

УДК 597.556.35(571.6):591.33

## О “ТЕМПЕРАТУРНЫХ НОРМАХ” В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КАМБАЛОВЫХ РЫБ (PLEURONECTIDAE) С РАЗНЫМИ СРОКАМИ ВОСПРОИЗВОДСТВА

© 2023 г. Р. Р. Юсупов<sup>а</sup>, \*, Рус. Р. Юсупов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Россия 685000 Магадан, ул. Портовая, 18

\*e-mail: ryusupov\_mag@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2023 г.

После доработки 29.06.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

**Ключевые слова:** камбалы, размножение, эмбриогенез, предличинки

**DOI:** 10.31857/S0367059723060100, **EDN:** ADNIQH

Порядок наступления разных фаз развития, как и энергетические затраты на их прохождение, задаются наследственным аппаратом организма и являются результатом действия естественного отбора. Очевидно, что отбор, который должен приводить к различиям в прохождении фаз развития у родственных видов, носит адаптивный характер к условиям обитания [1]. Видимо, экологическая обусловленность адаптации воспроизводства проявляется не только на межвидовом уровне, но и в более крупных группах таксонов.

В качестве одного из показателей продолжительности эмбриогенеза используют понятия “физиологическое время” и “температурная норма”, как сумма температуры воды в целом за период инкубации икры или отдельных этапов и стадий эмбрионального развития, выражаемой в “градусо-днях” или “градусо-часах” [1–4]. В пределах биологического оптимума для развития вида диапазона температур этот показатель является величиной более или менее стабильной.

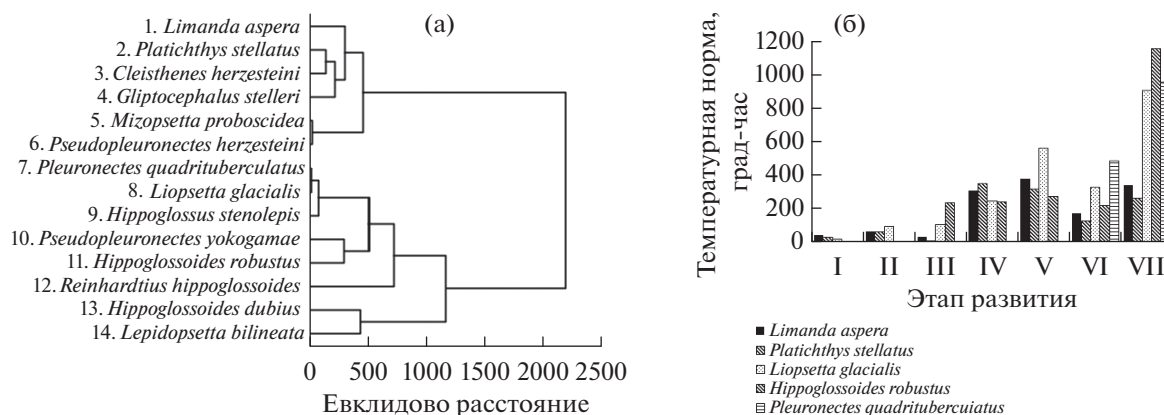
Экспериментальные наблюдения за эмбриональным развитием 5 видов камбал проведены авторами в 2009–2020 гг., результаты которых опубликованы [5–9]. В этой связи представляет интерес обобщить собственные данные с привлечением литературных сведений по другим видам дальневосточных камбал и в целом оценить температурную норму прохождения эмбриогенеза у видов с разной экологией воспроизводства, что и послужило целью настоящей работы.

Общий анализ эмбрионального развития достаточно полно изученных нами четырех видов камбал, нерестующих в разные сезоны, позволил выявить не только видовую специфичность в длительности эмбриогенеза и количестве необходимого тепла для прохождения отдельных этапов и стадий, но и некоторые особенности этого про-

цесса надвидового уровня. Выяснено, что “холодолюбивые” северная палтусовидная *Hippoglossoides robustus* Gill and Townsend, 1897 и полярная *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) камбалы, нерест и развитие которых происходят зимой и ранней весной, большей частью в период ледостава, требуют для полного прохождения эмбриогенеза существенно большего количества тепла, чем “теплолюбивые” желтоперая *Limanda aspera* Pallas, 1814 и звездчатая *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787) камбалы, воспроизводство которых происходит в весенне-летний сезон. Для первой пары видов сумма тепла составляет соответственно 2147 и 2297 град-час, тогда как для второй эта величина не превышает 1195 и 1330 град-час.

Для большей объективности оценки выявленных различий были дополнительно привлечены литературные данные по камбалам других видов, нерестующих в разные сезоны года и для которых возможно было рассчитать “физиологическое время” [10–13]. Результаты попарного сравнения 14 видов камбаловых рыб методом многомерного анализа независимых выборок (UPGA) представлены на рис. 1а.

По интересующему нас признаку все исследуемые виды четко дифференцируются в два крупных кластера. Первую группу образуют *Limanda aspera*, *Platichthys stellatus*, *Cleisthenes herzezeini* (в северной части Охотского моря отсутствует), *Mizopsetta proboscidea*, *Pseudopleuronectes herzezeini* и *Gliptocephalus stelleri*, воспроизводство которых происходит в весенне-летний период при положительной температуре. У таких камбал для полного прохождения эмбрионального развития суммарная величина требуемого тепла составляет в среднем по всем видам 1190 град-час. Во второй кластер вошли камбалы с осенне-зимним размножением, воспроизводство которых в есте-



**Рис. 1.** Дендрограмма сходства по общей сумме принятого тепла (а) и гистограмма его распределения по этапам развития (б) у камбаловых рыб в эмбриональный период: 1, 2, 8, 11 – собственные данные; 3, 4, 6, 7, 10, 13, 14 – [10]; 5 – [11]; 9 – [12]; 12 – [13, 15].

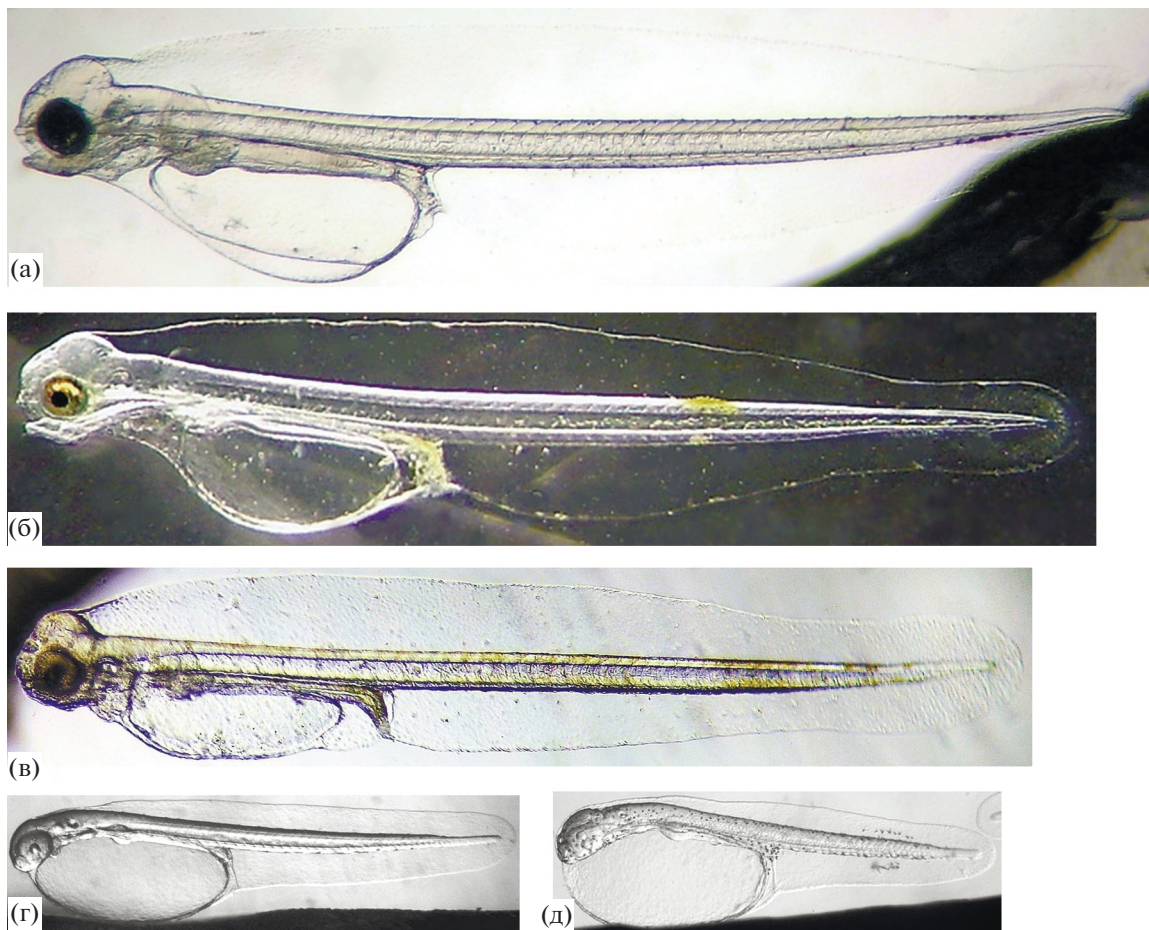
ственных условиях происходит при близкой к нулю или отрицательной температуре воды, в основном подо льдом: *Pleuronectes quadrituberculatus*, *Pseudopleuronectes yokogamae*, *Hippoglossoides dubius*, *Lepidopsetta bilineata*, *Liopsetta glacialis*, *Hippoglossoides robustus*, *Hippoglossus stenolepis* и *Reinhardtius hippoglossoides matsurae*. У этих камбал для полного завершения эмбриогенеза требуется в среднем 2190 град-час.

Подробный анализ эмбриогенеза *L. aspera*, *P. stellatus*, *H. robustus* и *L. glacialis* (рис. 1б) показал, что основное различие в количестве принятого тепла у камбал с разной экологией нереста приходится на VII этап (периодизация по А.П. Макеевой [14]), завершающий эмбриональное развитие и в течение которого происходят закладка и развитие ряда важных дефинитивных органов. Если для *L. aspera*, *P. stellatus* на этом этапе требуется соответственно 269 и 337 град-час, то для *L. glacialis* – 910, а *H. robustus* – 1158 град-час. Для желтобрюхой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas, 1814, у которой удалось исследовать два последовательно завершающих этапа развития, сумма принятого тепла на VII этапе составила 960 град-час.

Результаты исследований позволяют выдвинуть гипотезу о том, что у видов камбал, нерест и развитие которых происходят во время гидрологической зимы, значительное количество требуемого тепла на завершающем этапе эмбриогенеза можно принять как адаптацию к условиям среды на момент их выхода из оболочки яиц. Она направлена на максимальное морфофункциональное развитие эмбрионов и повышение выживаемости вылупившихся предличинки в условиях слабого развития фито- и зоопланктона во время гидрологической весны и соответственно низкой пищевой обеспеченности.

Такие виды, как *P. quadrituberculatus*, *L. glacialis* и *H. robustus*, выходят из оболочки яиц сравнительно крупными, имея общую длину тела (TL) 6.48, 5.90 и 5.44 мм соответственно (рис. 2а–в). Они характеризуются высокой двигательной активностью и маневренностью благодаря подвижным грудным плавникам. У них хорошо выражены отделы головного мозга, сформирована подвижная нижняя челюсть, дифференциация желудочно-кишечного тракта на отделы близка к своему дефинитивному состоянию. Подвижное состояние глаз, обнаруживаемое еще у эмбрионов, позволяет предположить у вылупившихся предличинки наличие в органах зрения развитой функции аккомодации – необходимой в процессе охоты за пищевыми объектами. В целом только что вылупившиеся предличинки этих видов камбал морфофункционально готовы к переходу на внешнее питание уже через 2–3 сут.

Предличинки *P. stellatus* и *L. aspera* выходят из оболочки яиц на более ранних стадиях развития и имеют сравнительно небольшие размеры – TL 2.58 и 2.74 мм соответственно (рис. 2г, д). Концентрация головного мозга и его дифференциация от общего нервального тяжа у предличинки еще не произошли, и головной отдел остается тесно прижатым к желточному мешку. Такие дефинитивные органы, как отделы головного мозга, жаберно-челюстной аппарат, желудочно-кишечный тракт, находятся на начальных стадиях развития, грудные плавники еще в зачаточном состоянии. Сходные стадии развития только что вылупившихся предличинки приводятся в литературе и по другим видам летне-нерестующих камбал [10]. Вследствие слабого развития вылупившиеся предличинки первые дни малоподвижны, и переход их на этап смешанного питания происходит не раньше, чем через 4 сут. Репродуктивная стратегия популяций



**Рис. 2.** Вылупившиеся предличинки камбал северной части Охотского моря: а – *Pleuronectes quadrituberculatus* (TL = 6.48 мм), б – *Liopsetta glacialis* (TL = 5.50 мм), в – *Hippoglossoides robustus* (TL = 5.44 мм), г – *Limanda aspera* (TL = 2.74 мм), д – *Platichthys stellatus* (TL = 2.58 мм).

этой экологической группы видов камбал реализуется через высокую плодовитость.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе с животными соблюдались применяемые этические нормы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ушаков М.В., Недосекина Т. Метод оценки температурных норм развития по данным фенологических наблюдений в природе // Экология. 2017. № 5. С. 331–338. <https://doi.org/10.1134/S0044459619020076>
2. Зеленников О.В., Кузнецова И.В. Некоторые данные о состоянии половых желез у производителей горбуши в период нерестовой миграции // III научная сессия морской биологической станции Санкт-Петербургского гос. ун-та. СПб., 2002. С. 39–40.
3. Кипятков В.Е., Лопатина Е.Б. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы // Энтомологическое обозрение. 2010. Т. 89. Вып. 1. С. 33–61.
4. Ушаков М.В. Температурные нормы развития и сезонные явления: применима ли формула Блунка к фенологии земноводных? // Известия выс. уч. зав. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 2. С. 179–188. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-2-17>
5. Юсупов Р.Р. Эмбрионально-личиночное развитие полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae) Тайской губы (северная часть Охотского моря) // Известия ТИНРО. 2010. Т. 162. С. 179–193.
6. Юсупов Р.Р. Размножение и развитие звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) Тайской губы (северная часть Охотского моря) // Известия ТИНРО. 2011. Т. 166. С. 38–58.
7. Юсупов Р.Р. Эмбрионально-личиночное развитие желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2013. Т. 175. С. 145–158.
8. Юсупов Р.Р. Эмбриональное и личиночное развитие северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2018. Т. 194. С. 42–53. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-42-53>

9. Юсупов Р.Р., Юсупов Рус. Р. Некоторые данные об эмбриональном развитии желтобрюхой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Зоол. журнал. 2022. Т. 101. Вып. 10. С. 1120–1126. <https://doi.org/10.31857/S0044513422080128>
10. Перцева-Остроумова Т.А. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 486 с.
11. Николотова Л.А. Материалы по эмбриональному развитию некоторых видов камбал // Известия ТИНРО. 1970. Т. 74. С. 22–41.
12. Forrester C.R., Alderdice D.F. Laboratory observations on early development of the Pacific halibut // Int. Pac. Halibut Comm. Tech. Report. 1973. № 9. 13 p.
13. Dominguez-Petit R., Ouelet P., Lambert Y. Reproductive strategy, egg characteristics and embryonic development of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) // ICES Journal of Marine Science. 2013. V. 70. №2. P. 342–351. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss180>
14. Макеева А.П. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1992. 216 с.
15. Stene A., Gundersen A.C., Albert O.T. et al. Early development of Northeast Arctic Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 1999. V. 25. P. 171–177.