

На правах рукописи

САВЕЛЬЕВ Павел Александрович

**ФАУНА LYCODINAE (ZOARCIDAE, PERCIFORMES) ЯПОНСКОГО МОРЯ:  
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, БИОЛОГИЯ,  
ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ**

03.02.06 – ихтиология

*Савельев*

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Владивосток

2011

Работа выполнена в Лаборатории ихтиологии Учреждения Российской Академии наук Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН (ИБМ ДВО РАН)

Научный руководитель

доктор биологических наук

Долганов Владимир Николаевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

Иванков Вячеслав Николаевич

доктор биологических наук, старший научный сотрудник

Токранов Алексей Михайлович

Ведущая организация

Зоологический институт РАН (ЗИН РАН), г. Санкт-Петербург

Защита диссертации состоится “26” декабря 2011 г. в 12 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Учреждении Российской Академии наук Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: 690059, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, тел. (4232) 310905, факс (4232) 310900. Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской Академии наук Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разослан “ \_\_\_\_ ” ноября 2011 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Бельдюговые (Zoarcidae, Perciformes) космополитично распространены в Мировом океане. Широкие адаптационные возможности позволили этой многочисленной группе рыб освоить большинство известных зон морского дна от литорали до абиссали и частично заселить пелагиаль. Центром происхождения Zoarcidae считается северная часть Тихого океана, где и наблюдается наибольшее видовое разнообразие рыб этого семейства (Шмидт, 1950). В донных ихтиоценозах дальневосточных морей Zoarcidae вместе с Liparidae, Cottidae и Pleuronectidae по количеству видов занимают лидирующее положение (Борец, 1997). Отдельные представители бельдюговых достигают высокой численности и являются объектами промысла.

Среди бельдюговых рыб Японского моря наиболее многочисленны представители подсемейства Lycodinae. Они являются важной составляющей сообществ нижней части шельфа и континентального склона. Подробные объектно-ориентированные данные по распределению и экологии Lycodinae Японского моря в литературе отсутствуют. Труды по япономорским представителям этой группы бельдюговых содержат в основном информацию о таксономическом составе, встречаемости видов в разных районах и существующих промысловых запасах. Биология видов изучена крайне слабо.

Вопрос о количественном и качественном составе фауны Lycodinae Японского моря остается дискуссионным, несмотря на продолжительную историю изучения бельдюговых рыб дальневосточных морей. Исследование Zoarcidae существенно затрудняется отсутствием точных диагностических признаков и их значительной пластичностью, что влечет за собой низкое качество и достоверность определительных ключей и неверные оценки роли видов в донных экосистемах.

История формирования фауны Lycodinae Японского моря на сегодняшний день остается практически не исследованной. Опубликованные по этой теме данные малочисленны и требуют коренной переработки с учетом современных представлений о геологической истории бассейна и палеоклимате.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы является таксономическая ревизия фауны подсемейства Lycodinae Японского моря, исследование ее распределения, биологии и происхождения.

Для достижения цели были поставлены следующие основные задачи:

1. Выделить таксономические признаки, имеющие первостепенное значение для диагностики родов и видов.
2. Установить таксономический состав подсемейства Lycodinae в Японском море.
3. Определить видовые ареалы и связь пространственного распределения видов с температурным режимом вод Японского моря.
4. Изучить биологию видов.
5. Разработать гипотезу формирования фауны Lycodinae Японского моря.

Научная новизна. Впервые на основании анализа многолетних экспедиционных сборов показан и обоснован таксономический состав подсемейства Lycodinae в Японском море. Подтверждена валидность и уточнен диагноз рода *Petroschmidtia*, установлена синонимия 5 видов, один вид переописан. Показана связь географического и батиметрического распределения видов с температурным режимом вод Японского моря. Обобщены литературные сведения и представлены новые данные по их биологии. Составлены простые и удобные определительные ключи. На основании исследования

морфологии, экологии и современных ареалов япономорских и охотоморских представителей Lycodinae, а также данных о геологической истории и палеоклимате дальневосточных морей разработана гипотеза формирования фауны Lycodinae Японского моря.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты работы представляют ценность для рыбохозяйственных исследований Японского моря. С использованием представленной в работе определительной таблицы можно точно установить видовую принадлежность Lycodinae в траловых уловах, избежать ошибок при заполнении и эксплуатации баз данных. Материалы по пространственному распределению и биологии видов позволят оценить их роль в донных ихтиоценозах Японского моря.

Разработанная гипотеза формирования фауны Lycodinae Японского моря при дальнейших исследованиях позволит объяснить историю происхождения и расселения глубоководных донных рыб других семейств, обитающих в рассматриваемом районе. Она также может быть использована для курса лекций в ВУЗах.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Фауна Lycodinae Японского моря представлена двумя родами и семью видами, повсеместно обитающими в его бассейне. Некоторые виды образуют северную и южную формы, распространение которых соответствует областям холодных и теплых течений.

2. Фауна Lycodinae Японского моря сформировалась от ликодоподобных рыб Северной Пацифики при изоляции моря в конце плиоцена–начале плейстоцена. Плейстоценовые миграции имели одностороннюю направленность из Японского моря в южную часть Охотского во время межледниковий. Родственные таксоны Японского и Охотского морей следует считать самостоятельными видами, а северные и южные формы япономорских видов (*L. yamato* и *L. teraoi*) не более, чем подвидами.

Вклад автора. Автор работы собрал материал в двух экспедициях (на СТР “Дмитрий Песков” в 2009 г. и НИС “Акад. А.М. Лаврентьев” в 2010 г.), самостоятельно сделал статистическую и графическую обработку фактических материалов, их анализ, обобщение и сопоставление с имеющимися литературными данными.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на ежегодных конференциях Института биологии моря ДВО РАН (Владивосток, 2009–2011), X всероссийском съезде Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, ИБМ ДВО РАН, 2009), китайско-российском симпозиуме “Comparison on marine biodiversity in the northwest Pacific ocean” (Циндао, 2010), всероссийской конференции молодых ученых и специалистов, посвящённой 125-летию со дня рождения И.И. Месяцева (Мурманск, ПИНРО, 2010), X региональной конференции студентов, аспирантов вузов и научных организаций Дальнего Востока “Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии” (Владивосток, ДВФУ, 2011), XX ежегодном совещании северо-тихоокеанской организации по морским наукам (PICES) “Mechanisms of marine ecosystem reorganization in the north Pacific ocean” (Хабаровск, Хабаровских филиал ТИНРО, 2011).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ. Из них 4 статьи в журналах, рекомендованных ВАК. Две рукописи приняты к печати.

Объём и структура работы. Диссертация включает 168 страниц машинописного текста, состоит из введения, семи глав, выводов и списка использованной литературы. Работа иллюстрирована 47 рисунками и 29 таблицами. Список литературы включает 216 наименований, из которых 105 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

## Глава 1. Материалы и методы

Основными материалами для работы послужили данные, полученные в ходе выполнения 11 донных траловых съемок в 2002–2011 гг. на судах ТИПРО–центра на шельфе и континентальном склоне российских вод Японского моря. Дополнительно были использованы материалы экспедиции на НИС “Академик А.М. Лаврентьев” (проект SoJaBio – Sea of Japan Biodiversity studies) и съемка на НИС “Тамгу–5” у побережья Республики Корея.

При таксономических исследованиях использованы коллекции лаборатории Ихтиологии и музея ИБМ ДВО РАН (МИМВ, г. Владивосток) и Зоологического института РАН (ЗИН, г. Санкт-Петербург). Также был привлечен материал, полученный при сотрудничестве с лабораторией Морской биологии факультета Рыболовства университета Хоккайдо (HUMZ, г. Хакодате, Япония).

Сравнительный морфологический анализ произведен на вываренных черепах *Lycodes brashnikovi*, *L. nakamurae*, *L. tanakae*, *L. yamato* и *Petroschmidtia toyamensis*. Было исследовано строение отделов черепа и скелета плечевого пояса.

Строение скелета брюшных плавников исследовано по 43 рентгенограммам брюшных плавников *P. toyamensis* (27), *P. albonotata* (3), *L. brashnikovi* (2), *L. brevicauda* (2), *L. macrochir* (2), *L. nakamurae* (5), *L. tanakae* (2), *L. yamato* (5).

Количество пилорических придатков подсчитано при вскрытии *L. nakamurae* (60 экземпляров), *L. yamato* (78), *P. toyamensis* (56).

Измерение пластических и подсчет меристических признаков производилось согласно схемам, опубликованным в работах М. Тёосимы (Toyoshima, 1985) и Э. Андерсона (Anderson, 1982, 1994). Число позвонков и лучей в плавниках подсчитывалось по рентгенограммам, исключая лучи хвостового плавника. Для исследования меристических признаков сделано 705 рентгеновских снимков (цифровой рентген-аппарат Faxitron MX–20).

Статистическая обработка данных производилась согласно общепринятым методикам (Мюллер и др., 1982).

Объем исследованных данных приведен в таблице 1.

Таблица 1. Объем проанализированного материала по биологии Lycodinae Японского моря.

Вид	Размерн. состав	Биол. анализ	Возраст	Питание	Размножение
<i>L. japonicus</i>	31	31	1	23	11
<i>L. nakamurae</i>	1864	255	85	56	45
<i>L. raridens</i>	2	2	–	–	–
<i>L. tanakae</i>	1170	464	285	165	26
<i>L. teraoi</i>	27	–	1	27	–
<i>L. yamato</i>	1012	257	65	78	44
<i>P. toyamensis</i>	179	110	36	56	32
Итого	4308	1119	474	405	158

Примечание: данные по размножению включают в себя определение ГСИ, плодовитости, диаметра икры; прочерк означает отсутствие данных.

## Глава 2. Физико-географическая характеристика Японского моря

На основании анализа литературных данных применительно к объекту исследования приводится общая характеристика района, а также сведения о характере гидрологического режима, донных осадках, ледовом режиме Японского моря, и основных метеорологических процессах, вызывающих сезонные климатические изменения на его акватории.

### **Глава 3. Краткий очерк истории исследования подсемейства *Lycodinae* Gill Японского моря**

Подсемейство *Lycodinae* Gill первоначально было выделено Т. Гиллом в составе семейства *Blennioidea* (Bon.) вместе с *Blenniinae* (Bon.), *Zoarcinae* Gill и *Anarthicaninae* Gill, ранг которых в данной работе можно рассматривать на уровне семейства (Gill, 1862). В следующих работах автор, опираясь на труд А. Гюнтера (Gunther, 1862), описавшего к тому времени семейство *Lycodidae* Gunther, принимает систему последнего и описывает в составе нового семейства *Lycodoidae* (Gunther) подсемейства *Zoarceinae* (*Enchelyopus*, *Macrozoarces*), *Lycodinae* (*Lycodes*) и *Gymnelinae* (*Gymnelis*) (Gill, 1863), придерживаясь этой точки зрения и в дальнейшем (Gill, 1893). Согласно определительной таблице в работе Т. Гилла (Gill, 1863), *Lycodinae* характеризуется короткими брюшными плавниками и не прерванным спинным плавником, состоящим только из мягких лучей. Позднее диагноз подсемейства был переработан и дополнен Д. Джорденом, Б. Эверманном и А. Иенсенем (Jordan, Evermann, 1898; Jensen, 1904). Набор признаков этого диагноза в дальнейшем использовали А.П. Андрияшев (1939, 1954), П.Ю. Шмидт (1950), Г.У. Линдберг и З.В. Красюкова (1975), М. Тоёсима (Toyoshima, 1985). С учетом всех перечисленных работ, современная характеристика подсемейства *Lycodinae* выглядит так: позвонки симметричные; спинной плавник состоит из мягких лучей; *frontalia* срастаются между собой; имеются зубы на предчелюстной и зубной костях, на сошнике и небных имеются или отсутствуют; некоторые представители имеют подбородочные гребни; тело плотное, кожа прикреплена к телу малоподвижно; боковая линия обычно присутствует; брюшные плавники обычно имеются; у представителей некоторых родов имеются крупные поры на голове.

Первые сведения о дальневосточных представителях подсемейства *Lycodinae* были получены из южной части Охотского моря и опубликованы П.Ю. Шмидтом (1904), а в дальнейшем включены в известный “Опыт обзора рыб...” В.И. Грацианова (1907). В этот же период в работах иностранных специалистов по ихтиофауне Японии появляются описания первых япономорских видов *L. tanakae* (Jordan, Thompson, 1914) от побережья полуострова Ното и *L. nakamurae* (Tanaka, 1914) из вод префектуры Ниигата.

В довоенные годы итоги нашим знаниям о фауне дальневосточных морей подвели сводки В.К. Солдатова и Г.У. Линдберга “Обзор рыб дальневосточных морей” (1930) и “Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод” А.Я. Таранца (1937). Знания о фауне *Lycodinae* Японского моря описанного периода были скудны и ограничены недостатком фактического материала.

Из обобщающих отечественных работ в послевоенное время вышла в свет монография П.Ю. Шмидта о рыбах Охотского моря (1950), в которой автор косвенно затрагивает также представителей *Lycodinae* Японского моря.

За период с 1955 по 1985 гг. было опубликовано несколько фаунистических (Honma, 1956; 1957; Oshima, 1957; Takegawa, Morino, 1970; Ueno, 1971; Toyoshima, 1984) и таксономических (Линдберг, Красюкова, 1975; Toyoshima, Honma, 1980; Toyoshima, 1984; 1985) работ, затронувших видовой состав Lycodinae Японского моря. Большой интерес представляет работа Г.У. Линдберга в соавторстве с З.В. Красюковой (1975), содержащая все отечественные и иностранные данные того времени по фауне Lycodinae Японского моря и прилегающих вод. На основании исследования коллекции Зоологического института АН СССР и литературных данных авторы отмечают для Японского моря 2 рода и 15 видов подсемейства Lycodinae.

Огромный вклад в исследования фауны Lycodinae Японского архипелага сделал М. Тоёсима. Первой его работой в этом направлении стало описание нового япономорского вида *L. sadoensis*, обнаруженного в окрестностях о. Садо (Toyoshima, Honma, 1980). Его монография (Toyoshima, 1985), основанная на многочисленных сборах, представляла собой итоговую сводку по фауне Lycodinae Японского архипелага. Автором описано 12 новых видов Lycodinae, среди которых присутствует новый для Японского моря *L. yamatoi*, описанный с банки Ямато, и близкородственный ему *L. matsubarai* для южной части Охотского моря. Ликоды группы *L. palearis* и *L. diapterus* (Taranetz, Andriashev, 1935; Андрияшев, 1937), в том числе япономорские *L. palearis fasciatus* (Schmidt) и *L. diapterus nakamurae* (Tanaka), подняты в ранге до вида. В синонимию *L. tanakae* Jordan et Thompson автор включает *L. brevicauda* Taranetz et Andriashev, описывая при этом весьма близкий к последнему *L. paucilepidotus*. В составе фауны Lycodinae Японского моря М. Тоёсима рассматривает 2 рода (*Petroschmidtia*, *Lycodes*) и 12 видов.

В период с середины 80-х годов до настоящего времени появилось много отечественных публикаций (Гаврилов, Пушкарева, 1985; Гаврилов и др., 1988; Борец, 1990, 1997, 2000; Дударев, 1996а; 1996б; Гаврилов, 1998; Дударев, и др., 1998; 2000; Соколовский и др., 1998, 2007, 2011; Ким Сен Ток, 2001, 2004, 2007; Соломатов, 2002, 2004; Вдовин, 2004), однако большинство из них содержит лишь общую информацию о запасах бельдюговых рыб российских вод Японского моря, а в некоторых приводятся данные по фауне Lycodinae с компилятивными описаниями видов или же их списки.

Целенаправленное изучение фауны и биологии бельдюговых рыб Японского моря было начато совсем недавно. Первой обобщающей работой в этом направлении стало исследование видового состава, распределения и некоторых черт биологии бельдюговых рыб в северо-западной части Японского моря (Баланов, Соломатов, 2008). Аналогичные данные вскоре удалось получить из вод полуострова Корея (Баланов и др., 2011). Дальнейшие усилия были направлены на изучение распределения и экологии отдельных представителей Lycodinae рассматриваемого района (Савельев и др., 2011).

Настоящая работа является обобщающей на пути изучения представителей подсемейства Lycodinae Японского моря. Результаты исследований представлены в следующих разделах.

#### **Глава 4. Таксономический состав подсемейства Lycodinae в Японском море**

На основании сравнительного анализа морфологических признаков была подтверждена таксономическая самостоятельность рода *Petroschmidtia*, валидность

которого на сегодняшний день вызывает сомнения (Anderson, 1994; Moller, Gravlund, 2003; Anderson, Fedorov, 2004).

Установлено, что *Petroschmidtia* отличается от *Lycodes* отсутствием зубов и костных зубных площадок на vomer и palatinum, укороченным vomer, отсутствием костных фонтанелей надглазничного канала сейсмодатированной системы на frontale, узкими ethmoidalia lateralia, несущими в себе слепо замкнутую карманообразную полость, коротким тупым веерообразно расширенным задним отростком supraoccipitale, укороченным dentale и другими признаками.

В то же время отсутствие отличий по форме и взаимному расположению большинства костей скелета черепа *Petroschmidtia* и *Lycodes* позволяет предполагать более близкое их родство, чем считалось ранее (Радченко и др., 2008; 2009). Незначительные отличия между некоторыми элементами скелета черепа представителей обоих родов укладываются в пределы межвидовой изменчивости *Lycodes*. Вероятно, род *Petroschmidtia* является морфологически наиболее близким к *Lycodes*, чем кто-либо из Lycodinae.

По литературным данным в Японском море насчитывается 29 видов Lycodinae: *L. brashnikovi*, *L. brevipes*, *L. brunneofasciatus*, *L. caudimaculatus*, *L. diapterus*, *L. fasciatus*, *L. frigidus*, *L. heinemanni*, *L. japonicus*, *L. macrolepis*, *L. matsubarai*, *L. microlepidotus*, *L. nakamurae*, *L. nishimurai*, *L. palearis*, *L. paucilepidotus*, *L. pectoralis*, *L. raridens*, *L. sadoensis*, *L. schmidti* Gratzianov, *L. sigmatoides*, *L. soldatovi*, *L. tanakae*, *L. teraoui*, *L. uschakovi*, *L. yamato*, *L. ygreknotatus*, *P. albonotata*, *P. toyamensis*.

В действительности оказалось, что их количество гораздо меньше. В ходе донных траловых съемок 2002–2011 гг., проведенных преимущественно в северной части Японского моря, в уловах было отмечено 6 видов Lycodinae: *L. japonicus* Matsubara et Iwai, 1951, *L. nakamurae* Tanaka, 1914, *L. tanakae* Jordan et Thompson, 1914, *L. teraoui* Katayama, 1943 (северная *L. cf. teraoui* и южная формы), *L. yamato* Toyoshima, 1985 (северная и южная формы), *P. toyamensis* Katayama, 1941. Еще один вид, *L. raridens*, был выловлен у г. Холмска в октябре 1949 г. (ЗИН 41618, 2 молодых самца 102 и 124 мм TL).

Случаев описания поимок в Японском море не свойственных этому району представителей Lycodinae оказалось достаточно много. Эти находки можно разделить на две группы. К первой были отнесены документально не подтвержденные находки: *L. microlepidotus*, *L. brunneofasciatus*, *L. ygreknotatus*, *L. soldatovi*. Вторая группа включает явно ошибочные указания. Среди них оказались находки видов, не обитающих даже в южной части Охотского моря: *L. frigidus* (Атлантический океан), *L. palearis*, *L. brevipes*, *L. diapterus* (эти три вида известны только из Берингова моря), *L. heinemanni* (наиболее холодная северо-западная часть Охотского моря). Были также выявлены виды, глубоководный образ жизни которых исключает их проникновение из прилегающих районов в Японское море: *L. caudimaculatus*, *P. albonotata*, *L. pectoralis*. Кроме этого, в некоторых случаях типовая серия состояла из экземпляров, принадлежащих к разным видам (*L. brashnikovi*, *L. fasciatus*, *L. uschakovi*) или же видовая принадлежность коллекционных экземпляров была определена неверно (*L. macrolepis*). В ходе сравнительного анализа морфологических и экологических (в одном случае также и генетических) данных было установлено, что *L. matsubarai* Toyoshima, 1985 следует



считать синонимом *L. yamatoi* Toyoshima., 1985, *L. paucilepidotus* Toyoshima, 1985 синонимом *L. brevicauda* Taranetz et Andriashev, 1935, *L. sadoensis* Toyoshima et Honma, 1980 синонимом *L. teraoi* Katayama, 1943, *L. sigmatoides* Lindberg et Krasnyukova, 1975 синонимом *L. tanakae* Jordan et Thompson, 1914, *L. nishimurai* Shinohara et Shirai, 2005 синонимом *L. nakamurae* Tanaka, 1914. В случае с *L. schmidti* Gratzianov, 1907, который, оказался старшим синонимом *L. tanakae* Jordan et Thompson, 1914, в целях соблюдения стабильности номенклатуры согласно статьям 23.2 и 23.9.3 (МКЗН, 2004) было принято решение пренебречь правилом приоритета (ст. 23.1), сохранив общепринятое название *L. tanakae* Jordan et Thompson, 1914, и до принятия решения Комиссией по зоологической номенклатуре пользоваться этим видовым названием (ст. 82.1).

### **Глава 5. Пространственное распределение и термический режим обитания видов**

Представители Lycodinae повсеместно распространены в Японском море на глубинах 50–1430 м. Ареалы *L. japonicus*, *L. nakamurae*, *P. toyamensis* не выходят за пределы Японского моря, а *L. tanakae*, *L. teraoi* и *L. yamatoi* обитают и в южной части Охотского моря. Два последних вида в Японском море образуют южную и северную формы, распространенные соответственно в областях теплых и холодных течений. Северные формы обоих видов проникают в южную часть Охотского моря. *L. raridens* в Японском море очень редок и встречается в районах, прилегающих к проливу Лаперуза.

На основании анализа количественного распределения уловов Lycodinae в российских водах Японского можно отметить сравнительно хорошо заметное сезонное их перераспределение: летом основная часть уловов концентрируется в верхней части материкового склона, в то время как в весенние месяцы и особенно поздней осенью Lycodinae распределены на больших глубинах. В Татарском проливе уловы ликодов гораздо меньше, чем в водах южного Приморья. Это связано с комплексом физико-географических особенностей северной части Татарского пролива, где развит широкий шельф, на котором большую часть года присутствует холодный промежуточный слой с благоприятными температурными условиями. По этим причинам в северной части Татарского пролива уловы Lycodinae распространены сравнительно равномерно. Наибольшие уловы Lycodinae у побережья Приморья были получены в трех районах от залива Петра Великого до м. Песчаного, которые объединяет относительно широкий шельф. Отсутствием уловов характеризуется район, прилегающий к заливам Владимира и Ольги (43–44° с. ш.), а также участок между мысами Сосунова и Белкина (45–46° с. ш.). Сравнительный анализ данных и карт пространственного распределения видов, приведенных в работах по рыбам Приморья, показал, что между 43° и 44° с. ш. низкая плотность уловов характерна также для многих других обитающих здесь рыб (Калчугин, 1998; Калчугин, Вдовин, 2000; Соломатов, 2002; Антоненко и др., 2005; Баланов, Соломатов, 2008).

Описанный характер распределения, по-видимому, определяется особенностями рельефа дна, характером грунта и степенью развития кормовой базы на различных участках шельфа Приморья. Участки с узким шельфом в этом отношении являются неблагоприятными для донных рыб.

Суммарная информация о батиметрическом диапазоне и температурном режиме обитания япономорских Lycodinae представлена в таблице 2.

Таблица 2. Батиметрический и температурный режим обитания япономорских Lycodinae.

Вид	Глубина, м	Температура, °C	
		А	Б
<i>L. tanakae</i>	<u>50–1034</u>	<u>0.2–2.1</u>	<u>0.7–1.6</u>
	200–600	0.5–1.3	1.0–1.6
<i>L. yamatoi</i>	<u>140–800</u>	<u>0.3–1.9</u>	<u>0.3–1.9</u>
	200–500	0.8–1.4	0.8–1.4
<i>L. nakamurae</i>	<u>130–930</u>	<u>0.3–1.8</u>	<u>0.3–1.8</u>
	200–700	0.8–1.4	0.8–1.4
<i>L. japonicus</i>	<u>216–985</u>	<u>0.3–1.2</u>	<u>0.3–1.2</u>
	300–700	0.5–0.9	0.5–0.9
<i>P. toyamensis</i>	<u>200–1433</u>	<u>0.3–1.3</u>	<u>0.3–1.3</u>
	300–800	0.4–0.7	0.3–0.5
<i>L. cf. teraoi</i>	<u>84–325</u>	<u>0.5–1.7</u>	<u>0.5–1.7</u>
	100–250	–	–
<i>L. teraoi</i>	<u>150–200</u>	<u>1.4–2.1</u>	<u>1.4–2.1</u>
	150–200	–	–
<i>L. raridens</i>	<u>25–202</u>	<u>-0.7–7.9</u>	<u>-0.7–7.9</u>
	50–100	–	–

Примечание: числитель показывает полный диапазон значений, знаменатель – предпочитаемый, где рыбы встречаются наиболее часто; А – данные по среднеразмерным и крупным особям (преимущественно половозрелым), Б – данные по молоди.

Из семи видов шесть являются эврибатными или имеют значительно растянутый в пределах батииали вертикальный диапазон (*L. tanakae*, *L. yamatoi*, *L. nakamurae*, *L. teraoi*, *L. japonicus*, *P. toyamensis*) и один обитает только на шельфе (*L. raridens*). Большинство видов, обитающих в Японском море, стенотермны и обитают здесь при температуре 0.2–2.1°C и только *L. raridens* адаптирован к более значительным колебаниям температурных условий. У большинства видов молодь держится на меньших глубинах, чем взрослые особи. Исключение составляют *P. toyamensis* и *L. japonicus*, у которых молодь держится ближе к нижней границе обитания вида.

На основании рассмотренных данных япономорских Lycodinae можно отнести к элиторальной и мезобентальной экологическим группировкам рыб.

Элиторальные виды в течение большей части года обитают в пределах континентального шельфа (50–200 м, иногда до 500 м), где с середины весны до середины осени происходит их нерест и нагул, а зимуют в районе начала свала глубин. Элиторальная группировка представлена в Японском море двумя видами: *L. teraoi* и *L. raridens*. Эта группа видов значительно подвержена сезонным изменениям температурного режима вод, происходящим в поверхностной и верхнем слое

промежуточной водных масс. Их нерест, вероятно, происходит в нижней части шельфа и в верхней части материкового склона.

Мезобентальные виды держатся преимущественно в диапазоне глубин 200–800 м (иногда до 1500 м) и обычно совершают сезонные вертикальные миграции, иногда проникая в средний отдел шельфа (рис. 1).

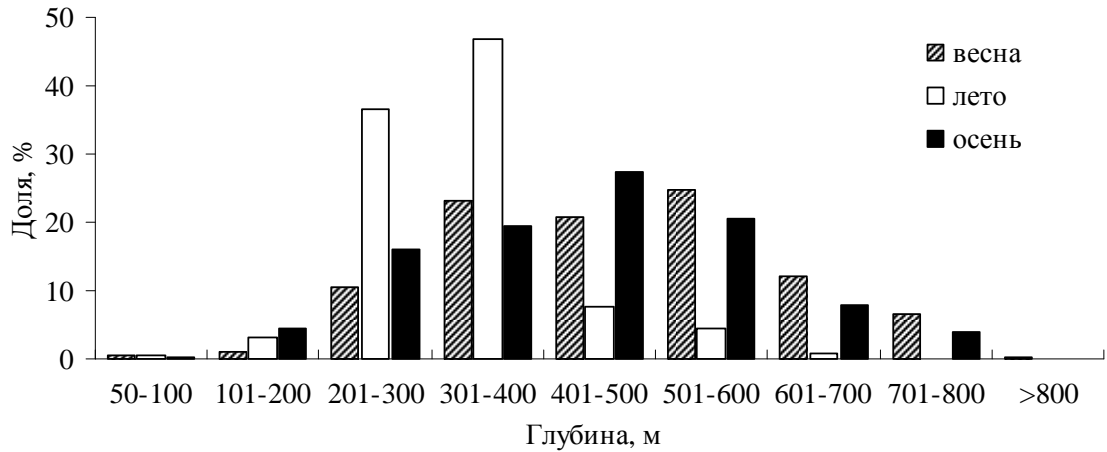


Рис. 1. Сезонная динамика уловов представителей *Lycodinae* мезобентальной группировки в российских водах Японского моря. По оси ординат показана доля улова на час траления на соответствующей глубине от суммарного улова в данном сезоне (в %).

К видам этой группы относятся 5 представителей *Lycodinae* Японского моря: *L. tanakae*, *L. nakamurae*, *L. yamato*, *L. japonicus*, *P. toyamensis*. Для *L. tanakae*, *L. nakamurae* и *L. yamato* характерны осенне-зимняя зимовальная миграция вниз по материковому склону и весенне-летняя нагульно-нерестовая миграция в сторону континентального шельфа. У *L. japonicus* и особенно *P. toyamensis* миграции выражены очень слабо и частично трансформированы: их нерест происходит на глубинах более 500 и 800 м соответственно, где впоследствии обитает молодь. Нагульную миграцию совершают только взрослые рыбы, но поднимаются не далее области начала свала глубин. На эти виды сезонные изменения температуры воды оказывают наименьшее воздействие.

Батиметрический диапазон обитания мезобентальной группировки *Lycodinae* в Японском море приходится в основном на промежуточную водную массу и верхнюю часть глубинной. Элиторальная группировка в северном секторе Японского моря обитает преимущественно в пределах поверхностной водной массы (различных ее модификаций), а в южном – в пределах нижней части поверхностной водной массы и в промежуточной.

Среди различных абиотических факторов среды, способных оказывать влияние на распространение и поведение рыб подсемейства *Lycodinae*, обитающих в Японском море, наиболее важным является температура. Ее сезонные колебания здесь ощутимы в основном до глубин 300–400 м в зависимости от района. Остальным факторам среды значительные колебания не свойственны главным образом благодаря интенсивным процессам перемешивания водных масс. Влияние концентрации кислорода в воде на распределение *Lycodinae* исключено, поскольку япономорские воды богаты кислородом от поверхности до дна (Мокиевская, 1961); соленость не играет решающей роли в распределении *Lycodinae*, поскольку ее годовой ход на глубинах более 50 м в Японском

море выражен слабо (Панфилова, 1961). Давление также не является препятствием на пути расселения *Lycodinae*, так как существует достаточно примеров эврибатности видов. Существенное влияние на распределение *Lycodinae* может оказывать рельеф дна и, как следствие, характер грунта. Для вод Приморья показано, что на отдельных участках морского дна с узким шельфом и крутым свалом глубин уловы ликодов минимальны или отсутствуют, а в соседних районах с более пологим дном, наоборот, уловы многочисленны. Таким образом, хотя характер грунта на глубинах более 100 м по всему морю сравнительно однороден, в районах с резким свалом глубин вследствие малого осадконакопления могут наблюдаться выходы на поверхность скальных пород, на которых *Lycodinae* не живут.

О влиянии температурного режима вод на батиметрическое распределение *Lycodinae* в Японском море можно судить на примере наиболее многочисленного вида *L. tanakae*.

В северной части Татарского пролива в сентябре *L. tanakae* обычен на глубинах 50–150 м. Он проникает здесь на шельф выше, чем в других районах, благодаря наличию холодного промежуточного слоя (ХПС), залегающего в горизонте 20–100 м с температурами  $-1.0$ – $-2.0^{\circ}\text{C}$  (Зуенко, 1995; Юрасов и др., 2007; Шевченко и др., 2011).

Вдоль большей части побережья Приморья ХПС отсутствует из-за сравнительно узкого шельфа, крутого свала глубин и усиленного приливного перемешивания. Здесь в летний период на глубинах 50–150 м формируется подповерхностная шельфовая водная масса с температурой нижнего слоя  $4$ – $9^{\circ}\text{C}$  (Юрасов и др., 2007), которая препятствует свободному проникновению холодолюбивых *Lycodinae* на шельф. Находки *L. tanakae* в средней части шельфа в обозначенном районе очень редки. По этим же причинам молодь *L. tanakae* в водах Приморья концентрируется на глубинах 200–350 м, что на 100–150 метров глубже, чем в Татарском проливе.

О батиметрическом распределении *Lycodinae* в южном секторе Японского моря (к югу от зоны Полярного фронта) существуют лишь немногочисленные литературные сведения (Nishimura, 1966; 1968; Okiyama, 2004). Согласно данным С. Нисимуры, в пределах изобат 150–300 м известны лишь случайные находки (Nishimura, 1966; 1968), но на глубинах более 300 м у западного побережья Японии ликоды обычны. Такая особенность вертикального распределения *Lycodinae* в водах Японии связана с присутствием на глубинах 200–300 м относительно теплого промежуточного слоя, а также значительной нестабильности температурного режима вод. Амплитуда сезонных колебаний температуры на глубинах 50–200 м в водах западного побережья Японии часто превышает пределы толерантности видов и только с глубин 200–300 м начинает соответствовать температурному режиму, необходимому для их обитания.

Основываясь на данных о гидрологических особенностях Японского моря, можно предположить, что нижний предел обитания *Lycodinae* в южном и северном его секторах совпадает. Верхняя граница обитания видов в различные сезоны года целиком определяется термическим режимом водных масс. Многие виды донных рыб, обнаруженные в юго-восточной части Японского моря на глубинах 150–250 м, в северных и северо-западных районах моря населяют верхнюю часть шельфа с глубинами 5–60 м (Nishimura, 1966). Механизм этого явления различен в северном и южном секторах моря.

На севере опускание происходит под влиянием сильно охлажденных водных масс, образующихся на шельфе в осенне-зимний период. В южных районах моря заглубляться вынуждают повышенные температуры и их значительные сезонные колебания, превышающие температурный оптимум видов.

### Глава 6. Некоторые черты биологии рыб подсемейства *Lycodinae* Японского моря

Имеющиеся на сегодняшний день литературные сведения о биологии представителей подсемейства *Lycodinae*, обитающих в Японском море, малочисленны и дают лишь фрагментарные представления об их образе жизни. Собственные материалы также не отличаются полнотой, но позволяют в общих чертах рассмотреть не только размерно-массовый и возрастной состав видов, но и такие абсолютно не изученные стороны биологии *Lycodinae*, как размножение и питание.

Среди *Lycodinae* Японского моря самыми крупными являются *L. tanakae* и *L. raridens*. Первый достигает здесь длины более 90 см и веса около 5 кг (табл. 3). Остальные виды не отличаются крупными размерами, редко вырастая до 50 см при массе не более 650 г (*P. toyamensis*, *L. yamato*, *L. nakamurae*). Карликовые формы, *L. japonicus* и *L. teraoi*, имеют длину не более 18 см.

Таблица 3. Размерно-массовый и возрастной состав *Lycodinae* Японского моря.

Вид	N	M	Min	Max	Большинство особей	%
<i>L. japonicus</i>	31	12.6	10.5	14.2	–	–
<i>L. nakamurae</i>	3174	23	9	35	16–30	94.5
<i>L. raridens</i> <sup>1</sup>	40	–	16	86	30–50	–
<i>L. tanakae</i>	1127	45	8	92	19–70	84.7
<i>L. teraoi</i>	37	13.2	8.8	18.0	–	–
<i>L. yamato</i>	1200	31	6	50	20–42	89.2
<i>P. toyamensis</i>	243	32	13	52	27–41	79.4
Масса, г						
<i>L. japonicus</i>	27	4.6	2.0	8.0	–	–
<i>L. nakamurae</i>	180	54	8	115	14–85	91.7
<i>L. raridens</i> <sup>1</sup>	40	–	18	4510	100–1000	70.0
<i>L. tanakae</i>	464	1037	6.7	4900	<2450	90.1
<i>L. yamato</i>	207	165	5	420	28–304	86.5
<i>P. toyamensis</i>	108	226	20	650	50–425	86.4
Возраст, лет						
<i>L. japonicus</i>	1	–	–	4	–	–
<i>L. nakamurae</i>	180	4.9	3.9	7	4–6	90.6
<i>L. raridens</i> <sup>1</sup>	40	–	1	7	3–4	–
<i>L. tanakae</i>	439	5.3	1	10	2–8	90.3
<i>L. teraoi</i>	1	–	–	5	–	–
<i>L. yamato</i>	258	6.2	2	9	4–8	91.1
<i>P. toyamensis</i>	110	4.5	3	7	4–5	76.4

Примечание: N – объем выборки, экз., M – среднее значение, Min – минимум, Max – максимум, <sup>1</sup> – данные А.А. Баланова и др. (2006) по Берингову морю, % – доля особей данного размерного, массового или возрастного диапазона.

Предполагаемая максимальная продолжительность жизни представителей Lycodinae, обитающих в Японском море, не превышает 12 лет. Предельный возраст, вычисленный для *L. tanakae*, составляет 10 лет при длине тела 85 см (табл. 4). Максимальный возраст исследованных особей *L. yamatoi*, *P. toyamensis* и *L. nakamurae* составлял соответственно 9, 7 и 7 лет. Возраст *L. japonicus* и *L. teraoui* не превышал 5 лет. Обращает на себя внимание то, что даже самые старые рыбы продолжают интенсивно прибавлять в длине и массе тела. Размерный половой диморфизм для япономорских Lycodinae не характерен.

У *L. tanakae*, *L. yamatoi* и *L. nakamurae* в большинстве размерных и возрастных групп, особенно в старших, количественно преобладают самки. Доля самцов больше среди среднеразмерных особей.

Репродуктивная биология Zoarcidae на сегодняшний день является одним из самых слабо изученных вопросов.

Известные данные о репродуктивной биологии Lycodinae Японского моря представлены в таблице 4. Для некоторых дальневосточных Lycodinae можно констатировать наибольшую плодовитость среди всех представителей подсемейства (*L. tanakae*, *L. raridens*). Между размером самок исследованных видов и количеством продуцируемых ими икринок была обнаружена достоверная прямая корреляционная зависимость: для разных видов  $r=0.66-0.98$  при  $p<0.02$ .

Таблица 4. Сведения о репродуктивной биологии Lycodinae Японского моря.

Показатель		<i>L. nakamurae</i>	<i>L. yamatoi</i>	<i>P. toyamensis</i>	<i>L. tanakae</i>	<i>L. japonicus</i>	<i>L. raridens</i> <sup>2</sup>
TL <sub>m</sub>		22–23	27	28–29	60–65	11–12	55–60
Пл.	Мин.	30	269	18 <sup>1</sup>	1786	12	–
	Макс.	126	274	120 <sup>1</sup>	4991	64	3116
	Среднее	68	272	–	3220	29	–
Макс. d икры		6.8 <sup>1</sup>	7.1	7.3 <sup>1</sup>	7.8	4.1	6.4
ГСИ ♀, %	Апрель	6.1	0.4–23.7	0.5–12.0	7.3–32.1	–	–
	Май	0.6–5.8	–	–	4.9–28.1	15.4–18.2	–
	Июль	–	–	–	–	8.0–18.7	–
	Август	–	–	–	–	0.5–3.5	–
	Сентябрь	1.7–8.2	6.0	–	5.4	–	–
	Ноябрь	–	–	–	–	–	32.5
Нерест	Период	I–III	I–III	I–III	IV–VI	V–VII	XI–XII
	Глубины, м	200–400	200–400	>900	200–350	>520	шельф

Примечание: TL<sub>m</sub> – длина достижения половой зрелости; Пл. – плодовитость, шт.; <sup>1</sup> – данные М. Окиямы (Окияма, 2004); <sup>2</sup> – данные А.А. Баланова с соавт. (2006); римскими цифрами указаны месяцы.

По срокам нереста различаются две группы: с зимне-весенним нерестом (*L. nakamurae*, *L. yamatoi* и *P. toyamensis*) и весенне-летним (*L. tanakae*, *L. japonicus*). Продолжительность нереста составляет около 2.5 месяцев. Период инкубации икры

длится 9–11 месяцев. Молодь *L. tanakae*, *L. nakamurae* и *L. yamatoi* в первые годы жизни обитает на меньших глубинах, чем взрослые особи (200–400 м), а молодь наиболее глубоководных *L. japonicus* и *P. toyamensis* наоборот, у нижней границы батиметрического диапазона этих видов (соответственно более 500 и 800 м).

В ходе исследования удалось сделать гистологические срезы яичников *L. tanakae* на разных стадиях развития. Фаза гомогенизации содержимого ооцита (E–F) у *L. tanakae* оказалась самой продолжительной из всех предшествовавших: максимальный известный (но не предельный) диаметр икры этого вида – 7.8 мм, в то время как переход гонады в IV стадию происходит уже при диаметре 1.6–3.2 мм. Вероятно, у повторно нерестующих рыб длиной более 70 см этот процесс происходит несколько быстрее, чем у впервые готовящихся к нересту. Такой тип развития ооцитов со сравнительно быстрым переходом в фазу гомогенизации содержимого можно приписывать не только другим *Lycodes*, но и всем дальневосточным *Lycodinae*, имеющих сходные экологические условия на нерестилищах. Этот вывод подтверждается исследованиями В.Н. Иванкова, обнаружившего много общего в строении ооцитов у таксонов рыб в рамках отрядов (Иванков, 1987).

По характеру питания ликоиды Японского моря подразделяются на хищников и бентофагов. К первой группе относится *L. tanakae*, который при длине 41–50 см начинает потреблять головоногих моллюсков (до 59.8% по биомассе), десятиногих ракообразных (19.8%) и рыб (16.6%). Часть этой экологической ниши занимают *L. nakamurae*, интенсивно питающийся мелким кальмаром на банке Ямато (Okiyama, 2004), и *L. yamatoi*, иногда употребляющий в пищу декапод.

Вторая группа видов более многочисленна. К ее представителями можно отнести оба карликовых вида, *L. teraoi* и *L. japonicus*, с весьма скудным рационом, состоящим из мелких двустворчатых моллюсков. Типичным бентофагом является *P. toyamensis*, абсолютно не приспособленный к хищничеству вследствие отсутствия зубов на сошнике и небных костях. К этой группе относятся также *L. nakamurae* и *L. yamatoi*, однако в питании наиболее крупных половозрелых рыб этих видов не последнее место занимают ракообразные. Рационы *P. toyamensis* и *L. nakamurae* имеют значительное сходство, хотя в питании первого вида первостепенную роль играют двустворчатые моллюски, а у второго несколько больше доля ракообразных и полихет. Последний вид в отношении избирательности объектов питания среди бентофагов оказался наиболее гибким. По обобщенным данным, рацион видов-бентофагов состоит преимущественно из офиур (до 56.2% по биомассе) и двустворчатых моллюсков (до 50.2%).

## Глава 7. Формирование фауны *Lycodinae* Японского моря

Для более полного понимания таксономического статуса ликоидов Японского моря и особенностей их современного распространения была предпринята попытка реконструкции формирования их фауны. Для этого проанализированы морфологические и экологические данные не только таксонов, обитающих в Японском море, но и населяющих прилегающие акватории Охотского моря, Курильских островов и тихоокеанского побережья Японии. На основании исследования комплекса таксономических признаков и экологии были выявлены таксоны, наиболее близкие к

япономорским, рассмотрена их валидность, географическое и батиметрическое распространение. При установлении близости таксонов учитывались и морфоэкологические особенности фауны ликодов дальневосточных морей, описанные еще П.Ю. Шмидтом (1950): более холодноводные таксоны меньше покрыты чешуей, а более глубоководные менее интенсивно окрашены, что связано с адаптацией к соответствующему образу жизни.

При рассмотрении географического и батиметрического распространения близкородственных видов ликодов Японского моря и смежных вод было выявлено 2 типа ареалов, имеющих определенные закономерности: 1. пары стенобатных видов, обитающих только на материковом склоне, полностью изолированы в Японском или в Охотском море (рис. 2А); 2. эврибатные виды Японского моря, обитающие кроме материкового склона и на шельфе, населяют также и южную часть Охотского моря от зал. Терпения до южных Курил. Близкие к ним виды Охотского моря обитают, в основном, севернее зал. Терпения (рис. 2Б).

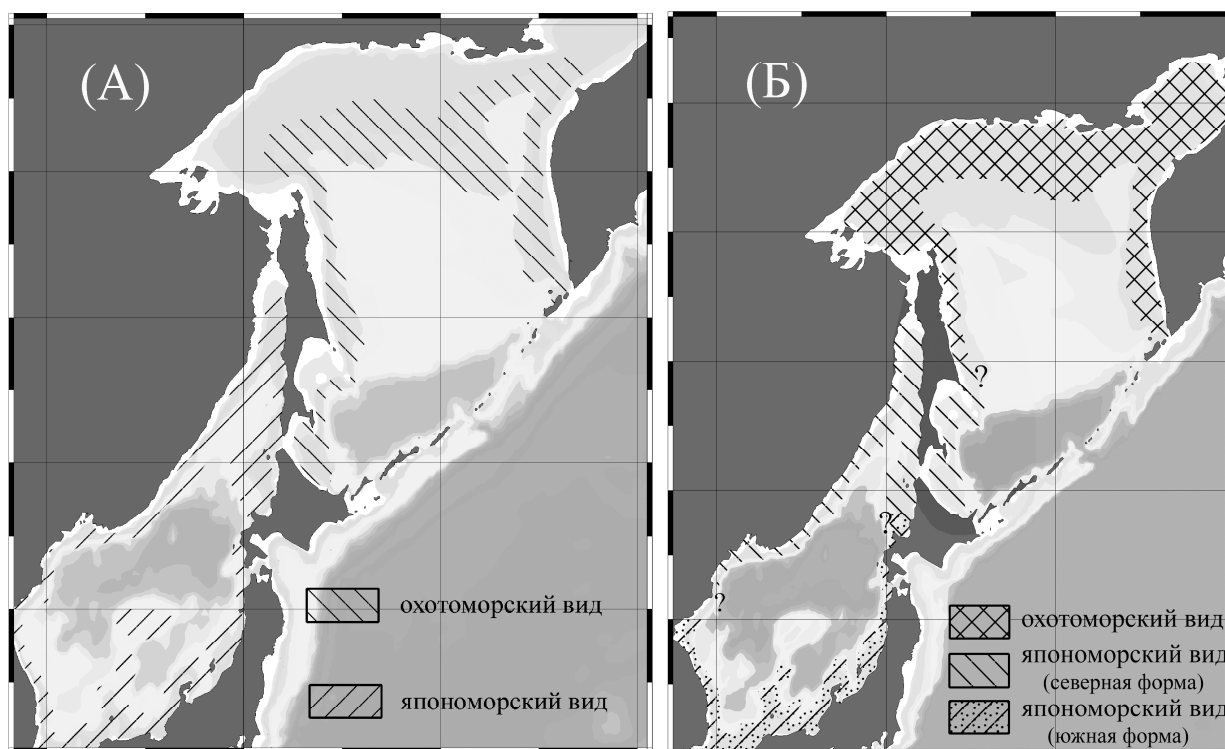


Рис. 2. Ареалы двух близкородственных стенобатных (А) и эврибатных (Б) видов.

Кроме того, у двух эврибатных видов (*L. teraoui* и *L. yamatoi*) имеются 2 географические формы, населяющие северную и южную часть Японского моря. Их распространение совпадает с зонами действия холодных и теплых течений.

Все ликоды достаточно стенотермны и обитают в водах с температурой, близкой к нулю градусов (глава 5), что соответствует температуре обитания высокобореальных и бореально-арктических видов. Основной батиметрический диапазон их обитания располагается в верхней части материкового склона, причем в Японском море по сравнению с Охотским близкие виды намного более глубоководны (и, соответственно, менее окрашены).



Попытаемся разобраться, как могла сформироваться фауна ликодов Японского моря, обладающая приведенными выше ареалами, батиметрией и экологией.

К настоящему времени имеется множество геологических, палеонтологических и палеоклиматических данных, позволяющих составить представление о формировании глубоководной ихтиофауны Японского моря.

Наличие непрерывного слоя морских осадков однозначно свидетельствует о том, что бассейн Японского моря существует с раннего миоцена (Васильев и др., 1973; Берсенев и др., 1974; Коидзуми, 1979; Chinzei, 1991; Tada, 1994; Kobayashi, Takano, 2001; Плетнев и др., 2006; Цой, Вагина, 2007; Ващенко, 2011). Эти осадки показывают не только существование разнообразной морской фауны, но и присутствие в ней уже около 14 млн. лет назад типичных представителей абиссали, свидетельствующее об активном обмене вод с Тихим океаном (Ingle et al., 1990; Ingle, 1992). Кроме этого, сходство и общие тенденции в развитии неогеновой фауны бентосных фораминифер Японского и Охотского морей указывают на отсутствие в то время таких мелководных порогов, как современные проливы Невельского, Лаперуза и Сангарский (Плетнев, 2009).

Наиболее значимым событием для фауны глубин было совпадение изоляции Японского моря на границе плиоцена и плейстоцена с усилением продолжающегося со второй половины кайнозоя похолоданием.

Первое значительное похолодание в северной части Тихого океана произошло на границе плиоцена и плейстоцена (Петров, 1976; Алексеев и др., 1979; Монин, Шишков, 1979; Ушаков, Ясаманов, 1984). Оно сдвинуло морскую фауну далеко к югу, и ее высокобореальные представители находились в то время, по крайней мере, у восточного побережья Хоккайдо (Долганов, 2001). Видимо, концом плиоцена и можно датировать начало вытеснения япономорской субтропическо-низкобореальной и низкобореальной глубоководной фауны более холодноводной высокобореальной (Долганов, Савельев, 2010). Плиоплейстоценовая изоляция вызвала значительные гидрохимические и биологические изменения Японского моря. Времени для дивергенции у первых вселенцев было вполне достаточно, особенно если учитывать, что они изменялись вместе со значительным изменением среды. Вследствие этого, близкие виды ликодов Японского и Охотского морей следует считать хорошими видами.

Формирование “северных” и “южных” форм у ликодов Японского моря началось значительно позже, во второй половине плейстоцена с наступлением ледникового периода. Только с этого времени (около 700 тыс. лет назад) в Восточно-Китайском море во время оледенений могли создаваться благоприятные условия для обитания высокобореальной фауны. Сюда из Японского моря через уже существовавший к этому времени Корейский пролив (Kaizuka, 1980; Kitamura, Kimoto, 2006) во время похолодания климата мигрировали не только шельфовые, но и верхнебатиальные рыбы. В качестве примера можно привести популяцию жилой симы в горах о. Тайвань (ныне она обитает не южнее о. Кюсю) и до сих пор живущих в северной части Восточно-Китайского и Желтом морях навагу и треску, имеющих арктическое происхождение и др. Следовательно, по крайней мере, во время пиков похолодания климата позднего плейстоцена (не менее 3) эврибатные ликоды (*L. yamatoi*, *L. teraoi* и *L. tanakae*) кроме Японского моря обитали также и в северной части Восточно-Китайского моря. Обитание в более южных частях

ареала предопределяет освоение более глубоких вод, что связано с появлением менее выраженной окраски (уменьшение количества пятен и полос, меньшая их заметность), которая и закреплялась генетически при изоляции Японского моря в периоды максимального оледенения и закрытия Корейского пролива. В периоды межледниковий подходящих условий для существования холодноводных ликодов (температура придонных вод не выше 2С°) южнее Японского моря не было (ныне в верхней батииали Восточно-Китайского моря температура воды 7–8С°). Сохранялась только часть ареала, вытесненная потеплением климата в южную часть Японского моря, что согласуется с современным ареалом “южных” форм эврибатных ликодов *L. yamatoï* и *L. teraoï*, находящимся только в зоне влияния теплых вод, появившихся в Японском море только после оледенения.

Вследствие незначительных морфологических различий “северных” и “южных” форм ликодов Японского моря (в основном окраска), незначительного времени дивергенции и слабой изученности экологии в настоящее время их следует рассматривать в таксономическом ранге не выше подвидового.

Интересно, что в плейстоцене эврибатные ликоды Охотского моря (как и другие батииальные рыбы, выходящие на шельф) не смогли заселить Японское море, так как условия для размножения в нем для них неприемлемы из-за низких температур, а репродуктивный цикл у рыб наиболее консервативен. Из этого следует, что видообразование происходило только при изоляции Японского моря на границе плиоцена и плейстоцена с постепенной адаптацией высокобореальных видов к размножению в более холодных условиях. После этого условий для проникновения высокобореальных форм в Японское море и времени для их адаптации не было. Поэтому *L. raridens* и другие виды рыб встречаются только у “ворот” в Японское море вблизи пролива Лаперуза. Данных о размножении этих видов пока нет, но, судя по их количеству, это, скорее всего, стерильная зона выселения.

## ВЫВОДЫ

1. Подсемейство Lycodinae представлено в Японском море двумя родами (*Lycodes*, *Petroschmidtia*) и семью видами: *L. japonicus*, *L. nakamurae*, *L. raridens*, *L. tanakae*, *L. teraoï*, *L. yamatoï* и *P. toyamensis*. У *L. teraoï* и *L. yamatoï* имеются северная и южная формы, распространение которых соответствует зонам влияния холодных и теплых течений.

2. Род *Petroschmidtia* следует считать валидным на основании следующих основных признаков: зубы и костные зубные площадки на vomer и palatinum отсутствуют, vomer укорочен, костные фонтанели надглазничного канала сейсмодатированной системы на frontale отсутствуют, суженные ethmoidalia lateralia несут в себе слепо замкнутую карманообразную полость. Установлено, что виды *L. matsubaraï* Toyosh., 1985, *L. paucilepidotus* Toyosh., 1985, *L. sadoensis* Toyosh. et Honma, 1980, *L. sigmatoides* Lind. et Kras., 1975, *L. nishimurai* Shinoh. et Shirai, 2005 не являются валидными.

3. Ареал представителей подсемейства Lycodinae в Японском море охватывает весь его бассейн от 50 до 1430 м. Ареал встречающихся на шельфе *L. tanakae*, *L. teraoï* и *L. yamatoï* простирается и в южную часть Охотского моря. Фауна Lycodinae представлена двумя экологическими группировками видов. Элиторальную представляют *L. teraoï* и *L. raridens*, в мезобентальную входят *L. tanakae*, *L. nakamurae*, *L. yamatoï*, *L. japonicus* и *P.*

*toyamensis*. Виды первой группировки предпочитают глубины 100–200 м, второй 200–700 м. Все они stenotherмы и обитают при температурах 0.2–2.1°C.

4. Среди ликодов Японского моря наиболее крупным является *L. tanakae*, достигающий в длину более 90 см и массы около 5 кг. Остальные виды редко вырастают до 50 см при массе не более 650 г. Карликовые *L. japonicus* и *L. teraoi* имеют длину до 18 см. Максимальная продолжительность жизни ликодов Японского моря не превышает 12 лет.

5. По срокам нереста различаются две группы: с зимне-весенним нерестом (*L. nakamurae*, *L. yamatoï* и *P. toyamensis*) и весенне-летним (*L. tanakae*, *L. japonicus*). Продолжительность нереста около 2.5 месяцев. Период инкубации икры составляет 9–11 месяцев.

6. По характеру питания ликоды Японского моря подразделяются на хищников и бентофагов. К первой группе относится *L. tanakae*, потребляющий головоногих моллюсков (до 59.8% по биомассе), десятиногих ракообразных (19.8%) и рыб (16.6%). Ко второй группе видов относятся *L. teraoi*, *L. japonicus*, *L. nakamurae*, *L. yamatoï*, *L. raridens* и *P. toyamensis*, рацион которых состоит преимущественно из офиур (до 56.2% по биомассе) и двустворчатых моллюсков (до 50.2%).

7. Фауна Lycodinae Японского моря, по-видимому, сформировалась от ликодоподобных рыб Северной Пацифики при изоляции моря в конце плиоцена–начале плейстоцена, происходившей на фоне общего похолодания климата Земли. Плейстоценовые миграции имели одностороннюю направленность из Японского моря в южную часть Охотского во время межледниковий.

8. Реконструкция формирования фауны Lycodinae Японского моря позволяет считать родственные таксоны Японского и Охотского морей самостоятельными видами, а северные и южные формы япономорских видов (*L. yamatoï* и *L. teraoi*) не более, чем подвидами.

#### Список публикаций по теме диссертации

1. Савельев П.А. Видовой статус *Lycodes yamatoï* (Pisces, Zoarcidae) // Тезисы докладов X съезда ГБО. 28 сентября – 2 октября 2009. Владивосток: Дальнаука. С. 345–346.
2. Савельев П.А., Баланов А.А. Распределение видов рода *Lycodes* (Pisces, Zoarcidae) и водные массы Японского моря // Тезисы докладов X съезда ГБО. 28 сентября–2 октября 2009. Владивосток, ИБМ ДВО РАН. С. 345.
3. Савельев П.А. О таксономическом положении *Lycodes nakamurae* Tanaka, 1914 и *Lycodes nishimurai* Shinohara et Shirai, 2005 (Perciformes, Zoarcidae) из Японского моря // Материалы Всероссийской конференции молодых ученых и специалистов, посвященной 125-летию со дня рождения И.И. Месяцева. 20–22 октября 2010. Мурманск: ПИНРО. С. 155–158.
4. Долганов В.Н., Савельев П.А. О формировании глубоководной ихтиофауны Японского моря // Известия ТИНРО. 2010. Т. 163. С. 85–91.
5. Saveliev P.A. The deep-water fish fauna of the Sea of Japan: connection with its environmental conditions and origin // Proceedings of China-Russian bilateral symposium on

“Comparison on marine biodiversity in the Northwest Pacific”. 10–11 of October 2010. Qingdao, China. P. 135–140.

6. Савельев П.А., Баланов А.А. 2011. Пространственное распределение ликода Танаки *Lycodes tanakae* (Pisces, Zoarcidae) в водах Приморья (Японское море) // Материалы X региональной конференции студентов, аспирантов вузов и научных организация Дальнего Востока России “Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии” 4–6 мая 2011. Владивосток: ДВФУ. С. 235–241.

7. Савельев П.А., Баланов А.А., Паренский В.А. Аллометрическая изменчивость и половой диморфизм *Lycodes yamatoi* (Pisces, Zoarcidae) // Биол. моря. 2011. Т. 37, №. 1. С. 31–38.

8. Баланов А.А., Калчугин П.В., Санг Чул Юн, Савельев П.А. Новые данные о бельдюговых (Pisces, Zoarcidae) юго-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51, № 1. С. 42–47.

9. Савельев П.А., Соломатов С.Ф., Пущина О.И., Баланов А.А. Пространственное распределение и некоторые черты биологии ликода Танаки *Lycodes tanakae* (Perciformes, Zoarcidae) в водах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51, № 6. С. 778–790.

10. Saveliev P.A. The deep-water ichthyofauna of the Sea of Japan and global climate variability // PICES 20<sup>th</sup> Annual Meeting “Mechanisms of marine ecosystem reorganization in the north Pacific ocean”. 14–23 of October 2011. Khabarovsk: Khabarovsk Branch of TINRO-center. P. 16.