

УДК 597.317.1(265.5)

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ЭКОЛОГИИ И БИОЛОГИИ *ARCTORAJA SEXOCULATA* (ARHYNCHOBATIDAE) ИЗ РАЙОНА КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2023 г. Ю. К. Курбанов^{1, 2, *}, А. В. Виноградская^{1, 2}

¹Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, Россия

²Камчатский государственный технический университет — КамчатГТУ, Петропавловск-Камчатский, Россия

*E-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru

Поступила в редакцию 14.12.2022 г.

После доработки 20.01.2023 г.

Принята к публикации 24.01.2023 г.

Приведены первые сведения о встречаемости, экологии и биологии *Arctoraja sexoculata* у средних Курильских островов. Установлено, что в данном районе он является постоянным объектом прилова при траловом промысле командорского кальмара *Berryteuthis magister*. Поимки *A. sexoculata* были локализованы у островов Кетой и Симушир, а также на траверзе пролива Дианы на глубинах 250–490 м при температуре воды у дна 1.8–2.5°C. Предположительно вид относится к мезобентальному ихтиоцену. В уловах *A. sexoculata* был представлен особями длиной 26–90 см и массой 0.1–5.6 кг. По-видимому, вид впервые созревает при достижении возраста 8–9 лет и более, максимальная продолжительность его жизни составляет 16 лет. Особи длиной 50–90 см являются хищниками, потребляющими преимущественно головоногих моллюсков и рыб. Реже среди кормовых объектов были отмечены изоподы и гребневики.

Ключевые слова: *Arctoraja sexoculata*, Arhynchobatidae, распространение, встречаемость, экология, размеры, возраст, питание, Курильские острова.

DOI: 10.31857/S0042875223040197, **EDN:** RNYDVA

Долгое время считали (Дудник, Долганов, 1992; Орлов, 1998а; Долганов, Тупоногов, 1999; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Парин и др., 2014; Love et al., 2021), что ихтиофауна вод, прилегающих к Курильским о-вам, включает 14 видов скатов семейства Arhynchobatidae, в целом широко распространённых в Северной Пацифике. Однако в 2020 г. была опубликована работа Мисавы с соавторами (Misawa et al., 2020), в которой представлено описание нового представителя этого семейства — *Arctoraja sexoculata*¹, обнаруженного в тихоокеанских водах средней части Курильского архипелага.

О протяжённости ареала, а также биологии и экологии *A. sexoculata* почти ничего неизвестно. На текущий момент он считается локальным эн-

демиком и известен лишь по 39 экз., пойманным на глубине 150 м у о-ва Симушир (Gordeev, Polyakova, 2020; Misawa et al., 2020; Rigby et al., 2021).

В ходе мониторинговых работ в апреле–мае 2022 г. в районе Средних Курил первым автором настоящего сообщения было установлено, что *A. sexoculata* являлся регулярным объектом прилова при траловом промысле командорского кальмара *Berryteuthis magister* (рис. 1). В результате был собран материал, который позволил впервые охарактеризовать встречаемость *A. sexoculata*, а также обсудить некоторые стороны его экологии и биологии. Это и является целью предлагаемой работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены на рыболовном траулере морозильном “Антарес” (ООО “Росрыбфлот”) в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г. Проанализированы результаты 19 тралений на глубинах 250–496 м. В качестве орудия лова использовали донный трал Selstad 810 msk Streamline с вертикальным и горизонтальным раскрытием соответственно 12.6

¹ Изначально *A. sexoculata* был описан в роде *Bathyraja* и включён в состав подрода *Arctoraja* вследствие близости к видам группы *parmifera* (Misawa et al., 2020). Однако ранее (Orr et al., 2011; Spies et al., 2011) по морфологическим и молекулярно-генетическим данным были выявлены отличительные особенности таксонов этого подрода, что позволило повысить его ранг до родового. В связи с этим исследуемый вид включён в род *Arctoraja* (Fricke et al., 2023).



Рис. 1. *Arcistotajia sexoculata* TL 60 см (неполовозрелый самец) из тихоокеанских вод у средних Курильских о-вов; вид соответственно сверху (а) и снизу (б).

Таблица 1. Видовой состав и количественные показатели уловов скатов семейства Arhynchobatidae в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.

Вид	Частота встречаемости, %	Глубина поймок, м	Доля в уловах по массе, %		
			min	max	<i>M</i>
<i>Arctoraja sexoculata</i>	89.5	250–490	0.04	3.42	0.52
<i>Bathyrāja aleutica</i>	21.1	315–480	0.04	0.20	0.09
<i>B. maculata</i>	5.3	250		0.07	
<i>B. matsubarae</i>	52.6	300–496	0.02	1.26	0.27
<i>B. violacea</i>	42.1	300–488	0.04	0.78	0.30

Примечание. min, max — соответственно минимальное и максимальное значение; здесь и в табл. 2: *M* — среднее значение.

и 37.6 м и размером ячеи в кутцевой части 110 мм. Принимая во внимание, что промысловые работы были ориентированы на лов командорского кальмара, в куток дополнительно вшили мелкочейную вставку (30 мм). Скорость судна во время тралений варьировала от 2.3 до 3.9 (в среднем — 3.2) узлов.

Всего было собрано 114 экз. *A. sexoculata*. Видовую идентификацию особей проводили согласно работе Мисавы с соавторами (Misawa et al., 2020). В ходе биологического анализа измеряли абсолютную длину (*TL*) и ширину диска (Hubbs, Ishiyama, 1968; Долганов, Тупоногов, 1999), проводили индивидуальные взвешивания, а также визуально определяли пол. Помимо этого 34 экз. подвергли вскрытию для последующего установления степени наполнения желудка и состава пищи. В качестве регистрирующих структур для определения возраста отбирали позвонки, расположенные перед началом хвостовой части тела.

Для выявления связи массы тела *A. sexoculata* с его длиной использовали уравнение степенной зависимости: $W = aTL^b$, где *W* — масса, *a* — константа, *b* — степенной коэффициент (Винберг, 1971). Возраст определяли подсчётом годовых колец, которые визуализировали методом окрашивания декальцинированных позвонков в 1%-м спиртовом растворе бриллиантового зелёного с последующей термической обработкой (Виноградская и др., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В уловах тралений у средних Курильских о-вов было встречено пять видов скатов семейства Arhynchobatidae, среди которых *A. sexoculata* доминировал по частоте встречаемости (89.5%) и доле по массе (0.52%) (табл. 1).

Места поймок *A. sexoculata* были локализованы у о-вов Кетой и Симушир, а также на траверзе пролива Дианы (рис. 2). Заметим, что севернее 46°45' с.ш. этот вид ранее не отмечали (Gordeev, Polyakova, 2020; Misawa et al., 2020). В целом подобная узкоареальная эндемичность для скатов семейства Arhynchobatidae не является исключе-

нием. Известно (Stevenson et al., 2004; Orr et al., 2011), что в северной части Тихого океана обитают два вида рода *Bathyrāja* (*B. mariposa* и *B. panthera*), также имеющие малую область распространения, населяя только воды, прилегающие к западной части Алеутской гряды.

Глубина поймок *A. sexoculata* варьировала от 250 до 490 (в среднем 353.7) м, что значительно расширяет известную границу (Misawa et al., 2020) вертикального распространения вида (150 м). Учитывая высокую частоту встречаемости *A. sexoculata* в указанном диапазоне глубин, предварительно его можно отнести к мезобентальному ихтиоцелу. Подчеркнём, что принадлежность к данной экологической группировке свойственна значительному числу видов скатов, обитающих в Северной Пацифике, где они концентрируются преимущественно в верхних отделах материкового склона (McEachran, Miyake, 1990; Орлов, 1998а; Долганов, 1999; Фатыхов и др., 2000; Фёдоров, 2000; Орлов, Токранов, 2005; Орлов и др., 2006; Антоненко и др., 2007; Orlov, Tokranov, 2010, 2019; Парин и др., 2014; Grigorov et al., 2015, 2022; Григоров и др., 2017; Панченко и др., 2017; Orlov, Volvenko, 2022).

О температурных условиях обитания *A. sexoculata* до настоящего времени ничего известно не было. В ходе наших исследований его отмечали при температуре воды у дна 1.8–2.5°C. Исходя из этого, можно предполагать, что исследуемый вид является stenotherмным, отдавая предпочтение водным массам с относительно стабильными термическими условиями.

Какая-либо информация о биологических показателях *A. sexoculata* в литературе отсутствует, за исключением того, что он может достигать длины ~81 см, а ширина диска не превышает 55 см (Misawa et al., 2020). В ходе наших исследований установлено, что размеры *A. sexoculata* могут быть несколько больше. В уловах присутствовали особи *TL* от 26 до 90 см, а их масса варьировала в пределах 0.1–5.6 кг. Среди как самок, так и самцов преобладали модальные группы 51–70 см (53.5%) и

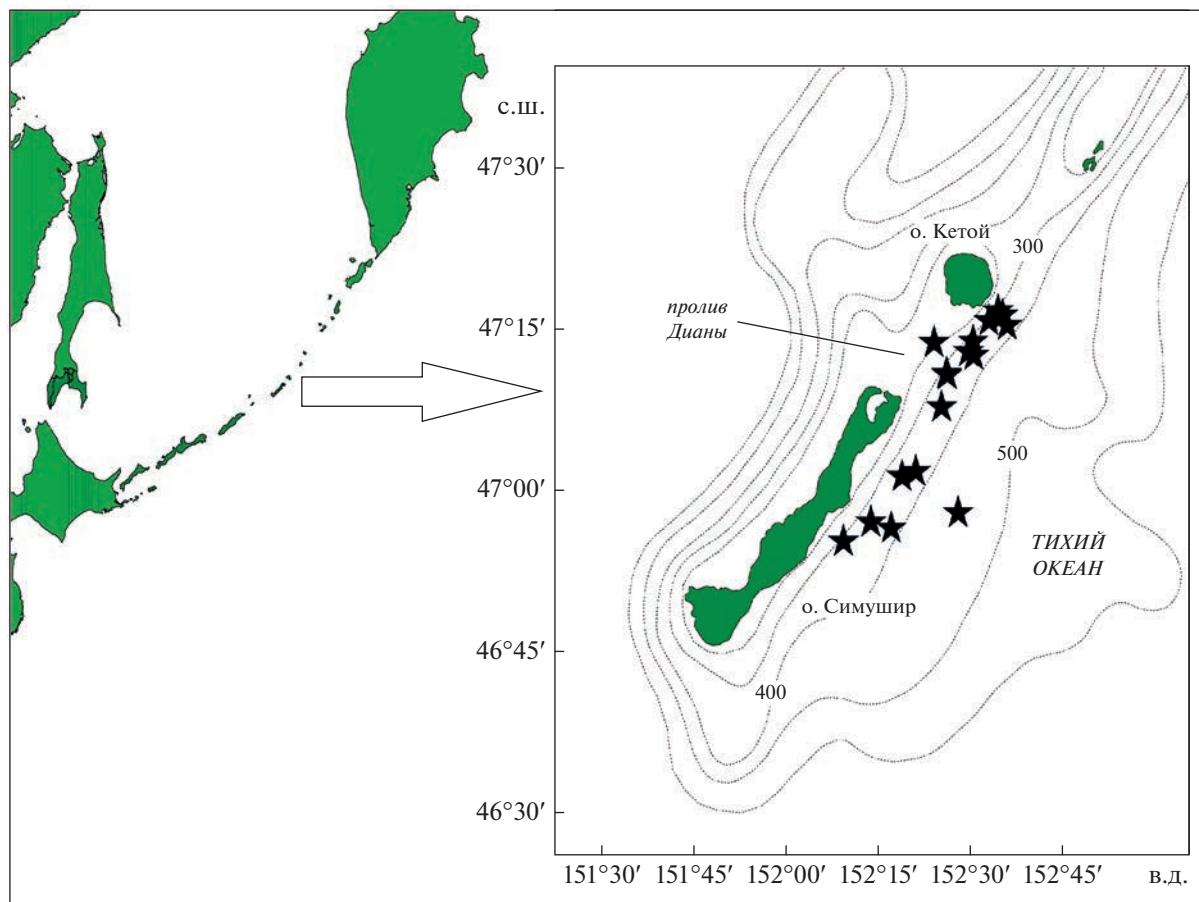


Рис. 2. Места поимок (★) *Arctoraja sexoculata* в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г., (---) — изобаты.

0.1–2.0 кг (80.7%) (рис. 3). Ширина диска у самых крупных рыб достигала 58–61 см.

Несмотря на то что максимальные длина (90 см) и масса (~5.5–5.6 кг) отмечены у особей обоих полов, самки в среднем были несколько крупнее. Их средняя длина составляла 58.8 ± 1.89 см, масса — 1.60 ± 0.16 кг, в то время как у самцов — 55.6 ± 2.37 см и 1.42 ± 0.17 кг. Однако анализ соотношения полов в различных размерных группах не выявил явного доминирования самок среди крупных особей (рис. 4). Таким образом, утверждать о наличии размерного полового диморфизма у *A. sexoculata* пока не представляется возможным из-за ограниченности имеющегося материала. Характерно, что подобное явление в целом присуще многим другим близкородственным видам скатов (Долганов, 19986, 2005, 2020; Ebert, 2005; Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006; Orlov, Tokranov, 2010; Орлов, Смирнов, 2011; Григоров и др., 2017; Панченко и др., 2020; Knuckey, Ebert, 2022).

Зависимость массы тела (W , г) *A. sexoculata* от его длины (TL , см) аппроксимируется степенной функцией, имеющей вид: $W = 0.0036TL^{3.1369}$, $R^2 =$

$= 0.9889$ (рис. 5). Учитывая, что коэффициент регрессии (b) оказался достаточно близок к 3, можно предполагать изометрический характер роста исследуемого вида. Следует заметить, что схожая особенность была, например, выявлена у скатов Берга *B. bergi*, фиолетового *B. violacea*, белобрового *B. minispinosa* и щитоносного *A. parmifera* (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006; Антоненко и др., 2007; Orlov, Binohlan, 2009; Панченко и др., 2017).

На основании результатов определения возраста можно заключить, что *A. sexoculata* относится к рыбам со средней продолжительностью жизни. Максимальный показатель, 16 лет, был зарегистрирован у самки TL 90 см. Возраст самого крупного самца, имевшего сходный размер, составил 15 лет (табл. 2). Примечательно, что несколько бо́льшая продолжительность жизни (на 1–2 года) самок по сравнению с самцами была отмечена и у некоторых других видов скатов, таких как алеутский *B. aleutica*, прерывчатый *B. interrupta* и *A. parmifera* (Долганов, 2005; Matta, Gunderson, 2007; Ainsley et al., 2014; Haas et al., 2016).

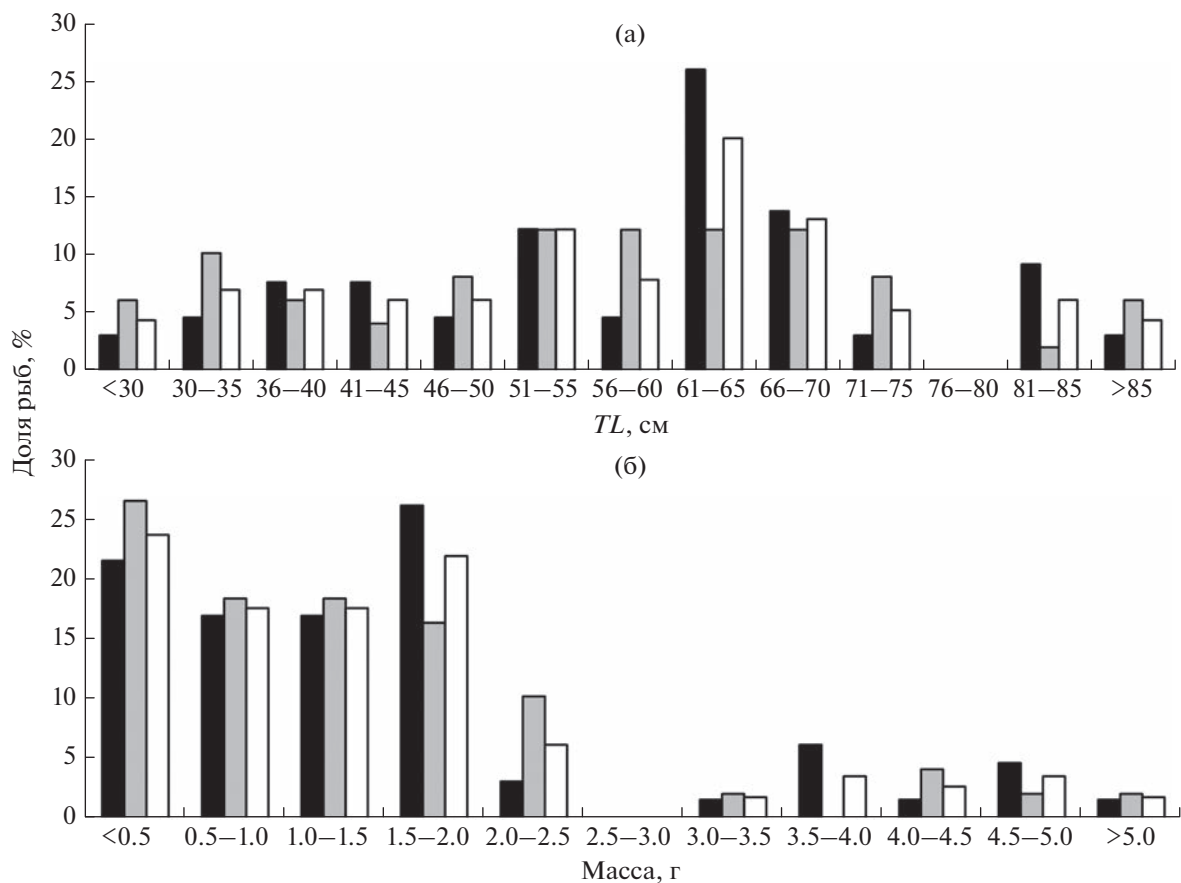


Рис. 3. Распределение по абсолютной длине (TL) (а) и массе (б) особей *Arctoraja sexoculata* в траловых уловах в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.: (■) – самки (средняя TL 58.8 ± 1.89 см, средняя масса 1.60 ± 0.16 кг, $n = 65$ экз.), (▨) – самцы (55.6 ± 2.37 см, 1.42 ± 0.17 кг, $n = 49$ экз.), (□) – оба пола (57.4 ± 1.48 см, 1.52 ± 0.12 кг, $n = 114$ экз.).

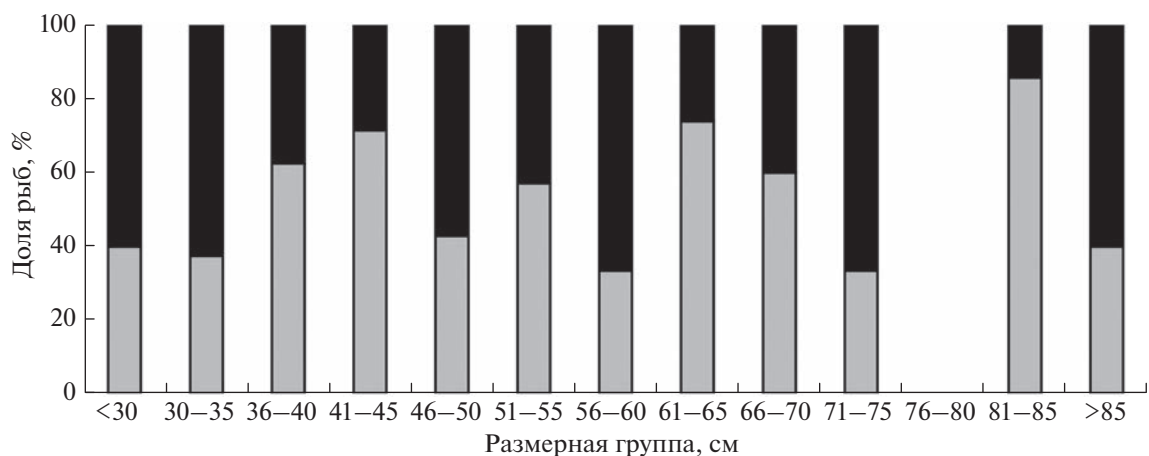


Рис. 4. Соотношение полов особей *Arctoraja sexoculata* в различных размерных группах в траловых уловах в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.: (■) – самки ($n = 65$ экз.), (▨) – самцы ($n = 49$ экз.).

Репродуктивная биология *A. sexoculata* до сих пор мало исследована. К настоящему времени известно, что этот вид, как и все представители семейства Arhynchobatidae, является яйцекладущим (Rigby et al., 2021). Мисава с соавторами (Misawa

et al., 2020) сообщали, что самцы становятся половозрелыми при $TL \sim 80$ см, однако начальный период их созревания проходит при меньших размерах. В ходе наших работ среди 49 обследованных самцов была отмечена только одна особь TL 75 см с

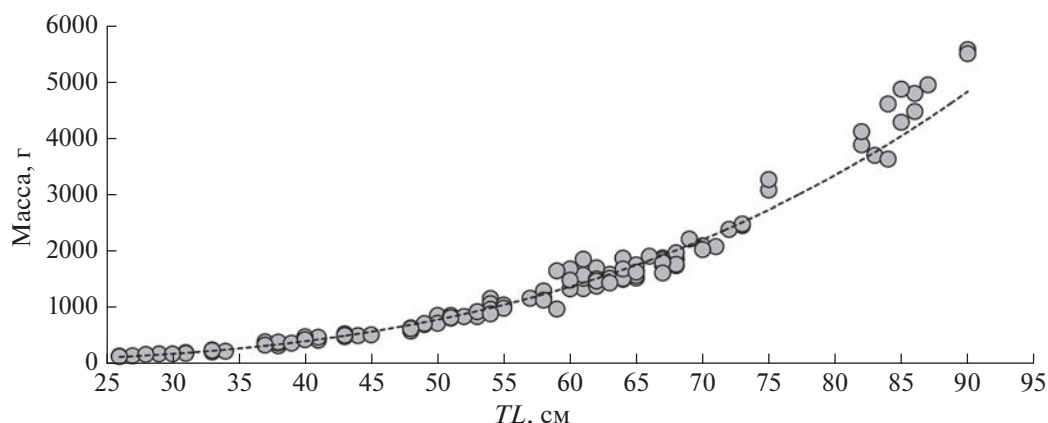


Рис. 5. Зависимость длина—масса *Arctoraja sexoculata* в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов: $W = 0.0036TL^{3.1369}$, $R^2 = 0.9889$, $n = 114$ экз. Обозначения см. на рис. 3.

полностью кальцинированными птеригоподиями. Тем временем среди самок наличие готовых к откладке яйцевых капсул зарегистрировано у 2 экз. TL 82 и 90 см. Исходя из результатов (табл. 2), предварительно можно заключить, что особи *A. sexoculata* впервые созревают в 8–9-летнем возрасте и старше.

По данным литературы (Ishiyama, 1958; Cox, 1963; Hubbs, Ishiyama, 1968; Ishiyama, Ishihara, 1977; Ebert, Davis, 2007; Ishihara et al., 2012), морфология яйцевых капсул видоспецифична, причём это затрагивает не только их размеры, но и особенности внешнего строения. Вследствие этого подобную информацию можно использовать в таксономии скатов в целом. В работе Мисавы с соавторами (Misawa et al., 2020) отсутствует ка-

кая-либо характеристика яйцевых капсул *A. sexoculata*. Мы ниже приводим описание таковых, обнаруженных в яйцеводах у самки TL 90 см.

Форма капсул прямоугольная, цвет золотисто-коричневый. Их длина вдвое превышает ширину. Оболочка покрыта волокнистой клейкой плёнкой. Дорсальная сторона выпуклая, куполообразная; вентральная — плоская. Поверхность гладкая на ощупь. Боковые кили широкие (рис. 6а). Имеются две пары роговых отростков, основания которых жёсткие, вдавленные в поперечном сечении. Концы передних отростков спиралевидно закручены, сужены параллельно горизонтальной плоскости яйцевой капсулы (рис. 6б). Задние отростки несколько длиннее передних и загнуты внутрь. Их концы уплощённые и нитевидные (рис. 6в).

Таблица 2. Длина и масса *Arctoraja sexoculata* разного возраста из уловов в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.

Возраст, годы	Длина, см		Масса, г		n, экз.
	min–max	M	min–max	M	
4	50–51	50.5	836–838	837.0	2
5	54–61	56.3	946–1494	1154.2	6
6	62–68	64.5	1442–1862	1644.2	6
7	63–68	64.7	1482–1956	1667.7	6
8	68–75	70.5	1858–3064	2300.5	4
9	71–75	72.7	2065–3250	2532.8	4
10					
11		83		3682	1
12	82–84	83.3	3614–4602	4028.7	3
13					
14					
15		90		5498	1
16		90		5568	1

Примечание. min–max — пределы варьирования показателя, n — число рыб.



Рис. 6. Яйцевая капсула (128 мм) *Arctoraja sexoculata*: а — общий вид, дорсальная сторона; б, в — передние и задние роговые отростки соответственно.

Ранее Ишихара с соавторами (Ishihara et al., 2012) у видов рода *Bathyraja* (включая бывших представителей, ныне входящих в состав рода *Arctoraja*) выделили два типа яйцевых капсул, исходя из их морфологических характеристик: В-I и В-II. У капсул первого типа поверхность всегда шероховатая с развитыми продольными гребнями и слабовыраженными боковыми килями. Капсулы второго типа, наоборот, на ощупь гладкие. Их боковые кили широкие, а задние роговые отростки длиннее передних. Исходя из вышеописанного, капсулы *A. sexoculata* можно отнести к типу В-II. Заметим, что среди других видов, обитающих в районе Курильских о-вов, схожая морфология свойственна яйцам чёрного ската *B. trachura*, *B. violacea* и *A. parmifera* (Ishihara et al., 2012).

По характеру питания скаты являются хищными рыбами с широким спектром кормовых объектов (Долганов, 1998а; Орлов, 1998б; Глубоков, Орлов, 2000; Чучукало, Напазаков, 2002; Orlov, 1998, 2003; Фатыхов, 2013). При этом они являются потребителями тех же ресурсов, что и другие морские хищники высшего трофического уровня, такие как птицы, млекопитающие и акулы (Ebert, Bizzarro, 2007). В ходе исследований желудков *A. sexoculata* TL 50–90 см выявлено, что спектр питания вида включал в себя 13 компонентов из четырёх таксономических групп, а также отходы рыбопереработки (табл. 3). Наиболее часто отмечали головоногих моллюсков (Cephalopoda, преимущественно командорского кальмара) и рыб. Частота встречаемости изопод (Isopoda) и гребне-

Таблица 3. Состав и частота встречаемости различных пищевых компонентов в желудках *Arctoraja sexoculata* тихоокеанских вод у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см				В среднем
	50–60	61–70	71–80	81–90	
Ctenophora		6.3			6.3
? <i>Beroe</i> spp.		6.3			6.3
Isopoda		6.1			6.1
Cephalopoda	66.7	18.8	16.7	16.7	29.7
<i>Taonius borealis</i>			16.7		16.7
<i>Berryteuthis magister</i>	66.7	18.8		16.7	34.0
Pisces	33.3	50.0	50.0	66.7	50.0
<i>Chauliodus macouni</i>	16.6	6.3	16.7		13.2
<i>Lampanyctus regalis</i>			16.6		16.6
Myctophidae gen. sp.		6.2			6.2
<i>Gadus chalcogrammus</i>		6.3			6.3
<i>Artediellus ingens</i>		6.3			6.3
<i>Hemilepidotus zapus</i>			16.7	66.7	41.7
<i>Triglops scepticus</i>		6.1			6.1
<i>Percis japonica</i>		6.3			6.3
Pisces varia	16.7	12.5			14.6
Отходы рыбопереработки		6.3	33.3		19.8
Полупереваренная пища		12.5		16.7	14.6
Число желудков, шт.	7	16	5	6	
Средний балл наполнения желудка	2.3	2.4	3.4	3.0	2.8
Доля пустых желудков, %	14.3	12.5			13.4

виков (Ctenophora, предположительно *Beroe* spp.) оказалась мала и не превышала 6.5%. Жертвами *A. sexoculata* среди рыб чаще были чешуехвостый получешуйник *Hemilepidotus zapus*, а также обитатели мезо- и батипелагиали: тихоокеанский хаулиод *Chauliodus macouni* и большой лампаникт *Lampanyctus regalis*.

У скатов, обитающих в дальневосточных морях, было отмечено изменение характера питания с увеличением их размеров вследствие перестройки челюстного аппарата по мере роста. Мелкие особи в большей степени являются бентофагами, в то время как у взрослых основными компонентами пищи являются крупные ракообразные и рыбы (Долганов, 1998а; Орлов, 1998б; Чучукало, Напазков, 2002; Орлов, 1998, 2003; Фатыхов, 2013). Проследить подобные изменения в нашем случае не представляется возможным из-за малого числа

наблюдений. Однако следует отметить полное отсутствие изопод и гребневиков в желудках *A. sexoculata* TL > 70 см.

ВЫВОДЫ

1. На траловом промысле командорского калымара в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов *A. sexoculata* является постоянным объектом прилова, его доля в уловах может превышать таковую других скатов.

2. Места поимок *A. sexoculata* были сконцентрированы в пределах островной группы Кетой–Симушир на глубинах 250–490 м при температуре придонного слоя воды 1.8–2.5°C. Предположительно по своей экологической характеристике вид относится к мезобентальному ихтиоцену.

3. Размеры *A. sexoculata* могут достигать 90 см, а масса — 5.5–5.6 кг, максимальная продолжительность жизни составляет 16 лет. Вероятно, вид впервые созревает при достижении возраста 8–9 лет и более.

4. Особи *A. sexoculata* TL 50–90 см являются хищниками, потребляющими преимущественно головоногих моллюсков и рыб. Не исключено, что у *A. sexoculata*, как и у других видов скатов, характер питания меняется с возрастом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В., Пушина О.И., Соломатов С.Ф. 2007. Распределение и некоторые черты биологии щитонного ската *Bathyraja parmifera* (Rajidae, Rajiformes) в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 311–319.
- Винберг Г.Г. 1971. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 714–723.
- Виноградская А.В., Матвеев А.А., Рязанова Т.В. и др. 2019. Методы визуализации годовых колец на позвонках некоторых видов ромбовых скатов (Rajidae Blainville, 1816) // Вестн. КамчатГТУ. Вып. 49. С. 89–97. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2019-49-89-97>
- Глубоков А.И., Орлов А.М. 2000. Некоторые морфофизиологические показатели и особенности питания алеутского ската *Bathyraja aleutica* из западной части Берингова моря // Вопр. рыболовства. Т. 1. № 1. С. 126–149.
- Григорьев И.В., Байтальюк А.А., Орлов А.М. 2017. Пространственное распределение, размерный состав и динамика уловов фиолетового ската *Bathyraja violacea* в Северной Пацифике // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 553–567. <https://doi.org/10.7868/S0042875217050095>
- Долганов В.Н. 1998а. Питание скатов семейства Rajidae и их роль в экосистемах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 417–424.
- Долганов В.Н. 1998б. Размножение скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России // Там же. Т. 124. С. 429–432.
- Долганов В.Н. 1999. Географическое и батиметрическое распространение скатов семейства Rajidae в дальневосточных морях России и сопредельных водах // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 428–430.
- Долганов В.Н. 2005. Размеры, возраст и рост скатов семейства Rajidae в дальневосточных морях России // Изв. ТИНРО. Т. 143. С. 84–89.
- Долганов В.Н. 2020. Морфологическое описание и биология малоизвестных глубоководных скатов рода *Bathyraja* Ishiyama, 1958 (Rajidae) из северо-западной части Тихого океана // Биология моря. Т. 46. № 2. С. 91–99. <https://doi.org/10.31857/S0134347520020035>
- Долганов В.Н., Тупоногов В.Н. 1999. Определительные таблицы скатов родов *Bathyraja* и *Rhinoraja* (сем. Rajidae) дальневосточных морей России // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 657–664.
- Дудник Ю.И., Долганов В.Н. 1992. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года // Вопр. ихтиологии. Т. 32. № 4. С. 83–98.
- Орлов А.М. 1998а. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А.М. 1998б. Материалы по питанию массовых видов глубоководных скатов (*Bathyraja* spp., Rajidae) из тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 659–668.
- Орлов А.М., Смирнов А.А. 2011. Новые данные о половом диморфизме и репродуктивной биологии щитонного ската *Bathyraja parmifera* в северо-западной части Тихого океана // Там же. Т. 51. № 5. С. 614–627.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2005. Новые данные о двух редких для прикамчатских и прикурильских вод видов скатов рода *Bathyraja* // Там же. Т. 45. № 4. С. 482–488.
- Орлов А.М., Токранов А.М., Фатыхов Р.Н. 2006. Условия обитания, относительная численность и некоторые особенности биологии массовых видов скатов прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 8. С. 38–53.
- Панченко В.В., Пушина О.И., Бойко М.И., Калчугин П.В. 2017. Распределение и некоторые черты биологии ската Берга *Bathyraja bergi* в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 415–423. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040117>
- Панченко В.В., Баланов А.А., Савин А.Б. 2020. Распределение и размерно-половой состав ската Таранца *Bathyraja taranetzi* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и у берегов Юго-Восточной Камчатки в летний период // Там же. Т. 60. № 4. С. 417–425. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040177>
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Фатыхов Р.Н. 2013. Питание массовых видов скатов рода *Bathyraja* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Тр. СахНИРО. Т. 14. С. 129–142.
- Фатыхов Р.Н., Полтев Ю.Н., Мухаметов И.Н., Немчинов О.Ю. 2000. Пространственное распределение массовых видов скатов рода *Bathyraja* в районе северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в различные сезоны 1996–1997 гг. // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 104–120.
- Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских о-вов // Там же. С. 7–40.
- Чучукало В.И., Напазак В.В. 2002. Питание и трофологический статус массовых видов скатов (Rajidae) западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. 1. С. 422–428.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holocephali — Целноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Ainsley S.M., Ebert D.A., Natanson L.J., Cailliet G.M. 2014. A comparison of age and growth of the Bering skate, *Bathyraja interrupta* (Gill and Townsend, 1897), from two Alaskan large marine ecosystems // Fish. Res. V. 154. P. 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.02.002>
- Cox K.W. 1963. Egg cases of some elasmobranchs and a cyclostome from Californian waters // Calif. Fish Game. V. 49. № 4. P. 271–289.

- Ebert D.A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope // J. Fish Biol. V. 66. № 3. P. 618–649.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00628.x>
- Ebert D.A., Bizzarro J.J. 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) // Environ. Biol. Fish. V. 80. № 2–3. P. 221–237.
<https://doi.org/10.1007/s10641-007-9227-4>
- Ebert D.A., Davis C.D. 2007. Descriptions of skate egg cases (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) from the eastern North Pacific // Zootaxa. V. 1393. № 1. P. 1–18.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1393.1.1>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2023).
- Grigorov I.V., Orlov A.M., Baitalyuk A.A. 2015. Spatial distribution, size composition, feeding habits, and dynamics of abundance of Alaska skate *Bathyraja parmifera* in the North Pacific // J. Ichthyol. V. 55. № 5. P. 644–663.
<https://doi.org/10.1134/S0032945215050069>
- Grigorov I.V., Kivva K.K., Orlov A.M. 2022. The Aleutians and beyond: Distribution, size composition, and catch dynamics of the Aleutian Skate *Bathyraja aleutica* across the North Pacific // Animals. V. 12. № 24. Article 3507.
<https://doi.org/10.3390/ani12243507>
- Gordeev I., Polyakova T. 2020. Helminths and the stomach contentment of *Bathyraja* sp. (Rajiformes: Arhynchobatidae) in the Simushir Island area (Pacific Ocean) // J. Asia-Pac. Biodivers. V. 13. № 2. P. 306–309.
<https://doi.org/10.1016/j.japb.2020.03.005>
- Haas D.L., Ebert D.A., Cailliet G.M. 2016. Comparative age and growth of the Aleutian skate, *Bathyraja aleutica*, from the eastern Bering Sea and Gulf of Alaska // Environ. Biol. Fish. V. 99. № 11. P. 813–828.
<https://doi.org/10.1007/s10641-016-0518-5>
- Hubbs C.L., Ishiyama R. 1968. Methods for the taxonomic study and description of skates (Rajidae) // Copeia. V. 1968. № 3. P. 483–491.
<https://doi.org/10.2307/1442016>
- Ishihara H., Treloar M., Bor P.H.F. et al. 2012. The comparative morphology of skate egg capsules (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes) // Bull. Kanagawa Prefect. Mus. (Nat. Sci.). № 41. P. 9–25.
- Ishiyama R. 1958. Observation of the egg-capsules of skates of the family Rajidae, found in Japan and adjacent waters // Bull. Mus. Comp. Zool. V. 118. № 1. P. 1–24.
- Ishiyama R., Ishihara H. 1977. Five new species of skates in the genus *Bathyraja* from the western North Pacific, with reference to their interspecific relationships // Jpn. J. Ichthyol. V. 24. № 2. P. 71–90.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.24.71>
- Knuckey J.D.S., Ebert D.A. 2022. A taxonomic revision of Northeast Pacific softnose skates (Rajiformes: Arhynchobatidae: *Bathyraja* Ishiyama) // Zootaxa. V. 5142. № 1. P. 1–89.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5142.1.1>
- Love M.S., Bizzarro J.J., Cornthwaite A.M. et al. 2021. Checklist of marine and estuarine fishes from the Alaska–Yukon Border, Beaufort Sea, to Cabo San Lucas, Mexico // Ibid.. V. 5053. № 1. 285 p.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5053.1.1>
- Matta M.E., Gunderson D.R. 2007. Age, growth, maturity, and mortality of the Alaska skate, *Bathyraja parmifera*, in the eastern Bering Sea // Environ. Biol. Fish. V. 80. № 1–2. P. 309–323.
<https://doi.org/10.1007/s10641-007-9223-8>
- McEachran J.D., Miyake T. 1990. Zoogeography and bathymetry of skates (Chondrichthyes, Rajoidei) // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 90. P. 305–326.
- Misawa R., Orlov A.M., Orlova S.Y. et al. 2020. *Bathyraja* (*Arctoraja*) *sexoculata* sp. nov., a new softnose skate (Rajiformes: Arhynchobatidae) from Simushir Island, Kuril Islands (western North Pacific), with special reference to geographic variations in *Bathyraja* (*Arctoraja*) *smirnovi* // Zootaxa. V. 4861. № 4. P. 515–543.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4861.4.3>
- Orlov A.M. 1998. The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Alaska Fish. Res. Bull. V. 5. № 1. P. 1–17.
- Orlov A.M. 2003. Diets, feeding habits, and trophic relations of six deep-benthic skates (Rajidae) in the western Bering Sea // Aqua. J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 7. № 2. P. 45–60.
- Orlov A., Binohlan C. 2009. Length–weight relationships of deep-sea fishes from the western Bering Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 25. № 2. P. 223–227.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01215.x>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2010. Reanalysis of long-term surveys on the ecology and biology of mud skate (*Rhinoraja taranetzi* Dolganov, 1985) in the northwestern Pacific (1993–2002) // Ibid. V. 26. № 6. P. 861–871.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01512.x>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2019. Checklist of deep-sea fishes of the Russian northwestern Pacific Ocean found at depths below 1000 m // Prog. Oceanogr. V. 176. Article 102143.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102143>
- Orlov A.M., Volvenko I.V. 2022. Long-term changes in the distribution and abundance of nine deep-water skates (Arhynchobatidae: Rajiformes: Chondrichthyes) in the North-western Pacific // Animals. V. 12. № 24. Article 3485.
<https://doi.org/10.3390/ani12243485>
- Orlov A., Tokranov A., Fatykhov R. 2006. Common deep-benthic skates (Rajidae) of the northwestern Pacific: basic ecological and biological features // Cybium. V. 30. № 4. P. 49–65.
<https://doi.org/10.26028/cybium/2006-304supp-008>
- Orr J.W., Stevenson D.E., Hoff G.R. et al. 2011. *Bathyraja panthera*, a new species of skate (Rajidae: Arhynchobatidae) from the western Aleutian Islands, and resurrection of the subgenus *Arctoraja* Ishiyama // NOAA Prof. Pap. NMFS. № 11. 50 p.
- Rigby C.L., Derrick D., Ebert D.A. et al. 2021. *Arctoraja sexoculata* // IUCN Red List of Threatened Species. Article e.T197258874A197258972.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-2.RLTS.T197258874A197258972.en>
- Spies I.B., Stevenson D.E., Orr J.W., Hoff G.R. 2011. Molecular systematics of the skate subgenus *Arctoraja* (*Bathyraja*) (Rajidae) and support for an undescribed species, the leopard skate, with comments on the phylogenetics of *Bathyraja* // Ichthyol. Res. V. 58. № 1. P. 77–83.
<https://doi.org/10.1007/s10228-010-0185-z>
- Stevenson D.E., Orr J.W., Hoff G.R., McEachran J.D. 2004. *Bathyraja mariposa*: A new species of skate (Rajidae: Arhynchobatidae) from the Aleutian Islands // Copeia. V. 2004. № 2. P. 305–314.
<https://doi.org/10.1643/CI-03-236R1>