



УДК 597.556.35:591.157(262.5)

А. Н. Ханайченко, канд. биол. наук, с. н. с., **В. Е. Гирагосов**, канд. биол. наук, с. н. с.,
Д. В. Ельников, вед. инженер, **О. Н. Данилюк**, вед. инженер

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

**АНОМАЛИИ ПИГМЕНТАЦИИ ЧЕРНОМОРСКОЙ КАМБАЛЫ КАЛКАНА
PSETTA (= *SCOPHTHALMUS*) *MAXIMA MAEOTICA*
(PLEURONECTIFORMES: SCOPHTHALMIDAE)**

Впервые проведен анализ аномалий пигментации черноморской камбалы калкана *Psetta* (= *Scophthalmus*) *maxima maeotica* из района юго-западного шельфа Крымского п-ова. Аномалии отнесены к 2 типам: первичной и вторичной пигментации. Предложено систематизировать вариации первичной пигментации калкана и других камбалообразных по 6 категориям в зависимости от степени гипермеланизации правой стороны тела. Полная пигментация правой стороны тела калкана сопряжена с аномалиями миграции глаза. Относительное количество аномально пигментированных особей во всех проанализированных уловах 2005 – 2007 гг. составило 9.8 %. Обнаруженные аномалии предположительно индуцируются нарушением состава пищи во время поздней планктонной фазы развития калкана и закрепляются необратимо в процессе метаморфоза.

Ключевые слова: черноморская камбала калкан, аномалии, пигментация, миграция глаза

Камбала калкан *Psetta* (= *Scophthalmus*) *maxima maeotica* (Pallas) – донный вид рыб, обитающий в шельфовой зоне вдоль всего черноморского побережья на песчаных и песчано-илистых грунтах в виде локальных стад, незначительно мигрирующих в пределах основного ареала на глубинах до 120 м [4]. Личинки калкана до начала метаморфоза (15 – 17 сут после выклева) характеризуются билатеральной симметрией пигментации и скелета. В течение последующих 1 – 1.5 мес в процессе сложного метаморфоза нормально развивающиеся особи приобретают дорсовентральную асимметрию, имеют полностью пигментированную левую («зрячую») сторону тела серого цвета и непигментированную правую («слепую») сторону (рис. 1 А, Б).

Аномальную пигментацию тела у отдельных рыб, относящихся к разным родам отряда Pleuronectiformes, регистрировали в различ-

ных географических районах и разные годы [3, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 19, 20], однако систематического изучения аномалий пигментации камбалообразных вообще и камбалы калкан в частности из естественных популяций до сих пор не проводили. Единственное упоминание об аномалиях пигментации черноморской камбалы калкана принадлежит С.А. Зернову [2], который находил отдельные взрослые экземпляры с частичной или полной пигментацией нижней стороны тела и незавершённым перемещением правого глаза на левую сторону головы.

В период с 1998 по 2007 гг. на юго-западном шельфе Крыма произошли негативные изменения в структуре нерестовой популяции калкана: снизились размеры тела и возраст производителей, что, очевидно, является следствием перелова [1, собст. неопубл. данные].

Однако дополнительной причиной ухудшения состояния популяции может быть и повышение доли особей с разными нарушениями развития в период раннего онтогенеза и, соответственно, их низкая выживаемость.

Цель данной работы – проанализировать характер аномалий пигментации и частоту их встречаемости в нерестовой популяции черноморской камбалы калкана в районе юго-западного шельфа Крыма.

Материал и методы. Исследована пигментация 672 особей калкана, отловленных с помощью камбальных сетей с ячейей 200 мм из прибрежной акватории Севастополя (51 особь в 2005 г., 228 – в 2006 г., 296 – в 2007 г.) и у мыса Тарханкут (97 особей в 2006 г.) в период нерестовых миграций калкана в апреле – июне на глубинах 30 – 100 м при температуре поверхностного слоя воды 9 – 21° С. В работе использован материал из научных ловов ИнБЮМ и уловов севастопольских рыболовческих организаций, а также браконьерских уловов, конфискованных Государственной пограничной службой, Государственной экологической инспекцией и Севастопольским отделом рыбоохраны и переданных в ИнБЮМ для экспертного заключения. Для сравнения были использованы архивные материалы ИнБЮМ; фотоснимки особей калкана из траловых уловов 1989 – 1991 гг. и данные анализа более 1000 особей калкана из полевых журналов сетных уловов 1998 – 2004 гг. в районе Севастополя.

Изучение характера пигментации проведено с помощью компьютерного анализа фотографий обеих сторон тела и микроскопического исследования дермы особей калкана.

Результаты. В 1989 – 2001 гг. специального исследования аномалий пигментации и скелетообразования у черноморского калкана не проводилось, но, судя по результатам анализа архивных материалов и опроса рыбаков, специализировавшихся на лове этой рыбы, а также опроса научных сотрудников, участвовавших в исследовании его биологии, в тот период аномальные особи на юго-западном шельфе Крыма не встречались или, во всяком случае, не были зарегистрированы. Редкие экземпляры калкана с аномальной окраской начали встречаться в уловах, начиная с 2002 г. В 2005 – 2007 гг. данные исследования стали проводиться систематически, и в этот период были зарегистрированы

аномалии пигментации только правой («слепой») стороны тела, которые можно разделить на два разных типа.

Первый тип характеризуется наличием тёмной серовато-коричневой пигментации на правой стороне тела, аналогичной пигментации левой стороны (рис. 1 Г – И), обусловленной характерным распределением меланофоров, ксантофоров и гуанофоров [7].

Второй тип – пигментация, хаотично занимающая разные участки правой стороны тела, отличающаяся от пигментации на левой стороне и состоящая преимущественно из ксантофоров с редким вкраплением меланофоров (рис. 1 В). При анализе аномалий пигментации правой стороны тела учитывали только первый тип.

Нами предложена шкала, в которой нарушения окраски калкана систематизированы по шести категориям соответственно положению и площади пигментированных участков дермы на правой («слепой») стороне тела (рис. 1 Г – И).

Категория 1 (рис. 1 Г) характеризуется присутствием отдельных пигментных пятен, распределённых по трём векторам: от хвостовой части вдоль позвоночника, по спинной и по брюшной стороне тела.

Категория 2 (рис. 1 Д) – увеличение площади пигментации до практически полного окрашивания хвостовой части. Просматривается распределение пигментации по трём векторам (см. категория 1).

Категория 3 (рис. 1 Е) – пигментация занимает более половины правой стороны тела, три вектора распределения пигмента проявляют тенденцию к слиянию.

Категория 4 (рис. 1 Ж) – окрашена практически вся правая сторона тела, за исключением головного отдела.

Категория 5 (рис. 1 З) – пигмент отсутствует лишь на средне-верхней части головы.

Категория 6 (рис. 1 И) – полное окрашивание правой стороны тела аналогично левой.

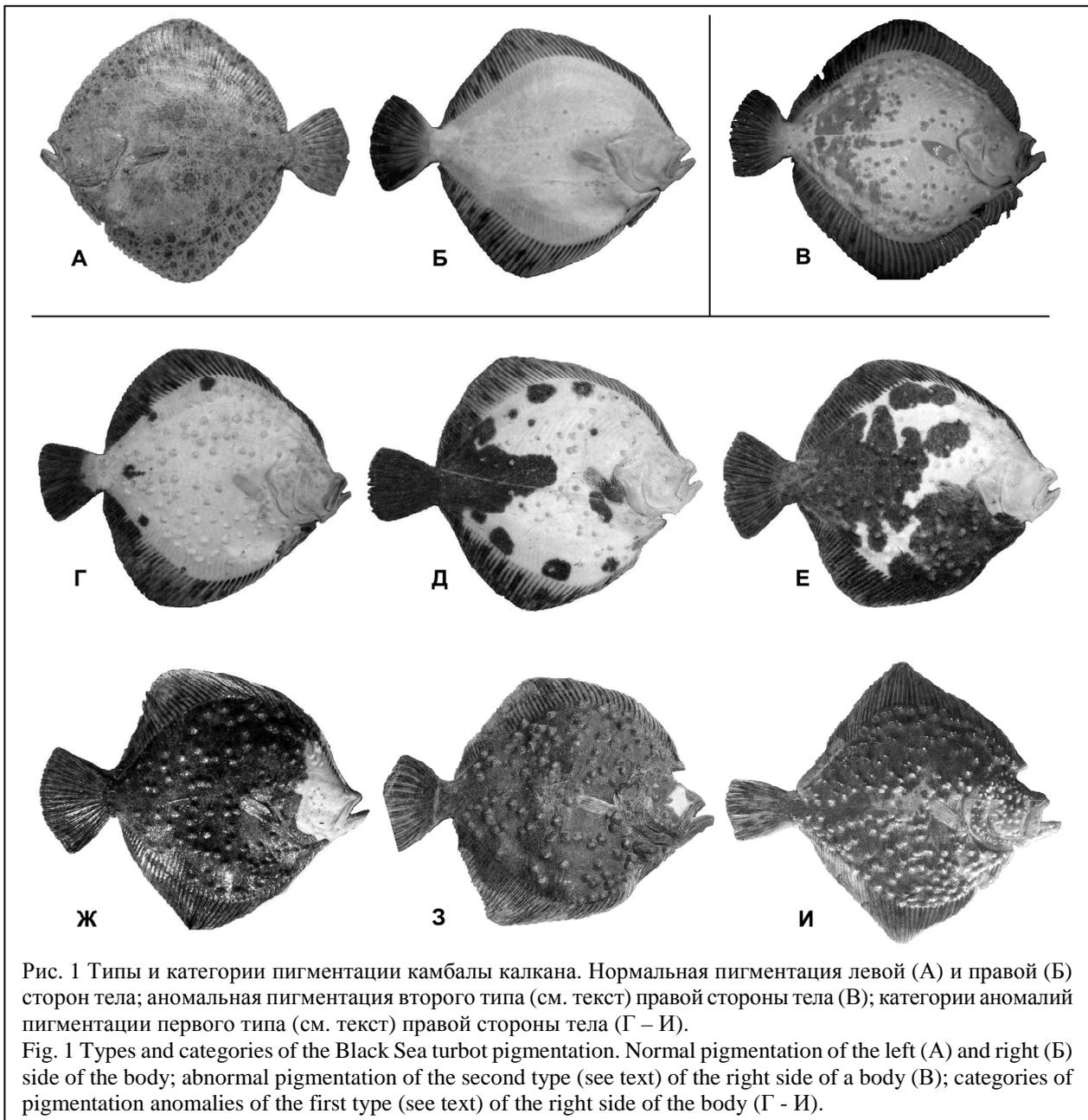


Рис. 1 Типы и категории пигментации камбалы калкана. Нормальная пигментация левой (А) и правой (Б) сторон тела; аномальная пигментация второго типа (см. текст) правой стороны тела (В); категории аномалий пигментации первого типа (см. текст) правой стороны тела (Г – И).

Fig. 1 Types and categories of the Black Sea turbot pigmentation. Normal pigmentation of the left (A) and right (B) side of the body; abnormal pigmentation of the second type (see text) of the right side of a body (B); categories of pigmentation anomalies of the first type (see text) of the right side of the body (Г - И).

У особей с 5 и 6-й категориями аномалии пигментации часто наблюдаются аномалии миграции правого глаза на левую сторону: у 67 и 90 % особей, соответственно.

Аномалии миграции глаза варьировали от его смещения от нормы к краю левой стороны головы до задержки в профиле головы и сопряжены с неполной трансформацией черепа, т.е. между головой и спинным плавником находи-

лась крючкообразная выемка, обусловленная неправильным строением костей *frontale* и *ethmoidale laterale* и неполным зарастанием передней части спинного плавника.

Всего в 2005 – 2007 гг. зарегистрировано 66 аномально пигментированных особей. Их ежегодная доля была неизменной – 9.8 %, в то время как в отдельных уловах она варьировала от 0 до 28 %. Среди самцов доля аномально

пигментированных особей составила 9.2 %, среди самок – 12.3 %, однако доля особей с максимальным проявлением аномалий (категории 5 и 6) среди самцов была выше (4.1 %), чем среди

самок (1.5 %). В течение 2005 – 2007 гг. относительное количество аномальных особей среди самцов незначительно снизилось, среди самок повысилось (табл. 1).

Табл. 1 Характеристики исследованных особей черноморского калкана в 2005 – 2007 гг.
Table 1 Characteristics of the studied specimens of the Black Sea turbot in 2005 - 2007

Год	Все исследованные особи					Особь с аномальной пигментацией всех категорий							
	Самцы		Самки		Σ	Самцы			Самки			Σ	
	n	SL, см	n	SL, см	n	n	%	SL, см	n	%	SL, см	n	%
2005	32	$\frac{34.5 - 51.0}{41.5 \pm 4.5}$	19	$\frac{34.5 - 60.0}{48.3 \pm 6.3}$	51	4	12.5	$\frac{36.5 - 39.5}{38.6 \pm 1.4}$	1	5.3	46.0	5	9.8
2006	264	$\frac{26.9 - 53.3}{40.2 \pm 4.1}$	61	$\frac{34.6 - 57.0}{47.4 \pm 4.6}$	325	25	9.5	$\frac{27.8 - 47.0}{39.6 \pm 3.3}$	7	11.5	$\frac{39.0 - 52.2}{46.9 \pm 4.9}$	32	9.8
2007	246	$\frac{27.1 - 50.0}{38.1 \pm 3.7}$	50	$\frac{33.1 - 58.2}{45.3 \pm 5.8}$	296	21	8.5	$\frac{30.2 - 41.6}{37.2 \pm 2.9}$	8	16.0	$\frac{40.6 - 48.3}{44.1 \pm 2.5}$	29	9.8
Всего	542	$\frac{26.9 - 53.3}{39.3 \pm 4.1}$	130	$\frac{33.1 - 60.0}{46.7 \pm 5.4}$	672	50	9.2	$\frac{27.8 - 47.0}{38.5 \pm 3.2}$	16	12.3	$\frac{39.0 - 52.2}{45.5 \pm 3.8}$	66	9.8

Примечание: над чертой – диапазон значений SL, под чертой – среднее значение SL ± SD.
Σ – обобщённые данные по самцам и самкам.

Доля аномальных особей в уловах в прибрежных водах Севастополя и района м. Тарханкут в 2006 г. различалась незначительно и составила 9.2 и 11.3 % соответственно.

В 2005 г. аномалии пигментации были представлены только категориями 4 – 6, при этом на долю категорий 5 и 6 (в сумме) приходилось 60 % от общего числа аномалий. В 2006 – 2007 гг. аномалии были представлены всеми категориями (1 – 6); суммарная доля категорий 5 и 6 составила в 2006 г. 34.4 %, а в 2007 г. – 34.5 % от всех особей с аномальной пигментацией.

В течение всего периода систематических исследований пигментации средняя длина тела аномальных особей была несколько ниже, чем средняя длина всех особей в уловах (табл. 1).

Возраст аномальных особей в уловах 2005 – 2007 гг., определённый по отолитам (42 особи) и размерно-возрастному ключу (24 особи), составил 4 – 10 лет, что соответствует генерациям 1995 – 2002 гг. Преобладали особи генераций 1999 г. (19.7 %), 2000 г. (34.9 %) и 2001 г. (18.2 %).

Обсуждение. Наиболее ранняя попытка

классификации аномалий пигментации слепой стороны тела камбалообразных из природных популяций принадлежит Норману [20]. Он разделил аномалии на «staining» – «окрашивание», «spotting» – «точечная окраска» и «true ambicoloration» – «истинное двустороннее окрашивание».

Аномалии пигментации камбалообразных разделяли на три основных типа [10]: «ambicoloration» – двусторонняя пигментация (вариации от частичной пигментации «слепой» стороны до полной двусторонней пигментации тела); «albinism» (альбинизм) – отсутствие пигмента (полное или частичное) как на «слепой», так и на окулярной сторонах тела, и «xanthochroism» – ксантохроизм или золотисто-оранжевый цвет тела, приобретаемый в результате присутствия избыточного количества ксантофоров на фоне полного отсутствия меланофоров.

В настоящее время отклонения от нормы пигментации камбалообразных (как из природных популяций, так и при выращивании) преимущественно классифицируют как гипомеланизацию «зрячей» стороны, либо ги-

пермеланизацию «слепой» стороны тела. Гипомеланизация вызывается отсутствием пигментных клеток (меланофоров) и проявляется в виде частичной (пятнистость) или полной депигментации «зрячей» стороны тела, и соответствует таким вышеприведённым терминам, как «albinism», «pseudoalbinism» или «hypomelanism». Аномалии, описываемые терминами «staining», «spotting» или «ambicoloration», относятся к феномену гипермеланизации и проявляются в наличии пигментных клеток на части или всей площади «слепой» стороны тела [8].

В наиболее ранней классификации аномалий пигментации [20] смешано описание аномалий пигментации разного происхождения. Тип аномалий пигментации «staining» отмечается только у взрослых рыб, связан с повреждениями (преимущественно субстратом) внешних покровов тела и считается обратимым. Наши исследования показали, что этот вид аномалий пигментации обусловлен присутствием случайно или хаотично расположенных аномальных пигментных пятен, состоящих преимущественно из ксантофоров, дифференцируемых в отдельных участках на «слепой» стороне тела, которые окружают повреждённые участки «шипов», т.е. является пигментацией вторичной, приобретённой после метаморфоза. Напротив, аномалии пигментации, описываемые в [20] как «spotting» и «true ambicoloration» являются внешними проявлениями необратимого процесса дифференциации меланофоров на определённых участках слепой стороны тела, нарастающих с определённой закономерностью.

Категория пигментации «spotting» [20], характеризующаяся наличием отдельных меланизированных пятен в области хвостового стебля, соответствует категории 1 и 3 по нашей классификации, а «true ambicoloration» (полная пигментация слепой стороны тела) – категории 6. Градации от 1 до 6-ой категории аномалий пигментации калкана являются возрастанием степени проявления одного и того же процесса меланизации слепой стороны тела и различаются по

степени распространения меланофоров от хвостового плавника к голове. Наши данные по 5 и 6-й категориям аномалий пигментации калкана совпадают с литературными данными о сопряжённости процессов пигментации покровов тела и миграции глаза у камбалообразных [2, 14].

Среди исследованных нами особей калкана случаев гипомеланизации левой стороны тела не наблюдали, что может быть связано либо с отсутствием в природной среде причин для формирования этой аномалии, либо с полной элиминацией гипомеланизированных особей на ранних стадиях развития. Случаи ксантохроизма пока вообще не описаны для рода *Scophthalmus*.

До сих пор окончательно не выяснена этиология аномалий пигментации и миграции глаза у особей камбалообразных из природных популяций. Существует даже мнение об атавистической природе подобных феноменов [3]. Для правильного объяснения природы описываемых аномалий необходимо исследовать причины их возникновения на ранних этапах развития рыб. Но до настоящего времени сведения о развитии пигментации и оссификации у калкана в естественных условиях отсутствуют из-за невозможности отлова его личинок при применении стандартных ихтиопланктонных орудий лова.

Систематическое и подробное изучение раннего развития камбалообразных оказалось возможным только в результате искусственного выращивания. Феномен аномальной пигментации при культивировании камбалообразных оказался очень частым явлением (доля аномально пигментированных особей среди метаморфозированной молодежи достигала 100%), что дало возможность изучать аномалии на основе больших выборок одновозрастных особей. Несмотря на то, что причины появления аномальной пигментации до сих пор окончательно не изучены, уже достоверно определено, что аномалии связаны с нарушением обмена веществ, находящихся преимущественно под влиянием состава пищи ранних стадий развития камбалообразных.

Согласно собственным экспериментальным исследованиям развития калкана в искусственных условиях, определено, что изменение в составе пищевой цепи калкана на любом этапе развития до окончания метаморфоза безусловно влияет на развитие хроматофорного комплекса [7]. Во время личиночных стадий развития пигментные клетки дифференцируются по обеим сторонам тела калкана. В процессе метаморфоза личиночные меланофоры исчезают, а взрослые меланофоры дифференцируются в норме на «зрячей» стороне тела, аналогично процессам, показанным для других камбалообразных [22]. Нарушения дифференциации меланофоров в течение этого периода развития могут приводить либо к отсутствию пигментации на «зрячей» стороне, либо к присутствию пигментации на «слепой» стороне тела ([8] и собств. неопубл. данные).

Аномалии пигментации калкана и сопряжённые с ними аномалии миграции правого глаза на левую сторону тела, очевидно, связаны с нарушениями экспрессии генов и с гормональными нарушениями тироидального характера, происходящими в результате несбалансированного питания, неадекватного биохимическим потребностям личинок в течение отдельных периодов раннего метаморфоза. Известно, что разные периоды морфогенеза рыб находятся под контролем разных генов. Экспрессия генов находится под контролем эссенциальных компонентов, большая часть которых не синтезируется организмом личинок, а может поступать только извне. Для нормы экспрессии генов эссенциальные компоненты (морфогены) должны входить в состав пищи личинок в определённых пропорциях. Дисбаланс незаменимых компонентов, таких как витамин А, высоконасыщенные жирные кислоты и фосфолипиды, в составе пищи личинок камбалообразных рыб [16, 17, 18] приводит к аномалиям пигментации.

Диспропорция в пище личинок морских рыб таких важных морфогенов, как ретиноидная кислота и высоконасыщенные жирные кисло-

ты (ВНЖК), оказывает плеiotропное действие на экспрессию генов, контролирующую формирование тканей на этапах развития, предшествующих метаморфозу [9], модифицирует формирование костной ткани в скелете головы, или приводит к ускоренному процессу дифференциации остеобластов в костной ткани [23], индуцирует развитие взрослых меланофоров не только на «зрячей», но и на «слепой» стороне тела камбалообразных, что приводит к двусторонней пигментации тела, деформации лучей плавников [18]. Согласно результатам собственных экспериментальных исследований, аномалии пигментации индуцируются у личинок калкана во время 3 – 4 недель после выклева, а аномалии миграции глаза – в возрасте от 3 до 5 недель. После прохождения калканом пика метаморфоза (4 – 6 недель после выклева) тип их пигментации, как и степень миграции глаза, закрепляются, т.е. являются необратимыми. По-видимому, особи калкана с аномалиями пигментации (и миграции глаза) из исследованных нами в 2005 – 2007 гг. нерестовых популяций в период начала и пика метаморфоза испытывали дисбаланс незаменимых компонентов в пище. Различия доли аномально пигментированных особей и степени (% разных категорий) аномалий в разных выборках из одного района в разные нерестовые периоды и в разных районах, предположительно, обусловлены тем, что одновозрастные группировки калкана в период развития, определяющего характер и ход метаморфоза (пигментацию и миграцию глаза), могли находиться в разных трофических условиях. Можно предположить, что особи с минимальными аномалиями пигментации (категории 1 – 4) испытывали дисбаланс в питании в течение более короткого периода метаморфоза (или в меньшей степени), по сравнению с особями, у которых наблюдали более серьёзные аномалии (категории 5 – 6). Возможно также, что период раннего метаморфоза у особей категории 1 – 4 происходил в иные временные (в разное время сезона нереста) или пространственные отрезки (в других участках моря),

чем аналогичный период развития у особей с 5 и 6-й категориями аномалий. Так как нерест камбалы калкан происходит в течение 1.5 – 2 мес. (обычно с середины апреля до начала июня), то аномалии в составе кормового планктона, по-видимому, приходились на период от конца апреля до начала июля.

Возможно, доля особей с аномальной пигментацией среди личинок и мальков калкана и других камбаловых в природных популяциях значительно выше, чем среди половозрелых рыб, так как большая часть молодых аномально пигментированных особей может быть элиминирована в период раннего развития. Наличие пигмента на правой стороне тела, которая в процессе метаморфоза становится «нижней», является демаскирующим фактором в период планктонной фазы жизни формирующихся мальков. В период метаморфоза во время миграции в прибрежную зону личинки калкана встречаются преимущественно в верхнем горизонте моря ([5, 6], собств. набл.), что определяет уязвимость аномально пигментированных особей для хищников, атакующих жертву снизу.

Не исключено, что аномалии, возникшие в период раннего онтогенеза, предопределяют ослабление физиологических функций организма во взрослом состоянии. Согласно нашим наблюдениям, половозрелые гипермеланизированные особи 5 и 6-й категорий характеризуются низкой жизнеспособностью: вероятность их гибели в сетях, при транспортировке и содержании в бассейнах выше, чем у нормально пигментированных особей.

В 2005 – 2007 гг. средняя длина тела аномальных особей была ниже, чем средняя длина всех особей в уловах, что может быть следствием их более низкой скорости роста и/или меньшей продолжительности жизни, чем у нормальных особей. Третьей и, возможно, наиболее значимой причиной различий в длине тела (и возрасте) аномальных и нормальных особей может быть межгодовая изменчивость условий развития калкана на ранних стадиях онтогенеза,

определяющая разное количество особей с отклонениями от нормы в тех или иных генерациях этого вида рыб. Для выявления особенностей развития и роста аномальных особей необходимы ежегодный сбор и анализ массового материала из природной среды, и проведение соответствующих экспериментальных работ.

Считается, что основными причинами сокращения запасов калкана явились загрязнение Чёрного моря и перелов [1]. Помимо этих причин, на популяцию калкана действует, по-видимому, ряд других негативных экзогенных факторов, приводящих к аномалиям пигментации, физиологическому ослаблению особей и, как следствие, к снижению пополнения популяции. Отклонения развития наблюдались у калкана даже в периоды с относительно низким уровнем антропогенного воздействия на экосистему Чёрного моря – в начале XX в. [2]. Согласно результатам опроса рыбаков, в последние годы количество аномально пигментированных особей в уловах увеличилось. Очевидно, что состояние популяций калкана тесно связано с региональными и глобальными климатическими циклами, формирующими гидрологические условия развития и роста особей, а также влияющими на структуру биоценозов, в том числе на состояние кормовой базы личинок. Повышения количества аномалий развития пигментации и оссификации и, соответственно, снижения жизнеспособности генераций камбалы калкан следует ожидать при любых отклонениях от нормы в структуре фитопланктонного и, как следствие, мезозоопланктонного сообщества Чёрного моря.

Выводы. 1. Систематический учёт и анализ аномалий пигментации и оссификации камбалы калкан в уловах – важный компонент комплексной оценки состояния популяции этого вида рыб. **2.** Предложенная схема оценки степени аномалий (6 категорий) позволяет проводить мониторинг с целью объективного выявления тенденций в межгодовой динамике качественных и количественных характеристик аномалий пигментации и оссификации в природных

популяциях камбалы калкана и других камбалообразных. **3.** Результаты анализа литературных, архивных и собственных данных свидетельствуют о том, что частота встречаемости особей с аномалиями пигментации и оссификации варьирует в широких пределах. Аномальные особи встречались в уловах в начале XX века; не были зарегистрированы в 80 – 90-е годы, но в уловах 2005 – 2007 гг. их доля составляла 9.8 %. **4.** Аномалии пигментации особей калкана из природ-

ной популяции проявляются в форме гипермеланизации правой стороны тела, но не отмечено ни одного случая гипомеланизации левой стороны. **5.** Обнаруженные аномалии взрослых особей калкана, предположительно, индуцируются во время поздней планктонной фазы развития, закрепляются в процессе метаморфоза и связаны с нарушениями в естественной пищевой планктонной цепи.

1. Битюкова Ю. Е., Зуев Г. В., Данилюк О. Н. и др. Современное состояние нерестовой популяции камбалы-калкан (*Psetta taeotica*) на юго-западном шельфе Крыма // Проблемы и решения в современном рыбном хозяйстве на Азовском бассейне: Мат. научно-практ. конф. (Бердянск, 9 – 11 ноября 2005 г.). – Мариуполь, 2005. – С. 14 – 17.
2. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Импер. АН. – 1913. – серия VIII. – **32**, № 1. – 299 с.
3. Иванков В. Н., Иванкова З.Г. Атавизм в окраске камбалообразных с замечаниями об атавизме у рыб // Вопр. ихтиол. – 2002. – **42**, вып. 6. – С.846 – 849.
4. Карапеткова М. Вверху распределенито и миграциите на калкана по българското крайбрежие // Рибно стопанство. – 1964. – № 7 (3). – С.18 – 22.
5. Марти Ю. Ю. Материалы к биологии черноморской камбалы-калкана (*Rhombus taeoticus* Pallas) // Сборник, посвящённый научной деятельности Н.М. Книповича (1885 – 1939). - М.: Изд-во АН СССР, 1939. – С. 232 - 253.
6. Попова В. П. Питание камбалы калкан в Черном море // Труды АзчерНИРО. – 1958. – Вып. 17. – С. 141 – 151.
7. Ханайченко А.Н., Битюкова Ю.Е. Особенности формирования хроматофорного комплекса камбалы калкан, *Psetta maxima* var. *taeotica*, в онтогенезе в зависимости от пищевой цепи // Мор. экол. журн. – 2007. – **6**, № 3. – С. 17 – 33.
8. Bolker J. A., Hill C. R. Pigmentation development in hatchery-reared flatfishes // J. Fish Biology. – 2000. – **56**, № 5. – P. 1029 – 1052.
9. Cahu C., Zambonino Infante J., Takeuchi T. Nutrients affecting quality in marine fish larval development morphogenesis in fish. // Larvi'01. Fish & Shellfish larviculture symposium. C.I. Hendry, G. Van Stappen, M. Wille and P. Sorgeloos (Eds.). – EAS Spec. Publ. – Oostende, Belgium, 2001. – **30**. – P. 231 – 232.
10. Colman J. A. Abnormal pigmentation in the sand flounder (note) // N.Z. J. Mar. Freshwater Res. – 1971. – **6** (1 – 2). – P. 208 – 213.
11. Cunningham J.T. A peculiarly abnormal specimen of the turbot // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 1906. – **8**. – P. 44 – 47.
12. Diaz de Astarloa J. M. Ambicoloration in two flounders, *Paralichthys patagonicus* and *Xystreuris rasile* // J. Fish Biol. –1995. – **47**, №. 1. – P. 168 – 170.
13. Eisler R. Partial albinism and ambicoloration in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* // Copeia. – 1963. – № 2. – P. 275 – 277.
14. Gudger E. W., Firth F.E. An almost totally ambicolorated halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, with partially rotated eye and hooked dorsal fin-the only recorded specimen // Amer. Mus. Novitates. – 1935. – № 811. – P. 1 – 8.
15. Haaker P. L., Lane E. D. Frequencies of anomalies in a Bothid, *Paralichthys californicus*, and a Pleuronectid, *Hypsopsetta guttulata*, flatfish // Copeia. – 1973. – № 1. – P. 22 – 25.
16. Kanazawa A. Nutritional Mechanisms Involved in the Occurrence of Abnormal Pigmentation in Hatchery-reared Flatfish // J. World Aquac. Soc. –1993. – **24**, Iss. 2. – P. 162 – 166.
17. Martinez G. M., Baron M. P., Bolker J. A. Skeletal and pigmentation defects following retinoic acid exposure in larval summer flounder, *Paralichthys dentatus* // J. World Aquacult. Soc. 2007. **38** (3). – P. 353 – 366.
18. Miwa S., Yamano K. Retinoic acid stimulates development of adult-type chromatophores in the flounder // J. Exp. Zool. – 1999. – 284. – P. 317-324.
19. Moore C. J., Posey C. R. Pigmentation and Morphological Abnormalities in the Hogchoker, *Trinectes maculatus* (Pisces, Soleidae) // Copeia. - 1974. – № 3. – P. 660 – 670.

20. Norman J. R. A Systematic Monograph of the Flatfishes (Heterosomata). Vol. 1. Psettoidea, Bothidae, Pleuronectidae. – London, British Museum. – 1934. – 459 pp.
21. Seikai T., Matsumoto J. Mechanisms of albinism in flatfish with regard to pigment cells and skin differentiation // European Aquaculture Society. – 1991. – **15**. – P. 328 - 330.
22. Seikai T., Hirose E., Matsumoto J. Dual appearances of pigment cells from in vitro cultured embryonic cells of Japanese flounder: an implication for a differentiation-associated clock // Pigment Cell Research. – 1993. – **6**. – P. 423 – 431.
23. Villeneuve L. A. N., Gisbert E., Moriceau J., Cahu C. L. et al. Intake of high levels of vitamin A and polyunsaturated fatty acids during different developmental periods modifies the expression of morphogenesis genes in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) // British J. Nutrition. – 2007. – **95**. – P. 677 – 687.

Поступила 22 апреля 2008 г.

Аномалії пігментації чорноморської камбали калкан *Psetta* (= *Scophthalmus*) *maxima maeotica* (Pleuronectiformes: Scophthalmidae). А. М. Ханайченко, В. Є. Гірагосов, Д. В. Єльніков, О. М. Данілюк. Уперше проведений аналіз аномалій пігментації чорноморської камбали калкан *Psetta* (= *Scophthalmus*) *maxima maeotica* (Pallas) з району південно-західного шельфу Кримського п-ова. Аномалії віднесені до 2 типів: первинної і вторинної пігментації. Запропоновано систематизувати варіації первинної пігментації калкана й інших камбалоподібних по 6 категоріям залежно від ступеня гіпермеланізації правої сторони тіла. Повна пігментація правої сторони тіла калкана сполучена з аномаліями міграції ока. Відносна кількість аномально пігментованих особин в уловах в 2005 – 2007 р. становила 9.8 %. Виявлені аномалії приблизно індукуються порушенням складу їжі під час пізньої планктонної фази розвитку калкана й закріплюються необоротно в процесі метаморфоза.

Ключові слова: чорноморська камбала калкан, аномалії, пігментація, міграція ока

Pigmentation anomalies in the Black Sea turbot *Psetta* (= *Scophthalmus*) *maxima maeotica* (Pleuronectiformes: Scophthalmidae). A. N. Khanaychenko, V. E. Giragosov, D. V. Yelnikov, O. N. Danilyuk. Analysis of pigmentation anomalies in the Black Sea turbot *Psetta* (= *Scophthalmus*) *maxima maeotica* (Pallas) from the Black Sea shelf southwest of the Crimean peninsula was carried out for the first time. The Black Sea turbot anomalies were referred to 2 types: primary and secondary pigmentation. Primary abnormal pigmentation of the BST and others Pleuronectiformes originating from ontogenesis disturbances are proposed to be divided into 6 categories depending on hypermelanisation degree on the blind side of the body. Complete pigmentation (ambicoloration) of the right side of a turbot body coincide (90 %) with abnormalities of eye migration. Share of abnormally pigmented specimens in 2005 – 2007 catches was evaluated as 9.8 %. The revealed anomalies are presumably caused by imbalances in the Black Sea turbot nutrition during the late planktonic phase of development and are fixed irreversibly during the metamorphosis.

Key words: Black Sea turbot, anomalies, pigmentation, eye migration