

Научная статья

УДК 597.556.35

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-836-849

EDN: IELZBQ

**О ВАЛИДНОСТИ ВИДОВ РОДА CLEISTHENES
(PLEURONECTIFORMES: PLEURONECTIDAE)****О.З. Бадаев, И.С. Черниенко***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Рассмотрена правомерность применения видовых таксонов рода *Cleisthenes*. На основе литературных данных показано значительное и достоверное расхождение рыб по морфологии, ставится под сомнение сведение форм «*pinetorum*» и «*herzensteini*» в один вид. Представители исследуемого рода, обитающие в водах зал. Сендай (Япония, префектуры Мияги и Фукусима), очевидно, являются *Cleisthenes pinetorum*. На остальной части ареала рода *Cleisthenes* обитает *C. herzensteini*.

Ключевые слова: *Cleisthenes*, *herzensteini*, *pinetorum*, остроголовая камбала, систематика, ареал, виды, морфология

Для цитирования: Бадаев О.З., Черниенко И.С. О валидности видов рода *Cleisthenes* (Pleuronectiformes: Pleuronectidae) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 836–849. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-836-849. EDN: IELZBQ.

Original article

On validity of species of the genus *Cleisthenes* (Pleuronectiformes: Pleuronectidae)**Oleg Z. Badaev*, Igor S. Chernienko****

*, ** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* Ph.D., leading researcher, badayev@yandex.ru, ORCID 0000-0001-9797-7763

** Ph.D., leading researcher, Igor.chernienko@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-6410-0084

Abstract. Taxonomy status of genus *Cleisthenes* was revised several times from the time of its description (Jordan and Starks, 1904) to nowadays. Some species of this genus were even assigned to genus *Hippoglossoides*. At present, the stumbling block in taxonomy of the genus is: whether the genus is represented by two species (pointhead flounder *Cleisthenes herzensteini* and pinewood flounder *C. pinetorum*) or only one. The problem cannot be easily solved because of many contradictions in previous studies. On the base of retrospective information on taxonomy of these/these species, statistical significance for divergence of some morphological indices is identified by the Kolmogorov-Smirnov criterion of homogeneity, that prevents reduction of diversity for the forms *pinetorum* and *herzensteini* to one species.

* Бадаев Олег Зинурович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, badayev@yandex.ru, ORCID 0000-0001-9797-7763; Черниенко Игорь Сергеевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Igor.chernienko@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-6410-0084.

The flounders of genus *Cleisthenes* dwelling the waters of the Sendai Bay (Miyagi and Fukushima prefectures of Japan) are obviously *C. pinetorum*, whereas the rest of this genus range is inhabited by *C. herzensteini*.

Keywords: *Cleisthenes*, *herzensteini*, *pinetorum*, pothead flounder, pinewood flounder, taxonomy, range of genus, species, morphology

For citation: Badaev O.Z., Chernienko I.S. On validity of species of the genus *Cleisthenes* (Pleuronectiformes: Pleuronectidae), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 836–849. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-836-849. EDN: IELZBQ.

Введение

Большеротые камбалы рода *Cleisthenes* (камбалы остроголовые) [Jordan, Starks, 1904] — обитатели приазиатских вод северной части Тихого океана. Их ареал включает северную часть Восточно-Китайского моря, Желтое, Японское моря, южную часть Охотского моря, южные Курильские острова и тихоокеанское побережье о-вов Хоккайдо и Хонсю [Линдберг, Федоров, 1993].

Со времени описания рода *Cleisthenes* [Jordan, Starks, 1904] и по настоящее время его видовые таксоны постоянно подвергаются ревизиям. Виды рода, кроме *Cleisthenes*, относили к родам *Hippoglossoides* [Шмидт, 1904; Sakamoto, 1984] и *Protosetta* [Jordan, Starks, 1906; Snyder, 1912; Jordan et al., 1913; Okada et al., 1935]. В настоящее время спорным остается вопрос: один или два вида представлены в роду *Cleisthenes*. Ряд работ, посвященных таксономии фауны камбал, придерживается точки зрения, что видов в роде два, и разделяют *Cleisthenes herzensteini* [Шмидт, 1904] и *C. pinetorum* [Jordan, Starks, 1904, 1906; Kuronuma, 1939; Линдберг, Федоров, 1993; Cooper, Chapleau, 1998; Evseenko, 2004; Nelson, 2016]. Другие авторы считают, что в роде вид один [Wu, 1932; Sakamoto, 1984; Fishes..., 2002; Парин и др., 2014; Vinnikov et al., 2018]. Для дальневосточных морей без тихоокеанского побережья Японии один вид *C. herzensteini* указал Ю.П. Дьяков [2011]. Накопленные противоречия в предыдущих исследованиях ведут к путанице в системе рода *Cleisthenes*.

Цель исследования: на основании анализа истории изучения систематики, филогении, фауны остроголовой камбалы, а также выявления различий по некоторым морфологическим (меристическим) признакам и характеристикам окружающей среды сделать заключение о валидности видов исследуемого рода.

Материалы и методы

Данные по морфологическим признакам (меристическим) были доступны в виде сгруппированных рядов из статьи К. Куронума [Kuronuma, 1939]. По этой причине сравнивать два вида по совокупности признаков не представляется возможным, и каждый параметр рассматривался по отдельности.

Расчет t-критерия Стьюдента для каждого признака (число жаберных тычинок, лучей в спинном, анальном и грудных плавниках, пор в боковой линии) дает очень высокий уровень достоверности расхождения видов по ним (p -value < 0,001).

Достоверность различия частотных распределений признаков сравнивали критерием однородности Колмогорова-Смирнова. Критерий проверяет гипотезу об однородности двух выборок, а именно: выборки извлечены из одной и той же генеральной совокупности.

Для проверки гипотезы определяют меру расхождения между двумя эмпирическими распределениями двух выборок как максимальную абсолютную разность, называемую статистикой Колмогорова D [Шитиков и др., 2003]:

$$D = \max |F_{n_1}(x) - F_{n_2}(x)|, \quad (1)$$

где $F_{n_1}(x)$, $F_{n_2}(x)$ — эмпирические функции распределения (накопленные частоты) значений признака в выборках объемом соответственно n_1 и n_2 .

Для полученной величины вычисляется статистика Колмогорова-Смирнова λ , подчиняющаяся распределению Колмогорова, для которой рассчитывается уровень значимости p :

$$\lambda = \sqrt{\frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2}} D. \quad (2)$$

Для проверки разделительной способности признака выполнили оценку параметров логистической регрессии [Шитиков и др., 2003]. Логистическая регрессия определяла вероятность принадлежности особи с определенным значением признака к *C. herzensteini* p_h .

В общем виде уравнение логистической регрессии записывается как

$$p_h = \frac{1}{1 + e^{-z}}, \quad (3)$$

где z — переменная, линейно зависящая от значений признаков. Поскольку в нашем случае признаки рассматриваются отдельно, $z = a + bx_i$, где x_i — величина признака i (число пор в боковой линии, число жаберных тычинок и т.д.). При $p_h > 0,5$ значение признака относили к камбале *C. herzensteini*, в противном случае к *C. pinetorum*. На рис. 1 приведены примеры эмпирических частот встречаемости *C. herzensteini* при соответствующих значениях признаков.

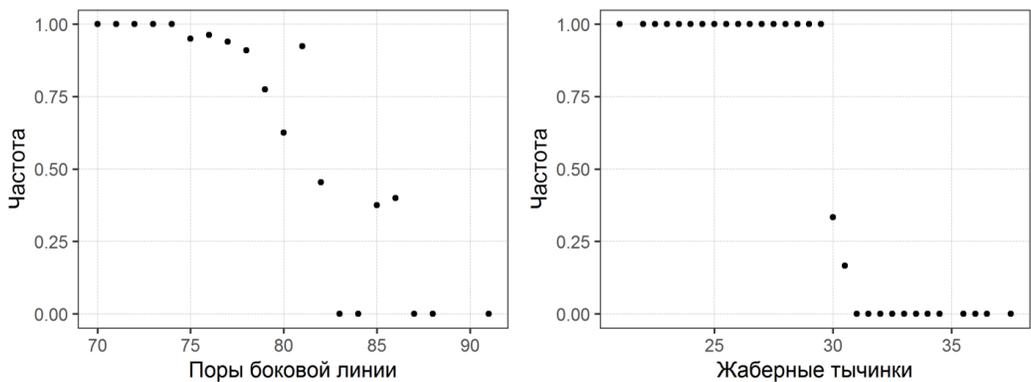


Рис. 1. Эмпирические доли в общей выборке для числа пор боковой линии и числа жаберных тычинок

Fig. 1. Empirical portions in the total sample for the number of pores in lateral line and the number of gill rakers

Выборки разделяли на обучающую и тестовую. По обучающей — выполняли оценку параметров, затем вычисляли значения для тестовой выборки и определяли число совпадений — точность A .

Результаты и их обсуждение

Род *Cleisthenes* и вид *C. pinetorum* описан в 1904 г. из бухты Мацусима (рис. 2), в том числе у о. Кинказан [Jordan, Starks, 1904]. И в этом же году П.Ю. Шмидт [1904] по образцам из зал. Броутона у северо-восточного побережья п-ова Корея, зал. Петра Великого, недалеко от г. Владивосток, юго-западного побережья о. Сахалин у современного г. Холмск, о. Халезова у юго-восточного побережья п-ова Корея дает описание *Protopsetta herzensteini*. При описании этих видов была отмечена разница в количестве жаберных тычинок на первой дуге и чешуй в боковой линии.

В 1906 г. Д. Джордан и Э. Старк [Jordan, Starks, 1906] дают описание этих видов под разными родами — *Cleisthenes pinetorum* и *Protopsetta herzensteini*. Кроме указанных при описании рода и вида *C. pinetorum* различий в счетных признаках и окраске, авторы отмечают, что у «*pinetorum*» «зубы мелкие острые в один ряд на каждой челюсти, едва

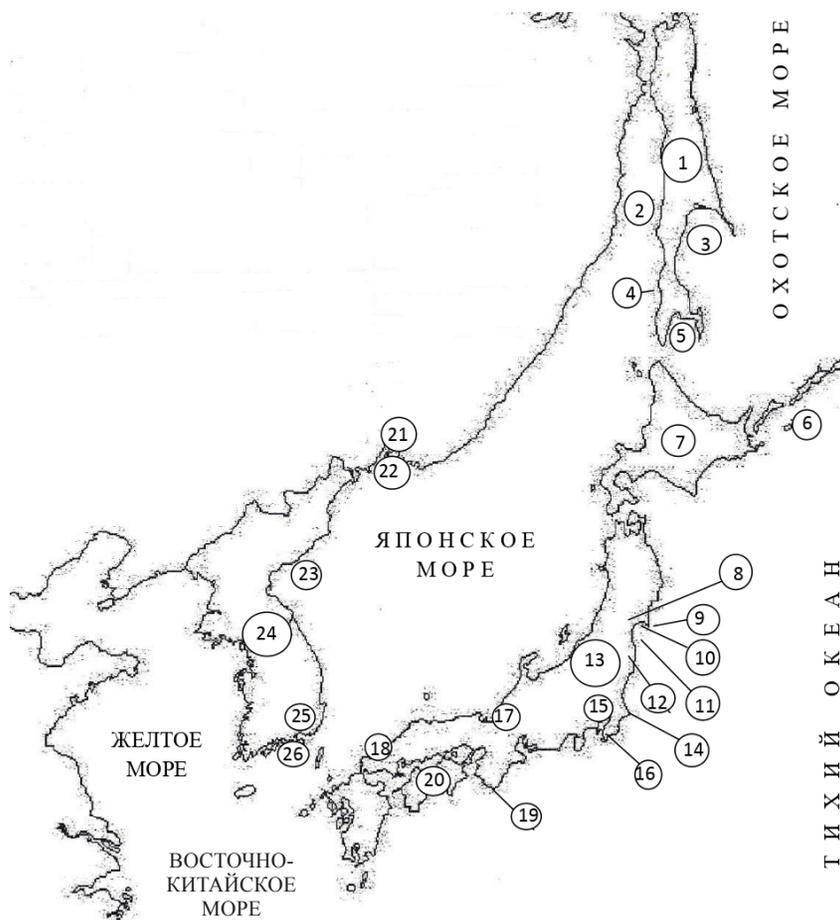


Рис. 2. Географические объекты, упоминающиеся в тексте: 1 — о. Сахалин; 2 — Татарский пролив; 3 — зал. Терпения; 4 — г. Холмск (ранее г. Маока); 5 — зал. Анива; 6 — южные Курильские острова; 7 — о. Хоккайдо; 8 — префектура Мияги; 9 — о. Кинказан; 10 — бухта Мацусима; 11 — зал. Сендай; 12 — префектура Фукусима и г. Иваки; 13 — о. Хонсю; 14 — мыс Инубо и г. Теси; 15 — г. Токио и г. Иокогама; 16 — п-ов Босо; 17 — префектура Фукуи; 18 — г. Хаги; 19 — мыс Куресаки; 20 — о. Сикоку; 21 — г. Владивосток; 22 — зал. Петра Великого; 23 — зал. Броутона (зал. Восточно-Корейский); 24 — п-ов Корея; 25 — г. Пусан; 26 — о. Халезова

Fig. 2. Geographical features mentioned in the text: 1 — Sakhalin Island; 2 — Tatar Strait; 3 — Terpeniya/Patience Bay; 4 — Kholmsk (former Maoka); 5 — Aniva Bay; 6 — south Kuril Islands; 7 — Hokkaido Island; 8 — Miyagi Prefecture; 9 — Kinkazan Island; 10 — Matsushima Bay; 11 — Sendai Bay; 12 — Fukushima Prefecture and Iwaki City; 13 — Honshu Island; 14 — Cape Inubo and Choshi City; 15 — Tokyo and Yokohama; 16 — Boso Peninsula; 17 — Fukui Prefecture; 18 — Hagi; 19 — Cape Kuresaki; 20 — Shikoku Island; 21 — Vladivostok; 22 — Peter the Great Bay; 23 — Chosonman/East-Korean Bay; 24 — Korea Peninsula; 25 — Busan; 26 — Khalezov Island

увеличены кпереди», а у «*herzensteini*» «зубы очень маленькие, острые и изогнутые; в два ряда на нижней челюсти».

Уже в 1915 г. К. Хаббс [Hubbs, 1915] при описании из типового местонахождения *C. pinetorum* подмечает его схожесть с *P. herzensteini*, но отмечает «сильно выраженные ктеноидные чешуи тела и головы», а также большее количество жаберных тычинок у первого. Хаббс также дает роду *Protopsetta* синоним *Cleisthenes* [Jordan, Starks, 1904]. Затем Д. Джордан с соавторами [Jordan et al., 1925] относят 7 экз. пойманных у япономорского побережья о. Хонсю к *C. pinetorum* на основании 17–19 жаберных тычинок на нижней части первой жаберной дуги. Шмидт [Schmidt, 1931], очевидно,

подразумевая эти поимки и собственный образец из района г. Пусан (п-ов Корея), предполагает, что *C. herzensteini* является подвидом *C. pinetorum*, который встречается в бухте Мацусима зал. Сендай и в районе префектуры Фукуи япономорского побережья о. Хонсю. Ву Хсен-Вен [Wu, 1932] по нескольким экземплярам из Желтого моря называет *C. herzensteini* синонимом *C. pinetorum*. Дж. Норман [Norman, 1934], приводя в описании те же данные по количеству жаберных тычинок, что и Хаббс [Hubbs, 1915], разделяет эти виды, упоминая, что *C. pinetorum* распространен в бухте Мацусима. С. Танака [Tanaka, 1936] говорит об идентичности этих двух форм, хотя ничего не приводит в доказательство.

Наконец, в 1939 г. японский исследователь Кацузо Куронума [Kuronuma, 1939] на основании исторической справки по предыдущим исследованиям и по некоторым морфологическим характеристикам форм «*herzensteini*» и «*pinetorum*» пытается внести порядок в путанице с системой рода *Cleisthenes*. Автор показал, что в районе о. Кинказан были одновременно пойманы обе формы, а южнее «*herzensteini*» не встречается. На основании некоторых меристических признаков 51 экземпляра формы «*pinetorum*» из зал. Сендай от о. Кинказан на севере до г. Иваки префектуры Фукусима на юге и 197 экземпляров формы «*herzensteini*» показаны различия (частота встречаемости признаков и средняя величина) этих двух форм по числу жаберных тычинок в первой жаберной дуге и количеству чешуй в боковой линии. Куронума подвергает сомнению поимки *C. herzensteini* в районе г. Токио [Norman, 1934] и г. Теси [Tanaka, 1936] на том основании, что эти авторы не диагностировали свои образцы в этих водах. Свежая охлажденная рыба, представленная на рынках, могла быть поймана в других частях Японии, а часто и в Желтом море и у п-ова Камчатка, что практиковалось и практикуется в стране. В результате исследователь предлагает считать эти формы подвидами *C. pinetorum herzensteini* и *C. pinetorum pinetorum*.

Однако К. Сакамото [Sakamoto, 1984] по остеологическим исследованиям с приведением счетных признаков рассматривает взаимоотношения семейства *Pleuronectidae* и в предлагаемой классификации приводит только один из исследуемых видов — *Hippoglossoides pinetorum*. Разбирая материал, использованный в его работе, мы обнаружили, что ни один из исследованных им образцов не взят из мест указанных ранее поимок «*pinetorum*» — зал. Сендай.

В своей монографии Н.С. Фадеев [1987] выделяет два подвида *C. pinetorum*. Автор отмечает, что ареал *C. p. herzensteini*, спускаясь с севера по тихоокеанскому побережью Японии, доходит на юге до о. Кинказан, а южнее его замещает другой подвид *C. p. pinetorum*.

Г.У. Линдберг и В.В. Федоров в определителе рыб отряда *Pleuronectiformes* Японского моря и сопредельных вод [1993] род *Hippoglossoides* подразделяют на два подрода: *Hippoglossoides* и *Cleisthenes*. В определительной таблице рода приводят основные отличительные признаки видов *Hippoglossoides (Cleisthenes) herzensteini* и *Hippoglossoides (Cleisthenes) pinetorum*. Авторы считают, что различия в числе жаберных тычинок и особенности ареалов являются основанием считать их самостоятельными видами. У *H. herzensteini* на первой жаберной дуге (21) 23–27 (30) жаберных тычинок, на нижней ее части — 14–20 (23), а у *H. pinetorum* на первой жаберной дуге 30–36 (37) жаберных тычинок, на нижней ее части — 22–27 (30). Еще раз упоминается, что ареалом является только воды о. Кинказан и зал. Сендай. В качестве отличительных признаков также отмечается то, что у *H. herzensteini* на глазной стороне тела и головы в основном ктеноидная чешуя, на спинном и анальном плавниках нет темных полос. У *H. pinetorum* на глазной стороне тела и головы преобладает циклоидная чешуя, на спинном и анальном плавниках присутствуют от 6 до 12 темных полос.

Как валидный вид *C. herzensteini* для вод п-ова Корея, Китая и России в дальнейшем рассматривают ряд исследователей [Kim, Youn, 1994; Li, Wang, 1995; Cheng, 1997; Wang et al., 2001; Парин и др., 2014; Dyldin, Orlov, 2017]. Л.А. Борец [1997] в водах

зал. Петра Великого, Татарского пролива, зал. Терпения и в районе южных Курильских островов указывает вид *H. herzensteini*.

Указывая на неинформативную природу классификации Нормана [1934] и сомнительный характер реклассификации Сакамото [1984], в своей классификации семейства Pleuronectidae на основе кладистического анализа с использованием 106 морфологических и остеологических признаков Купер и Шапло [Cooper, Chapleau, 1998] выделяют два вида рода *Cleisthenes* по двум образцам *C. herzensteini* и одному *C. pinetorum*. На наличие в роде остроголовых камбал двух видов указывает С.А. Евсеенко [Evseenko, 2004].

Т. Накабо [Nakabo, 2002] указывает на один вид *H. pinetorum* из вод Японского, Охотского, Желтого, Восточно-Китайского морей и тихоокеанских вод Японии, в том числе севернее префектуры Фукусима. Чой с соавторами [Choi et al., 2002] для вод Кореи, а также Синохара [Shinohara et al., 2011, 2014] и Тахайрин с соавторами [Tohkairin et al., 2015] для япономорских вод Японии отмечают как валидный вид *H. pinetorum*. Для тихоокеанских вод о. Хонсю, округ Тохоку (куда входят префектуры Мияга и Фукусима), указывается вид *H. pinetorum* [Shinohara et al., 2009].

В предложенной Нельсоном с соавторами [Nelson et al., 2016] классификации со ссылкой на Купера и Шапло [1998] в роде *Cleisthenes* выделяется два вида. Но уже в 2018 г. К.А. Винников с соавторами [Vinnikov et al., 2018] пересматривают классификацию всего семейства Pleuronectidae на основании раскрытия неполного генома образцов (многолокусной филогении) с привлечением морфологии ваучерных образцов и данных предыдущих исследователей. В использованном филогенетическом исследовании *Cleisthenes herzensteini* и *C. pinetorum*, ранее считавшиеся отдельными видами, не различаются генетическими подходами. Указывая, что *C. herzensteini* является младшим синонимом *C. pinetorum*, авторы признают, что для них сохранились неразрешенные отношения и они рассматриваются как сомнительные виды. Привлеченные ваучерные образцы *C. herzensteini* (два образца) и *C. pinetorum* (два образца) взяты из типичных мест их обитания. Однако при рассмотрении морфологических признаков двух образцов в статистике, скорее всего, можно получить точку и лишь при рассмотрении большой выборки можно получить ряд. Ссылки в данной работе на морфологические исследования видов рода *Cleisthenes* Сакамото [1984] и Е.П. Ворониной [2002, 2005] мы считаем некорректными, так как для работы эти ученые привлекали образцы из мест, где не обитает «*pinetorum*».

Камбалы сем. Pleuronectidae имеют самое большое количество зарегистрированных гибридов среди морских рыб [Garrett et al., 2007], поэтому не исключено, что в приграничных с зал. Сендай районах эти две формы способны дать гибридное потомство, представители которого могли случайно оказаться в ограниченной выборке.

Со ссылкой на классификацию Pleuronectidae [Vinnikov et al., 2018] как валидный вид *C. pinetorum* отмечают в дальнейшем у берегов Кореи [Kim, Youn, 1994], по поимкам из вод Японского моря — у г. Хаги [Sonoyama et al., 2020], из западной и юго-западной части о. Сахалин (включая заливы Анива и Терпения) [Dyldin et al., 2021], в тематическом исследовании о разнообразии камбал Японского моря [Tashiro, 2022]. На основе неполной нуклеотидной последовательности 16S рРНК и полных последовательностей *Co-1* и *Cyt-b* филогенетические отношения рыб сем. Pleuronectidae исследованы А.Д. Рединым и Ю.Ф. Картавцевым [2021]. Представлен один вид *C. pinetorum*, два ваучерных образца которого использованы в исследовании (лабораторные номера 78-07 и 79-07, музейные номера соответственно МІМВ 21591 и МІМВ 21590), выловлены в водах зал. Петра Великого.

Наконец, в электронной базе «Eschmeyer's catalog of fishes» [<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>], опять со ссылкой на классификацию К.А. Винникова с соавторами [Vinnikov et al., 2018], *C. herzensteini* представляется младшим синонимом *C. pinetorum*.

В статье Куронумы [Kuronuma, 1939] приводятся таблицы распределения счетных признаков двух видов *Cleisthenes* с приведением средней арифметической. Другой статистической значимости нет. Используя эти сгруппированные ряды меристических признаков, мы сравнили, насколько достоверны видовые различия.

На рис. 3 и 4 приведены распределения значений признаков. Видно, что для форм «*herzensteini*» и «*pinetorum*» они существенно различаются. В табл. 1 и 2 представлены результаты теста Колмогорова-Смирнова и оценка параметров логистической регрессии.

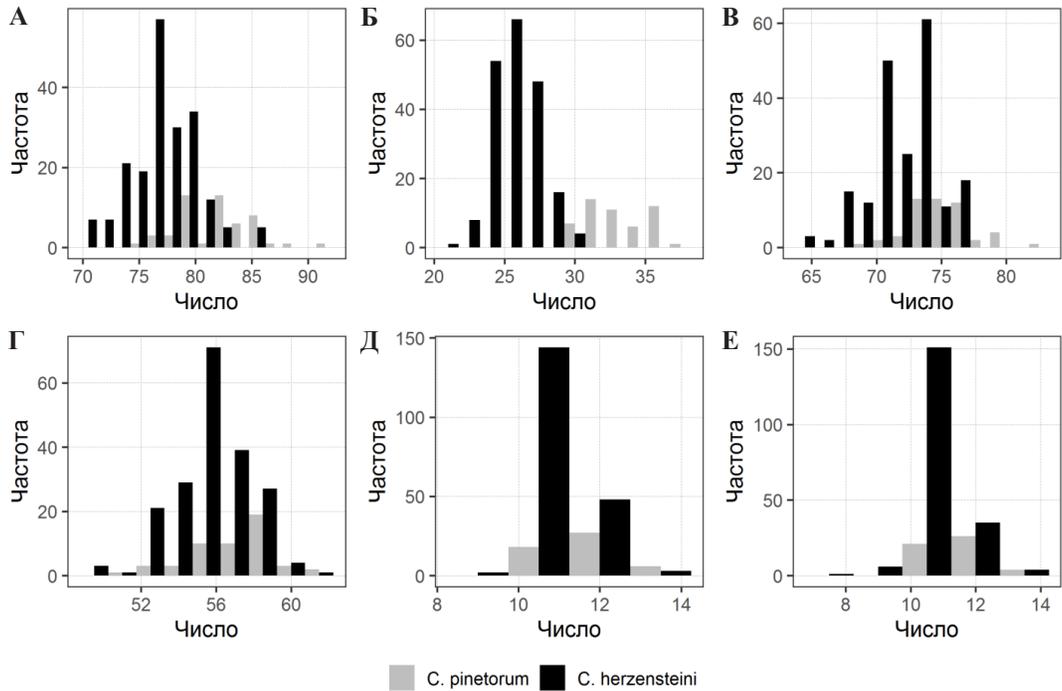


Рис. 3. Гистограммы частот значений признаков: А — число пор в боковой линии; Б — число жаберных тычинок на первой жаберной дуге; В — число лучей в спинном плавнике; Г — число лучей в анальном плавнике; Д — число лучей в грудном плавнике с глазной стороны тела; Е — число лучей в грудном плавнике со слепой стороны тела

Fig. 3. Frequency histograms, by indices: А — number of pores in lateral line; Б — number of gill rakers on the first gill arch; В — number of rays in dorsal fin; Г — number of rays in anal fin; Д — number of rays in pectoral fin on the ocular side of body; Е — number of rays in pectoral fin on the blind side of body

Из данных табл. 1 и 2 видно, что для каждой из форм («*herzensteini*» и «*pinetorum*») значения признаков существенно различаются, по каждому из них можно разделить выборки. Однако, учитывая, что данные по морфологическим признакам были доступны в виде сгруппированных рядов, результаты следует считать предварительными. Из других известных морфологических признаков можно отметить то, что максимальная длина для «*herzensteini*» — 47 см [Соколовский и др., 2011], а для «*pinetorum*» — 27 см [Kuronuma, 1939].

Ареалы *C. herzensteini* и *C. pinetorum* граничат лишь в районе о. Кинказан (рис. 5). Несмотря на высокую способность камбал к образованию гибридов, ввиду уникальности физико-географического положения зал. Сендай и его гидрологического режима обмен генами между «*herzensteini*» и «*pinetorum*», скорее всего, незначительный. Так, тихоокеанская сельдь, обладающая большей способностью к миграциям, в том числе в этом регионе, имеет незначительное смешение с особями тихоокеанского побережья о. Хоккайдо [Kitada et al., 2017].

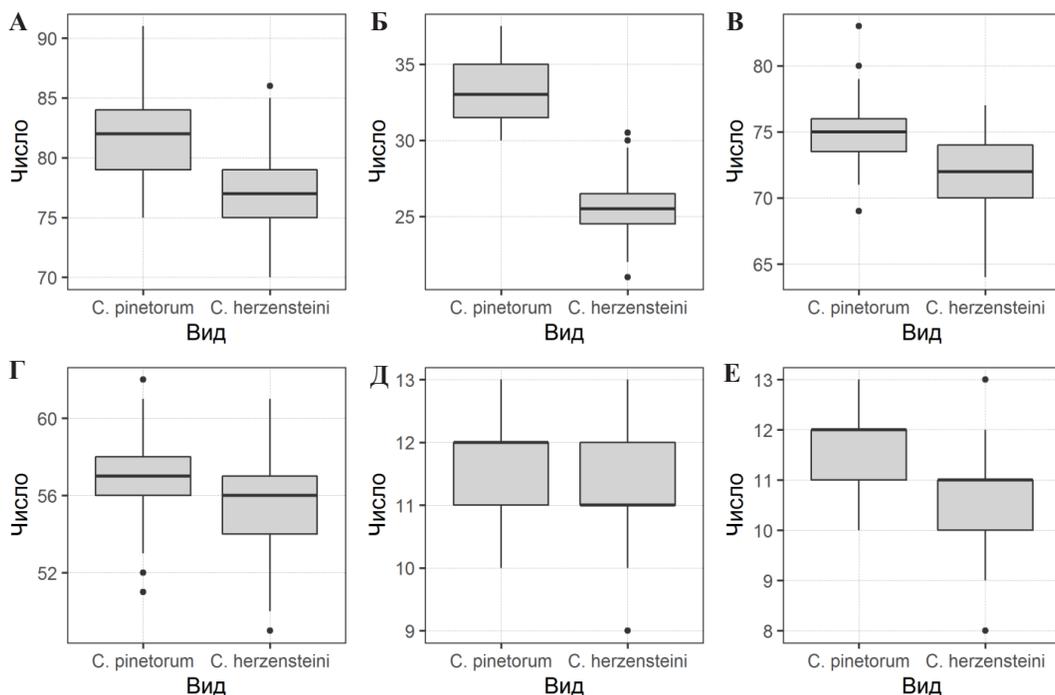


Рис. 4. Характеристика распределений значений признаков. Обозначения как на рис. 3
Fig. 4. Parameters of the indices distribution. Legend as for Figure 3

Таблица 1

Результаты теста Колмогорова-Смирнова. Обозначения как на рис. 3

Table 1

Results of the Kolmogorov-Smirnov test. Legend as for Figure 3

Признак	<i>D</i>	<i>p</i>
A	0,58	$3,35 \cdot 10^{-12}$
B	0,99	$2,20 \cdot 10^{-16}$
C	0,48	$1,53 \cdot 10^{-8}$
D	0,31	$9,57 \cdot 10^{-4}$
E	0,39	$9,97 \cdot 10^{-6}$
F	0,39	$8,74 \cdot 10^{-6}$

Таблица 2

Параметры логистической регрессии. Обозначения как на рис. 3

Table 2

Parameters of logistic regression. Legend as for Figure 3

Признак	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>p_a</i>	<i>p_b</i>	<i>A</i>
A	42,00	-0,51	$1,12 \cdot 10^{-9}$	$3,19 \cdot 10^{-9}$	0,86
B	116,27	-3,89	$2,27 \cdot 10^{-2}$	$2,22 \cdot 10^{-2}$	0,98
C	39,12	-0,51	$4,18 \cdot 10^{-8}$	$9,11 \cdot 10^{-8}$	0,82
D	17,59	-0,29	$4,67 \cdot 10^{-4}$	$1,06 \cdot 10^{-3}$	0,82
E	15,17	-1,21	$6,25 \cdot 10^{-6}$	$3,19 \cdot 10^{-5}$	0,80
F	16,44	-1,34	$2,35 \cdot 10^{-7}$	$1,37 \cdot 10^{-6}$	0,78

Используя моделирование, Кашнер с соавторами [www.aquamaps.org] для «*pinetorum*» показывают предпочтительные температуры 9,8–19,1 °С, оптимум 17,2 °С, а для «*herzensteini*» при разбросе температур 0–22 °С — оптимум 10,6 °С. Регион тихоокеанского побережья Японии от юга о. Хоккайдо до мыса Инубо выделяется как особая зоогеографическая зона [Шмидт, 1950; Inada, Murakami, 1993; Долганов, 2021].



Рис. 5. Ареалы *C. herzensteini* (черточки) и *C. pinetorum* (крестики)
Fig 5. Areas of *Cleisthenes herzensteini* (dashes) and *C. pinetorum* (crosses)

Южнее мыса Инубо от п-ова Босо теплое течение Куроисио отклоняется на восток и северо-восток, а с севера от Курильской гряды к о. Хонсю прижимается первая ветвь холодного течения Ойясио. Именно район Тохоку префектуры Мияги у о. Кинказан от 38 до 39° с.ш. является районом крайнего распространения холодноводных рыб. В этом районе Ойясио и Куроисио формируют фронт, влияющий в значительной степени на распределение рыб.

Южная граница изотермы 5–8 °С смещается в зависимости от интенсивности Ойясио [Inada, Murakami, 1993]. В районе от о. Кинказан до мыса Инубо в диапазоне глубин 50–200 м создаются уникальные условия, в которых обитает *C. pinetorum*. Существует вероятность поимки *C. pinetorum* южнее мыса Инубо, и связано это с тем, что в отдельные годы происходит ослабление Куроисио, которое образует меандр, отклоняющийся на восток от Хонсю южнее п-ова Босо, в случае, если Ойясио в этот год, напротив, интенсивное, его первая ветвь вдоль побережья о. Хонсю может оказывать влияние на юг до 34–36° с.ш. [Федосова, 1988; Булатов и др., 2008, 2016]. Однако южнее мыса Инубо, очевидно, ареал остроголовой камбалы является стерильной зоной.

Заключение

Анализ литературных данных, на основании которых составлялось представление о валидности видов рода *Cleisthenes*, а также исследование некоторых морфологических признаков показали, что сведение форм «*pinetorum*» и «*herzensteini*» в один вид недо-

статочно обосновано. В водах зал. Сендай (Япония, префектуры Мияги и Фукусима), очевидно, обитает *C. pinetorum*. На остальной части ареала рода *Cleisthenes* обитает *C. herzensteini*. Динамика течений Куроисио и Ойяисио, очевидно, обуславливает межгодовую изменчивость распространения остроголовой камбалы вдоль тихоокеанского побережья о. Хонсю.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы искренне признательны за содействие при подготовке работы профессору Музея Хоккайдского университета д-ру Ф. Тасиро.

The authors are sincerely grateful to Dr. F. Tashiro, Professor of the Museum of Hokkaido University, for his assistance in the work.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены.

Использованные в работе библиографические ссылки оформлены в соответствии с правилами данного издания.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

The bibliographic references used in the work are formatted in accordance with the rules of this edition.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Список литературы

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

Булатов Н.В., Самко Е.В., Цыпышева И.Л. Океанологические образования, благоприятные для концентрации пелагических рыб по инфракрасным данным ИСЗ NOAA // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. — 2008. — Т. 2, вып. 5. — С. 49–61.

Булатов О.А., Котенев Б.Н., Кровнин А.С. О перспективах новой «сардиновой эпохи» в северо-западной части Тихого океана // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 4. — С. 385–405.

Воронина Е.П. Особенности строения сейсмодатированной системы некоторых представителей семейства Pleuronectidae (sensu Chapleau, Keast, 1988). Сообщение 1 // Вопр. ихтиол. — 2002. — Т. 42, № 5. — С. 581–590.

Воронина Е.П. Особенности строения сейсмодатированной системы некоторых представителей семейства Pleuronectidae (sensu Chapleau, Keast, 1988). Сообщение 3 // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 2. — С. 157–167.

Долганов В.Н. Формирование биологического разнообразия дальневосточных краснопёрок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Биол. моря. — 2021. — Т. 47, № 6. — С. 369–380. DOI: 10.31857/S013434752106005X.

Дьяков Ю.П. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 433 с.

Линдберг Г.У., Федоров В.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей : моногр. — СПб. : Наука, 1993. — Ч. 6. — 272 с. (Определители по фауне СССР, изд. АН СССР, № 166.)

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2014. — 733 с.

Редин А.Д., Картавец Ю.Ф. Филогенетические отношения камбалообразных рыб семейства Pleuronectidae (Ostichthyes: Pleuronectiformes) на основе участка гена 16S рРНК // Генетика. — 2021. — Т. 57, № 3. — С. 345–357. DOI: 10.31857/S0016675821030115.

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы залива Петра Великого : моногр. — 2-е изд., испр. и доп. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — 431 с.

Фадеев Н.С. Северотихоокеанские камбалы (распространение и биология) : моногр. — М. : Агропромиздат, 1987. — 175 с.

Федосова Р.А. Межгодовые изменения мезопланктона в районе к юго-востоку от побережья Японии // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО, 1988. — С. 77–83.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: опыт системной идентификации : моногр. — Тольятти : ИЭВБ РАН, 2003. — 463 с.

Шмидт П.Ю. Рыбы восточных морей Российской империи : моногр. — СПб. : Изд-во Император. рус. геогра. о-ва, 1904. — 466 с.

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

Cheng Q.T. Pleuronectiformes. — China : Shandong Science and Technology Press, 1997. — 549 p. (In Chinese).

Choi Y., Kim J.H., Park J.Y. Marine fishes of Korea. — Seoul : Kyohak Publishing, 2002. — 747 p. (In Korean).

Cooper J.A., Chapleau F. Monophyly and intrarelationships of the family Pleuronectidae (Pleuronectiformes), with a revised classification // Fish. Bull. — 1998. — Vol. 96(4). — P. 686–726.

Dyldin Y.V., Orlov A.M., Ichthyofauna of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: An annotated list with taxonomic comments: 4. Pholidae–Tetraodontidae families // J. Ichthyol. — 2017. — Vol. 57, № 2. — P. 183–218. DOI: 10.1134/S0032945217020072.

Dyldin Yu.V., Fricke R., Hanel L. et al. Freshwater and brackish water fishes of Sakhalin Island (Russia) in inland and coastal waters: an annotated checklist with taxonomic comments // Zootaxa. — 2021. — Vol. 5065, № 1. — P. 1–92. DOI: 10.11646/zootaxa.5065.1.1.

Evseenko S.A. Family Pleuronectidae Cuvier, 1816 — righteye flounders : Calif. Acad. Sci. Annotated checklists of fishes. — San Francisco, 2004. — № 37. — 37 p.

Fishes of Japan: with pictorial keys and species / ed. T. Nakabo. — Tokyo : Tokai Univ. Press, 2002. — Vol. 1–2. — 1749 p.

Garrett D.L., Pietsch T.W., Utter F.M., Hauser L. The Hybrid Sole *Inopsetta ischyra* (Teleostei: Pleuronectiformes: Pleuronectidae): Hybrid or Biological Species? // Trans. Am. Fish. Soc. — 2007. — Vol. 136, Iss. 2. — P. 460–468. DOI: 10.1577/T06-092.1.

Hubbs C.L. Flounders and soles from Japan collected by the United States Bureau of Fisheries steamer «Albatross» in 1906 // Proc. U.S. Natn. Mus. — 1915. — Vol. 48, № 2082. — P. 449–496. DOI: 10.5479/SI.00963801.48-2082.449.

Inada T., Murakami M. Fluctuations of Pollock and Pacific cod resources and bottom temperature in the waters off the Tohoku region of Japan // Sci. Rep. Hokkaido Exp. Stn. — 1993. — Vol. 42. — P. 229–240. (In Japanese).

Jordan D.S., Hubbs C.L., McGregor E.A. Record of fishes obtained in Japan by David Starr Jordan in Japan, 1922 // Mem. Carnegie Mus. — 1925. — Vol. 10, № 2. — P. 93–346. DOI: 10.5962/p.234844.

Jordan D.S., Starks E.C. A review of the flounders and soles of Japan // **Proceedings of the United States National Museum.** — 1906. — Vol. 31(1484). — P. 161–246. DOI: 10.5479/si.00963801.31-1484.161.

Jordan D.S., Starks E.C. List of fishes dredged by the steamer Albatross off the coast of Japan in the summer of 1900, with descriptions of new species and a review of the Japanese Macrouridae // Bull. U.S. Fish. Comm. — 1904. — Vol. 22. — P. 577–630.

Jordan D.S., Tanaka S., Snyder J.O. A catalogue of the fishes of Japan // J. Coll. Sci. Tokyo Imperial Univ. — 1913. — Vol. 33. — P. 1–497.

Kim I.-S., Youn C.-H. Taxonomic revision of the flounders (Pisces: Pleuronectidae) from Korea // Korean J. Ichthyol. — 1994. — Vol. 6, № 2. — P. 99–132. (In Korean).

Kitada S., Yoshikai R., Fujita T. et al. Population structure and persistence of Pacific hering following the Great Tohoku earthquake // Conserv. Genet. — 2017. — Vol. 18. — P. 423–437. DOI: 10.1007/s10592-016-0918-2.

Kuronuma K. *Cleisthenes pinetorum* vs. *Protopsetta herzensteini* // Bull. Biogeogr. Soc. Jpn. — 1939. — Vol. 9, № 10. — P. 181–192.

Li S.-Z., Wang H.-M. Fauna Sinica. Osteichthyes. Pleuronectiformes. — Beijing : Science Press, 1995. — 433 p. (In Chinese).

- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H.** Fishes of the world. — Fifth edition. — Hoboken : John Wiley & Sons, 2016. — 707 p. DOI: 10.1002/9781119174844.
- Norman J.R.** A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata). — London : British Mus.(Nat. Hist.), 1934. — 459 p.
- Okada Y., Uchida K., Matsubara K.** Color atlas of fishes of Japan. — Tokyo : Sanseido Co Ltd., 1935. — 426 p.
- Sakamoto K.** Interrelationships of the family Pleuronectidae (Pisces: Pleuronectiformes) // Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University. — 1984. — Vol. 31, № 1, 2. — P. 95–215.
- Schmidt P.Yu.** On a collection of flat-fishes from Fusan (Korea) // Doklady Akademii Nauk SSSR. — 1931. — Vol. 12. — P. 313–320.
- Shinohara G., Nakae M., Ueda Y. et al.** Annotated Checklist of Deep-sea Fishes of the Sea of Japan // Deep-sea Fauna of the Sea of Japan. — 2014. — № 44. — P. 225–291.
- Shinohara G., Narimatsu Y., Hattori T. et al.** Annotated Checklist of Deep-Sea Fishes from the Pacific Coast off Tohoku District, Japan // Nat. Mus. Nat. Sci. Monographs. — 2009. — № 39. — P. 683–735.
- Shinohara G., Shirai A.M., Nazarkin M.V., Yabe M.** Preliminary list of the deep-sea fishes of the Sea of Japan // Bull. Nat. Mus. Nat. Sci., Ser. A. — 2011. — Vol. 37(1). — P. 35–62.
- Snyder J.O.** Japanese shore fishes collected by the United States Bureau of Fisheries steamer «Albatross» expedition of 1906 // Proc. U.S. Natn. Mus. — 1912. — Vol. 42. — P. 399–450.
- Sonoyama T., Ogimoto K., Hori S. et al.** An annotated checklist of marine fishes of the Sea of Japan off Yamaguchi Prefecture, Japan, with 74 new records // Bull. of the Kagoshima University Museum. — 2020. — Vol. 11. — P. 1–152. (In Japanese).
- Tanaka S.** Fishes of Japan. — Tokio : Dai Nihon Tosho Kabushiki Kaisha, 1936. — Vol. 1–2. — 334 p. (In Japanese).
- Tashiro F.** What Is known of fish diversity in the Sea of Japan? Flatfishes: a case study // Fish diversity of Japan. Evolution, zoogeography and conservation. — Singapore : Springer, 2022. — P. 79–109.
- Tohkairin A., Hamatsu T., Yoshikawa A. et al.** An illustrated and annotated checklist of fishes on Kitami-Yamato Bank, southern Sea of Okhotsk // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. — 2015. — Vol. 43. — P. 1–29. DOI: 10.5134/193238.
- Vinnikov K.A., Thomson R.C., Munroe T.A.** Revised classification of the righteye flounders (Teleostei: Pleuronectidae) based on multilocus phylogeny with complete taxon sampling // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2018. — Vol. 125. — P. 147–162. DOI: 10.1016/j.ympev.2018.03.014.
- Wang S.A., Wang Z.M., Li G.L., Cao Y.P.** The fauna of Hebei, China (Pisces). — Shijiazhuang : Hebei Science and Technology Publishing House, 2001. — 366 p. (In Chinese).
- Wu H.-W.** Contribution a l'étude morphologique, biologique et systématique des poissons hétérosomes (Pisces Heterosomata) de la Chine // Theses Univ. Paris. — 1932. — Vol. 244. — P. 1–179.

References

- Borets, L.A.,** *Donnye ikhtiotseny rossiiskogo shel'fa dal'nevostochnykh morei: sostav, struktura, elementy funktsionirovaniya 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.
- Bulatov, N.V., Samko, E.V., and Tsypysheva, I.L.,** Oceanological formations favorable for the detection of pelagic fish according to NOAA satellites, *Sovremennyye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2008, vol. 2, no. 5, pp. 49–61.
- Bulatov, O.A., Kotenev, B.N., and Krovnin, A.S.,** On the prospects for a new “Sardine era” in the northwestern Pacific, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 4, pp. 385–405.
- Voronina, E.P.,** Morphology of the Acoustico-Lateralis System of Some Pleuronectids: Communication 1, *J. Ichthyol.*, 2002, vol. 42, no. 8, pp. 555–564.
- Voronina, E.P.,** Characteristics of the Seismosensory System Morphology in Some Pleuronectidae, *J. Ichthyol.*, 2005, vol. 45, no. 2, pp. 146–156.
- Dolganov, V.N.,** The formation of biological diversity of far eastern redfins of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2021, vol. 47, no. 6, pp. 369–380. doi 10.31857/S013434752106005X
- Dyakov, Yu.P.,** *Kambaloobraznye (Pleuronectiformes) dal'nevostochnykh morei Rossii* (Flatfish (Pleuronectiformes) of the Far Eastern Seas of Russia), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011.
- Lindberg, G.U. and Fedorov, V.V.,** *Opredeliteli po faune, izdavaemye zoologicheskim institutom Rossiiskoi akademii nauk. T. 166. Ryby Yaponskogo morya i sopredel'nykh chastei Okhotskogo i Zheltogo morei* (Keys to Fauna Published by the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,

vol. 166: Fishes of the Sea of Japan and Adjacent Waters of the Sea of Okhotsk and the Yellow Sea), St. Petersburg: Nauka, 1993, part 6.

Parin, N.V., Evseenko, S.A., and Vasiljeva, E.D., *Ryby morei Rossii: annotirovannyi katalog* (Fishes of Russian Seas: Annotated Catalogue), Moscow: KMK, 2014.

Redin, A.D. and Kartavtsev, Y.P., Phylogenetic relationships of flounders from the family Pleuronectidae (Ostichthies: Pleuronectiformes) based on 16s rRNA gene, *Rus. J. Genet.*, 2021, vol. 57, no. 3, pp. 345–357. doi 10.31857/S0016675821030115

Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., and Yakovlev, Yu.M., *Ryby zaliva Petra Velikogo* (Fishes of Peter the Great Bay), Vladivostok: Dal'nauka, 2011.

Fadeev, N.S., *Severotikhookeanskije kambaly (rasprostranenie i biologiya)* (North Pacific Flounders (Distribution and Biology)), Moscow: Agropromizdat, 1987.

Fedosova, R.A., Interannual changes in mesoplankton in the area southeast of the coast of Japan, in *Izmenchivost' sostava ikhtiofauny, produktivnost' pokoleniy i metody prognoza rybnykh zapasov severnoy chasti Tikhogo okeana* (Variability in the composition of the ichthyofauna, productivity of generations and methods for forecasting fish stocks in the northern part of the Pacific Ocean), Vladivostok: TINRO, pp. 77–83.

Shitikov, V.K., Rozenberg, G.S., and Zinchenko, T.D., *Kolichestvennaya gidroekologiya: opyt sistemoj identifikatsii* (Quantitative hydroecology: experience of system identification), Tolyatti: IEVB RAN, 2003.

Shmidt, P.Yu., *Ryby vostochnykh morei Rossijskoi imperii* (Fishes from the Eastern Seas of the Russian Empire), St. Petersburg: Izd. Imp. Russ. Geogr. O-va, 1904.

Schmidt, P.Yu., *Ryby Okhotskogo morya* (Fishes of the Sea of Okhotsk), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1950.

Cheng, Q.T., *Pleuronectiformes*, China: Shandong Science and Technology Press, 1997.

Choi, Y., Kim, J.H., and Park, J.Y., *Marine fishes of Korea*, Seoul: Kyohak Publishing, 2002.

Cooper, J.A. and Chapleau, F., Monophyly and intrarelationships of the family Pleuronectidae (Pleuronectiformes), with a revised classification, *Fish. Bull.*, 1998, vol. 96(4), pp. 686–726.

Dyldin, Y.V. and Orlov, A.M., Ichthyofauna of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: An annotated list with taxonomic comments: 4. Pholidae–Tetraodontidae families, *J. Ichthyol.*, 2017, vol. 57, no. 2, pp. 183–218. doi 10.1134/S0032945217020072

Dyldin, Yu.V., Fricke, R., Hanel, L., Vorobiev, D.S., Interesova, E.A., Romanov, V.I., and Orlov A.M., Freshwater and brackish water fishes of Sakhalin Island (Russia) in inland and coastal waters: an annotated checklist with taxonomic comments, *Zootaxa*, 2021, vol. 5065, no. 1, pp. 1–92. doi 10.11646/zootaxa.5065.1.1

Evseenko, S.A., Family Pleuronectidae Cuvier, 1816 — righteye flounders, *Calif. Acad. Sci. Annotated checklists of fishes*, San Francisco, 2004, no. 37.

Fishes of Japan: with Pictorial Keys and Species, Nakabo, T., ed., Tokyo: Tokai Univ. Press, 2002, vol. 1–2.

Garrett, D.L., Pietsch, T.W., Utter, F.M., and Hauser, L., The Hybrid Sole *Inopsetta ischyra* (Teleostei: Pleuronectiformes: Pleuronectidae): Hybrid or Biological Species?, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2007, vol. 136, no. 2, pp. 460–468. doi 10.1577/T06-092.1

Hubbs, C.L., Flounders and soles from Japan collected by the United States Bureau of Fisheries steamer “Albatross” in 1906, *Proc. U.S. Natn. Mus.*, 1915, vol. 48, no. 2082, pp. 449–496. doi 10.5479/si.00963801.48-2082.449

Inada, T. and Murakami, M., Fluctuations of walleye pollock and Pacific cod resources and bottom temperature in the waters off the Tohoku region of Japan, *Sci. Rep. Hokkaido Exp. Stn.*, 1993, vol. 42, pp. 229–240 (in Japanese).

Jordan, D.S., Hubbs, C.L., and McGregor, E.A., Record of fishes obtained in Japan by David Starr Jordan in Japan, 1922, *Mem. Carnegie Mus.*, 1925, vol. 10, no. 2, pp. 93–346. doi 10.5962/p.234844

Jordan, D.S. and Starks, E.C., A review of the flounders and soles of Japan, *Proceedings of the United States National Museum*, 1906, vol. 31(1484), pp. 161–246. doi 10.5479/si.00963801.31-1484.161

Jordan, D.S. and Starks, E.C., List of fishes dredged by the steamer Albatross off the coast of Japan in the summer of 1900, with descriptions of new species and a review of the Japanese Macrouridae, *Bull. U.S. Fish Comm.*, 1904, vol. 22, pp. 577–630.

Jordan, D.S., Tanaka, S., and Snyder, J.O., A catalogue of the fishes of Japan, *J. Coll. Sci. Tokyo Imperial Univ.*, 1913, vol. 33, pp. 1–497.

Kim, I.-S. and Youn, C.-H., Taxonomic revision of the flounders (Pisces: Pleuronectidae) from Korea, *Korean J. Ichthyol.*, 1994, vol. 6, no. 2, pp. 99–132 (in Korean).

Kitada, S., Yoshikai, R., Fujita, T., Hamasaki, K., Nakamichi, R., and Kishino, H., Population structure and persistence of Pacific herring following the Great Tohoku earthquake, *Conserv. Genet.*, 2017, vol. 18, pp. 423–437. doi 10.1007/s10592-016-0918-2

- Kuronuma, K.**, *Cleisthenes pinetorum* vs. *Protopsetta herzensteini*, *Bull. Biogeogr. Soc. Jpn.*, 1939, vol. 9, no. 10, pp. 181–192.
- Li, S.-Z. and Wang, H.-M.**, *Fauna Sinica. Osteichthyes. Pleuronectiformes*, Beijing: Science Press, 1995 (in Chinese).
- Nelson, J.S.**, *Fishes of the world*, 5th ed., Hoboken: John Wiley & Sons, 2016. doi 10.1002/9781119174844
- Norman, J.R.**, *A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata)*, London: British Mus. (Nat. Hist.), 1934.
- Okada, Y., Uchida, K., and Matsubara, K.**, *Color atlas of fishes of Japan*, Tokyo: Sanseido Co Ltd., 1935.
- Sakamoto, K.**, Interrelationships of the family Pleuronectidae (Pisces: Pleuronectiformes), *Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, 1984, vol. 31, no. 1, 2, pp. 95–215.
- Schmidt, P.Yu.**, On a collection of flat-fishes from Fusan (Korea), *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 1931, vol. 12, pp. 313–320.
- Shinohara, G., Nakae, M., Ueda, Y., Kojima, S., and Matsuura, K.**, Annotated Checklist of Deep-sea Fishes of the Sea of Japan, *Deep-sea Fauna of the Sea of Japan*, 2014, no. 44, pp. 225–291.
- Shinohara, G., Narimatsu, Y., Hattori, T., Ito, M., Takata, Y., and Matsuura, K.**, Annotated Checklist of Deep-Sea Fishes from the Pacific Coast off Tohoku District, Japan, *Nat. Mus. Nat. Sci. Monogr.*, 2009, vol. 39, pp. 683–735.
- Shinohara, G., Shirai, A.M., Nazarkin, M.V., and Yabe, M.**, Preliminary list of the deep-sea fishes of the Sea of Japan, *Bull. Nat. Mus. Nat. Sci., Ser. A.*, 2011, vol. 37(1), pp. 35–62.
- Snyder, J.O.**, Japanese shore fishes collected by the United States Bureau of Fisheries steamer “Albatross” expedition of 1906, *Proc. U.S. Natn. Mus.*, 1912, vol. 42, pp. 399–450.
- Sonoyama, T., Ogimoto, K., Hori, S., Uchida, Y., and Kawano, M.**, An annotated checklist of marine fishes of the Sea of Japan off Yamaguchi Prefecture, Japan, with 74 new records, *Bull. of the Kagoshima University Museum*, 2020, vol. 11, pp. 1–152 (in Japanese).
- Tanaka, S.**, *Fishes of Japan*, Tokio: Dai Nihon Tosho Kabushiki Kaisha, 1936, Vol. 1–2 (in Japanese).
- Tashiro, F.**, What Is known of fish diversity in the Sea of Japan? Flatfishes: a case study, *Fish diversity of Japan. Evolution, zoogeography and conservation*, Singapore: Springer, 2022, pp. 79–109.
- Tohkairin, A., Hamatsu, T., Yoshikawa, A., Kai, Y., and Narabo, T.**, An illustrated and annotated checklist of fishes on Kitami-Yamato Bank, southern Sea of Okhotsk, *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 2015, vol. 43, pp. 1–29. doi 10.5134/193238
- Vinnikov, K.A., Thomson, R.C., and Munroe, T.A.**, Revised classification of the righteye flounders (Teleostei: Pleuronectidae) based on multilocus phylogeny with complete taxon sampling, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2018, vol. 125, pp. 147–162. doi 10.1016/j.ympev.2018.03.014
- Wang, S.A., Wang, Z.M., Li, G.L., and Cao, Y.P.**, *The fauna of Hebei, China (Pisces)*, Shijiazhuang: Hebei Science and Technology Publishing House, 2001.
- Wu, H.W.**, Contribution a l’étude morphologique, biologique et systématique des poissons hétérosomes (Pisces Heterosomata) de la Chine, *Theses Univ. Paris*, 1932, vol. 244, pp. 1–179.
- Fricke, R., Eschmeyer, W.N., and Van der Laan, R.**, *Eschmeyer’s catalog of fishes: genera, species, references*, 2022. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Electronic version accessed 27 June 2022.
- Kaschner, K., Kesner-Reyes, K., Garilao, C., Rius-Barile, J., Rees, T. and Froese, R.**, *AquaMaps: predicted range maps for aquatic species*, 2016, World wide web electronic publication, www.aquamaps.org, Version 08/2016. Cited August 27, 2022.

Поступила в редакцию 7.10.2022 г.

После доработки 24.10.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

The article was submitted 7.10.2022; approved after reviewing 24.10.2022; accepted for publication 21.11.2022