996–2001.

**Table 2.** Results of the analysis of variance (K-means cluster analysis) of 43 feeding objects from stomachs of schoolmaster squid in the Bering Sea

**Table 3.** Table of values of the analysis of variance of groups of feeding objects of schoolmaster squid (K-means method)

**Table 4.** Relative volumetric component indexes of groups of feeding objects of schoolmaster squid in the Bering Sea

FIGURE CAPTIONS

**Fig. 1.** Hierarchic classification of feeding objects of schoolmaster squid in the Bering Sea by Ward's method (the square Euclidean distance), N=682

**Fig. 2.** Hierarchic classification of feeding objects of schoolmaster squid in the Bering Sea grouped by ecological and dimensional features by Ward's method (the square Euclidean distance), N=682