

УДК 597.5

## О ДВУХ МАЛОИЗУЧЕННЫХ ВИДАХ УГРЕВИДНЫХ ЛИКОДОВ (*LYCENCHELYS*, ZOARCIDAE)

© 2022 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 12.02.2021 г.

После доработки 09.03.2021 г.

Принята к публикации 10.03.2021 г.

Спустя 70 лет после поимки голотипа сообщается о нахождении второго экземпляра абиссального вида *Lycenchelys uschakovi*, по ряду признаков (число посторбитальных пор, степень развития чешуйного покрова) заметно отличающегося от голотипа. Это самая глубоководная находка лиценхелов в Северной Пацифике (4890–4984 м). С батигальных глубин (~800 м) у о-ва Парамушир описываются два экземпляра, соответствующие признакам номинального вида *L. parini*, также ранее известного только по голотипу. На основании анализа литературных данных по лиценхелам Северной Пацифики делается вывод о конспецифичности *L. parini* и *L. melanostomias*, последнее название имеет приоритет. Новая находка существенно расширяет известный ареал *L. melanostomias* к северу.

**Ключевые слова:** *Lycenchelys melanostomias*, *L. parini*, *L. uschakovi*, систематика, синонимия, онтогенетическая изменчивость, Курило-Камчатская впадина, Охотское море, Тихий океан.

**DOI:** 10.31857/S0042875222020199

Угревидные ликоды рода *Lycenchelys* Gill, 1884 представлены более чем 60 видами, населяющими преимущественно батигальные и абиссальные глубины высоких широт всех океанов (Fricke et al., 2021). Виды данного рода характеризуются отсутствием подбородочных гребней, увеличенными порами сейсмосенсорной системы головы, 6–10 инфраорбитальными костями и таким же числом пор в подглазничном сенсорном канале; слабым развитием дыхательной перепонки и костей палатоптеригоидной серии; удлинённым, покрытым чешуёй телом; положением первого дорсального птеригофора, несущего луч, над 2–21 позвонком и 0–16 свободными *supraneuralia* перед ним, отсутствием костных пластинок в основаниях дорсальных птеригофоров; как правило, наличием брюшных плавников, ложножабры, зубов на сошнике и нёбных костях (но у отдельных видов отсутствуют) (Андрияшев, 1955; Anderson, 1994). В Беринговом море и водах северо-западной части Тихого океана отмечены 24 вида *Lycenchelys*, пять из них (*L. albeola* Andriashev, 1958, *L. micropora* Andriashev, 1955, *L. plicifera* Andriashev, 1955, *L. volki* Andriashev, 1955 и *L. uschakovi* Andriashev, 1958) известны с глубин, превышающих 3000 м (Андрияшев, 1955, 1958; Toyoshima, 1985; Anderson, 1995; Thiel et al., 2018; Kawarada et al., 2020). Все пять видов были описаны по сборам научно-исследовательского

судна (НИС) “Витязь” в абиссали Берингова моря и Курило-Камчатской впадины в 1950-х гг., три из них (кроме *L. micropora* и *L. plicifera*) до сих пор известны только по голотипам (второй экземпляр *L. plicifera* первоначально был описан как голотип особого вида *L. birsteini* Andriashev, 1958).

На батигальных и верхнеабиссальных (до 2500 м) глубинах Курило-Камчатской впадины и охотоморского побережья Камчатки и Северных Курил могут быть встречены 11 видов (Андрияшев, 1955, 1958; Федоров, Андрияшев, 1993; Федоров, 1995; Anderson, 1995; Шейко, Федоров, 2000; Thiel et al., 2018; Kawarada et al., 2020): *L. camchatica* (Gilbert et Burke, 1912), *L. fedorovi* Anderson et Balanov, 2000, *L. hippopotamus* Schmidt, 1935, *L. lenzeni* Thiel, Kneibelsberger et Eidus, 2018, *L. makushok* Fedorov et Andriashev, 1993, *L. micropora*, *L. parini* Fedorov, 1995, *L. rasi* Andriashev, 1955, *L. ratmanovi* Andriashev, 1955 (синоним – *L. longirostris* Toyoshima, 1985), *L. squamosa* Toyoshima, 1983 и *L. vitiazi* Andriashev, 1955. Большинство перечисленных видов в настоящее время известны по достаточному числу экземпляров, но *L. parini* и *L. vitiazi* до сих пор представлены в коллекциях лишь голотипами, и сведения об этих видах очень скудны.

Разбирая сборы рейсов 11А и 22 НИС “Академик М. Келдыш”, я обнаружил в них три ранее не исследованных экземпляра *Lycenchelys*, пойманных у во-



Рис. 1. *Lycenchelys uschakovi* TL 188 мм, общий вид.

сточного берега Камчатки и охотоморского побережья Северных Курил. Изучение этих рыб вскрыло явную неполноту сведений по таксономии и внутривидовой изменчивости лиценхелов данной акватории. Два молодых экземпляра с батимальных глубин (~800 м) к западу от о-ва Парамушир, пойманные в рейсе 11А, были довольно уверенно сопоставлены с *L. parini*, описанным Федоровым (1995) из того же района, но со стороны Курило-Камчатской впадины. Однако сравнение их с другими северотихоокеанскими видами позволило усомниться в валидности данного вида, оказавшегося неотличимым от японского *L. melanostomias* Toyoshima, 1983. Третий экземпляр, пойманный в 22-м рейсе в абиссали Курило-Камчатской впадины (4890–4984 м), является самой глубоководной находкой представителем рода в Северной Пацифике. Его определение вызвало существенные затруднения и первоначально предполагалось его описание в качестве нового для науки вида, однако анализ изменчивости другого абиссального вида — *L. antarctica* Regan, 1913 — в итоге позволил отнести рассматриваемый экземпляр к виду *L. uschakovi*. Такое решение предполагает значительную изменчивость этого вида по степени развития чешуйного покрова, превышающую ранее известную для других Lycodinae. Результаты изучения упомянутых экземпляров изложены в настоящей работе.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Описанные в работе рыбы хранились в растворе формалина до их обнаружения в 2020 г., когда они были переведены в 70%-ный этанол. Сохранность материала полная, за исключением вероятного частичного обесцвечивания вследствие длительного хранения. Изученный материал хранится в коллекции Института океанологии РАН, Москва (ИО РАН); для сравнения использованы материалы Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН РАН). Методика изучения и терминология соответствуют общепринятым (Андряшев, 1955; Peden, Anderson, 1978; Anderson, 1982b, 1995; Toyoshima, 1985) со следующими дополнениями: вертикальный диаметр глаза измеряли через центр зрачка, высоту основания грудного плавника — от верхнего края основания самого верхнего до нижнего края основания самого нижнего

луча этого плавника. В соответствии с рекомендацией Андерсона (Anderson, 1995) пропорции частей тела рассчитаны от стандартной длины. Общее число позвонков и число хвостовых позвонков включает уростиль. В работе использованы следующие сокращения: *SL*, *TL* — стандартная и абсолютная длина тела; *lc*, *wc*, *hc* — соответственно длина и максимальная ширина головы и её высота на уровне середины глаза; *H*, *H<sub>A</sub>* — максимальная высота тела и его высота на уровне начала анального плавника; *IP*, *IV*, *IC* — длина соответственно грудного, брюшного и хвостового плавников; *hP* — высота основания грудного плавника; *aD*, *aA*, *aV* — соответственно предорсальное, преанальное и превертальное расстояния; *ao* — длина рыла; *oo*, *ho* — горизонтальный и вертикальный диаметр глаза; *io* — минимальная ширина костного межглазничного промежутка; *lmx* — длина верхней челюсти; *lbr*, *wbr* — длина и ширина основания наибольшей жаберной тычинки; *ibr* — промежуток между основаниями четвертой и пятой жаберных тычинок; *lba* — длина жаберной щели; *D*, *A*, *P*, *V*, *C* — соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *r. br*, *sp. br* и *pbr* — соответственно число жаберных лучей, тычинок наружного ряда первой жаберной дуги и элементов ложножабры; *vert.*, *vert. abd.* — общее число позвонков (туловищных + хвостовых) и число туловищных позвонков; ст. — океанографическая станция. Показатели, различающиеся на разных сторонах тела одной и той же рыбы, разделены знаком “/”. В синонимии указаны только те работы, в которых приведены морфологические данные по обсуждаемым видам.

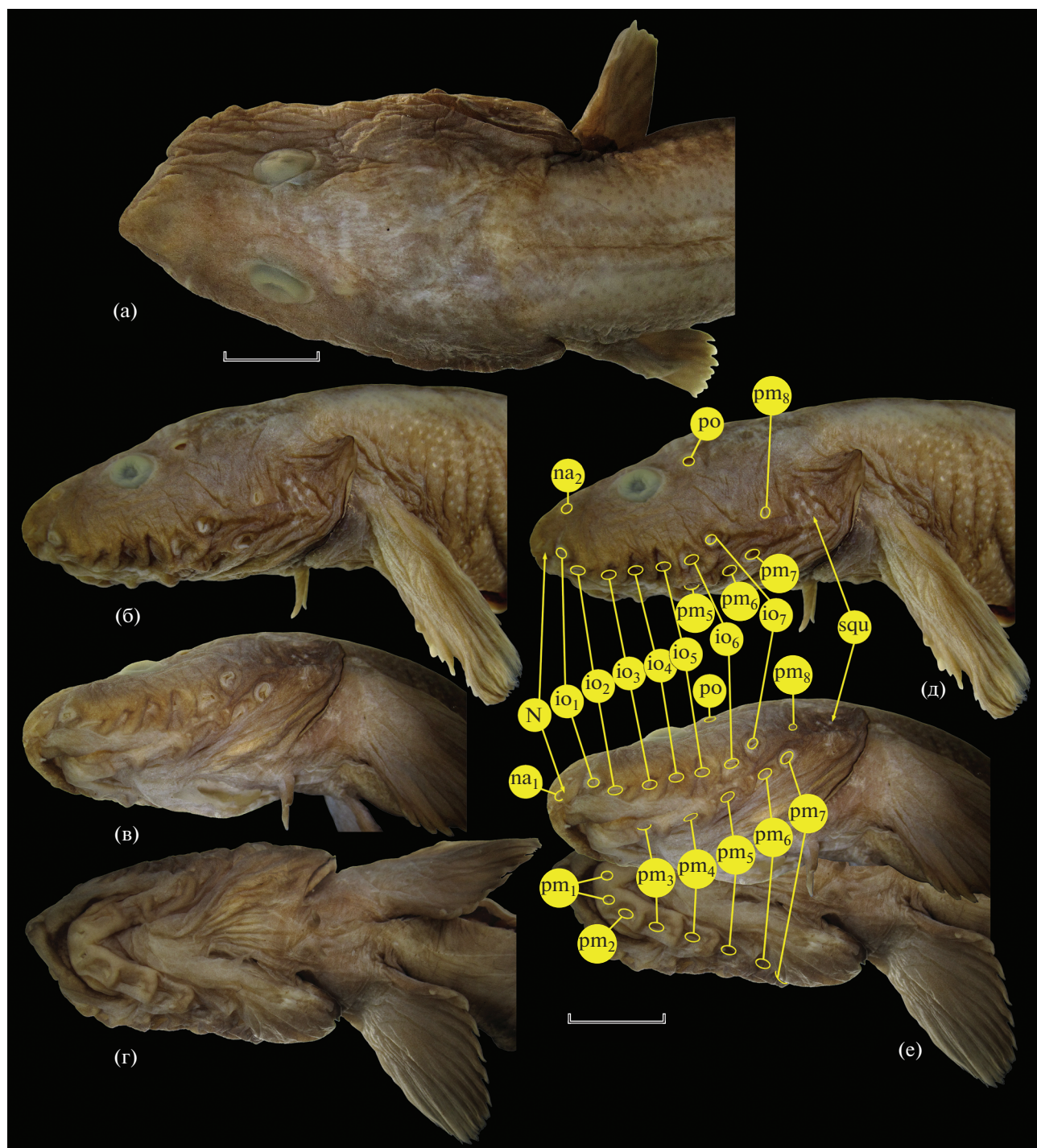
#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

##### *Lycenchelys uschakovi* Andriashev, 1958

(рис. 1–3)

*Lycenchelys uschakovi* Андряшев, 1958. С. 176. Рис. 3 (первоописание). Toyoshima, 1985. Р. 155. Anderson, 1995. Р. 58 (в ключе).

Материал. 1 экз. TL 188 мм (SL 184 мм), 53°05'40"–53°07'00" с.ш., 161°55'20"–161°56'12" в.д., НИС “Академик М. Келдыш”, рейс 22, ст. 2323, трал Сигсби, 4890–4984 м, 16:31–19:40, 10.08.1990 г. Экземпляр в полной сохранности, но рыло примято с правой стороны.



**Рис. 2.** *Lycenchelys uschakovi* TL 188 мм, детали строения головы (а–г – вид соответственно сверху, сбоку, вентролатерально, снизу) и расположение пор сейсмочувствительной системы (д, е). N – трубочка ноздри, squ – участок чешуи на жаберной крышке; поры: io – инфраорбитальные, na – носовые, pm – преоперкуло-мандибулярные, po – заглазничная. Масштаб: а – 4.5, б–е – 8 мм (линейка общая).

Сравнительный материал. Голотип *L. uschakovi*, ЗИН № 34670, TL 259 мм, восточнее о-ва Парамушир, 3960–4070 м, НИС “Витязь”, ст. 2209, 24.06.1953 г. *Lycenchelys antarctica*: ЗИН № 44940 (голотип *L. atacamensis* Andriashev, 1980),

TL 184 мм, Перуанско-Чилийский жёлоб, 05°52' ю.ш., 81°48' з.д., 5300–5320 м, НИС “Академик Курчатов”, ст. 301, 04.11.1968 г.; ЗИН № 48393, 2 экз. TL 141 и 242 мм, 14°45' ю.ш., 76°49' з.д., 4835–5000 м, НИС “Дмитрий Менделеев”, ст. 1656, 20.03.1978 г.



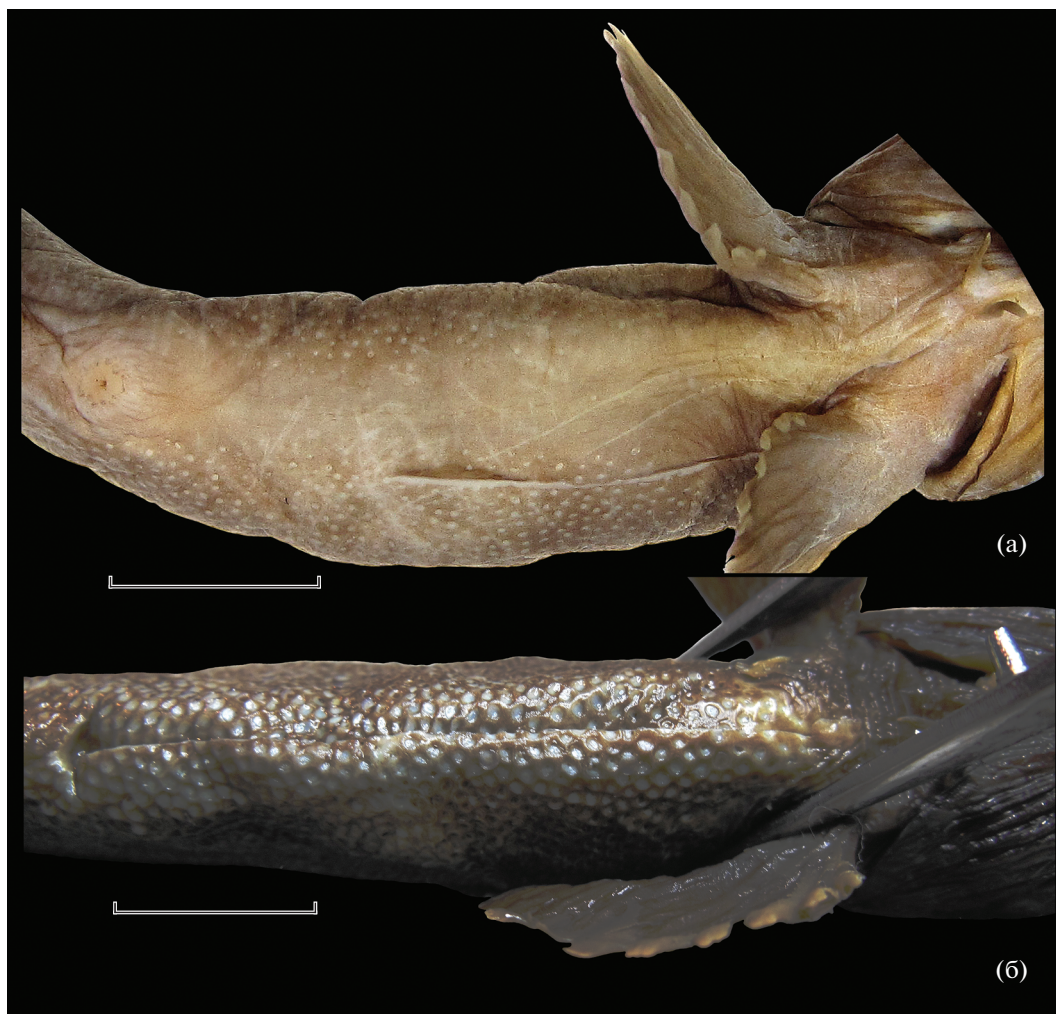


Рис. 3. *Lycenchelys uschakovi*, чешуйный покров брюха: а – экз. TL 188 мм, б – голотип TL 259 мм. Масштаб: а – 10, б – 15 мм.

**Д и а г н о з.** Вид рода *Lycenchelys* с 10–15 свободными *surpneuralia*, 28 туловищными позвонками, одной–двумя посторбитальными порами, без корональной и затылочных пор, с вентральной боковой линией и пигментированным телом. Сплошной чешуйный покров головы отсутствует, но отдельные участки с чешуёй появляются по достижении *SL* по меньшей мере 184 мм. *D* 101, *A* 94–96, *V*2, *vert.* 119–122.

**О п и с а н и е.** *D* 101, *A* 94, *P* 17, *V*2, *C* 11 (6 + 5); *r. br* 6, *sp. br* 14, *pbr* 1; *vert.* 28 + 91 = 119.

Тело сильно удлинённое, наиболее высокое у затылка (11.9 раза в *SL*), спереди почти круглое в сечении, к хвостовому концу сжатое с боков (рис. 1). Голова умеренной величины, 6.8 раза в *SL*, уплощённая, её дорсальный профиль плавно понижается от межглазничной области к круто обрывающейся вершине рыла. Глаз слабо эллиптический (его вертикальный диаметр в 1.14 раза меньше горизонтального), в профиль не достигает дорсаль-

ного контура головы, его горизонтальный диаметр 1.2 раза укладывается в ширине костного межглазничного промежутка (рис. 2а, 2б). Трубочка ноздри, прижатая вперёд, не достигает края верхней губы. Рот нижний, верхняя челюсть нависает перед нижней, назад достигает вертикали переднего края глаза. Верхняя губа мясистая; нижнегубные лопасти крупные, с широко закруглённым свободным краем, начинаются от линии, проходящей через середину первой пары мандибулярных (подбородочных) пор, доходят назад до конца ротовой щели (рис. 2в, 2г). Зубы в челюстях тонкие, заострённые, расставленные, скрыты в массе соединительной ткани, но у симфизов выступающие наружу; озубление *praemaxillaria* однорядное; на нижней челюсти зубы в два ряда у симфиза, далее назад – однорядные. Зубы на *vomer* и *palatina* мелкие, конические, широко расставленные, сокрыты в толстой ткани мягкого нёба. Сошник с двумя зубами на переднем крае головки кости (один зуб в



центре и один — с правой стороны, с левой стороны зубы отсутствуют); на palatina с обеих сторон по три зуба в ряд. Дыхательная перепонка слабо развита. Мягкие ткани крыши ротовой полости складчатые, складки образованы крупными папиллами. Жаберная щель доходит вниз до уровня нижнего края основания *P* и вперёд — до уровня прикрепления *V*. С внутренней стороны жаберного отверстия у нижнего конца жаберной щели имеется маленький мясистый выступ. Жаберных тычинок на первой дуге 3 + 11, из них три самые нижние — в виде маленьких бугорков. Наиболее развитые тычинки в длину в 1.5 раза превышают свою ширину в основании, соизмеримы с длиной промежутка между четвёртой и пятой тычинками. Ложножабра представлена единственным коротким лепестком (изучена только с левой стороны). Оперкулярная лопасть хорошо выражена, сужающаяся к закруглённой вершине (рис. 26).

Поры сейсмодатчиков каналов головы (рис. 2д, 2е) открываются крупными отверстиями, в особенности инфраорбитальные и преоперкуло-мандибулярные (“ноздревидные”). Две носовые (передние супраорбитальные) поры: передняя из них расположена впереди от трубочки ноздри, а задняя — посередине расстояния между вершиной рыла и передним краем глаза. Два ряда свободных невромастов (2 + 3) на вершине рыла между передними носовыми порами соседних сторон. Инфраорбитальных пор семь, все расположены на горизонтальном отрезке костей окологлазничной серии; пятая пора располагается на вертикали заднего края глаза; последняя инфраорбитальная пора расположена на одном уровне с шестой преоперкуло-мандибулярной порой. Преоперкуло-мандибулярных пор восемь, из них четыре на dentale, одна на anguloarticulare и три на graeoregulum; восьмая пора заметно мельче предшествующих, открывается на середине промежутка между задним краем глаза и верхним краем основания *P* на линии, проходящей выше седьмой инфраорбитальной поры на расстоянии половины диаметра последней. С каждой стороны головы присутствует единственная посторбитальная пора, расположенная на вертикали шестой инфраорбитальной поры. Корональная и затылочные поры отсутствуют. Туловищная боковая линия, представленная трудно различимыми свободно сидящими невромастами, начинается от вершины оперкулярной лопасти, полого спускается вниз к вентральному краю тела (до уровня границы средней и нижней трети высоты основания *P*) и пропадает на уровне начала *A*.

Начало *D* расположено позади конца прижатого к телу *P*, примерно посередине между ним и вертикалью начала *A*; первый дорсальный птеригофор, несущий луч, расположен между 16-м и 17-м невральными отростками; первый луч *D* очень мал, шесть передних лучей *D* скрыты в

толще эпаксиальных мышц и соединительной ткани; имеется 10 свободных supraneuralia, из которых первое — вильчатое (вероятно, сформировано слиянием двух элементов), расположено между седьмым и восьмым невральными отростками; крошечный костный элемент (рудимент луча?) различим между 9-м и 10-м свободными supraneuralia; передние два анальных птеригофора расположены впереди вершины первого гемального отростка. Концы лучей *P*, прижатого вперёд, достигают заднего края глаза; дистальный край этого плавника закруглённый, его срединные лучи наибольшие. Длина *V* в 1.25 раза превышает горизонтальный диаметр глаза, эти плавники прикрепляются на вертикали середины промежутка между шестой инфраорбитальной порой и основанием *P*. Анус расположен у начала *A*. Пилорические придатки не развиты.

Чешуя на голове отсутствует, за исключением 7/6 изолированных чешуй на жаберной крышке; совершенно нет чешуи на затылке и вдоль срединно-спинной линии в преддорсальной области, а также на горле, груди и основании *P*. Чешуя полностью отсутствует на брюхе между горизонталями, проходящими через нижние концы оснований *P* правой и левой сторон назад вплоть до начала *A* (рис. 3а). Чешуя не заходит на вертикальные плавники, за исключением их самых задних отделов, где редкие, очень мелкие чешуйки присутствуют по ходу лучей *D* и *A*. Кожа головы подвижная и отчасти складчатая, на теле плотно прикреплённая. Вентральная складка отсутствует.

Окраска фиксированного экземпляра после 30 лет хранения в формалине очень светлая, бежевая, но заметно более тёмная, коричневатая на плавниках, в абдоминальной области и в особенности на боковой и вентральной поверхности головы (рис. 1). Ротовая полость светлая, жаберная — коричневатая; жаберные дуги светлые. Брюшина одноцветно-коричневая. Желудок коричневатый; кишка беловатая, с множественными меланофорами в виде чёрточек в заднем отделе.

Измерения. В % SL: *lc* 14.7, *wc* 7.6, *hc* 5.7, *H* 8.4, *H<sub>A</sub>* 7.6, *IP* 9.2, *IV* 2.7, *hP* 4.6, *IC* 2.5, *aD* 31.5, *aA* 35.3, *aV* 12.5, *ao* 4.4, *oo* 2.2, *ho* 1.9, *io* 2.6, *lmx* 4.4, *lbr* 0.4, *wbr* 0.3, *ibr* 0.4, *lba* 5.4. В % *lc*: *wc* 51.9, *hc* 38.9, *H* 57.4, *H<sub>A</sub>* 51.9, *IP* 63.0, *IV* 18.5, *hP* 31.5, *IC* 16.7, *aD* 214.8, *aA* 240.7, *aV* 85.2, *ao* 29.6, *oo* 14.8, *ho* 13.0, *io* 17.6, *lmx* 29.6, *lbr* 2.8, *wbr* 1.9, *ibr* 2.8, *lba* 37.0.

Сравнительные замечания. Только восемь видов лиценхелов описаны с глубин, превышающих 3000 м (пять из них отмечены в водах Берингова моря и Курило-Камчатской впадины). Все эти виды характеризуются redukcией передней части *D*, так что перед первым несущим луч птеригофором всегда имеются свободные supraneuralia, а наиболее передние лучи *D* скрыты в мягких тканях и не видны снаружи. Различия между этими ви-

дами суммированы в таблице. У всех остальных видов рода редукция передней части *D* не отмечена, за исключением *L. hureaui* (Andriashev, 1979) из батииали Кергеленского района Южного океана, имеющего 0–1 свободных *supraneuralia*, однако этот вид может быть легко отличён по малому числу туловищных позвонков (22), наличию трёх посторбитальных пор и отсутствию *V* (Андряшев, 1979).

Описанный экземпляр проявляет очевидное сходство с *L. uschakovi*, который до сих пор был известен только по голотипу, пойманному в Курило-Камчатской впадине на широте о-ва Парамушир при тралении на глубине 3960–4070 м. Однако некоторые признаки нового экземпляра не согласуются с таковыми у голотипа, в связи с чем его идентификация с этим видом нуждается в доказательствах. Новый экземпляр отличается от голотипа единственной (против двух) посторбитальной порой с каждой стороны головы, полным отсутствием чешуи на брюхе в промежутке между концами оснований *P* и назад до начала *A* (тогда как у голотипа чешуя сплошь покрывает брюхо от линии, соединяющей нижние концы оснований *P*, до начала *A*) (рис. 3), а также отсутствием чешуи в предорсальной области, её слабым развитием на вертикальных плавниках и меньшим числом свободных *supraneuralia* (10 против 15). Число посторбитальных пор является важным признаком в систематике рода: Федоров и Андряшев (1993) даже предпринимали попытку разделить северотихоокеанские виды на группы по данному признаку. Однако внутривидовая изменчивость в числе этих пор не так уж и редка. Так, у абиссального *L. antarctica* отмечена как одна, так и две пары посторбитальных пор, что соответствует различиям, наблюдаемым между голотипом *L. uschakovi* и описываемым здесь экземпляром. Разница в одну–две поры в посторбитальной серии отмечена также для *L. pearcyi* Anderson, 1995, *L. plicifera* и для ряда батииальных видов (Anderson, 1995; Thiel et al., 2018; Kawarada et al., 2020). Кроме того, у голотипа *L. uschakovi* посторбитальные поры не одинаково развиты на разных сторонах головы – справа поры сближены гораздо сильнее, чем слева (Андряшев, 1958. Рис. 3). Это позволяет предполагать, что у данного вида число и положение посторбитальных пор не строго детерминировано. По другим меристическим признакам различия между голотипом *L. uschakovi* и описываемым здесь экземпляром полностью укладываются в известные пределы изменчивости у *L. antarctica*. Так, число свободных *supraneuralia* у *L. antarctica* варьирует от 6 до 16 (Anderson, 1988, 1995), что значительно снижает диагностическую ценность данного признака (а также различий в положении начала видимой снаружи части *D*).

Однако различия в степени развития чешуйного покрова между голотипом *L. uschakovi* и новым экземпляром существенно превышают известные

пределы возрастной и индивидуальной изменчивости по данному признаку среди Lycodinae. У нового экземпляра чешуя совершенно отсутствует на брюхе и по средней линии спины в предорсальной области; редкие, очень мелкие чешуйки присутствуют по ходу лишь самых задних лучей *D* и *A*, тогда как у голотипа брюхо и спина от уровня оснований *P* покрыты чешуёй, на вертикальных плавниках чешуя имеется и в начальной их части (близ оснований), а в задней сплошь покрывает их почти до края. Кроме того, у нового экземпляра абсолютные размеры отдельных чешуек меньше, а сам чешуйный покров гораздо более разрежен (промежутки между чешуйками больше их диаметра, тогда как у голотипа чешуйки почти соприкасаются). Поскольку новый экземпляр мельче голотипа (*TL* 188 против 259 мм), различия в степени развития чешуйного покрова можно было бы расценивать как возрастные, однако они слишком велики для столь консервативного в пределах группы признака. У абиссального вида *L. antarctica*, наиболее близкого к *L. uschakovi* по совокупности морфологических признаков (таблица) и столь же глубоководного, при сходных размерах различия в степени развития чешуи выявлены лишь в передней части брюха. У экземпляров из Перуанско-Чилийского жёлоба, имеющих *TL* 141 и 184 мм, брюхо лишено чешуи до уровня середины длины прижатых к телу *P*, тогда как у более крупной рыбы *TL* 242 мм чешуя доходит вперёд до линии, соединяющей нижние концы оснований *P*. На спине чешуйный покров правой и левой сторон соединяется перед началом *D* у всех рыб, на плавниках чешуя отсутствует, что, по-видимому, характерно для вида в целом. В то же время разреженность чешуи на теле у *L. antarctica* с ростом явственно уменьшается. Анализ литературных данных и экземпляров *L. melanostomias* и *L. sarsii* (Collett, 1871), имеющихся в коллекции ИО РАН, позволяет заключить, что характер изменчивости в развитии чешуи на теле, описанный выше для *L. antarctica*, характерен для рода в целом, а ситуация, наблюдаемая у *L. uschakovi*, если относить к этому виду новый экземпляр, оказывается уникальной. Насколько стабильна подобная задержка в степени очешуения предорсальной области и брюха в онтогенезе *L. uschakovi*, можно будет судить только после поимки новых экземпляров этого вида.

Поскольку за исключением степени развития чешуйного покрова не удалось найти других достоверных различий между голотипом *L. uschakovi* и описанным здесь экземпляром, я считаю последнего конспецифичным данному виду. Новая находка является одной из самых глубоководных для рода – с больших глубин известен лишь *L. antarctica* в Перуанско-Чилийском жёлобе (до 5320 м) (Anderson, 1995).



Признак	Вид, источник информации									
	<i>L. alba</i>	<i>L. albeola</i>	<i>L. antarctica</i>	<i>L. monstrosa</i>	<i>L. pearcyi</i>	<i>L. plicifera</i>	<i>L. uschakovi</i>		<i>L. volki</i>	
	Geistdoerfer et al., 1970; Møller, 1999	Андряишев, 1958	Anderson, 1988, 1995; наши данные	Anderson, 1982a, 1995	Anderson, 1995	Андряишев, 1955; Anderson, 1995	Голотип	экз. TL 188 мм	Андряишев, 1955; наши данные	
<i>D</i>	115–120	127	102–116	111–118	118–124	110–115	101	101	113	
<i>A</i>	110–116	109	98–112	98–108	104–109	99–102	96	94	101	
<i>vert.</i>	133–141	133	120–138	124–132	128–134	122–126	122	119	126	
<i>vert. abd.</i>	25–29	27	26–29	26–30	27–30	28–30	28	28	30	
Число свободных <i>supraneurialia</i>	10–12	2*	6–16	1–7	1–3	5–6	15	10	7	
Корональная пора	–	–	–	–	+ или –	–	–	–	+	
Число посторбитальных пор	2	2	1–2	1***	1–2	1–2	2	1	2	
Чешуя на голове	–	–	–	–	–	–	Единичная на затылке, шеке и жаберной крышке		–	
Чешуя на брюхе	+	+	+	+	+	+	+	–	+	
Складка кожи по средней линии брюха	–	–	–	–	+	+	–	–	–	
Туловищная боковая линия	Двойная	Дорсальная	Вентральная	Двойная	Вентральная	Двойная	Вентральная	Вентральная	Вентральная	
Пигментация тела	–	–	+	+	+	+	+	+	+	
Географическое распространение	Северная Атлантика	Курило-Камчатский жёлоб	Антарктика и Перуанско-Чилийский жёлоб	От Калифорнии до Панамы	От Орегона до Мексики	Алеутский и Курило-Камчатский жёлоб	Курило-Камчатский жёлоб	Курило-Камчатский жёлоб	Берингово море	

**Примечание.** “+” – есть, “–” – нет; \* – последующие пять птеригиофоров несут короткие слабые лучи, скрытые в тканях и не определяемые снаружи; \*\* в первоописании эта пора указана в тексте, но не изображена на рисунке (Андряишев, 1955. Рис. 14); \*\*\* у одного из 13 исследованных экземпляров с одной стороны посторбитальная пора двойная (Anderson, 1995).



Рис. 4. *Lycenchelys melanostomias* TL 103 мм, общий вид.

### *Lycenchelys melanostomias* Toyoshima, 1983

(рис. 4, 5)

*Lycenchelys melanostomias* Toyoshima, 1983. P. 271. Pl. 157. Figs. 25–27 (первописание). Toyoshima, 1985. P. 170. Figs. 26, 27, 31I. Hatooka, 2002. P. 1032 (в ключе). Imamura et al., 2004. P. 84. Figs. 1–3. Tabl. 1. Kawarada et al., 2020. P. 27. Figs. 21–24. Tabl. 6.

*Lycenchelys brevimaxillaris* Toyoshima, 1985. P. 174. Figs. 29, 30, 31K (первописание). Hatooka, 2002. P. 1033 (в ключе). Imamura et al., 2004. P. 84 (синонимия с *L. melanostomias*). Imamura et al., 2005. P. 2. Figs. 1–3. Tabl. 1.

*Lycenchelys parini* Федоров, 1995. С. 126. Рис. 1, 2 (первописание). Kawarada et al., 2020. P. 32. Fig. 25 (сравнение с *L. melanostomias*, фотография голо- типа плохого качества) (**syn. nov.**).

Материал. 2 экз. TL 56 и 103 мм (SL 54 и 100 мм), 50°31' с.ш., 155°18' в.д., НИС “Академик М. Келдыш”, рейс 11А, ст. 1413, проба № 5, трал Сигсби, 792–804 м, 23:00–23:35, 04.07.1986 г.

Диагноз. Вид рода *Lycenchelys* без свободных supraneurals, с 22–25 туловищными позвонками, четырьмя–пятью посторбитальными порами, двумя (редко одной) порами в затылочной комиссуре, имеющий корональную пору, вентральную боковую линию (иногда различимую только в начальной части) и однотонно пигментированное тело. Чешуя на голове, на основании, перепонке и лучах *P* отсутствует. Оперкулярная лопасть развита. *D* 112–120, *A* 98–107, *V* 3, *vert.* 117–125.

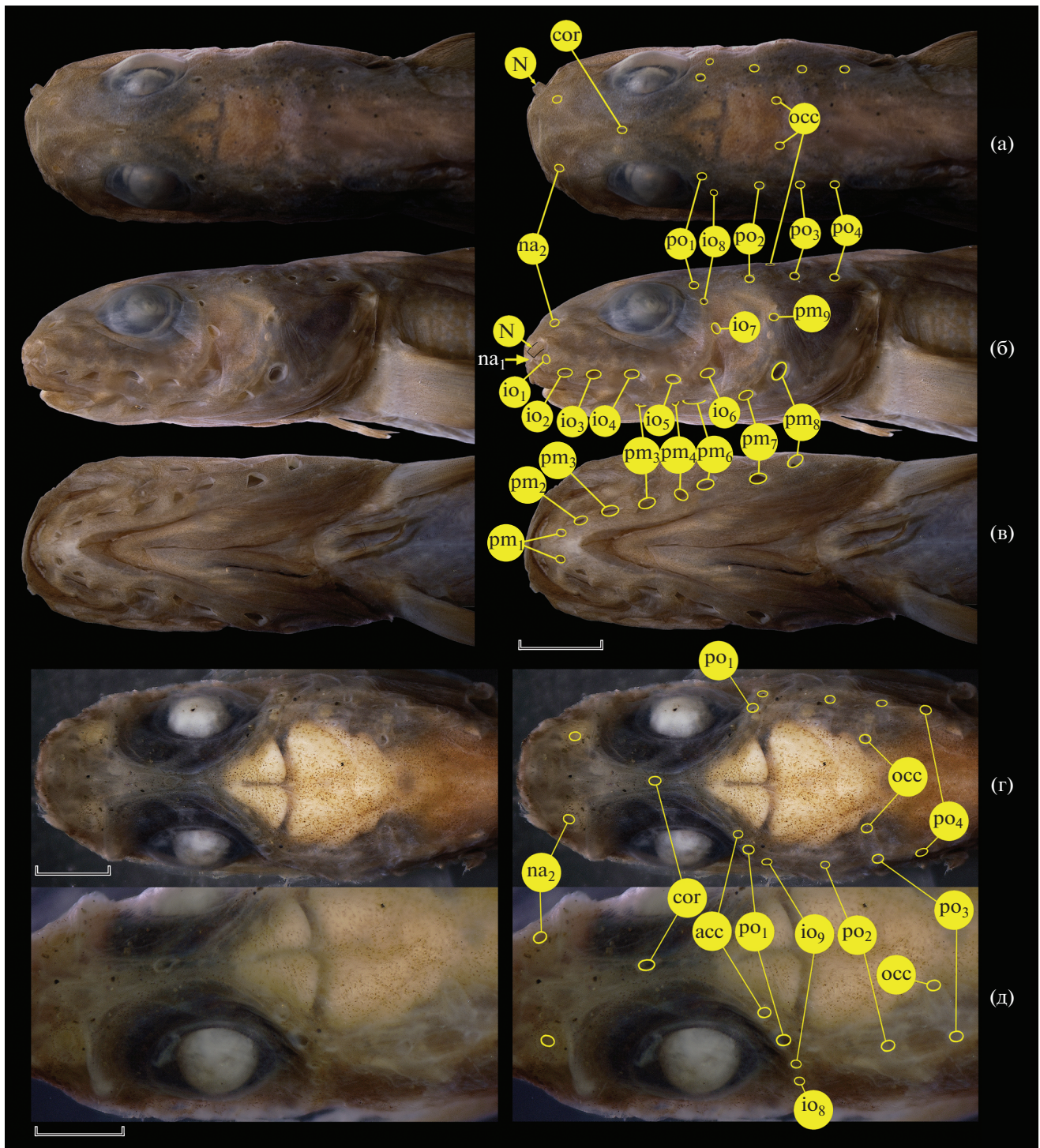
Описание. TL 103 мм. *D* 118, *A* 101, *C* 10, *P* 15, *V* 3; *r. br* 6, *sp. br* 12, *pbr* 3; *vert.* 22 + 99 = 121.

Тело тонкое, удлинённое, наиболее высокое у затылка (16.7 раза в *SL*), в туловищной части слабо, в хвостовой – сильно сжатое с боков (рис. 4). Голова 7.4 раза в *SL*, почти на всём протяжении равномерно высокая, лишь впереди от орбит её дорсальный профиль слабо наклонный; вершина рыла круто обрезанная. Глаз эллиптический (его вертикальный диаметр в 1.4 раза меньше горизонтального), не достигает дорсального профиля головы, его горизонтальный диаметр в 1.4 раза превышает ширину костного межглазничного промежутка (рис. 5а, 5б). Трубочка ноздри короткая, немного не достигает верхнего края верхней губы. Рот умеренной величины, верхняя челюсть оканчивается на вертикали переднего края зрачка, задний конец ротовой щели немного не достигает

вертикали переднего края глаза (примерно вдвое ближе к глазу, чем к заднему краю носовой трубочки). Губы мясистые, лопасти нижней губы доходят вперёд до уровня первой (подбородочной) пары мандибулярных пор (рис. 5в). Зубы на челюстях мелкие, конические: на praemaxillare однорядные, на dentale близ симфиза в два ряда, далее назад – в один; зубы на сошнике мелкие, конические, устроенные в поперечный ряд, числом восемь; на нёбных костях справа один, слева два ряда очень мелких трудно различимых зубов. Мягкое нёбо с продольными рядами хорошо разобшённых, отчётливо выступающих мелких папилл. Жаберных тычинок на первой дуге 2 + 10, из них самая верхняя и самая нижняя слабо развиты; тычинки короткие и широкие, расстояние между наиболее развитыми тычинками соизмеримо с их длиной. Нижний конец жаберной щели слегка не достигает горизонтали нижнего конца основания *P*. Оперкулярная лопасть вполне развита (рис. 5б).

В сейсмодатированной системе головы (рис. 5а–5в) две передние надглазничные (носовые) поры, из которых первая расположена между ноздрей и верхней губой, а вторая чуть позади основания трубочки ноздри, на одной вертикали с первой инфраорбитальной порой. Задняя надглазничная пора (по: Федоров, 1995. С. 127) или дополнительная пора (additional pore – по: Kawarada et al., 2020. P. 30) с обеих сторон отсутствует. Четыре заглазничные поры, из которых первая, расположенная у задневерхнего края глаза, отстоит от равнорасставленных последующих на промежуток в 1.5 раза больший, чем расстояние между второй и третьей заглазничной порами. Имеется непарная корональная пора, расположенная на уровне середины промежутка между вертикалями передних краёв глаза и зрачка. В затылочной комиссуре две поры. Инфраорбитальных пор восемь: в горизонтальной части подглазничного канала шесть очень крупных ноздревидных пор, в вертикальной (позади орбиты) – две более мелкие округлые поры. Преоперкуло-мандибулярных пор девять, большинство их тоже открывается очень крупными отверстиями (со второй по восьмую – ноздревидные), девятая (последняя) – самая мелкая, округлая. Восьмая пора преоперкуло-мандибулярного канала расположена на уровне шестой, девятая – чуть выше горизонтали верхнего края седьмой инфраорбитальной поры; пятая пора несколько развёрнута поперёк хода канала. Туловищ-





**Рис. 5.** *Lycenchelys melanostomias* TL 103 (а–в) и 56 (г, д) мм; детали строения головы и расположение пор сейсмочувствительной системы, вид: а, г – сверху; б, в, д – соответственно сбоку, снизу, дорсолатерально. асс, сог, осс – соответственно дополнительная (задняя надглазничная), корональная и затылочные поры; ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб: а–в – 3 (линейка общая); г, д – 0.75 мм.

ная боковая линия (в виде поверхностного ряда невромастов) прослеживается только в самой начальной части туловища, довольно резко спускается от уровня верхнего края жаберного отвер-

стия к середине длины прижатого к телу *P*, далее назад неразличима.

Начало *D* немного отстоит от вертикали основания *P* (примерно на величину интервентраль-

ного промежутка). Первый дорсальный птеригофор расположен в промежутке между четвёртым и пятым невральными отростками, свободных *supraneurialia* нет, но около пяти передних лучей *D* укорочены и скрыты в коже. Плевральные рёбра развиты с третьего по 22-й позвонки; перед гемальным отростком 23-го позвонка три анальных птеригофора, первый из них без луча (или его луч сильно редуцирован, на рентгенограмме не различим). Шестой–восьмой лучи *P* наибольшие, вершины лучей с 9-го по 15-й утолщены и отчётливо выступают из межлучевой перепонки. Будучи прижатым вперёд, *P* достигает своим концом вертикали середины глаза. *V* прикрепляются на середине промежутка между вертикалями нижнего конца жаберной щели и основания *P*. Длина *V* в 1.1 раза превышает горизонтальный диаметр глаза. Чешуя на теле хорошо развита, отсутствует на голове, в преддорсальной области, на истмусе, основании *P* и вокруг *V*; на брюхе чешуя менее заметна и более разрежена, доходит вперёд до линии, соединяющей нижние концы основания *P*. По среднебрюшной линии от уровня нижнего края основания *P* до ануса проходит чёткая утолщённая светлая полоса, однако не образующая складки. Анус расположен у начала *A*. Два коротких супротивно расположенных пилорических придатка.

Измерения. В % *SL*: *lc* 13.5, *wc* 5.5, *hc* 5.5, *H* 6.0, *H<sub>A</sub>* 5.0, *IP* 9.0, *IV* 3.0, *hP* 3.2, *IC* 3.0, *aD* 15.0, *aA* 31.0, *aV* 10.0, *ao* 2.5, *oo* 2.8, *ho* 2.0, *io* 2.0, *lmx* 3.0, *lbr* 0.5, *wbr* 0.2, *ibr* 0.5, *lba* 4.5. В % *lc*: *wc* 40.7, *hc* 40.7, *H* 44.4, *H<sub>A</sub>* 37.0, *IP* 66.7, *IV* 22.2, *hP* 23.7, *IC* 22.2, *aD* 111.1, *aA* 229.6, *aV* 74.1, *ao* 18.5, *oo* 20.4, *ho* 14.8, *io* 14.8, *lmx* 22.2, *lbr* 3.7, *wbr* 1.5, *ibr* 3.7, *lba* 33.3.

Окраска фиксированного экземпляра светлая, кофейно-коричневая; нижняя поверхность головы, *P*, *V* и дистальные края непарных плавников тёмно-коричневые, выступающие утолщённые концы лучей нижней половины *P* светлые (рис. 4); жаберно-ротовая полость и брюшина тёмные, верхняя сторона языка тёмная, нижняя – светлая; желудок и кишечник светлые с участками тёмно-коричневой пигментации.

Малёк *TL* 56 мм (рис. 5г, 5д). Число лучей в вертикальных плавниках и границу между туловищными и хвостовыми позвонками определить не удалось из-за недостаточной разрешающей способности рентгенограммы. *Vert.* 123. Тело более тонкое, его максимальная высота 21.6 раза укладывается в *SL*. Голова 7.2 раза в *SL*, дорсальный профиль рыла более пологий, чем у большего экземпляра. Глаз очень большой, сильно вытянутый продольно (его горизонтальный диаметр в 1.8 раза превышает вертикальный), костный межглазничный промежуток узкий, в 5.5 раза меньше горизонтального диаметра глаза. Нёбные зубы однорядные. С правой стороны имеется хорошо развитая дополнительная (задняя надглазничная) пора (сле-

ва отсутствует). Корональная пора расположена на уровне переднего края зрачка. Инфраорбитальных пор девять (в горизонтальном отделе семь пор). Первый дорсальный птеригофор расположен между третьим и четвёртым невральными отростками. Отогнутый вперёд *P* немного заходит своим концом за передний край зрачка. Чешуя и боковая линия не различимы. Остальные признаки этого малька соответствуют описанным для экземпляра *TL* 103 мм.

Измерения. В % *SL*: *lc* 13.9, *wc* 4.6, *hc* 4.3, *H* 4.6, *H<sub>A</sub>* 3.2, *IP* 12.0, *IV* 3.7, *hP* 3.2, *IC* 3.7, *aD* 15.7, *aA* 29.6, *aV* 11.1, *ao* 2.8, *oo* 5.1, *ho* 2.8, *io* 0.9, *lmx* 4.6. В % *lc*: *wc* 33.3, *hc* 30.7, *H* 33.3, *H<sub>A</sub>* 23.3, *IP* 86.7, *IV* 26.7, *hP* 23.3, *IC* 26.7, *aD* 113.3, *aA* 213.3, *aV* 80.0, *ao* 20.0, *oo* 36.7, *ho* 20.0, *io* 6.7, *lmx* 33.3.

Сравнительные замечания. Идентификация описанных экземпляров требует обсуждения реальности различий между номинальными видами *L. parini* и *L. melanostomias*, так как они с равным основанием могут быть отнесены и к тому, и к другому виду. Федоров (1995) описал *L. parini* по единственному экземпляру *TL* 164 мм, пойманному у тихоокеанского побережья о-ва Итуруп (Курильские о-ва) на глубине 800 м. В первоописании в качестве уникальной особенности *L. parini* он указал наличие пары задних заглазничных пор, предположив, однако, что такое же строение сейсмосенсорной системы имеет *L. melanostomias*. Действительно, у одного из 42 исследованных экземпляров *L. melanostomias* также была обнаружена пара заглазничных пор (Kawarada et al., 2020. Fig. 22D). Из исследованных мною рыб у более крупного экземпляра эти поры отсутствуют, а у меньшего задняя заглазничная пора присутствует лишь с правой стороны. Это позволяет предполагать, что наличие данных добавочных пор является редкой абберрацией и не имеет диагностического значения.

Следует также оговорить сходство между указанными номинальными видами по положению пятой и шестой преоперкуло-мандибулярных пор. Действительно, на рисунке голотипа *L. melanostomias* (Toyoshima, 1983. Figs. 25, 27. Pl. 157; 1985. Fig. 27B) продольные диаметры отверстий этих пор развёрнуты поперёк простираения самого канала, как и у голотипа *L. parini*, однако на рисунке *L. brevimaxillaris* (Toyoshima, 1985. Fig. 30C) эти поры изображены в обычном положении. Конспецифичность *L. brevimaxillaris* и *L. melanostomias* была убедительно показана Имамурой с соавторами (Imamura et al., 2004, 2005). У изученных рыб только отверстие пятой поры несколько развёрнуто поперёк хода канала, подобно тому, как это изображено для *L. melanostomias* (Kawarada et al., 2020. Fig. 22A). По-видимому, изменчивость этого признака существенно ограничивает его диагностическое значение.



Федоров (1995) привёл семь признаков, по которым можно отличить *L. parini* от *L. melanostomias*, однако после переописания последнего вида и сведения в его синонимы *L. brevimaxillaris* только первый из этих признаков (положение боковой линии) сохранил своё значение, тогда как остальные полностью уложились в пределы индивидуальной изменчивости японских популяций *L. melanostomias* (Imamura et al., 2004, 2005; Kawarada et al., 2020). Указанная для *L. parini* медиолатеральная боковая линия действительно резко отличает этот вид от *L. melanostomias*, имеющего вентральную боковую линию. Однако корректность оценки данного признака у голотипа *L. parini* вызывает сомнение. По моей просьбе М.В. Назаркин (ЗИН РАН) изучил боковую линию у голотипа *L. parini* и обнаружил следующее: “боковая линия практически неразличима – видны передние невромасты, идущие от задней посторбитальной поры вниз сразу позади основания *P*, за ним различимы три–четыре невромаста в линии, направленной вниз и назад” (личное сообщение 23.12.2020 г.). Таким образом, положение боковой линии у голотипа *L. parini* ничем не отличается от наблюдаемого у исследованных мной экземпляров и от изображения, приведённого Тоёшимой (Toyoshima, 1985. Fig. 31K) для *L. brevimaxillaris*, и нет никаких доказательств, что она действительно была медиолатеральной.

Наконец, комментарий требует ещё одна характеристика – пигментация желудка, по которой Тоёшима (Toyoshima, 1985) различал свои номинальные виды *L. brevimaxillaris* и *L. melanostomias* (светлая у первого и тёмная у второго). Имамура с соавторами (Imamura et al., 2004) указали, что и у *L. melanostomias* желудок светлый. В первоописании *L. parini* этот признак не охарактеризован, по наблюдениям М.В. Назаркина (личное сообщение 23.12.2020 г.), желудок, по-видимому, не пигментирован, очень слабые следы пигментации прослеживаются лишь в пилорической области. У исследованного экземпляра *TL* 103 мм (малёк *TL* 56 мм не вскрывался) желудок с отдельными участками коричневой пигментации, и можно ожидать значительную индивидуальную изменчивость в развитии таких участков.

Таким образом, не находится ни одного признака, по которому можно было бы уверенно разделить номинальные виды *L. parini* и *L. melanostomias*, и признаки голотипа первого вида и описанных здесь экземпляров от Северных Курил полностью укладываются в характеристику *L. melanostomias* из вод Японии в последних работах по этому виду (Imamura et al., 2004, 2005; Kawarada et al., 2020). На этом основании я считаю указанные номинальные виды конспецифичными.

Малёк *TL* 56 мм заметно отличается по ряду габитуальных особенностей от более крупной рыбы. Насколько мне известно, столь мелкие экземпляры лиценхелов в литературе никогда не описыва-

лись. Исследованный малёк характеризуется меньшей длиной головы, меньшей высотой головы и тела, более длинными парными плавниками и в особенности более крупным, продольно вытянутым глазом с очень узким межглазничным промежутком по сравнению с экземпляром *TL* 103 мм. Чешуя у него ещё не выражена. Вместе с тем по развитию озубления и пор сейсмодатчика системы малёк *TL* 56 мм не имеет существенных отличий от более крупных рыб. Поры сейсмодатчиков каналов несколько мельче, а их просветы, наоборот, шире, чем у экземпляра *TL* 103 мм, и промежуток между затылочными порами заметно более широкий (рис. 5а, 5г), но в остальном отличий не наблюдается. Интересно отметить, что дополнительная (задняя надглазничная) пора появляется уже при столь малых размерах – это позволяет заключить, что даже непостоянные поры у лиценхелов формируются очень рано.

Ранее *L. melanostomias* указывался только от побережья Японии, где он известен для вод у охотоморского и тихоокеанского побережья о-ва Хоккайдо от префектуры Аомори до префектуры Ибараки на глубинах 425–1440 м (Kawarada et al., 2020). Голотип *L. parini* был пойман в Курило-Камчатской впадине близ о-ва Итуруп (44°39′ с.ш., 149°02′ в.д.) на глубине 800 м. Новая находка, сделанная у охотоморского побережья о-ва Парамушир, расширяет известный ареал вида далее к северу и позволяет предполагать, что он может населять воды как охотоморского, так и тихоокеанского побережья Курильской гряды на всем её протяжении.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен М.В. Назаркину (ЗИН РАН) и М.Э. Андерсону (M.E. Anderson, Makhanda, South Africa) за предоставление сравнительных материалов и обсуждение.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья частично поддержана (изучение онтогенетической изменчивости) Российским научным фондом, грант № 19-14-00026.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1955. Обзор угревидных ликодов [*Lucenchelys* Gill (Pisces, Zoarcidae) и близкие формы] морей СССР и сопредельных вод // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 18. С. 349–384.
- Андряшев А.П. 1958. Добавление к обзору угревидных ликодов (*Lucenchelys* Gill) с описанием трех новых видов из Курило-Камчатской впадины // Вопр. ихтиологии. Вып. 11. С. 171–180.
- Андряшев А.П. 1979. О первом нахождении рыб семейства Zoarcidae и Liparidae у острова Кергелен // Биология моря. № 6. С. 28–34.

- Федоров В.В. 1995. *Lycenchelys parini* sp. nova (Perciformes: Zoarcidae) с батимальных глубин Курило-Камчатской впадины // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 1. С. 126–129.
- Федоров В.В., Андрияшев А.П. 1993. *Lycenchelys makushok* sp. nova (Perciformes, Zoarcidae) с батимальных глубин Курило-Камчатской впадины // Там же. Т. 33. № 1. С. 133–136.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holoscephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Anderson M.E. 1982a. A new eelpout (Teleostei: Zoarcidae) from the eastern tropical Pacific Ocean // Bull. Mar. Sci. V. 32. № 1. С. 207–212.
- Anderson M.E. 1982b. Revision of the fish genera *Gymnelus* Reinhardt and *Gymnelopsis* Soldatov (Zoarcidae), with two new species and comparative osteology of *Gymnelus viridis* // Natl. Mus. Can. Publ. Zool. № 17. P. 1–76.
- Anderson M.E. 1988. Studies on the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) of the southern hemisphere: I. The Antarctic and subantarctic regions // Biology of the Antarctic Seas XIX. Antarctic Res. Ser. V. 47. P. 59–113. <https://doi.org/10.1029/AR047p0059>
- Anderson M.E. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. № 60. 120 p.
- Anderson M.E. 1995. The eelpout genera *Lycenchelys* Gill and *Taranetzella* Andriashev (Teleostei: Zoarcidae) in the eastern Pacific, with descriptions of nine new species // Proc. Calif. Acad. Sci. V. 49. № 2. P. 55–113.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.) 2021. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 03/2021).
- Geistdoerfer P., Hureau J.C., Rannou M. 1970. Deux poissons abyssaux nouveaux capturés dans l'atlantique nord et est: *Bathytyphlops azorensis* n. sp. (Ipnopidae) et *Lycenchelys labradorensis* n. sp. (Zoarcidae) // Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Ser. 2. V. 42. № 3. P. 452–459.
- Hatooka K. 2002. Zoarcidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1028–1044, 1581–1583.
- Imamura H., Machida Y., Ohta S. 2004. *Lycenchelys melanostomias* Toyoshima, 1983, a senior synonym of *L. brevimaxillaris* Toyoshima, 1985 (Teleostei: Zoarcidae) // Ichthyol. Res. V. 51. № 1. P. 84–88. <https://doi.org/10.1007/s10228-003-0194-2>
- Imamura H., Shinohara G., Shiogaki M. 2005. Rediscovery of the type specimens of *Lycenchelys brevimaxillaris* (Actinopterygii: Perciformes: Zoarcidae) with taxonomic notes on the species // Species Divers. V. 10. № 1. P. 1–6. <https://doi.org/10.12782/specdiv.10.1>
- Kawarada S., Imamura H., Narimatsu Y., Shinohara G. 2020. Taxonomic revision of the genus *Lycenchelys* (Osteichthyes: Zoarcidae) in Japanese waters // Zootaxa. V. 4762. № 1. P. 1–66. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4762.1.1>
- Møller P.R. 1999. Taxonomic status of the western North Atlantic eelpout, *Lycenchelys paxillus* (Goode & Bean, 1879) (Pisces, Zoarcidae) // Ichthyol. Res. V. 46. № 3. P. 323–328.
- Peden A.E., Anderson M.E. 1978. A systematic review of the fish genus *Lycodapus* (Zoarcidae) with description of two new species // Can. J. Zool. V. 56. № 9. P. 1925–1961. <https://doi.org/10.1139/z78-262>
- Thiel R., Knebelsberger T., Eidus I. 2018. Description and DNA barcoding of *Lycenchelys lenzeni*, a new species of eelpout (Perciformes: Zoarcidae) from the deep sea off the Kuril Archipelago // Zootaxa. V. 4370. № 1. P. 45–56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4370.1.3>
- Toyoshima M. 1983. Zoarcidae // Fishes from the North-Eastern seas of Japan and Okhotsk Sea off Hokkaido. The intensive research of unexploited fishery resources on continental slopes. Tokyo: JFRCA. P. 136–149, 208–210, 258–277, 329–335.
- Toyoshima M. 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 32. № 2. P. 131–243.