

УДК 597.556.31(265.53)

Ю.К. Курбанов*

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ
ЛИКОДА БРАЖНИКОВА *LYCODES BRASHNIKOVI* (ZOARCIDAE)
У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД**

В результате проведенных исследований установлено, что ликод Бражникова — обычный представитель донной ихтиофауны в водах западной Камчатки. Он рассредоточен по всей исследуемой акватории, образует плотные скопления на ограниченных участках на глубинах 50–150 и 200–300 м. Ликод Бражникова — эвритермный вид. Максимальная длина исследуемого вида достигает 52 см. Наибольшую долю в уловах составляют взрослые особи длиной 36–45 см (59,3 %). Учитывая низкие значения уловов других бельдюговых рыб, ликод Бражникова — наиболее массовый представитель своего семейства на западнокамчатском шельфе в летний период.

Ключевые слова: ликод Бражникова *Lycodes brashnikovi*, распределение, размерный состав, Охотское море, западная Камчатка.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-129-140.

Kurbanov Yu.K. Spatial distribution and ecology of eelpout *Lycodes brashnikovi* (Zoarcidae) at the western coast of Kamchatka in summer season // *Izv. TINRO*. — 2019. — Vol. 199. — P. 129–140.

Eelpout *Lycodes brashnikovi* is a common species of bottom ichthyofauna in the waters at West Kamchatka. It distributes through the whole surveyed area, with sporadic dense aggregations at the depths of 50–150 and 200–300 m. It is an eurythermic species. Adult fish with the length 36–45 cm prevail in its trawl catches (on average 59.3 %); its maximum length is 52 cm. Catches of other species from the family Zoarcidae are insignificant on the shelf of West Kamchatka in summer, so *Lycodes brashnikovi* is considered as the most numerous representative of this family in this season.

Key words: eelpout *Lycodes brashnikovi*, fish distribution, size composition, Okhotsk Sea, West Kamchatka.

Введение

Представители семейства бельдюговых имеют высокую численность и видовое богатство в донных ихтиоценозах дальневосточных морей [Борец, 1997]. По средне-многолетним данным в Охотском море биомасса бельдюговых составляет почти 361 тыс. т, среди прочих высокую численность имеют виды рода *Lycodes* [Шунтов, Волвенко, 2016], широко распространенные как на континентальном шельфе, так и на материковом склоне [Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Линдберг, Красюкова, 1975; Шейко, Федоров, 2000; Hatooka, 2002; Anderson, Federov, 2004; Парин и др., 2014].

* Курбанов Юрий Каримович, специалист, e-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru.

Kurbanov Yury K., specialist, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18 Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru.

В последнее время наблюдается повышенный интерес к познанию биологии и экологии ликодов северо-западной части Тихого океана, который нашел отражение в ряде публикаций [Токранов, Орлов, 2002; Баланов и др., 2006; Баланов, Соломатов, 2008; Баланов, Кухлевский, 2011; Савельев и др., 2011, 2012, 2014; Антоненко и др., 2012; Долганов, Савельев, 2013]. Однако о ликодах Охотского моря известно все еще очень мало. В то время как некоторые виды являются потенциально промысловыми объектами, о них лишь в общем упоминается при описании изменений в структуре донных сообществ дальневосточных морей [Благодеров, Колесова, 1985; Терентьев, 1998; Ильинский, Четвергов, 2001; Четвергов и др., 2003; Ильинский, 2007; Савин, 2012; Золотов и др., 2013; Терентьев и др., 2013]. Исключение составляет ликод Солдатова *L. soldatovi*, девятый по численности и четвертый по биомассе среди донных и придонных рыб батиальных сообществ Охотского моря, по биологии которого опубликован ряд работ [Земнухов, Баланов, 1999; Баланов и др., 2004; Бадаев, Баланов, 2006; Бадаев, 2012, 2018]. Все данные о ликоде Бражникова *L. brashnikovi*, который является весьма обычным компонентом донной ихтиофауны западнокамчатского шельфа, представляют собой лишь его краткое морфологическое описание и сведения о географическом распространении [Линдберг, Красюкова, 1975; Тупоногов, Кодолов, 2014].

Цель данной работы — показать пространственное распределение и некоторые особенности экологии ликода Бражникова у западного побережья Камчатки в летний период.

Материалы и методы

Работа основана на материалах 10 донных траловых съемок шельфа и верхней части материкового склона, проведенных в июне-августе 2009–2018 гг. у западного побережья Камчатки. Проанализировано 2288 тралений, выполненных донным тралом ДТ 27,1 с борта НИС «ТИНРО», НИС «Профессор Кизеветтер» и НИС «Профессор Пробатов» на глубинах от 9 до 579 м. Продолжительность тралений варьировала от 7 до 44 мин при средней скорости 3 уз. Впоследствии все уловы были пересчитаны на стандартное часовое траление. Число тралений, охват глубин и сроки работ для каждой траловой съемки представлены в табл. 1.

Таблица 1
Список донных траловых съемок, выполненных у западного побережья Камчатки в летний период

Table 1
List of bottom trawl surveys conducted at West Kamchatka in summer off western Kamchatka

№ съемки	Судно	Год	Сроки	Кол-во операций	Охват глубин, м
1	НИС «Профессор Кизеветтер»	2009	23.07–27.08	248	14–367
2	НИС «Профессор Кизеветтер»	2010	05.07–08.08	217	13–550
3	НИС «ТИНРО»	2011	08.07–12.08	229	13–429
4	НИС «Профессор Пробатов»	2012	05–22.07	124	9–102
5	НИС «Профессор Пробатов»	2013	15.06–21.08	297	12–570
6	НИС «ТИНРО»	2014	09.06–18.07	239	14–579
7	НИС «Профессор Кизеветтер»	2015	06.06–13.07	251	14–538
8	НИС «ТИНРО»	2016	02.06–06.07	239	13–576
9	НИС «ТИНРО»	2017	22.06–03.08	259	12–409
10	НИС «ТИНРО»	2018	01.06–03.07	220	12–211

Распределение ликода Бражникова по глубинам и в зависимости от придонной температуры определяли по его встречаемости, выраженной в процентах, исходя из средних уловов за часовое траление [Токранов, Орлов, 2002].

Плотность распределения рассчитывали по уловам в зависимости от протральной площади, учитывая коэффициент уловистости, по формуле

$$P = \frac{m}{1,852 \cdot a \cdot v \cdot t \cdot k \cdot 0,001},$$

где P — плотность распределения вида, экз./км² или кг/км²; m — улов, экз. или кг; v — скорость траления, уз; t — время траления, ч; a — горизонтальное раскрытие трала, м; k — коэффициент уловистости; 1,852 — коэффициент перевода длины, выраженной в морских милях, в километры; 0,001 — коэффициент перевода метров в километры [Савин, 2012]. Затем данный параметр осредняли по диапазонам глубин. Для всех съемок принят стандартный коэффициент уловистости — 0,3, который ранее был использован другими авторами [Борец, 1997; Ильинский, 2007; Савин и др., 2011].

Частоту встречаемости (%) определяли числом результативных тралений, где в уловах наблюдался исследуемый вид. Пространственное распределение уловов нанесено на карту с помощью программы ArcView GIS 3.3.

Для анализа размерного состава измеряли абсолютную длину тела рыб (TL) от кончика рыла до конца лучей хвостового плавника с точностью до 1 мм. Всего было промерено 1412 экз. ликода Бражникова.

Результаты и их обсуждение

Ликод Бражникова *Lycodes brashnikovi* Soldatov — широкобореальный приазиатский вид, ареал которого ограничен в основном Охотским морем. Сведения о его географическом распространении расходятся у разных исследователей. По одним данным [Balushkin et al., 2011; Парин и др., 2014; Тупоногов, Кодолов, 2014; <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>] он известен от охотоморского побережья Камчатки до восточного Сахалина. Согласно информации других исследователей [Андрияшев, 1939; Шмидт, 1950; Toyoshima, 1985; Anderson, 1994; Борец, 2000; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Черешнев и др., 2001; Новиков и др., 2002; Hatooka, 2002; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003] наряду с указанными районами ареал вида включает северную часть Японского моря, тихоокеанские воды Курильских островов и юго-восточное побережье Камчатки, а также Берингово море, что, по нашему мнению, несколько сомнительно. Такое расхождение объясняется тем, что таксономия ликода Бражникова долгое время вызывала проблемы у ихтиологов. Исследуемый вид ранее рассматривался в ранге подвида гребенчатого ликода *L. palearis* Gilbert [Андрияшев, 1939; Шмидт, 1950; Федоров, 1973; Линдберг, Красюкова, 1975; Новиков и др., 2002]. К тому же при определении полосатых ликов с характерным для группы *L. palearis* complex набором признаков самого ликода Бражникова в материалах траловых съемок, а затем и публикациях указывали под другими видовыми названиями, такими как полосатый ликод *L. fasciatus* (Schmidt), ликод Шмидта *L. schmidti* Gratzianov и *L. multifasciatus* Schmidt [Toyoshima, 1985; Anderson, 1994; Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Hatooka, 2002; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Møller, Gravlund, 2003; Anderson, Federov, 2004; Fedorov, 2004; www.fishbase.org, version (04/2019)].

Согласно последним публикациям *L. fasciatus* — самостоятельный вид, обитающий в зал. Анива у южной оконечности о. Сахалин [Баланов, Соломатов, 2008; Парин и др., 2014], а *L. multifasciatus* признан младшим синонимом *L. brashnikovi* [Назаркин, 2010; <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>]. *L. schmidti* является сборным таксоном [Баланов, Соломатов, 2008; Савельев, 2011] и не относится к группе видов *L. palearis*.

Все вышеперечисленные факты, вероятно, и обуславливали присутствие ликода Бражникова в списках ихтиофауны восточного побережья Камчатки, Берингова и северной части Японского морей.

По данным траловых съемок за период с 2009 по 2018 г. на исследуемой акватории ликод Бражникова был зафиксирован в 23,1 % случаев от общего числа тралений, т.е. обычен у западного побережья Камчатки.

Ликод Бражникова в летний период был рассредоточен по всей исследуемой акватории (рис. 1). Большинство уловов не превышало 50 экз./час. трал. Сравнительно

крупные уловы получены на отдельных участках, в особенности у юго-западного побережья Камчатки. Наибольшие уловы, до 2166 экз./час. трал. (561,5 кг/час. трал.), были зарегистрированы напротив Первого Курильского пролива. Вполне возможно, это может объясняться особым гидрологическим режимом в этом районе по сравнению с более северными областями прикамчатских вод Охотского моря.

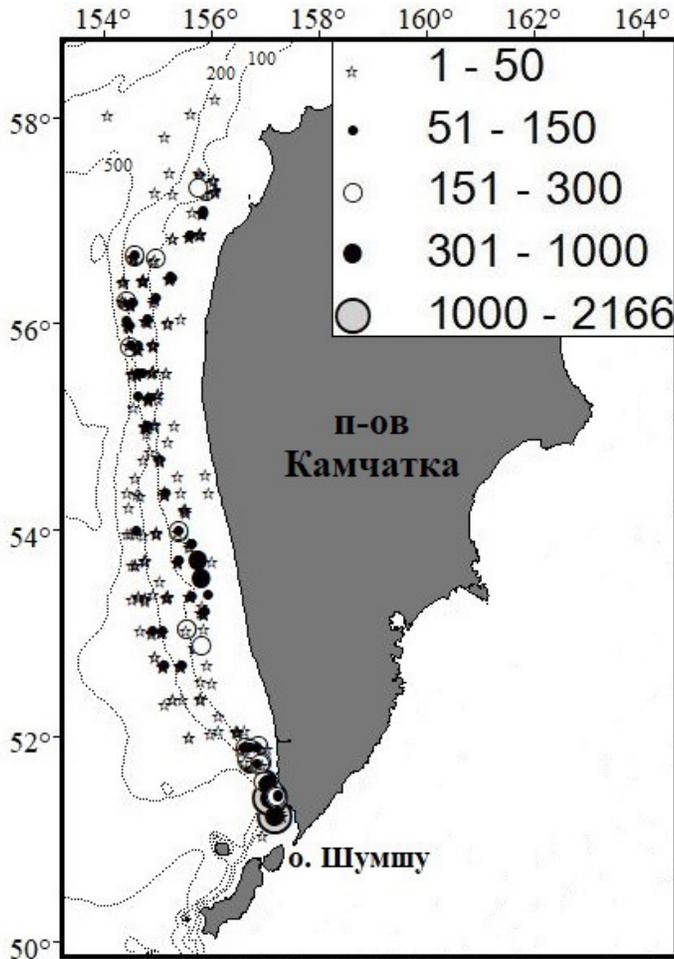


Рис. 1. Пространственное распределение уловов ликода Бражника у западного побережья Камчатки в летний период, экз./час. трал.

Fig. 1. Spatial distribution of *L. brashnikovi* catches at West Kamchatka in summer, ind./hour of trawling off western Kamchatka

Отдельно следует отметить поимку 14 экз. ликода Бражника севернее о. Шумшу в июне 2014 г. Этот участок можно считать южной границей его географического распространения в восточной части Охотского моря. Данное обстоятельство свидетельствует о том, что исследуемый вид может обитать и в охотоморских водах северных Курильских островов.

Согласно литературным данным [Тупоногов, Кодолов, 2014] ликод Бражника — представитель элиторального ихтиоценоза, населяющий глубины 25–340 м. По материалам траловых съемок у западной Камчатки он отмечен в широком батиметрическом диапазоне — от 30 до 429 м, что несколько меняет существующее представление о нижней границе его вертикального распространения, хотя глубже 400 м в улове зарегистрирован единственный экземпляр к северу от впадины ТИНРО.

Анализ батиметрического распределения показал, что ликод Бражника в летний период образовывал наибольшие концентрации на глубинах 50–150 м (рис. 2, А), где средняя плотность достигала 2798,5 экз./км² (643,5 кг/км²) (табл. 2). В сублиторальной

зоне и на глубинах 200–300 м плотность распределения ликода Бражникова также была достаточно высока и составляла в среднем 1524 экз./км² (371,9 кг/км²) и 1046 экз./км² (306,7 кг/км²).

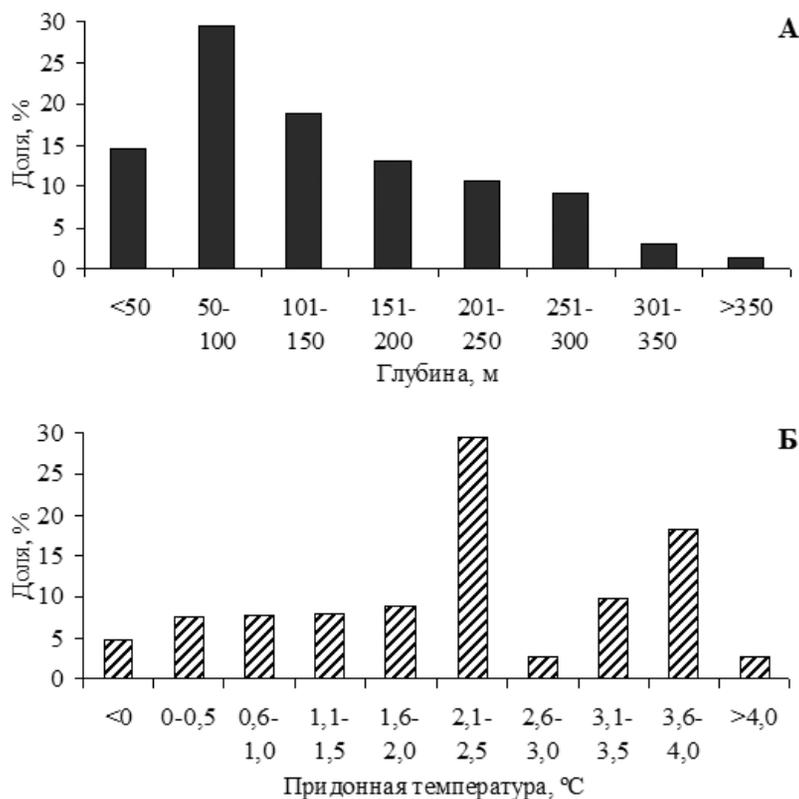


Рис. 2. Распределение ликода Бражникова по глубинам (А) и в зависимости от придонной температуры (Б) у западного побережья Камчатки в летний период

Fig. 2. Distribution of *L. brashnikovi* at West Kamchatka in summer in dependence on depth (А) and bottom temperature (Б)

Таблица 2

Средняя плотность распределения ликода Бражникова по глубинам у западного побережья Камчатки в летний период

Table 2

Mean density of *L. brashnikovi* distribution at West Kamchatka in summer, by depth ranges

Глубина, м	Средняя плотность	
	Экз./км ²	Кг/км ²
< 50	1524	371,9
50–100	3457	819,0
101–150	2140	467,9
151–200	1111	232,1
201–250	1253	343,2
251–300	839	270,1
301–350	383	131,0
> 350	144	40,7

По температурным условиям обитания ликода Бражникова можно считать эвритермным видом. Он зарегистрирован в уловах при температуре придонных вод от –1,0 до +4,4 °С. Предпочитаемым температурным диапазоном, где исследуемый вид отмечался наиболее часто, следует считать +2,1...2,5 °С (рис. 2, Б).

В дальневосточных водах среди представителей рода *Lycodes* эвритермными видами также являются коротконогий *L. brevipes* Bean и гребенчатый *L. palearis* ли-

коды в западной части Берингова моря [Антоненко и др., 2012]. Они обитают как в теплой промежуточной водной массе, так и в холодном придонном слое. Однако их температурный диапазон обитания несколько уже, от $-1,4$ до $+3,6$ °C у первого вида и $-1,6 \dots +2,4$ °C — у второго.

Пространственное распределение коротконового и гребенчатого ликодов в летний период сходно с таковым исследуемого вида. В западной части Берингова моря они встречаются в основном на шельфе и изредка в верхней части материкового склона, образуя основные концентрации на глубинах 100–200 м [Антоненко и др., 2012].

По данным разных литературных источников максимальная длина ликода Бражникова составляет от 26 до 43 см [Шмидт, 1950; Черешнев и др., 2001; Новиков и др., 2002; Mecklenburg et al., 2002]. В водах западной Камчатки длина исследуемого вида изменялась от 9 до 52 см, в среднем 35,1 см (рис. 3). Значительную долю в уловах составляли особи длиной 36–45 см (59,3 %). Таким образом, ликод Бражникова несколько крупнее, чем предполагалось ранее.

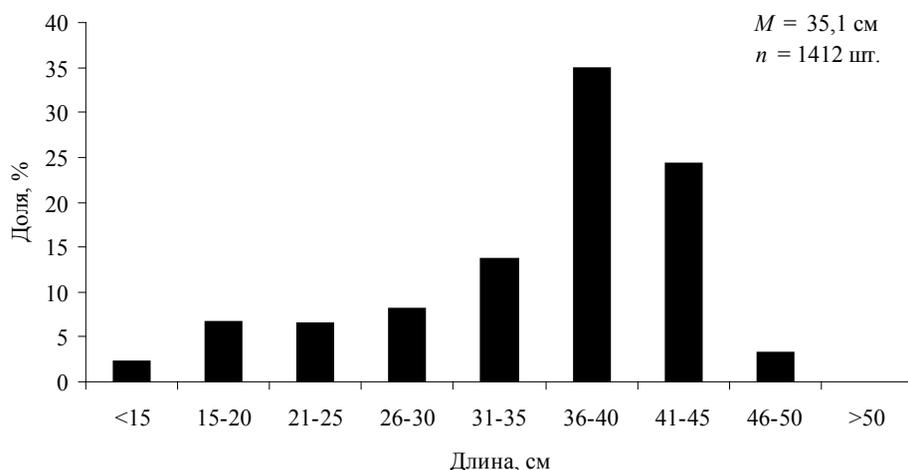


Рис. 3. Размерный состав ликода Бражникова у западного побережья Камчатки в летний период

Fig. 3. Size composition of *L. brashnikovi* at West Kamchatka in summer

Информации о видах, встречающихся в уловах с ликодом Бражникова, нет. По нашим данным в летний период в водах западной Камчатки в уловах ликоду Бражникова чаще всего сопутствовали треска *Gadus macrocephalus*, палтусовидная *Hippoglossoides* sp. и сахалинская *Limanda sakhalinensis* камбалы, многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus* и широколобый шлемоносец *Gymnocanthus detrisus* (табл. 3).

Примечательно то, что в списке наиболее встречаемых рыб в уловах присутствует единственный представитель семейства бельдюговых — короткохвостый ликод *L. brevicauda* Taranetz et Andriashv (табл. 3), который также широко распространен в Охотском море [Шейко, Федоров, 2000; Парин и др., 2014]. Но исходя из невысокой частоты встречаемости с ликодом Бражникова (27,5 %), можно предположить, что этот вид у западной Камчатки имеет невысокую численность. К тому же в исследуемый период он был отмечен в 9 % случаев от общего числа тралений. Однако не исключается разность экологических предпочтений *L. brevicauda* и *L. brashnikovi*.

Что касается других сопутствующих видов из семейства Zoarcidae, то частота их встречаемости в уловах составляла менее 15 %. Вследствие этого ликода Бражникова вполне можно считать видом-доминантом среди зоарцид в элиторальном ихтиоценозе западнокамчатского шельфа в летний период.

Выводы

В результате проведенных исследований установлено, что ликод Бражникова является обычным представителем донной ихтиофауны западнокамчатского шельфа

Видовой состав рыб в траловых уловах с ликодом Бражникова
у западного побережья Камчатки в летний период

Table 3

Species composition of trawl catches with *L. brashnikovi* obtained at West Kamchatka in summer

Вид	Частота встречаемости, %
Rajidae	
<i>Bathyraja parmifera</i>	21,2
<i>B. violacea</i>	38,9
Clupeidae	
<i>Clupea pallasii</i>	44,5
Osmeridae	
<i>Mallotus villosus</i>	23,3
Gadidae	
<i>Eleginus gracilis</i>	43,2
<i>Gadus macrocephalus</i>	65,7
<i>Theragra chalcogramma</i>	99,7
Cottidae	
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	68,7
<i>Hemilepidotus jordani</i>	32,3
<i>Icelus spiniger</i>	45,9
<i>Myoxocephalus jaok</i>	40,7
<i>M. polyacanthocephalus</i>	91,6
Hemitripterae	
<i>Hemitripterus villosus</i>	22,0
Psychrolutidae	
<i>Dasycottus setiger</i>	33,9
<i>Malacocottus zonurus</i>	20,4
Agonidae	
<i>Aspidophoroides monopterygius</i>	22,2
<i>Percis japonica</i>	27,0
<i>Podothecus acipenserinus</i>	18,9
<i>P. sturioides</i>	57,5
Liparidae	
<i>Careproctus rastrinus</i>	24,2
<i>Liparis ochotensis</i>	41,2
Zoarcidae	
<i>Lycodes brevicauda</i>	27,5
Stichaeidae	
<i>Leptoclinus maculatus</i>	31,3
<i>Lumpenus sagitta</i>	32,0
Pleuronectidae	
<i>Atheresthes evermanni</i>	29,8
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	27,5
<i>Hippoglossoides</i> sp.	84,9
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	15,2
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	27,8
<i>Limanda aspera</i>	58,4
<i>L. sakhalinensis</i>	75,0
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	59,9

Примечание. В таблицу не включены те виды, частота встречаемости которых была менее 15 %.

в летний период. Он рассредоточен по всей исследуемой акватории, образуя плотные скопления на ограниченных участках, в особенности у Первого Курильского пролива,

на глубинах 50–150 м. В то же время часть рыб держится в нижней части шельфа и в верхних горизонтах материкового склона.

Ликод Бражникова — эвритермный вид, встречается как при отрицательной, так и при положительной придонной температуре.

Максимальная длина исследуемого вида у западного побережья Камчатки — 52 см. Наибольшую долю в уловах составляют взрослые особи длиной 36–45 см (59,3 %).

Учитывая низкие значения уловов других бельдюговых рыб, ликода Бражникова в настоящее время можно считать наиболее многочисленным представителем среди Zoarcidae в шельфовой зоне прикамчатских вод Охотского моря.

Благодарности

Автор искренне признателен всем сотрудникам КамчатНИРО, СахНИРО, ТИНРО-центра и других организаций, принимавших участие в сборе первичного материала.

Финансирование работы

Данное исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

Библиографические ссылки на все данные других авторов, использованные в статье, оформлены в соответствии с ГОСТом.

Список литературы

Андряшев А.П. Очерк зоогеографии и происхождения рыб Берингова моря и сопредельных вод : моногр. — Л. : ЛГУ, 1939. — 187 с.

Антоненко Д.В., Баланов А.А., Глебов И.И., Ямщиков В.В. Распределение и некоторые черты биологии представителей рода *Lycodes* в западной части Берингова моря в летний период // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 5. — С. 525–537.

Бадаев О.З. Биология и промысловое использование ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Perciformes: Zoarcidae) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2018. — 24 с.

Бадаев О.З. Пространственное распределение ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Perciformes: Zoarcidae) Охотского моря в 2000–2010 гг. // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 133–143.

Бадаев О.З., Баланов А.А. Некоторые данные по биологии ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) из северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 146. — С. 122–135.

Баланов А.А., Бадаев О.З., Напазаков В.В., Чучукало В.И. Распределение и некоторые черты биологии редкозубого ликода *Lycodes raridens* (Zoarcidae) в западной части Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, № 2. — С. 211–218.

Баланов А.А., Земнухов В.В., Иванов О.А. Пространственное распределение ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) на материковом склоне Охотского моря // Биол. моря. — 2004. — Т. 30, № 4. — С. 279–288.

Баланов А.А., Кухлевский А.Д. Изменчивость окраски *Lycodes yamatoi* Toyoshima, 1985 (Pisces: Zoarcidae) в северной части Японского моря // Биол. моря. — 2011. — Т. 37, № 6. — С. 447–454.

Баланов А.А., Соломатов С.Ф. Видовой состав и распределение бельдюговых (Zoarcidae) в северной части Японского моря по данным траловых работ // Вопр. ихтиол. — 2008. — Т. 48, № 1. — С. 18–33.

Благодеров А.И., Колесова Н.Г. Качественные и количественные изменения состава донных рыб на шельфе западного побережья Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1985. — Т. 25, № 4. — С. 590–596.

Борец Л.А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2000. — 192 с.

Борец Л.А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.

Долганов В.Н., Савельев П.А. Формирование фауны Lycodinae (Perciformes: Zoarcidae) Японского моря // Биол. моря. — 2013. — Т. 39, № 5. — С. 330–338.

- Земнухов В.В., Баланов А.А.** Распределение бельдюговой рыбы *Lycodes soldatovi* в Охотском море // Биол. моря. — 1999. — Т. 25, № 2. — С. 119–121.
- Золотов А.О., Терентьев Д.А., Новикова О.В., Ильин О.И.** Многолетняя динамика биомассы донных рыб на шельфе западной Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 30–45.
- Ильинский Е.Н.** Динамика состава и структуры донного ихтиоценоза западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 150. — С. 48–55.
- Ильинский Е.Н., Четвергов А.В.** Состав и современный статус донного ихтиоценоза западнокамчатского шельфа // Вопр. рыб-ва. — 2001. — Т. 2, № 3(7). — С. 504–517.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В.** Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей : моногр. — Л. : Наука, 1975. — Ч. 4. — 464 с. (Определители по фауне СССР, изд. АН СССР, т. 108.)
- Назаркин М.В.** Переописание крупночешуйного ликода *Lycodes macrolepis* Taranetz et Andriashev, 1935 (Perciformes: Zoarcidae) // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, № 5. — С. 620–629.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.** Рыбы Приморья : моногр. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. — 552 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.** Рыбы морей России: аннотированный каталог. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2014. — 733 с.
- Савельев П.А.** Фауна Lycodinae Японского моря (Zoarcidae, Perciformes): таксономический состав, распространение, биология, история формирования : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2011. — 20 с.
- Савельев П.А., Баланов А.А., Калчугин П.В. и др.** Пространственное распределение и термический режим обитания двух представителей рода *Lycodes* (Perciformes, Zoarcidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиол. — 2014. — Т. 54, № 1. — С. 32–42. DOI: 10.7868/S0042875214010111.
- Савельев П.А., Баланов А.А., Соломатов С.Ф.** Распределение и некоторые черты биологии бельдюговой рыбы *Lycodes tanakae* Jordan et Thompson, 1914 (Perciformes: Zoarcidae) в Татарском проливе (Японское море) // Биол. моря. — 2012. — Т. 38, № 3. — С. 260–264.
- Савельев П.А., Соломатов С.Ф., Пушина О.И., Баланов А.А.** Особенности распределения и некоторые черты биологии ликода Танаки *Lycodes tanakae* (Perciformes: Zoarcidae) в водах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 51, № 6. — С. 778–790.
- Савин А.Б.** Донные и придонные рыбы верхней части материкового склона востока Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 4. — С. 432–445.
- Савин А.Б., Ильинский Е.Н., Асеева Н.Л.** Многолетняя динамика в составе донных и придонных рыб на западнокамчатском шельфе в 1982–2010 гг. // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 149–165.
- Таранец А.Я.** Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод : Изв. ТИНРО. — 1937. — Т. 11. — 200 с.
- Терентьев Д.А.** Состав и биомасса донных рыб у западного побережья Камчатки по результатам учетной траловой съемки летом 1996 года // Исслед. биол. и динамики числен. пром. рыб камчатского шельфа. — 1998. — Вып. 4. — С. 28–32.
- Терентьев Д.А., Михалютин Е.А., Матвеев А.А.** Современное состояние запасов, многолетняя динамика распределения и размерной структуры массовых промысловых видов рыб на шельфе западного побережья Камчатки в летний период // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 30. — С. 5–27.
- Токранов А.М., Орлов А.М.** Распределение и некоторые черты биологии бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликодов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиол. — 2002. — Т. 42, № 5. — С. 605–616.
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С.** Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. — Владивосток : Русский Остров, 2014. — 336 с.
- Федоров В.В.** Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 7–46.
- Федоров В.В.** Ихтиофауна материкового склона Берингова моря и некоторые аспекты ее происхождения и формирования // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 87. — С. 3–41.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др.** Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — 204 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В.** Прибрежные рыбы северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — 197 с.

Четвергов А.В., Архандеев М.В., Ильинский Е.Н. Состав, распределение и состояние запасов донных рыб у Западной Камчатки в 2000 г. // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. — 2003. — Вып. 4. — С. 227–256.

Шейко Б.А., Федоров В.В. Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. — Петропавловск-Камчатский : Камч. печ. двор, 2000. — 166 с.

Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1950. — 370 с.

Шунтов В.П., Волвенко И.В. Дополнения к генерализованным количественным оценкам макрофауны бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. Сообщение 1. Региональные особенности распределения биомассы рыб // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 186. — С. 3–31.

Anderson M.E. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) : Ichthyological Bulletin of the J.L.B Smith Institute of Ichthyology. — 1994. — № 60. — 120 p.

Anderson M.E., Fedorov V.V. Family Zoarcidae Swainson 1839 — eelpouts : Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes. — 2004. — № 34. — 58 p.

Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. Catalog of the Archival Collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: Class Osteichthyes (Bony Fishes), Order Perciformes, Family Zoarcidae // J. Ichthyol. — 2011. — Vol. 51, № 10. — P. 950–1034. DOI: 10.1134/S0032945211100031.

Fedorov V.V. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Part 6. Suborder Zoarcoidei // J. Ichthyol. — 2004. — Vol. 44, Suppl. 1. — P. 73–128.

Hatooka K. Zoarcidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. — Tokyo : Tokai Univ. Press, 2002. — Vol. 2. — P. 1028–1044, 1581–1583.

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. Fishes of Alaska. — Bethesda, Maryland : American Fisheries Society, 2002. — 1037 p.

Møller P.R., Gravlund P. Phylogeny of the eelpout genus *Lycodes* (Pisces, Zoarcidae) as inferred from mitochondrial cytochrome *b* and 12S rDNA // Mol. Phylogenet. Evol. — 2003. — Vol. 26, № 3. — P. 369–388. DOI: 10.1016/s1055-7903(02)00362-7.

Toyoshima M. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (Family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1985. — Vol. 32, № 2. — P. 131–243.

References

Andriyashev, A.P. *Ocherk zoogeografii i proiskhozhdeniya ryb Beringova morya i sopredel'nykh vod* (Essay on zoogeography and the origin of fish in the Bering Sea and adjacent waters), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1939.

Antonenko, D.V., Balanov, A.A., Glebov, I.I., and Yamshchikov, V.V. Distribution and some biology features of representatives of the *Lycodes* genus in the western part of the Bering Sea in summer, *Vopr. Ikhtiol.*, 2012, vol. 52, no. 5, pp. 525–537.

Badaev, O.Z., Biology and commercial use of Soldatov's *Lycodes* *Lycodes soldatovi* (Perciformes: Zoarcidae), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2018.

Badayev, O.Z., Spatial distribution of *Lycodes soldatovi* (Perciformes: Zoarcidae) in the Okhotsk Sea in 2000–2010, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 171, pp. 133–143.

Badayev, O.Z. and Balanov, A.A., Data on biology of the Soldatov eelpout *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) in the northeastern Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 146, pp. 122–135.

Balanov, A.A., Badaev, O.Z., Napazakov, V.V., and Chiichukalo, V.I. Distribution and Some Characteristics of the Biology of Marbled Eelpout *Lycodes raridens* (Zoarcidae) in Western Part of the Bering Sea, *Vopr. Ikhtiol.*, 2006, vol. 46, no. 2, pp. 211–218.

Balanov, A.A., Zemnukhov, V.V., and Ivanov, O.A., Distribution of the eelpout *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) over the continental slope of the Sea of Okhotsk, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2004, vol. 30, no. 4, pp. 248–258.

Balanov, A.A. and Kukhlevskii, A.D., Variation of coloration in *Lycodes yamato* Toyoshima, 1985 (Pisces: Zoarcidae) in the northern Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2011, vol. 37, no. 6, pp. 464–471.

Balanov, A.A. and Solomatov, S.F., Species composition and distribution of Zoarcidae in the northern part of the Sea of Japan from the data of trawl surveys, *J. Ichthyol.*, 2008, vol. 48, no. 1, pp. 14–28.

Blagoderov, A.I. and Kolesova, N.G., Qualitative and quantitative changes in the composition of bottom fish on the shelf of the western coast of Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 1985, vol. 25, no. 4, pp. 590–596.

Borets, L.A., *Annotirovannyi spisok ryb dal'nevostochnykh morei* (Annotated List of Fishes of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2000.

Borets, L.A., *Donnye ikhtiotseny rossiiskogo shel'fa dal'nevostochnykh morei: sostav, struktura, elementy funkcionirovaniya i promyslovoye znachenie* (Benthic Ichthyocoenes on the Russian Shelf

- of the Far Eastern Seas: Composition, Structure, Functioning Elements, and Commercial Significance), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1997.
- Dolganov, V.N. and Saveliev, P.A.**, The formation of the Lycodinae fauna (Perciformes: Zoarcidae) of the Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2013, vol. 39, no. 5, pp. 331–339.
- Zemnukhov, V.V. and Balanov, A.A.**, Distribution of Beluga fish *Lycodes soldatovi* in the Sea of Okhotsk, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1999, vol. 25, no. 2, pp. 119–121.
- Zolotov, A.O., Terentiev, D.A., Novikova, O.V., and Il'in O.I.**, Long-term dynamics of demersal fish biomass on the shelf of West Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 30–45.
- Ilynskiy, E.N.**, Dynamics of demersal fish community structure in shelf waters of western Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 150, pp. 48–55.
- Ilynskiy, E.N. and Chetvergov, A.V.**, Composition and current status of the bottom ichthyofauna of the Western Kamchatka shelf, *Vopr. Rybolov.*, 2001, vol. 2, no. 3(7), pp. 504–517.
- Lindberg, G.U. and Krasnyukova, Z.V.**, *Opredeliteli po faune, izdavaemye zoologicheskimi institutami Rossiiskoi akademii nauk. T. 108. Ryby Yaponskogo morya i sopredel'nykh chastei Okhotskogo i Zheltogo morei* (Keys to Fauna Published by the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, vol. 108: Fishes of the Sea of Japan and Adjacent Waters of the Sea of Okhotsk and the Yellow Sea), Leningrad: Nauka, 1975, part 4.
- Nazarkin, M.V.**, The rewriting of the large-scaled lycod *Lycodes macrolepis* Taranetz et Andriashev, 1935 (Perciformes: Zoarcidae), *Vopr. Ikhtiol.*, 2010, vol. 50, no. 5, pp. 620–629.
- Novikov, N.P., Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., and Yakovlev, Yu.M.**, *Ryby Primorya* (Fishes of Primorsky Krai), Vladivostok: Dal'rybvtuz, 2002.
- Parin, N.V., Evseenko, S.A., and Vasiljeva, E.D.**, *Ryby morei Rossii: annotirovannyi katalog* (Fishes of Russian Seas: Annotated Catalogue), Moscow: KMK, 2014.
- Saveliev, P.A.**, Fauna Lycodinae of the Sea of Japan (Zoarcidae, Perciformes): taxonomic composition, distribution, biology, formation history, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2011.
- Saveliev, P.A., Balanov, A.A., Sobolevskii, E.I., Kalchugin, P.V., Antonenko, D.V., and Solomatov, S.F.** Spatial distribution and thermal regime of habitation of two representatives of the genus *Lycodes* (Perciformes: Zoarcidae) in Russian waters of the Sea of Japan, *J. Ichthyol.*, 2014, vol. 54, no. 1, pp. 30–40.
- Saveliev, P.A., Balanov, A.A., and Solomatov, S.F.**, Distribution and some features of the biology of the eelpout *Lycodes tanakae* Jordan et Thompson, 1914 (Perciformes: Zoarcidae) in the Tatar Strait, Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2012, vol. 38, no. 3, pp. 279–284.
- Saveliev, P.A., Solomatov, S.F., Pushchina, O.I., and Balanov, A.A.**, Distribution features and some features of the biology of Tanaka lycodes *Lycodes tanakae* (Perciformes: Zoarcidae) in the waters of Primorye (Sea of Japan), *Vopr. Ikhtiol.*, 2011, vol. 51, no. 6, pp. 778–790.
- Savin, A.B.**, Bottom and bottom fish of the upper part of the continental slope of the east of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 2012, vol. 52, no. 4, pp. 432–445.
- Savin, A.B., Ilynskiy, E.N., and Aseeva, N.L.**, Dynamics of demersal fish community structure on the shelf of West Kamchatka in 1982–2010, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 149–165.
- Taranets, A.Ya.**, A brief guide to the fish of the Soviet Far East and adjacent waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1937, vol. 11.
- Terentyev, D.A.**, The composition and biomass of bottom fish off the west coast of Kamchatka according to the results of the accounting trawl survey in the summer of 1996, *Issled. Biol. i Dinamiki Chislen. Prom. Ryb Kamchatskogo Shel'fa*, 1998, no. 4, pp. 28–32.
- Terentyev, D.A., Mihalutin, E.A., and Matveev, A.A.**, Modern state of stock abundance, long-term dynamics of distribution and size composition of mass commercial fish species on the shelf of West Kamchatka in summer season, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2013, no. 30, pp. 5–27.
- Tokranov, A.M. and Orlov, A.M.**, Distribution and some biology features of the brown-banded *Lycodes brunneofasciatus* and white-linear *L. albolineatus* lycods (Zoarcidae) in the Pacific waters of the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 2002, vol. 42, no. 5, pp. 605–616.
- Tuponogov, V.N. and Kodolov, A.S.**, *Polevoi opredelitel' promyslovykh i massovykh vidov ryb dal'nevostochnykh morei Rossii* (A Field Key to Commercial and Common Fish Species from the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: Russky Ostrov, 2014.
- Fedorov, V.V.**, Species composition, distribution and habitat depths of fish-like and fish species of the northern Kuril Islands, *Promyslovo-biologicheskie issledovaniya ryb v tikhookeanskikh vodakh Kuril'skikh ostrovov i prilozhashchikh raionakh Okhotskogo i Beringova morei v 1992–1998 gg.* (Fishes

ies and Biological Studies of Fish in the Pacific Waters off the Kuril Islands and Adjacent Areas of the Sea of Okhotsk and the Bering Sea in 1992–1998), Moscow: VNIRO, 2000, pp. 7–46.

Fedorov, V.V., The ichthyofauna of the continental slope of the Bering Sea and some aspects of origin and formation, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 87, pp. 3–41.

Fedorov, V.V., Chereshev, I.A., Nazarkin, M.V., Shestakov, A.V., and Volobuev, V.V., *Katalog morskikh i presnovodnykh ryb severnoi chasti Okhotskogo morya* (Catalogue of Marine and Freshwater Fishes from the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2003.

Chereshev, I.A., Volobuev, V.V., Khovansky, I.E., and Shestakov, A.V., *Pribrezhnye ryby severnoi chasti Okhotskogo morya* (Coastal Fishes of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2001.

Chetvergov, A.V., Arkhandeev, M.V., and Ilyinsky, E.N., Composition, distribution and stock status of bottom fish near Western Kamchatka in 2000, *Tr. Kamchatskogo Fil. Tikhookean. Inst. Geogr. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2003, vol. 4, pp. 227–256.

Sheiko, B.A. and Fedorov, V.V., *Katalog pozvonochnykh Kamchatki i sopredel'nykh morskikh akvatoriy* (Catalog of Kamchatka's vertebrates and adjacent marine areas), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Pechatny Dvor, 2000.

Schmidt, P.Yu., *Ryby Okhotskogo morya* (Fishes of the Sea of Okhotsk), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1950. **Shuntov, V.P. and Volvenko I.V.**, Supplements to the generalized quantitative assessments of benthic macrofauna in the Far Eastern Seas and adjacent waters of the Pacific Ocean. Report 1. Regional features of distribution for biomass of fish, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 186, pp. 3–31.

Anderson, M.E., Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes), *Ichthyological Bulletin of the J.L.B Smith Institute of Ichthyology*, 1994, no. 60.

Anderson, M.E. and Fedorov, V.V., Family Zoarcidae Swainson 1839 — eelpouts, *Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes*, 2004, no. 34.

Balushkin, A.V., Sheiko, B.A., and Fedorov, V.V., Catalog of the Archival Collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: Class Osteichthyes (Bony Fishes), Order Perciformes, Family Zoarcidae, *J. Ichthyol.*, 2011, vol. 51, no. 10, pp. 950–1034. doi 10.1134/S0032945211100031

Fedorov V.V. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Part 6. Suborder Zoarcoidei, *J. Ichthyol.*, 2004, vol. 44, suppl. 1, pp. 73–128.

Hatooka K. Zoarcidae, *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*, Tokyo: Tokai Univ. Press, 2002, vol. 2, pp. 1028–1044, 1581–1583.

Mecklenburg, C.W., Mecklenburg, T.A., and Thorsteinson, L.K., *Fishes of Alaska*, Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2002.

Møller, P.R. and Gravlund, P., Phylogeny of the eelpout genus *Lycodes* (Pisces, Zoarcidae) as inferred from mitochondrial cytochrome *b* and 12S rDNA, *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2003, vol. 26, no. 3, pp. 369–388. doi 10.1016/s1055-7903(02)00362-7

Toyoshima, M., Taxonomy of the subfamily Lycodinae (Family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters, *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1985, vol. 32, no. 2, pp. 131–243.

Поступила в редакцию 21.08.2019 г.

После доработки 23.10.2019 г.

Принята к публикации 29.10.2019 г.