

УДК 597.5

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ ПАЛТУСОВИДНЫХ КАМБАЛ ПОДСЕМЕЙСТВА HIPPOGLOSSOIDINAE (PLEURONECTIFORMES: PLEURONECTIDAE)

© 2025 г. В. Н. Долганов¹, * (ORCID: 0000-0002-7898-2521),
О. З. Бадаев² (ORCID: 0000-0001-9797-7763)

¹Национальный научный центр морской биологии

им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

²Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии (ТИНРО), Владивосток 690091, Россия

*e-mail: vndolganov@mail.ru

Поступила в редакцию 02.05.2024 г.

После доработки 24.09.2024 г.

Принята к публикации 25.09.2024 г.

При анализе миграций и расселения, а также условий и последовательности формирования видов палтусовидных камбал подсемейства Hippoglossoidinae использован метод исторической биогеографии. Показано, что морфо-экологическая эволюция группы шла по направлению адаптации к прогрессирующему похолоданию климата, а дивергенция видов происходила во время изоляции Арктического бассейна и Японского моря в плиоплейстоцене. В результате анализа происхождения и расселения палтусовидных камбал признается валидность видов *Hippoglossoides robustus* и *H. herzensteini*, а также разделение рода *Hippoglossoides* на подроды *Hippoglossoides* и *Cleisthenes*.

Ключевые слова: палтусовидные камбалы, направление эволюции, формирование видов, валидность *Hippoglossoides robustus* и *H. herzensteini*, структура рода *Hippoglossoides*

DOI: 10.31857/S0134347525010052

Камбалы подсемейства Hippoglossoidinae широко распространены в умеренных и холодных водах северной части Тихого и Атлантического океанов (рис. 1–4). Несмотря на небольшой объем и достаточную изученность этой монофилетической группы (Линдберг, Федоров, 1993; Соопер, Шарлеау, 1998), взгляды на ее систему и таксономию до сих пор различаются. Если положение рода *Acanthopsetta* с единственным видом *A. nadeshnyi* (Schmidt, 1904) не оспаривается, то мнения о составе и родственных отношениях родов *Cleisthenes* и *Hippoglossoides* достаточно разнообразны. Некоторые специалисты объединяют их в один род (Sakamoto, 1984; Fishes of Japan ..., 2002; Shinohara et al., 2014) или рассматривают в качестве подродов (Линдберг, Федоров, 1993), другие считают отдельными таксонами (Нельсон, 2009; Соопер, Шарлеау, 1998; Evseenko, 2004; Parin et al., 2014). По количеству

видов палтусовидных камбал мнения также расходятся. Так, в роде *Cleisthenes* оспаривается наличие двух видов *C. pinetorum* (Jordan & Starks, 1904) и *C. herzensteini* (Schmidt, 1904) (см. Редин, Картавцев, 2021; Sakamoto, 1984; Fishes of Japan ..., 2002; Vinnikov et al., 2018), под сомнение ставится валидность северной палтусовидной камбалы *H. robustus* (Gill & Townsend, 1897) (см. Редин, Картавцев, 2021; Mecklenburg et al., 2018; Vinnikov et al., 2018). В литературе встречаются (Редин, Картавцев, 2021) неожиданные предложения генетиков о включении вида *Limanda sachalinensis* (Hubbs, 1915), относящегося к подсемейству Pleuronectinae, в род *Hippoglossoides* и пересмотре систематики лиманд, построенной по морфо-экологическому принципу. Однако известно, что камбалы с маленьким ртом (в том числе род *Limanda*) резко отличаются от большеротых палтусовидных

камбал, и эти филетические линии существовали совместно уже в миоцене (Назаркин, 1997; Yabumoto, Uyeno, 1994). Взгляды морфологов и генетиков на таксономию и систему камбал подсемейства *Hippoglossoidinae* часто недостаточно обоснованы, поэтому процесс выработки единого мнения может продолжаться бесконечно долго. Недостаток аргументов для решения этой проблемы мы предлагаем восполнить при помощи метода исторической биогеографии, рассмотрев формирование экологии и биологии размножения разных таксонов группы в процессе их эволюции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для решения имеющихся спорных вопросов предлагается система доказательств, основанная на следующих известных или не вызывающих сомнения логических положениях:

1. Центром происхождения палтусовидных камбал (как и всего семейства *Pleuronectidae*) является северная часть Тихого океана, откуда они через Арктику расселились в Северную Атлантику (Андрияшев, 1939; Берг, 1947; Шмидт, 1950).
2. Расселение из Тихого океана в более холодную Арктику началось после открытия Берингова пролива на рубеже миоцена и плиоцена в условиях сильного похолодания климата в конце неогена (Marincovich, Gladenkov, 2001). Следовательно, эволюция группы шла по направлению адаптации к постепенно усиливающемуся похолоданию вод.
3. Значительную роль в формировании биологического разнообразия палтусовидных камбал имели неоднократные плиоплейстоценовые деления ареалов предковых видов в результате закрытия Берингова пролива и проливов Японского моря (Линдберг, 1972).
4. Эколого-морфологические характеристики видов (и особенно биология размножения) вырабатывались и закреплялись при формировании видов в условиях их мест происхождения.
5. В конце миоцена — начале плиоцена камбалы, существовавшие тогда в Тихом океане, были намного более тепловодными и до наступления эпохи оледенений конца плейстоцена обитали на меньших глубинах, чем современные. Оледенения выхолостили шельф и загнали их в глубину.
6. Современный ареал палтусовидных камбал сформировался в результате их расселения в голоцене после окончания последнего оледенения.

Основными материалами для работы послужили обширные литературные данные и результаты собственных наблюдений, сделанных в многочисленных научных и промысловых рейсах в северной части Тихого океана в период 1976–2007 гг. (табл. 1).

Формирование биологического разнообразия палтусовидных камбал

Как и большинство таксонов дальневосточных морей, палтусовидные камбалы подсемейства *Hippoglossoidinae* сформировались в мощном палеоген-неогеновом центре происхождения, находившемся на месте современных северной Японии и о-ва Сахалин из трансформирующейся биоты северной периферии Индо-Вестпацифической области (Кафанов, Кудряшов, 2000; Назаркин, 2000), откуда происходило расселение относительно холодолюбивой фауны. Временем становления современной ихтиофауны на родовом уровне была эпоха миоцена, когда по данным далеко неполной палеолетописи у юго-западного Сахалина в субтропическо-бореальных условиях уже обитали камбалы четырех современных родов (Назаркин, 1997, 2000; Yabumoto, Uyeno, 1994). Исходя из этого, с большой долей вероятности можно утверждать, что ветвь палтусовидных камбал уже в миоцене в Сахалино-Японском регионе разделилась на мелководную палтусовидную камбалу (род *Hippoglossoides*) и более глубоководную колючую камбалу (род *Acanthopsetta*). Значительное похолодание климата в конце миоцена (Лисицын, 1980; Цой и др., 2003; Плетнев, 2004) в большей степени влияло на прибрежную фауну, и адаптировавшаяся к холоду палтусовидная камбала расселилась на север до Берингова моря. В то же время, расселение относительно глубоководной колючей камбалы сдерживалось холодными водами, которые заглублялись зимой в высоких широтах Тихого океана. Такое распределение *Acanthopsetta nadeshnyi* существует до сих пор: основа его ареала находится в Японском море и южной части

Таблица 1. Основные биологические характеристики камбал подсемейства Hippoglossoidinae по литературным и собственным данным

Характеристики		Виды						
		<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	<i>Hippoglossoides (Cleisthenes) pinetorum</i>	<i>Hippoglossoides (Cleisthenes) herzensteini</i>	<i>Hippoglossoides (Hippoglossoides) platessoides</i>	<i>Hippoglossoides (Hippoglossoides) etassodon</i>	<i>Hippoglossoides (Hippoglossoides) robustus</i>	<i>Hippoglossoides (Hippoglossoides) dubius</i>
Температура, °С	пределы обитания рыб	–1.7–12.5	6–20	0–22	–1.89–13.0	–1.5–8.0	–1.9–6.0	–1–15
	нерест	1.5–3.2	6–9	2–17	–0.5–6.0	–1.2–2.2	–1.8–1.0	–0.4–8.0
	развития икры	13.5–19.2	9–15	9–19	0–5	–1.2–6.0	–1.8–4.0	0.2–17
Глубина, м	пределы обитания рыб	18–940	10–200	2–500	15–3000	0–1050	2–425	10–1600
	нагул	20–200	30–100	< 100	100–300	30–350	25–150	25–130
	нерест	20–100	20–40	5–100	50–90 (250)	20–150	25–70 (100)	25–100
Длина тела рыб, см	зимовка	150–500	10–200	50–450	150–600	200–500	90–200	150–800
	максимальная	46	31	47	83	57	52	56
	при массовом созревании, самцы/самки	22/26	–	25/26	25/35	25/30	18/23	24/26
Пик нереста		июнь–август	конец февраля–май (март–апрель)	конец февраля–сентябрь (апрель–август)	январь–сентябрь	февраль–июнь (август)	апрель–август (сентябрь)	февраль–август
Продолжительность нереста (мес.) в конкретном районе		1–1.5	2–2.5	3–4	2–3	1.5–3	1.5–2.5	2–3
Плодовитость, тыс. шт., мин.–макс. (среднее) значения		96–925 (346)	–	164–1112 (623)	30–1100 (250)	23–790 (165)	23–600 (114)	211–1000 (273)
Диаметр икры (макс.), мм		1.1	–	1.16	3.2	3.55	2.7	2.94
Размер личинок (выклев), мм		2.3–3.5	–	2.17–2.59	4–6	5.3–6.94	4.85–6.0	2.6–3.4

Примечание. Литературные источники, использованные при составлении таблицы: Перцева-Остроумова, 1961; Мусяенко, 1963; Атлас океанов..., 1974; Линдберг, Федоров, 1993; Булатов, 1994; Фадеев, 2005; Соколовский и др., 2011; Дьяков, 2015, 2017а, б; Панченко и др., 2016; Юсупов, 2018; Kuronuma, 1939; Pitt, 1975; Bowering, Brodie, 1991; Fujita et al., 1995; Morgan, 2000; Coad, Reist, 2004; Johnson, 2005; Fahay, 2007; Stark, 2011; Kaschner et al., 2016; Matarese et al., 1989; Okamura, 2021; Spotowitz et al., 2023. “–” – нет данных.

Охотского моря, севернее встречаются лишь единичные особи (Фадеев, 1987; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Парин и др., 2014; собственные данные).

Основной этап эволюции палтусовидных камбал начался после открытия Берингова пролива на границе миоцена и плиоцена, когда тихоокеанская фауна стала активно расселяться в Арктический бассейн и северо-восточную Атлантику (Кафанов, 1982; Кафанов, Кудряшов, 2000; Гладенков, Гладенков, 2004; Marincovich, Gladenkov, 2001), где в миоцене отмечено появление камбал родов *Hippoglossoides* и *Platichthys* (Данильченко, 1964; Свиченская, 1980). Естественно, что освоение холодной Арктики привело к значительной адаптации северных популяций предковой формы к обитанию в более холодном климате. Зимнее выхолаживание шельфа вынудило камбал зимовать в верхней части материкового склона, а весной, по мере прогрева воды, совершать обратную миграцию на шельф для нереста и нагула. Намного снизился их общий температурный диапазон обитания и особенно оптимальная температура размножения. При изменении спектра питания камбал отпала необходимость в расположении глаза на боковом профиле головы. Для успешного воспроизводства в холодной среде с более длительным развитием икры и менее богатой кормовой базой отбор шел по направлению более раннего начала размножения, увеличения размеров икры с большим запасом питательных веществ и формирования более крупных личинок (см. табл. 1).

В течение плиоцена Берингов пролив не оставался открытым постоянно. По данным палеонтологии, в первой половине плиоцена (до начала Берингийской трансгрессии около 3.6 млн лет назад) было два длительных закрытия Берингова пролива (Свиточ, Талденкова, 1994). Это приводило к изоляции в Арктике биоты, вынужденной адаптироваться к постепенно прогрессирующему похолоданию климата самого холодного региона Северного полушария. Во время первой изоляции арктические популяции палтусовидной камбалы, близкие по эколого-морфологическим характеристикам к камбалам северной Атлантики, освоили более холодноводную эконишу (см. табл. 1) и обособились в вид *Hippoglossoides elassodon*

(Jordan et Gilbert, 1880), а камбалы, изолированные в северной части Тихого океана и северной Атлантике, сформировали соответственно общего предка *H. herzensteini* + *H. pinetorum* и вид *H. platessoides* (Fabricius, 1780). В период очередного открытия Берингова пролива часть популяций *H. elassodon* проникла в Тихий океан, где со временем этот вид широко расселился от Японии до Калифорнии. Оставшиеся в Арктике популяции во время второй плиоценовой изоляции были вынуждены адаптироваться к еще более суровым условиям существования и освоению новой экологической ниши с обособлением самого холодноводного вида палтусовидных камбал – северной *H. robustus*. Максимальная адаптация к холоду, позволяющая большую часть года обитать в водах с отрицательными значениями температур, избавила *H. robustus* от необходимости совершать энергетически невыгодные сезонные миграции, и вид стал обитателем шельфа. Для нормального воспроизводства в максимально холодных условиях существования *H. robustus* вынужден размножаться только в самое теплое время года во время наибольшего прогрева поверхностных вод, куда всплывает его икра в условиях максимальной стратиграфии водных масс. Адаптацией вида к короткому периоду размножения является и значительное уменьшение размеров икринок, снижающее время развития эмбрионов (см. табл. 1).

Наступивший в середине плиоцена климатический оптимум вызвал Берингийскую трансгрессию, во время которой уровень моря поднимался на 30–60 м, и наблюдалась активная миграция тихоокеанской фауны в Северную Атлантику вдоль побережья Северной Америки (Берг, 1918; Петров, 1976; Свиточ, Талденкова, 1994). Однако приобретенных адаптаций к наиболее холодноводным морским условиям жизни *H. robustus* не хватило для преодоления относительно мелководных и холодноводных проливов Канадского Арктического архипелага.

После окончания плиоценового оптимума наступило сильное охлаждение, вызвавшее первое покровное оледенение в Северном полушарии с формированием устойчивых ледниковых покровов Гренландии, северных островов Канадского Арктического архипелага, Скандинавии и Северной Америки (Лисицын, 1980;

Эндрюс, 1982; Ушаков, Ясаманов, 1984). Воды вновь изолированного Арктического бассейна стали настолько холодными, что формирование более холодостойких, чем *H. robustus*, форм оказалось невозможным. Значительное похолодание климата этого периода способствовало расселению далеко на юг вдоль побережья Азии всех палтусовидных камбал, в том числе и *H. robustus*, которая мигрировала в конце Берингской трансгрессии в Тихий океан.

Следующий этап видообразования связан с изоляцией Японского моря на границе плиоцена и плейстоцена (Долганов, 2021; Долганов, Савельев, 2022; Kitamura, Kimoto, 2006), вызванной подъемом Сахалино-Японской островной дуги и снижением уровня океана вследствие формирования покровных ледников Земли из-за сильнейшего похолодания климата. У побережья Азии низкорореальная климатическая зона была смещена холодом далеко к югу. У восточного побережья Японии она занимала ограниченный ареал в зоне смешения теплых вод Куроисио и холодных водных масс Курильского течения у северо-восточного побережья о-ва Хонсю. В закрытом Японском море без отепляющего воздействия Цусимского течения низкорореальная ихтиофауна вымерла или была вынуждена приспособиться к обитанию в намного более холодных условиях (Долганов, Савельев, 2013). В результате длительной изоляции Японского моря у восточных берегов Японии при отсутствии значительного влияния охлаждения вод сформировался вид *H. pinetorum* с эколого-морфологическими характеристиками (см. табл. 1) наиболее близкими к исходному древнему облику камбал подсемейства Hippoglossoidinae – мелкому шельфовому бентофагу, обитающему в сравнительно стенотермных условиях (Атлас океанов ..., 1974). В то же время дивергировавший в сильно охладившемся закрытом Японском море изолят (*H. herzensteini*) изменился очень заметно: зимой, уходя с выхолаживающегося шельфа на материковый склон, он значительно расширил свой пищевой рацион, включив в него рыбу, и стал более крупным и холодноводным (см. табл. 1). После открытия северных проливов Японского моря этот вид расселился в южную часть Охотского моря и к северо-восточной Японии. У побережья восточной Японии ареалы двух видов соединились, образовав

узкую зону симпатрии. Однако из-за специфических гидрологических условий (резкая смена холодных и теплых вод в этом регионе) эти виды продолжают обитать в значительно различающихся по условиям жизни районах, соответствующих их экологическим нишам (Бадаев, Черниенко, 2022). Плиоплейстоценовая изоляция привела также к обособлению в Японском море наиболее южных и тепловодных популяций *H. elassodon* и формированию япономорской палтусовидной камбалы *H. dubius* (Schmidt, 1904) (см. табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Биогеографический анализ, основанный на причинно-следственных связях климата и экологии, позволяет получить ясное представление о времени, месте и условиях формирования видов и их экологических ниш. Без такого анализа некоторые аргументы, предлагаемые для обоснования таксономии, не всегда оказываются убедительными, что приводит к разным взглядам на проблему. Описанный выше эволюционный сценарий формирования разнообразия палтусовидных камбал достаточно наглядно показывает валидность видов *Hippoglossoides robustus* и *H. herzensteini*. С другой стороны, если исходить из того, что *H. robustus* является синонимом *H. elassodon*, а *H. herzensteini* – синонимом *H. pinetorum*, то придется рассматривать их как внутривидовые экологические формы и объяснять их возникновение. Экологические формы обеспечивают более полное освоение ресурсов в пределах ареала вида (Никольский, 1980). Однако при рассмотрении распространения *H. robustus* и *H. elassodon* (см. рис. 4) отчетливо видны два отдельных ареала – более северный у *H. robustus* и расположенный южнее ареал *H. elassodon* (включая *H. dubius*), которые значительно перекрываются между собой. Признавая *H. robustus* и *H. elassodon* экоформами, придется также признать, что они образовались в середине общего ареала, а затем одна из них почему-то расселилась на север, а другая на юг. Необъяснимо также и вторичное освоение экоформой “robustus” холодного шельфа не в изолированной Арктике, а в Тихом океане, где не было (и до сих пор нет) условий, вынуждающих это сделать. Концепция экоформ не соответствует

и срокам нереста этих рыб. В условиях Тихого океана мелководному, зимующему на шельфе *H. robustus* нет необходимости укорачивать период размножения, начиная его позже, так как прогрев мелководья начинается достаточно рано. Кроме того, при адаптации к похолоданию климата наблюдается следующая последовательность: сначала холод зимой вытесняет камбал с шельфа в более теплые воды верхней части материкового склона (*H. elassodon*), затем крайне суровые условия изолированной Арктики и энергетически невыгодная сезонная миграция вынуждают камбал снова осваивать шельф и обитать на нем круглогодично, несмотря на отрицательную зимнюю температуру воды (*H. robustus*). Если бы эти адаптации формировались в Тихом океане, то процесс был бы постепенным, с клинальным изменением эколого-морфологических характеристик. Однако в действительности наблюдаются две хорошо различающиеся “формы”, которые не смешиваются друг с другом. И, наконец, почему, несмотря на идентичные условия обитания палтусовидных камбал в Тихом и Атлантическом океанах, в последнем отсутствует форма, аналогичная *H. robustus*? Это можно объяснить только тем, что наиболее холодноводная палтусовидная камбала *H. robustus* формировалась в самом холодном регионе Северного полушария – изолированной восточной Арктике, откуда она смогла расселиться только в северную Пацифику.

В еще более разных климатических условиях дивергировали изоляты общего предка *H. pinetorum* и *H. herzensteini* при длительном закрытии проливов Японского моря на рубеже плиоцена и плейстоцена. Освоение этими изолятами значительно различающихся экологических ниш вне пределов единого ареала, а также наличие практически дискретных морфологических отличий, выработавшихся в течение примерно 2.5 миллионов лет, не позволяют рассматривать виды *H. pinetorum* и *H. herzensteini* в качестве экоформ.

Изоляция относительно тепловодных низкорореальных камбал в высокорореальных водах полярного бассейна на границе миоцена и плиоцена привела к вынужденной и быстрой

адаптации к обитанию в условиях того времени. Морфо-экологические характеристики камбал Арктики значительно изменились, они настолько резко контрастируют с данными камбал, изолированных в Тихом океане (см. табл. 1), что позволяют рассматривать современных потомков этих изолятов, по меньшей мере, в подродевом ранге.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный историко-биогеографический анализ формирования разнообразия палтусовидных камбал, по мнению авторов, убедительно показывает валидность видов *Hippoglossoides robustus* и *H. herzensteini*. Кроме этого, значительные эколого-морфологические изменения палтусовидных камбал, сформировавшиеся в результате адаптации к обитанию в резко отличающихся от предковых холодных водах в условиях длительной изоляции Тихого океана и Арктического бассейна позволяют принять точку зрения о разделении рода *Hippoglossoides* на два подрода – *Hippoglossoides* и *Cleisthenes* (Линберг, Федоров, 1993). Изложенная последовательность формирования палтусовидных камбал также дает возможность скорректировать направление их морфо-экологической и генетической эволюции.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН и Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрияшев А.П.* Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ, 1939. 187 с.
- Атлас океанов. Тихий океан. М.: ВМФ, 1974. 302 с.
- Бадаев О.З., Черниенко И.С.* О валидности видов рода *Cleisthenes* (Pleuronectiformes: Pleuronectidae) // Изв. ТИНРО. 2022. Т. 202. № 4. С. 836–849. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-836-849>
- Берг Л.С.* О причинах сходства фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов. Изв. РАН. 1918. Т. 18. С. 1835–1842.
- Берг Л.С.* Климат и жизнь. 2-е изд., перераб. и доп. М.: ОГИЗ Географиз, 1947. 356 с.
- Булатов О.А.* Особенности размножения рыб и распределение ихтиопланктона восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1994. Т. 115. С. 17–57.
- Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б.* Начало формирования межконтинентальных связей Пацифики и Арктики через Берингов пролив в неогене. Стратиграфия. Геол. корреляция. 2004. Т. 12. № 2. С. 72–89.
- Данильченко П.Г.* Надотряд Teleostei. Костистые рыбы. Основы палеонтологии. М.: Наука, 1964. С. 396–484.
- Долганов В.Н.* Формирование биологического разнообразия дальневосточных краснопёрок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 6. С. 369–380. <https://doi.org/10.31857/S013434752106005X>
- Долганов В.Н., Савельев П.А.* Формирование фауны Licodinae (Perciformes, Zoarcidae) Японского моря // Биол. моря. 2013. Т. 39. № 5. С. 330–338.
- Долганов В.Н., Савельев П.А.* Формирование биологического разнообразия амфидромных и пресноводных бычков-подкаменщиков (Cottoidei: Cottidae) юга Дальнего Востока // Биол. моря. 2022. Т. 48. № 1. С. 3–11. <https://doi.org/10.31857/S0134347522010041>
- Дьяков Ю.П.* Половое созревание дальневосточных камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2015. Вып. 39. С. 5–69.
- Дьяков Ю.П.* Плодовитость дальневосточных камбал. Часть 1. Общая характеристика плодовитости камбалообразных рыб северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. 2017а. Т. 188. С. 54–88. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-188-54-88>
- Дьяков Ю.П.* Плодовитость дальневосточных камбал. Ч. 2. Сравнительный видовой анализ. Плодовитость, численность и распространение видов // Изв. ТИНРО. 2017б. Т. 188. С. 89–114. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-188-89-114>
- Кафанов А.И.* Кайнозойская история малакофаун шельфа северной Пацифики. Морская биогеография. М.: Наука, 1982. С. 134–176.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.* Морская биогеография. М.: Наука, 2000. 176 с.
- Линдберг Г.У.* Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 548 с.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В.* Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1993. 272 с.
- Лисицын А.П.* Палеоокеанология. Океанология. Геология океана. Геологическая история океана. М.: Наука, 1980. С. 386–405.
- Мусиенко Л.Н.* Ихтиопланктон Берингова моря (по материалам берингоморской экспедиции ТИНРО и ВНИРО 1958–1959 гг.) // Тр. ВНИРО. Т. 48: Изв. ТИНРО. Т. 50. 1963. С. 239–269.
- Назаркин М.В.* Позднемиоценовая камбала из агневской свиты острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 5. С. 581–587.
- Назаркин М.В.* Миоценовые рыбы из агневской свиты острова Сахалин: фауна, систематика и происхождение / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 22 с.
- Нельсон Д.С.* Рыбы Мировой фауны. М.: Книжный дом “Либроком”, 2009. 880 с.
- Никольский Г.В.* Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 182 с.
- Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф.* Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2016. Т. 56. № 3. С. 264–283.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 733 с.
- Перцева-Остроумова Т.А.* Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: АН СССР, 1961. 484 с.
- Петров О.М.* Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое. Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 28–32.
- Плетнев С.П.* Историко-геологическое развитие острова Сахалин // Растительный и животный

- мир острова Сахалин. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 11–22.
- Редин А.Д., Картавцев Ю.Ф. Филогенетические отношения камбалообразных рыб семейства Pleuronectidae (Ostichthyes: Pleuronectiformes) на основе участка гена 16S рРНК // Генетика. 2021. Т. 57. № 3. С. 345–357.
<https://doi.org/10.31857/S0016675821030115>
- Свиточ А.А., Талденкова Е.Е. Новейшая история Берингова пролива // Океанология. 1994. Т. 34. № 3. С. 439–443.
- Свиченская А.А. Отряд Pleuronectiformes. Ископаемые костистые рыбы СССР. М.: Наука, 1980. С. 169–172.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы залива Петра Великого. 2-е изд., испр. и доп. Владивосток: Дальнаука, 2011. 431 с.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль, 1984. 206 с.
- Фадеев Н.С. Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология. М.: Агропромиздат, 1987. 176 с.
- Фадеев Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005. 366 с.
- Федоров В.В. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биол. исслед. рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО, 2000. С. 7–41.
- Цой И.Б., Терехов Е.П., Горювая М.Т. и др. Кайнозойское осадконакопление на западном склоне южно-охотской котловины Охотского моря // Тихоокеанская геология. 2003. Т. 22. № 4. С. 19–34.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. Класс Cephalaspidomorpha – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печатный двор, 2000. С. 7–69.
- Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. М., Л.: АН СССР, 1950. 370 с.
- Эндрюс Д. Современный ледниковый период: кайнозойский. Зимы нашей планеты. М.: Мир, 1982. С. 220–281.
- Юсупов Р.Р. Эмбриональное и личиночное развитие северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 194. С. 42–53.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-42-53>
- Bowering W.R., Brodie W.B. Distribution of commercial flatfishes in the Newfoundland-Labrador region of the Canadian Northwest Atlantic and changes in certain biological parameters since exploitation // Neth. J. Sea Res. 1991. V. 27. № 3–4. P. 407–422.
- Coad B.W., Reist J.D. Annotated list of the Arctic marine fishes of Canada // Can. Manuscr. Rep. Fish Aquat. Sci. 2004. № 2674. IV + 112 p.
- Cooper J.A., Chapleau F. Monophyly and intrarelationships of the family Pleuronectidae (Pleuronectiformes), with a revised classification // Fish. Bull. 1998. V. 96. № 4. P. 686–726.
- Evseenko S.A. Family Pleuronectidae Cuvier, 1816 – righteye flounders // California Academy of Sciences. Annotated checklists of fishes. San Francisco, 2004. V. 37. P. 1–37.
- Fahay M.P. Early stages of fishes in the western North Atlantic Ocean (Davis Strait, Southern Greenland and Flemish Cap to Cape Hatteras). Dartmouth: NAFO, 2007. 1696 p.
- Fishes of Japan with pictorial keys to the species: 2nd ed. Ed. T. Nakabo. Tokyo: Tokai Univ. Press, 2002. 1749 p.
- Fujita T., Inada T., Ishito Y. Depth-gradient structure of the demersal fish community on the continental shelf and upper slope off Sendai Bay, Japan // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. V. 118. P. 13–23.
- Johnson D.L. Essential fish habitat source document: American plaice, *Hippoglossoides platessoides*, life history and habitat characteristics: 2nd ed. NOAA Tech. Memo. NMFS-NE-187. 2005. 72 p. URL: <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/4041>
- Kaschner K., Kesner-Reyes K., Garilao C. et al. AquaMaps: Predicted range maps for aquatic species. World wide web electronic publication. 2016. URL: www.aquamaps.org, Version 08/2016.
- Kitamura A., Kimoto K. History of the inflow of the warm Tsushima Current into the Sea of Japan between 3.5 and 0.8 Ma // Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 2006. № 236. P. 355–366.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.11.015>
- Kuronuma K. *Cleisthenes pinetorum* vs. *Protopsetta herzensteini* // Bull. Biogeogr. Soc. Jpn. 1939. V. 9. № 10. P. 181–192.
- Marincovich L., Gladenkov A.Y. New evidence for the age of Bering Strait // Quat. Sci. Rev. 2001. № 20. P. 329–335.
- Matarese A.C., Kendall A.W., Blood D.M., Vinter B.M. Laboratory guide to early life history stages of Northeast

- Pacific fishes // NOAA Tech. Rep. NMFS. № 80. 1989. P. 490–491.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. Marine fishes of the Arctic Region. Akureyri, Iceland: CAFF (Conservation of Arctic Flora and Fauna). 2018. V. 1. 454 p.
- Morgan M.J. Interactions between substrate and temperature preference in adult American Plaice (*Hippoglossoides platessoides*) // Mar. Freshwater Behav. Physiol. 2000. V. 33. № 4. P. 249–259.
- Okamura Y. Basical characteristic of pointhead flounder (*Cleisthenes pinetorum*) in Sendai Bay // Fish. Sci. Rep. on Fisheries Research in Miyagi Prefecture. 2021. № 21. P. 15–17 (На яп. яз.).
- Parin N.V., Evseenko S.A., Vasil'eva E.D. Fishes of Russian seas: Annotated catalogue. Moscow: KMK Scientific Press. 2014. V. 53. 733 p.
- Pitt T.K. The biology and fishery of American plaice (*Hippoglossoides platessoides* [Fabricius]) with special reference to the Grand Bank. Doct. (PhD) thesis. Memorial Univ. of Newfoundland, 1975. 171 p.
- Sakamoto K. Interrelationships of the family Pleuronectidae (Pisces: Pleuronectiformes) // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1984. V. 31. № 1–2. P. 95–215.
- Shinohara G., Nakae M., Ueda Y. et al. Annotated checklist of deep-sea fishes of the Sea of Japan // Deep-sea Fauna of the Sea of Japan. Natl. Mus. Nat. Sci. Monogr. 2014. № 44. P. 225–291.
- Spotowitz L., Kloppmann M., Fischer Ph. Observation of long rough dab (*Hippoglossoides platessoides*) eggs in Kongsfjorden, Svalbard // J. Appl. Ichthyol. 2023. Art. ID 6516310.
<https://doi.org/10.1155/2023/6516310>
- Stark J.W. Contrasting the maturation, growth, spatial distribution and vulnerability to environmental warming of *Hippoglossoides robustus* (Bering flounder) with *H. elassodon* (flathead sole) in the eastern Bering Sea // Mar. Biol. Res. 2011. V. 7. № 8. P. 778–785.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2011.569554>
- Vinnikov K.A., Thomson R.C., Munroe T.A. Revised classification of the righteye flounders (Teleostei: Pleuronectidae) based on multilocus phylogeny with complete taxon sampling // Mol. Phylogenet. Evol. 2018. V. 125. P. 147–162.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.014>
- Yabumoto Y., Uyeno T. Late Mesozoic and Cenozoic fish faunas of Japan // Isl. Arc. 1994. V. 3. № 4. P. 255–269.
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1738.1994.tb00115.x>

Origin and Dispersal of Righteye Flounders of the Subfamily Hippoglossoidinae (Pleuronectiformes: Pleuronectidae)

V. N. Dolganov^a, O. Z. Badaev^b

^a*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology,
Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

^b*Pacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (TINRO),
Vladivostok 690091, Russia*

Migrations and dispersal, as well as the conditions and sequence of speciation, in righteye flounders of the subfamily Hippoglossoidinae are analyzed using the method of historical biogeography. It is shown that the morpho-ecological evolution of the group was towards adaptation to progressive climate cooling and that a species divergence occurred during the isolation of the Arctic Basin and the Sea of Japan in the Plio-Pleistocene. As a result of the analysis of the origin and dispersal of righteye flounders, the validity of the species *Hippoglossoides robustus* and *H. herzensteini*, as well as the division of the genus *Hippoglossoides* into the subgenera *Hippoglossoides* and *Cleisthenes*, is recognized.

Keywords: righteye flounders, evolutionary trend, species development, *Hippoglossoides robustus* and *H. herzensteini* validity, structure of the genus *Hippoglossoides*