# Эколого-биологический центр «Крестовский остров» Лаборатория Экологии Морского Бентоса (Гидробиологии) Группа Исследований Прибрежных Сообществ

Сравнение морфологии латеральных морф речной камбалы Platichthys flesus в Кандалакшском заливе Белого моря

Ермошин Егор

#### Введение

Одной из важнейших характеристик популяции и вида речной камбалы *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758) является характеристика ее морфического состава. Латеральные морфы данного вида рыб распределены в Белом море неравномерно (Ершов, 2021). Для обоснования различия частот их встречаемости и действия естественного отбора (ЕО) против левоглазой морфы была исследована морфометрия этих рыб.

Объектом исследования стала речная камбала *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758). Предметом – встречаемость левосторонних особей этого вида в заливах Белого моря.

Целью нашей работы стало определение наличия морфометрических различий левоглазых и правоглазых особей речной камбалы в заливах Белого моря на территории Кандалакшского заповедника Мурманской области.

#### Задачами стало

- 1. Изучить морфометрию особей речной камбалы на данной территории;
- 2. Выяснить, можно ли использовать морфометрические камбал для объяснения их различной встречаемости.

Гипотеза исследования: в морфометрии речных камбал существуют различия, обуславливающие действие EO против левосторонних морф.

Актуальность настоящей работы в том, что на данный момент недостаточна теоретическая проработка проблемы. Объяснение различия частот встречаемости морф речных камбал в заливах Белого моря не дано. Работа расширяет базы знаний не только о биологии беломорского нектона, но и об асимметрии ихтиофауны в целом.

## Глава 1. Литературный обзор

Речная камбала — донная рыба, сплющенная с боков. Плавает или лежит она горизонтально, параллельно дну. Получается, сверху мы видим боковую сторону с двумя глазами, окрашенную, как окружающая поверхность, снизу камбала безглазая и белая, то есть не может менять цвет. Дорсальная и вентральная стороны расположены слева и справа, или наоборот. У камбалы есть все стандартные для родственных рыб плавники, но грудные и брюшные расположены сверху и снизу. Также (вверх и вниз) открываются и жаберные крышки (Семушкин, 2015).

Живет эта рыба в солоноватой воде на небольшой глубине (до 55м), возле берега, в эстуариях больших и малых рек. Ареал обитания — от теплых вод северного побережья Африки до Баренцева моря, единичные экземпляры пойманы в Карском море (Фукс и др., 2021). В прилив она часто выплывает на литораль, довольно далеко заходит в устья рек и ручьев, иногда, зайдя с весенним половодьем в прибрежные озера, остается там до следующего года, то есть отлично переносит опреснение (Остроумова, 1971).

Рыбы держатся поодиночке, собираясь вместе лишь во время нереста. Предпочитают илистое или песчаное дно с естественными укрытиями: камнями, корягами и пр., в спокойном состоянии закапываются неглубоко, дышат при этом через верхние жабры. А, выпуская воду из нижней жаберной щели, могут рывком оторваться от грунта и, например, уйти от хищника. Плавают они, совершая волнообразные движения телом (Семушкин, 2015) – «виляют хвостом, начиная с головы».

Камбала является хищником-бентофагом. Долгое время считалось, что она предпочитает моллюсков (является малакофагом), в Белом море — маком и мидий (Азаров, 1963). Но, как выяснилось, большее влияние на рацион этих рыб оказывает обилие тех или иных животных на месте питания. Так, важнейшим пищевым объектом могут быть и полихеты, и ракообразные.

Питание, естественно, очень зависит от возраста. В иные года 98% рациона мальков составляли сифоны маком (Полозов, 1993).

Половозрелыми рыбы становятся в 3-4 года. Несмотря на то, что взрослая камбала живет и кормится на мелководье, нерест происходит в море. А, конкретно, в феврале-мае, в зависимости от температуры воды, на глубине 25-40 метров. Икринки некоторое время плавают в толще, как и вылупившиеся личинки. Последние выглядят, как личинки других рыб, являются билатерально симметричными. Когда они готовы к метаморфозу, выпустив воздух из плавательного пузыря, опускаются на дно и ложатся на бок. Глаза перемещаются на верхнюю сторону, которая темнеет. Мальки в конце весныначале лета выплывают на мелководье.

Камбала может лечь на два разных бока, и, обретя асимметрию, развиться могут две разные морфы. Латеральная асимметрия — довольно распространённый феномен в жизни (Арапетянц, 1987). Разница между правыми и левыми частями, как правило, обусловлена специализацией их функций (Доброхотова, 1990). Расположение ушей у сов (Norberg, 1978); асимметрия клешней лобстеров (Govind & Pearce, 1986; Pratt & McLain, 2002); асимметрия мозга позвоночных (Bisazza et al., 1998); это функциональные специализации сторон, которые имеют экологическое и приспособительное значение (Bergstrom, 2007).

В популяции латеральная асимметрия представляется в форме латерального мономорфизма (ситуации, когда она направлена в определённую сторону, как закрутка раковины у многих брюхоногих моллюсков (Gastropoda)) (Душкин, 2009) или латерального полиморфизма (ситуации, когда в популяции присутствуют и декстральные (правосторонние), и синистральные (левосторонние) морфы, как моторная асимметрия у азиатских змей из рода *Pareas* (Danaisawadi, 2015)).

Речная камбала (*P. flesus*) – вид из рода *Platichthys* семейства Камбаловых (Pleuronectidae) отряда Камбалообразных (Pleuronectiformes). Сейчас этот отряд объединяет всех существующих асимметричных плоских рыб. Туда входят

палтусы, калканы, солеевые, левосторонние камбалы. Семейство, к которому относится наш объект, по-русски называется «Правосторонние камбалы». Действительно, большинство видов этой группы латерально мономорфны: в популяциях встречаются только правосторонние морфы. Но род *Platichthys sp.*, в частности, глосса (речная камбала) является исключением — примером группы животных с полиморфизмом (Душкин, 2009). Глаза расположены на одной стороне (Если на левой, то камбала левоглазая, если на правой, то правоглазая) (Рыбы северных морей СССР, 1954).

Соотношение этих морф в популяциях не равно 50%. Для каждой оно свое. Факторы, которые могут на него влиять, можно разделить на две группы: Внутренние и внешние (Нинбург, 2005). Если доминирующий фактор внутренний, то есть генетический, причину различия встречаемости следует искать в различии генотипов и фенотипов, строить модель наследования. Такая модель существует для латерально полиморфного вида брюхоногих моллюсков *Amphidromus inversus* (Müller, 1774) (Schilthuizen, 2005).



Рисунок 1. Латеральные морфы *A. inversus*.

Построенная на родословных модель наследования следующая. Наследование направления закрутки: генотип материнской улитки выражается до следующего поколения, т.е. в потомстве. В целях иллюстрации автор допускает, что синистральные аллели (большие красные круги) доминируют над декстральными аллелями (маленькие синие кружки). Для простоты показано потомство только одного гермафродитного партнера. а) Вследствие эффекта, материнского всё ауткроссированное потомки гетерозиготной матери будут синистральными, независимо от их генотипа. b) Ауткроссированное синистральное потомство гомозиготной рецессивной матери (DD) будет производить только декстральное потомство. c) Возможны пять комбинаций генотипа и фенотипа: декстральные особи, являющиеся гомозиготами SS, невозможны, поскольку мать должна была доминантный аллель S.

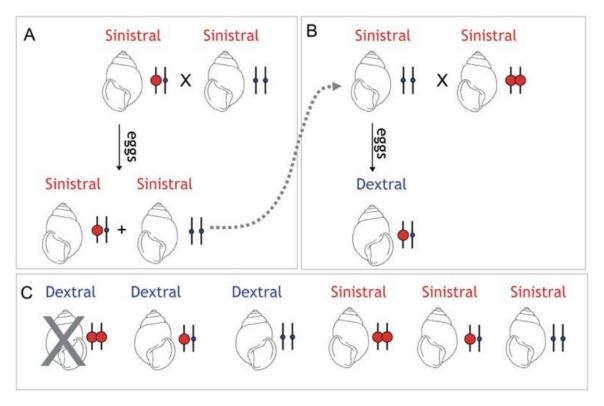


Рисунок 2. Наследование хиральности моллюсков. (Schilthuizen, 2005)

Данная модель интересна и может быть проецирована на речных камбал.

Внешние факторы, которые также могут доминировать в определении, правой или левой будет камбала после метаморфоза, можно исследовать, анализируя связь доли левоглазых рыб с условиями среды.

По работе П. Н. Ершова (2021) соотношение морф камбал варьирует в заливах Белого моря. Больше всего левосторонних на северо-западе (Кандалакшский залив, губа Чупа) и юго-западе (Онежский залив) Белого моря (28,3 и 21,1 % соответственно). Сильно меньше таковых на юго-востоке (Двинский залив) и северо-востоке (Мезенский залив) (5,2 и 3,3 % соответственно).

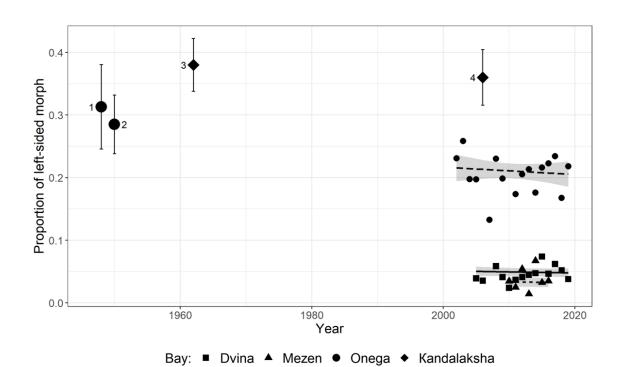


Рисунок 3. Долгосрочные изменения доли левосторонних особей в популяциях речной камбалы из различных заливов Белого моря. (Ершов, 2021)

Сравнив условия в каждом заливе на местах сбора проб, можно узнать, какие факторы (соленость, температура воды, воздуха, уровень волнения моря, течение в разные сезоны, в особенности, в конце весны) обладают эффектом на ориентацию мальков.

Имея информацию о распределении морф камбал по заливам Белого моря, можно сказать следующее. Если частота аллелей не меняется (Нинбург, 2005), то против левых камбал действует естественный отбор (ЕО), причём в разных популяциях — с разной интенсивностью; значит, вероятно, к гену левоглазости привязаны другие гены, объективно отличающие морфы друг от друга.

#### Глава 2. Материалы и методы

Материалом для работы послужили особи речной камбалы *P. flesus* в возрасте от сеголеток до двухлеток, собранные в августе 2021 и июле 2022 года на литорали Южной губы острова Ряжков, находящегося в вершине Кандалакшского залива Белого моря (67.006840, 32.581425).

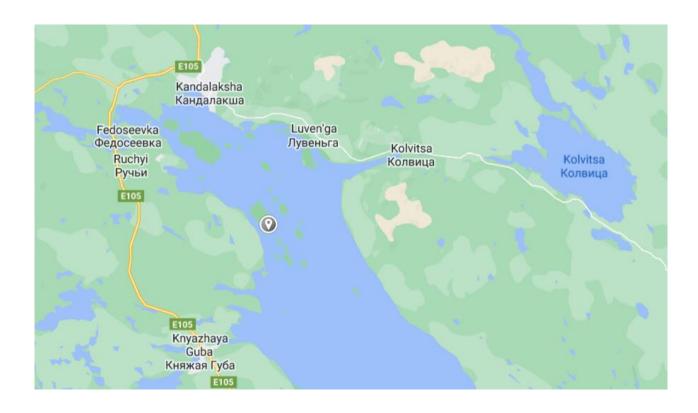


Рисунок 4. Место сбора материала.

Сбор проводился в отлив с использованием гидробиологического сачка, резво проводимого под острым углом к дну. Всего было поймано 60 штук. Лучше всего ловля шла в устье ручья, текущего по осушенной отливом литорали. Там было собрано около 80%. После поимки рыбы сразу фиксировались в растворе формальдегида.

Исследование морфометрических признаков проводилось с помощью бинокуляра МБС-10 и электронного штангенциркуля точностью до сотых. Измерялись стандартные длины и расстояния (Bergstrom, 2007) с поправкой на особенности объекта, связанные с асимметрией и уплощенностью с боков: парные плавники и глаза рассматривались отдельно, с привязкой к стороне.

Данные были сведены в электронные таблицы Excel. Всего из исследованных 30 рыб (измерены не все экземпляры) 12 оказались левоглазыми, 18 — правоглазыми. Для обеих морф с помощью встроенных формул вычислены отношения всех параметров к стандартной длине, среднее от них. Достоверность различий этих групп проверялась с помощью доверительного интервала при  $t_{05}$ . Полученные числа проверялись на перекрытие интервалов.

## Глава 3. Результаты и обсуждение

Исследованные особи, исходя из справочных данных о корреляции длины тела и возраста (Ершов, 2019), от сеголеток до 3+ лет. Длина тела составила от 16,7 мм до 90,7 мм при среднем значении 29,1 мм. Как можно заметить, в выборке доминируют сеголетки. Возможно, это связано со способом отлова (см. главу Материалы и методы) и местом. На литораль кормиться выплывают и крупные половозрелые камбалы, но в устье ручья таких задерживается немного.

Таблица 1. Меристические и пластические признаки исследованных особей камбалы.

Признак	Минимальное значение	Максимальное значение	Среднее
Лучи P верхний	6	10	8
Лучи P нижний	6	9	8
Лучи V верхний	5	7	6
Лучи V нижний	4	7	6
Полная длина	20,2	107	34,95
Стандартная длина	16,7	90,7	29,12
Рыло	0,9	5,4	1,73
Размер верхнего глаза	1,1	4,7	1,76
Размер нижнего глаза	1,1	5,1	1,8
Заглазничное расстояние	2,8	16,4	5,12
Длина головы	5,3	26,3	8,7
От рыла до перешейка	3,3	18	6,07
От перешейка до V	1,5	9,2	2,93
Высота головы через глаза	3,2	14,9	5,15
Толщина головы	1,7	11,4	2,99
Межглазничное расстояние	0,15	0,9	0,33
Межноздревое расстояние	0,6	3,7	1,1
Верхняя челюсть	0,8	4,4	1,52
Нижняя челюсть	0,6	4,1	1,37
Высота жаберной крышки	3,9	19,1	6,49

Признак	Минимальное значение	Максимальное значение	Среднее
Максимальная высота тела	6,9	44,3	13,05
Высота хвостового стебля (начало)	1,7	9,4	2,97
Высота хвостового стебля (конец)	2	11,5	3,51
Максимальная толщина тела	1,8	11,4	3,09
Толщина хвостового стебля	0,4	3,4	0,81
Длина хвостового стебля	2	9,7	3,16
От затылка до V	5,2	25,6	8,66
От D до V	5,2	25,6	8,66
Длина D	13,2	73,4	23,55
Высота D	1,6	10,7	3,49
Длина А	9,2	54,8	17,28
Высота А	1,6	12,6	3,63
Длина Р	1	11,5	2,82
Длина V	0,7	9,8	2,36
От Р до V	2,1	13,7	4,17
От V до А	0,8	8,7	2,57
Длина хвостового плавника	2	18	5,85

По части параметров после усреднения наблюдались некоторые различия между двумя латеральными морфами *P. flesus* (табл. 2, 3). Это можно было воспринять как обоснование различия частот встречаемости левоглазых особей, и как материал для естественного отбора, по-разному действующего в акваториях Белого моря. Но эти различия укладываются в стандартное отклонение по соответствующим параметрам.

Таблица 2. Усреднённые относительные параметры камбал и их стандартные отклонения.

Параметр	Среднее по левоглазым особям	Среднее по правоглазым особям	Стандартное отклонение
Отношение размера рта к стандартной длине	0,10999024	0,10278676	0,01111649
Отношение длины рыла к стандартной длине	0,04964917	0,05424491	0,00602440
Отношение общей длины к стандартной длине	1,19505710	1,21426644	0,02861439
Отношение длины верхнего глаза к стандартной длине	0,06095871	0,06273038	0,00474277
Отношение длины нижнего глаза к стандартной длине	0,06468637	0,06260584	0,00505750
Отношение заглазничного расстояния к стандартной длине	0,18011161	0,18290576	0,00759678
Отношение длины головы к стандартной длине	0,29772282	0,30321713	0,01324905

Таблица 3. Усреднённые абсолютные параметры камбал и их стандартные отклонения.

Параметр	Среднее по левоглазым особям	Среднее по правоглазым особям	Стандартное отклонение
Количество лучей в верхнем грудном плавнике	8	8	0,87321245982
Количество лучей в нижнем грудном плавнике	8	8	0,48795003647
Параметр	Среднее по левоглазым особям	Среднее по правоглазым особям	Стандартное отклонение
Количество лучей в верхнем брюшном плавнике	6	6	0,68007352543
Количество лучей в нижнем брюшном плавнике	5	6	0,61913918736

Также на несостоятельность вышеизложенных размышлений указывает то, что параметры, которые, исходя из того, что длина рыла и размер рта должны иметь корреляцию, однако таковой не обладают. Так, относительная длина рыла (рострума) у правоглазых рыб больше, а продольный размер рта — больше у левоглазых.

Другой вариант статистической обработки — проверка доверительным интервалом — по всем параметрам продемонстрировала отсутствие достоверных различий (таблица 4).

 Таблица
 4.
 Перекрываемость доверительных интервалов некоторых промеров камбал.

	Размер рта нормированный на стандартную длину	Длина хвоста нормированная на стандартную длину
Среднее по левоглазым особям	0,10999024	0,19943
Среднее по правоглазым особям	0,102786764	0,19733
Нижняя граница доверительного интервала для левоглазых особей (НЛ)	0,102226974	0,18510
Нижняя граница доверительного интервала для правоглазых особей (НП)	0,096645971	0,18608
Верхняя граница доверительного интервала для левоглазых особей (ВЛ)	0,117753506	0,21377
Верхняя граница доверительного интервала для правоглазых особей (ВП)	0,108927558	0,20859
Перекрываемость_НЛ-ВП	-0,006700585	-0,02349
Перекрываемость_НП-ВЛ	-0,021107535	-0,02769

Подтвердилась нулевая гипотеза: латеральные морфы речных камбал не различаются достоверно. Это можно объяснить следующим образом. Возможно, повлияло место сбора материала. Все рыбы были собраны в Кандалакшском

заливе, в котором больше доля левых камбал, чем в остальных районах моря. Соответственно, этот залив самый толерантный к левосторонним особям, отбор действует слабее, и различия морф, вероятно, меньше, чем в остальных заливах.

Может быть, значительно большее влияние на ориентацию камбал оказывают внешние факторы, такие как соленость, температура воды в разные времена года, интенсивность волнения, течение и т.д., но это тема для отдельной работы.

### Вывод

В морфометрии речных камбал *P. flesus* не обнаружено достоверных различий между латеральными морфами. Следовательно, морфометрию нельзя использовать как обоснование различия частот встречаемости левоглазых морф речной камбалы в Белом море.

### Благодарность

Я выражаю благодарность Е. О. Гавриловой и А. В. Полоскину за помощь в сборе материала, Г. А. Ураеву за советы по статистической обработке, Д. М. Каровецкой за помощь в оформлении текста, ГБУ ДО «Центр Интеллект» и отдельно научному руководителю В. С. Котельниковой.

#### Источники

- 1. Norberg, R.A. 1978. Skull asymmetry, ear structure and function, and auditory localization in Tengmalm's Owl, Aegolius funereus (Linne). Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 282: 325–410.
- 2. Govind, C.K. & Pearce, J. 1986. Differential reflex activity determines claw and closer muscle asymmetry in developing lobsters. Science 233: 354–356.
- 3. Pratt, A.E. & McLain, D.K. 2002. Antisymmetry in male fiddler crabs and the decision to feed or breed. Funct. Ecol. 16: 89–98.
- 4. Bisazza, A., Rogers, L.J. & Vallortigara, G. 1998. The origins of cerebral asymmetry: a review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians. Neurosci. Biobehav. Rev. 22: 411–426.
- 5. Bergstrom, C. A. (2007). Morphological evidence of correlational selection and ecological segregation between dextral and sinistral forms in a polymorphic flatfish, Platichthys stellatus. Journal of Evolutionary Biology, 20, 1104–1114.
- 6. Danaisawadi, P., T. Asami, H. Ota, C. Sutcharit, and S. Panha. 2015. Subtle asymmetries in the snaileating snake Pareas carinatus (Reptilia: Pareatidae). Journal of Ethology 33: 243-246.
- 7. Остроумова Т. А. Отряд Камбалообразные (Pleuronectiformes) // Жизнь животных. Т. 4. Ч.1. Рыбы. / Под ред. Т. С. Расса) М.: 1971, С. 592-591.
- 8. Нинбург Е.А. (2005) Введение в общую экологию, Москва, Товарищество научных изданий КМК, 138 стр.
  - 9. Рыбы Северных морей СССР. М-Л, Изд. АН СССР, 1954, 567 с.
- 10. Бодров В.А., Доброхотова Т.А., Федорчук А.Г. Функциональная асимметрия парных органов и профессиональная эффективность летчиков. // Физиология человека. 1990. Т.16. N.6. с.142-148.
- 11. Айрапетянц В.А. Латеральная характеристика школьников Москвы. // леворукость у детей и подростков. М. 1987 с.21-35.

- 12. Душкин Р. В. Мономорфизм, полиморфизм и экзистенциальные типы. Научнопрактический журнал «Практика функционального программирования», 4(4):79–88, 2009.
- 13. Фукс Г. В. Первая поимка речной камбалы Platichthys flesus (Pleuronectidae) в юго-западной части Карского моря // Вопросы ихтиологии. 2021. №2. С. 235-238.
- 14. Азаров В. В. 1963. Питание рыб на литорали островов Ряжкова и Лодейного в Белом море (Кандалакшский залив). Труды ББС МГУ Труды Кандалакшского государственного заповедника. Воронеж: 35–53.
- 15. Полозов Ю. Некоторые особенности питания речной камбалы (Pleuronectes flesus) в эстуарии реки Лувеньги (Кандалакшский залив). Старт. Сб. научн. работ лабораторий и кружков отдела биологии СПбГДТЮ, вып. 1, 1993, с. 22-24.
- 16. Семушин А. В., Фукс Г. В., Шилова Н. А. Камбаловые Белого моря: современные данные о биологии полярной камбалы *Liopsetta glacialis*, речной камбалы *Platichthys flesus* и ершоватки *Limanda limanda* // Вопросы ихтиологии. 2015. №4. С. 413–425.
- 17. Schilthuizen M. Davison A. The convoluted evolution of snail chirality // Naturwissenschaften. 2005. №92. C. 504–515.
- 18. П.Н. Ершов, А.А. Матвиенко, Д.А. Аристов Возраст и рост речной камбалы губы Чупа (Кандалакшский залив, Белое море) // Труды Зоологического института РАН, том 323, № 2, 2019, с. 93–104