

УДК 597.587.9.591.465

ФОРМИРОВАНИЕ И РЕАЛИЗАЦИЯ ПЛОДОВИТОСТИ У ЧЕРНОМОРСКОГО КАЛКАНА *SCOPHTHALMUS MAEOTICUS* (SCOPHTHALMIDAE) НА ЮГО-ЗАПАДНОМ ШЕЛЬФЕ КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА

© 2020 г. В. Е. Гиригосов*

Институт биологии южных морей РАН – ИнБИОМ РАН, Севастополь, Россия

*E-mail: vitaly.giragosov@gmail.com

Поступила в редакцию 23.07.2019 г.

После доработки 26.08.2019 г.

Принята к публикации 08.10.2019 г.

Приведены результаты исследования репродуктивных характеристик самок черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* по материалам, собранным в 2007–2018 гг. в районе юго-западного шельфа Крымского п-ова. Нерест калкана в данном районе длится в среднем 2 мес. – со II декады апреля до конца I декады июня; наиболее интенсивно – в первые две декады мая. При средней массе тела самки (без внутренностей) 2.96 кг среднее число ооцитов периода вителлогенеза, формирующих накануне нереста потенциальную плодовитость, составляет 4368 тыс. шт. В течение нерестового сезона реализуется в среднем 73% потенциальной плодовитости (3189 тыс. ооцитов). Оставшиеся в яичниках желтковые ооциты подвергаются резорбции в течение 2–3 мес. после нереста. Порционная плодовитость составляет в среднем 412 тыс. ооцитов (12.9% реализованной плодовитости); по расчётным данным, каждая самка вымётывает в среднем семь–восемь порций икры в течение нерестового сезона.

Ключевые слова: черноморский калкан *Scophthalmus maeoticus*, плодовитость, оогенез, шельф Крымского п-ова, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875220040062

Черноморский калкан *Scophthalmus maeoticus* – ценный промысловый вид рыб и перспективный объект марикультуры. Самки калкана достигают половой зрелости на 6–8-м году жизни (Попова, 1967), единичные особи раньше – в возрасте 3 (Овен, 2004) или 4 (Попова, 1954; Гиригосов и др., 2008) года. По более поздним данным (Надолинский и др., 2018), массовое созревание самок (58%) происходит в возрасте 4 года. Расхождения в оценках этой характеристики могут быть связаны со сложностью определения возраста у калкана – субъективностью интерпретации зон роста его отоликов. Стандартная длина (*SL*), при которой 50% самок достигают половой зрелости (по результатам пробит-анализа), составляет 39.8 (37.5–41.2) см (Пятинский, 2017). Калкан нерестится вдоль всех берегов Чёрного моря; сроки нереста зависят от района и гидрологических условий конкретного года. В целом калкан нерестится с конца марта по вторую половину июня, иногда до конца июля, наиболее интенсивно – в мае (Попова, 1954).

Калкану свойствен прерывистый оогенез, порционное икрометание и детерминированная пло-

довитость (Овен, 2004). Потенциальная плодовитость калкана очень высока – от 3 до 13–14 млн икринок в зависимости от размера самки (Кротов, 1941; Попова, 1972; Таликина, Воробьева, 1975). Однако выживаемость пелагической икры в море низкая – от 2–3 до 10–20% (Попова, 1972; Попова, Коккоз, 1973; Игнатъев и др., 2017). Наиболее высокая численность молоди отмечается при таком сочетании течений и преобладающих ветров, которое способствует концентрации икры и личинок в шельфовой зоне, где условия для их развития и выживания, особенно в период перехода молоди к донному образу жизни, более благоприятны, чем в открытых районах моря (Попова, Коккоз, 1973).

Порционная плодовитость у калкана зависит не только от размера тела самки, но и от температуры воды и фазы нерестового периода и варьирует от 50 до 700 тыс. (Воробьева, Таликина, 1976), по другим данным, – от 217 до 473 тыс. икринок (Овен, 2004). В экспериментальных условиях низкие значения температуры воды, близкие к таковым в природной среде (8–9°C), стимулируют

ют у калкана повышение порционной плодовитости (Воробьева, Таликина, 1976).

Расчётное число порций икры, вымётываемых самкой в течение нерестового сезона, варьирует от трёх (Смирнов, 1951; Попова, 1975) и пяти—шести (Калинина, 1960) до не менее десяти (Таликина, Воробьева, 1975) порций. Число порций и скорость их созревания у калкана в искусственных условиях содержания зависят от ряда факторов, таких как температура воды, фотопериод, стадия зрелости половых продуктов в день изъятия производителей из природной среды, способ получения икры — при естественном её созревании или с применением гормональной стимуляции. В искусственных условиях самки продуцируют от двух—трёх до девяти порций икры с интервалом 31—67 ч (Воробьева и др., 1975), одну—семь порций с интервалом 4—52 ч (Туркулова, Новосёлова, 2012), семь—шестнадцать порций при ежедневном сцеживании икры (Audin, Şahin, 2011), до десяти порций (периодичность созревания не установлена) (Maslova, 2002). При низкой температуре воды (8—9°C) самки калкана продуцируют больше порций, чем при более высокой температуре (Воробьева, Таликина, 1976).

Данные о репродуктивных характеристиках калкана необходимы для оценки эффективности его размножения в природных условиях, прогноза состояния промыслового запаса и разработки биотехнологии культивирования. Сведения по формированию и реализации плодовитости у калкана, полученные в 1940—1970-х гг., не полны и нуждаются в ревизии. В последних публикациях по данной теме (Овен и др., 2001; Овен, 2004) представлены результаты анализа некоторых репродуктивных характеристик лишь шести особей, собранных у берегов Крыма в 1964—1988 гг. Данные же по получению половых продуктов калкана в искусственных условиях могут недостаточно точно отражать особенности репродуктивной биологии этого вида в естественной среде обитания.

Цель работы — выявить особенности формирования и реализации плодовитости у черноморского калкана в современных условиях на юго-западном шельфе Крымского п-ова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2007—2018 гг. на юго-западном шельфе Крымского п-ова (у берегов Севастополя, в акватории с координатами 44°36'—44°41' с.ш., 33°19'—33°31' в.д.) из уловов камбальных сетей (ячей 200 мм) на глубинах 50—95 м и донных ловушек на глубинах до 10 м, а также получен от подводных охотников.

Биологический анализ 266 самок проведён по типовым методикам (Правдин, 1966). У рыб измеряли полную (*TL*) и стандартную (*SL*) длину,

массу тела (полную (*W*) и без внутренностей (*w*)), гонад и печени; возраст определяли по отолитам. Рассчитывали гонадосоматический (ГСИ) и гепатосоматический (ГПСИ) индексы. Коэффициенты упитанности по Фултону (K_F) и по Кларк (K_K) рассчитаны относительно стандартной длины (*SL*). Особенности оогенеза, формирования и реализации плодовитости исследовали по пробам яичников 105 половозрелых самок, собранных в нерестовый период (апрель—июнь), и 12 самок, в том числе шести ювенильных, собранных в летний, осенний и зимний периоды. Состояние гонад оценивали по 6-балльной шкале зрелости (Сакун, Буцкая, 1968).

Зрелую икру сцеживали у живых особей, измеряли её объём и массу (вместе с овариальной жидкостью); в пробе объёмом 2 мл подсчитывали число ооцитов и измеряли диаметр 50 икринок и жировых капель. Затем в процессе биологического анализа рыб отбирали пробы ткани яичника. Размерный состав ооцитов в разных частях яичника калкана сравнительно однороден (Таликина, Воробьева, 1975), однако для исключения влияния случайных вариаций общую пробу массой ~5 г формировали из проб, отобранных в передней, верхней, средней и задней частях обеих (правой и левой) долей яичника (рис. 1). Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Для освобождения ооцитов от стромы яичника пробы пропускали через полиамидную сетку с внутренним размером ячеек 1 мм. Количественный состав ооцитов в пробе определяли объёмным методом в модификации Овен (1976). С помощью бинокулярного микроскопа МБС-9 проводили тотальный подсчёт ооцитов трёх основных групп: безжелтковых (период превителлогенеза), желтковых (период вителлогенеза) и зрелых (период созревания). Основные цитологические признаки этих трёх групп яйцеклеток достаточно хорошо различимы в проходящем свете при увеличении микроскопа $8 \times 4-7$. Кроме того, соответствие размера ооцитов определённым периодам и фазам оогенеза проверяли по гистологическим препаратам яичников калкана, имеющимся в коллекции ИнБЮМ, и по данным Таликиной (1974). Затем в случайной выборке из каждой пробы измеряли 300—400 ооцитов диаметром ≥ 0.05 мм. Результаты анализа проб пересчитывали на общую массу яичника.

Порционную плодовитость (ПП) определяли как совокупность числа сцеженных икринок и выделенных из ткани яичника зрелых, но ещё не овулировавших ооцитов. Относительное количество превителлогенных и вителлогенных ооцитов и относительная порционная плодовитость (ОПП) рассчитаны на 1 кг массы тела без внутренностей; коэффициент порционности (КП) — доля зрелых ооцитов в общем числе ооцитов периодов вителлогенеза и созревания, %.

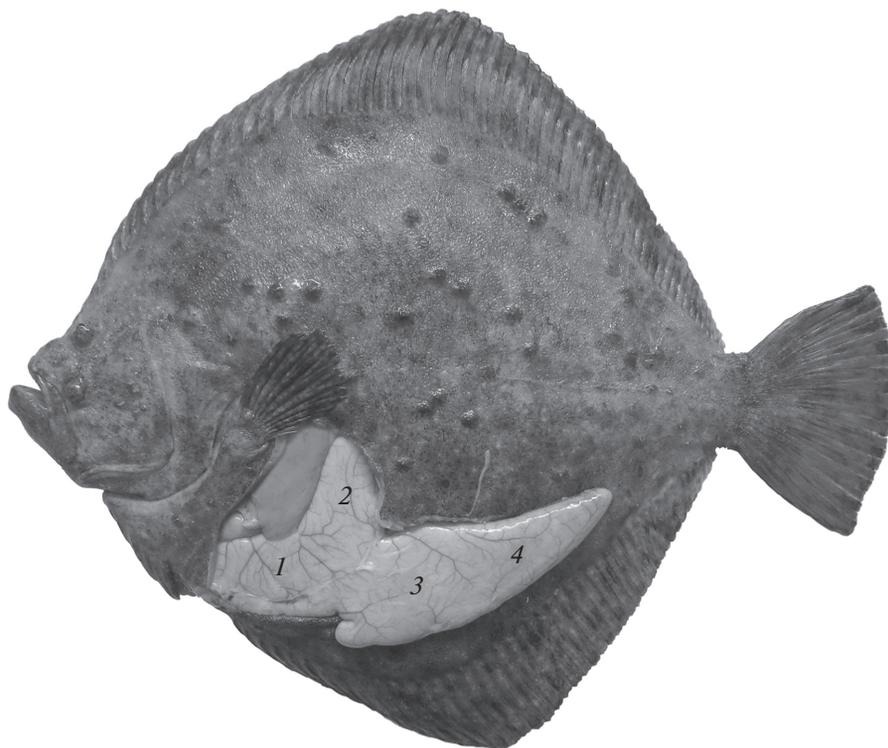


Рис. 1. Схема отбора проб из яичника черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus*; часть яичника: 1 – передняя, 2 – верхняя, 3 – средняя, 4 – задняя.

Статистический анализ проводили с использованием программного обеспечения Excel и Statistica 10. Данные представлены как среднее значение и стандартное отклонение ($M \pm \sigma$). Достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В апреле–июне в течение всего периода исследований (2007–2018 гг.) уловы камбальных сетей были представлены исключительно половозрелыми особями калкана, среди которых доля самок составила в среднем 19.4% общего числа особей. Тенденция количественного преобладания самцов над самками прослеживается на юго-западном шельфе Крымского п-ова с 1999 г. (Giragosov, Khanauchenko, 2012) и является одним из неблагоприятных показателей репродуктивного потенциала нерестового стада калкана в данном районе.

Полная длина самок, отловленных в течение нерестового сезона, варьировала в пределах 44.4–79.7 (в среднем 57.7) см, SL – 35.7–64.0 (46.9) см, W – 1.63–10.75 (4.00) кг, w – 1.21–6.34 (2.96) кг, масса яичника – 77–3728 (762) г, возраст – 4–12 (6.9) лет, ГСИ – 2.96–58.80 (25.46)%, ГПСИ – 1.73–4.48 (2.97)%, K_{ϕ} – 2.69–5.94 (3.76), K_K – 1.03–4.19 (2.80). У всех характеристик, кроме ГСИ, просле-

живается достоверная тенденция ($p < 0.05$) снижения средних значений в течение нерестового сезона – от апреля к июню (табл. 1).

Снижение средних значений длины и массы тела производителей калкана в уловах от начала к концу нерестового периода отмечено также в северо-западной части Чёрного моря в 1997–2000 и 2008 гг. (Туркулова, Новоселова, 2012). Вероятно, более крупные и старшие особи начинают нерест раньше, чем мелкие и молодые. Не исключено также, что это обусловлено неодновременным подходом производителей разных размерно-возрастных групп на глубины, на которых традиционно добывают калкана камбальными сетями. Проверить эти гипотезы можно лишь на основании анализа материала, собранного в локальном районе методом одновременных траловых съёмок на разных глубинах поэтапно – в начале, середине и конце нерестового периода, что в настоящее время проблематично по природоохранным, финансовым и организационным причинам.

Продолжительность и сроки нереста калкана у берегов Севастополя в разные годы сравнительно стабильны – с апреля (обычно со II декады) до середины июня (чаще до конца I декады), а наиболее интенсивный нерест – в первые две декады мая. Динамику нереста отражает соотношение особей с гонадами разных стадий зрелости (рис. 2). Необхо-

Таблица 1. Биологическая характеристика самок черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* в период нереста

Показатель	Апрель		Май		Июнь	
	<i>n</i> , экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$	<i>n</i> , экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$	<i>n</i> , экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$
Длина, см:						
– полная (<i>TL</i>)	118	$\frac{58.9 \pm 6.4}{44.4-79.7}$	117	$\frac{57.1 \pm 6.0}{44.6-74.5}$	31	$\frac{55.8 \pm 4.4}{46.5-65.2}$
– стандартная (<i>SL</i>)	118	$\frac{47.9 \pm 5.2}{35.7-64.0}$	117	$\frac{46.4 \pm 5.1}{36.4-60.3}$	31	$\frac{45.2 \pm 3.7}{37.4-53.2}$
Масса, кг:						
– полная (<i>W</i>)	104	$\frac{4.38 \pm 1.61}{1.67-10.75}$	117	$\frac{3.89 \pm 1.24}{1.75-7.58}$	30	$\frac{3.07 \pm 0.72}{1.63-4.80}$
– без внутренностей (<i>w</i>)	75	$\frac{3.28 \pm 1.14}{1.21-6.34}$	83	$\frac{2.81 \pm 0.91}{1.43-5.87}$	24	$\frac{2.45 \pm 0.57}{1.30-4.00}$
Масса гонад, г	75	$\frac{843 \pm 610}{141-3728}$	83	$\frac{806 \pm 394}{158-1660}$	24	$\frac{360 \pm 203}{77-883}$
Возраст, годы	74	$\frac{7.3 \pm 1.5}{4-12}$	81	$\frac{6.6 \pm 1.3}{4-11}$	24	$\frac{6.4 \pm 1.3}{4-12}$
Индекс:						
– гонадосоматический (ГСИ), %	75	$\frac{24.9 \pm 12.4}{6.1-58.8}$	83	$\frac{29.1 \pm 11.7}{3.2-52.1}$	24	$\frac{14.6 \pm 7.3}{3.0-29.8}$
– гепатосоматический (ГПСИ), %	74	$\frac{3.10 \pm 0.52}{2.14-4.48}$	83	$\frac{3.02 \pm 0.53}{1.98-4.33}$	24	$\frac{2.42 \pm 0.34}{1.73-3.17}$
Коэффициент упитанности:						
– по Фултону (<i>K_F</i>)	104	$\frac{3.84 \pm 0.56}{2.88-5.94}$	117	$\frac{3.82 \pm 0.49}{2.81-5.19}$	30	$\frac{3.29 \pm 0.34}{2.69-5.94}$
– по Кларк (<i>K_K</i>)	75	$\frac{2.86 \pm 0.34}{2.03-4.20}$	83	$\frac{2.80 \pm 0.31}{2.21-3.52}$	24	$\frac{2.61 \pm 0.28}{2.17-3.09}$

Примечание. Здесь и в табл. 2: *n* – число исследованных рыб, $M \pm \sigma$ – среднее значение и стандартное отклонение, min–max – пределы варьирования показателя.

димо учитывать, что в июне среди самок с гонадами VI–V стадии зрелости преобладали особи с незначительным количеством зрелых деформированных остаточных ооцитов в полости яичника, т.е. фактически завершившие нерест. Такие же сроки нереста калкана в данном районе указаны и по результатам ихтиопланктонных съёмок (Гордина, Морочковский, 1994). Таким образом, общая продолжительность нереста калкана на юго-западном шельфе Крымского п-ова составляет в среднем 2 мес.

В нашем материале, собранном с помощью пассивных орудий лова, в период нереста не было ни одной особи с гонадами в состоянии покоя (II стадия зрелости). Однако имеются сведения, что в траловых уловах встречаются особи калкана, которые не участвуют в нересте текущего года

(доля таких рыб не указана) (Марти, 1939; Попова, 1954). Очевидно, половозрелые особи, пропускающие нерестовый сезон, ведут пассивный образ жизни с малым радиусом индивидуальной активности в отличие от сравнительно подвижных нерестовых особей, которые и облавливаются камбальными сетями. По данным подводных наблюдений, в апреле–начале мая в прибрежных водах на глубине 10–20 м периодически встречаются группы нерестовых особей (самка в сопровождении двух–трёх самцов), которые не зарываются в грунт и довольно активно перемещаются, особенно в вечернее время. Наиболее интенсивный нерест калкана проходит в тёмное время суток, с 18 до 23 ч (Попова, 1972).

Калкан интенсивно питается в зимние месяцы (Попова, 1958), поэтому в начале нереста (в апре-

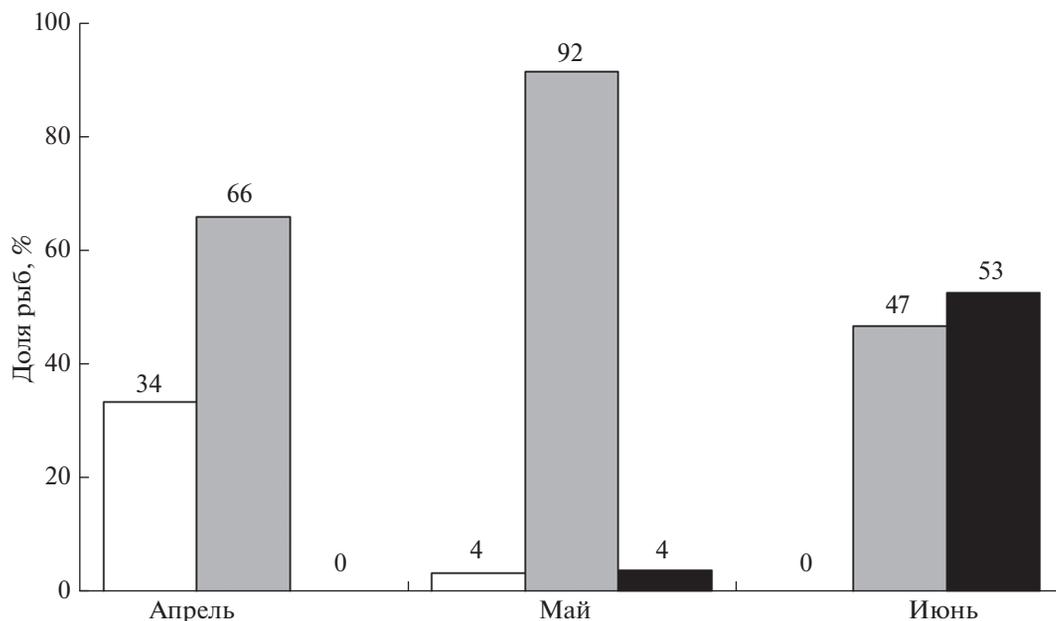


Рис. 2. Соотношение самок черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* с гонадами IV (□), VI-V, V (▤) и VI-II (■) стадий зрелости в течение нерестового периода.

ле) ему свойственны высокие значения коэффициентов упитанности (табл. 1). Последующее снижение значений K_F и K_K связано с продуцированием самками большого количества икры и низкой интенсивностью питания в период нереста. Лишь у 16% самок в пищеварительном тракте были обнаружены пищевые объекты — обычно одна, редко две значительно переваренные рыбы (мерланг *Merlangus merlangus euxinus*, шпрот *Sprattus sprattus phalericus*, реже барабуля *Mullus barbatus*, бычки (Gobiidae) и хамса *Engraulis encrasicolus*). Однако самки питались всё же интенсивнее, чем самцы, у которых лишь 3% особей имели остатки пищевых объектов в пищеварительном тракте.

Значения ГПСИ особенно значительно снижались в июне (табл. 1). По данным Басовой (2000), печень у калкана в репродуктивный период — функционально активный орган, обеспечивающий гонады пластическим и энергетическим материалом. Для печени самок в период нереста характерен отрицательный белковый баланс, однако абсолютное содержание нуклеиновых кислот растёт и, по-видимому, продолжается белковый синтез, что свидетельствует о высокой метаболической активности печени. После завершения нереста значения ГПСИ у калкана продолжают снижаться, одновременно в печени снижается абсолютное содержание белков, липидов, гликогена и нуклеиновых кислот практически до значений, характерных для зимовального периода.

Значения ГСИ повышались от апреля к маю (табл. 1) за счёт увеличения доли самок со зрелой икрой (процесс гидратации ооцитов сопровожда-

ется значительным увеличением массы яичников) и снижались от мая к июню, когда большая часть запаса желтковых ооцитов уже выметана, а доля самок с текучей икрой сократилась.

Оогенез калкана довольно подробно исследован (Калинина, 1960; Таликина, 1974). Наши данные позволяют дополнить эти сведения описанием некоторых особенностей оогенеза и количественными характеристиками, полученными в современный период.

Неполовозрелые самки и половозрелые в межнерестовый период имеют гонады II стадии зрелости: яичники содержат ооциты разных фаз периода превителлогенеза, их максимальный диаметр составляет 0.14–0.16 мм (рис. 3а).

В ноябре–январе у части ооцитов происходит асинхронный рост и начинается накопление трофических веществ, состояние ооцитов периода трофоплазматического роста соответствует фазам вакуолизации и первоначального накопления желтка. У большинства ооцитов, достигших диаметра 0.25–0.30 мм, цитоплазма уже довольно плотно заполнена вакуолями и желтком, ядро визуализируется почти неразличимо. Диаметр ооцитов старшей генерации увеличивается до 0.35 мм, состояние яичника соответствует III стадии зрелости (рис. 3б).

Далее, в феврале–начале апреля, в течение фазы интенсивного накопления желтка происходит формирование расходного фонда ооцитов (основного запаса по терминологии Калининой (1960)), предназначенного для реализации в ходе нерестового сезона текущего года. Группа вителлогенных

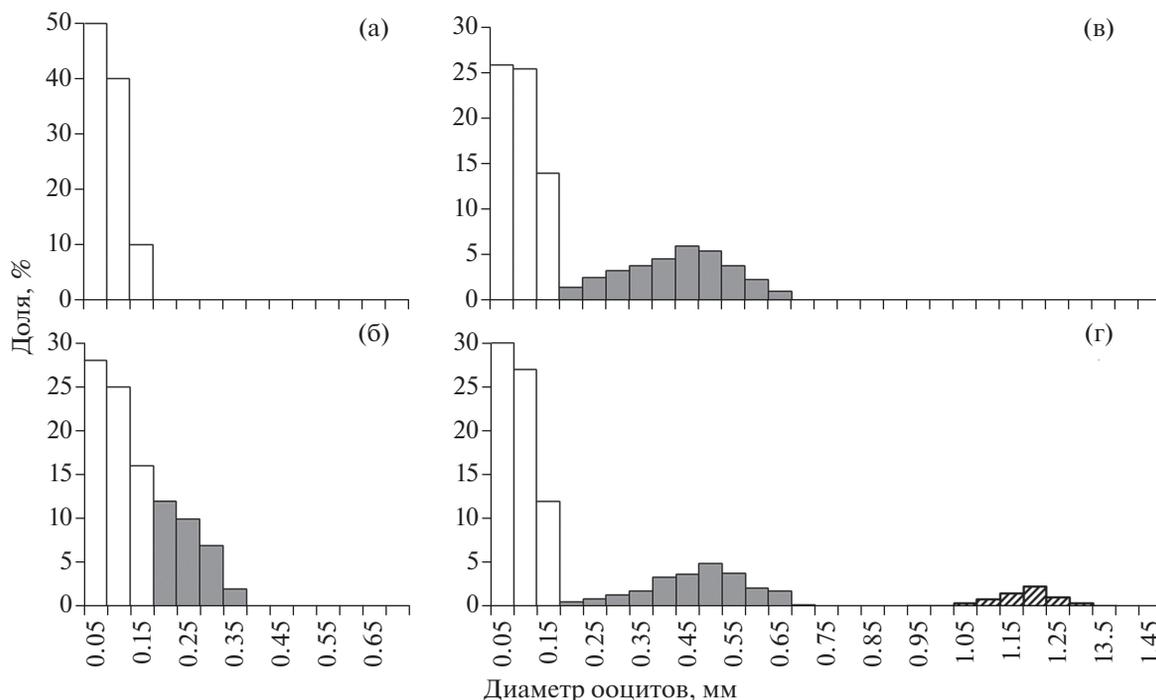


Рис. 3. Состав ооцитов в яичниках разных стадий зрелости у черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus*; стадия зрелости: а – II, б – III, в – IV, г – V; ооциты периода: (□) – превителлогенеза, (■) – вителлогенеза, (▨) – созревания.

ооцитов разной степени развития – от фазы начала вакуолизации цитоплазмы (диаметр клеток 0.20–0.25 мм) до фазы заполненного желтком ооцита (0.60–0.65 мм) – отделяется от превителлогенных ооцитов, составляющих резервный фонд, предназначенный для последующих нерестовых сезонов (рис. 3в). У 93% самок в размерном ряду ооцитов нет разрыва между резервным и расходным фондами, однако относительно малая доля самых мелких желтковых ооцитов диаметром 0.20 мм (рис. 3в) позволяет с уверенностью предположить, что после достижения яичниками завершённой IV стадии зрелости развитие безжелтковых ооцитов прекращается или же пополнение ими расходного фонда ничтожно мало. Таким образом, в данном состоянии яичников накануне нерестового сезона число желтковых ооцитов соответствует потенциальной плодовитости калкана.

Ооциты диаметром 0.70–0.95 мм имеют признаки переходного состояния между стадиями зрелости IV и V: начинается гидратация, желток приобретает рыхлую структуру. Диаметр овулировавших икринок варьирует в пределах 0.85–1.59 (1.23 ± 0.06) мм, диаметр жировой капли – 0.147–0.288 (0.211 ± 0.012) мм. В размерном ряду группа овулировавших икринок заметно обособлена от следующей генерации ооцитов, максимальный диаметр которых составляет 0.65 мм (рис. 3г). В течение нерестового сезона диаметр зрелых икринок и жировых капель уменьшался,

составив в апреле соответственно 1.25 ± 0.05 и 0.215 ± 0.009 мм, в мае – 1.22 ± 0.07 и 0.212 ± 0.011 , в июне – 1.20 ± 0.05 и 0.196 ± 0.010 мм.

В связи с тем что экспозиция камбальных сетей в море составляет одну–две недели, у самок, находящихся в сетях в течение нескольких суток, могут проявляться сбои в ритме созревания и вымета икры. Икринки в полости яичника перезревают, деформируются, в морской воде имеют отрицательную плавучесть и утрачивают способность к оплодотворению. Возможно даже созревание, овуляция и смешивание двух последовательных порций икры (рис. 4), что затрудняет корректное определение порционной плодовитости. Очевидно, такое состояние яичников не проявляется у самок калкана в природной среде обитания или же оно возможно при исключительных обстоятельствах, нарушающих этологические условия нереста, например, при отсутствии самцов (что крайне маловероятно с учётом значительного преобладания самцов в нерестовом стаде).

В конце мая и в июне проявляются признаки завершения нереста: яичники уменьшаются в размерах, они дряблые, багрово-фиолетового цвета, содержат помимо ооцитов резервного фонда резорбирующиеся желтковые ооциты, а в овариальной жидкости полости яичника – остаточные деформированные зрелые икринки. В конце июня ГСИ составляет в среднем 2.9. Такое состояние яични-

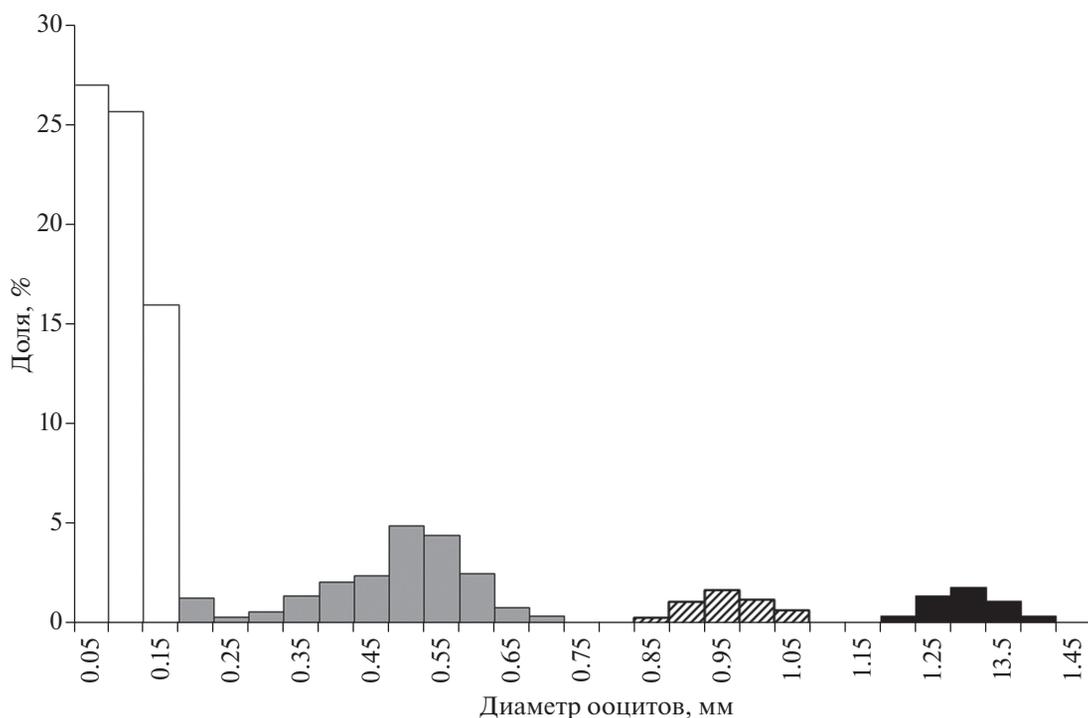


Рис. 4. Состав ооцитов в яйчнике самки калкана *Scophthalmus maeoticus* при нарушении ритма икротетания; (■) — перезревшие ооциты, ост. обозначения см. на рис. 3.

ков соответствует VI–II стадии зрелости, оно длится до августа–сентября (Таликина, 1974; наши данные). По завершении процессов резорбции яйчники переходят во II стадию зрелости.

Процесс продуцирования превителогенных ооцитов у калкана продолжается и после наступления половой зрелости. Их число у 105 самок, отловленных в апреле–июне, составило 1943–28194 (8358 ± 4960) тыс. шт. Зависимости числа превителогенных ооцитов (N_{po}) от стандартной длины и массы тела без внутренностей описываются уравнениями: $N_{po} = 0.0247SL^{3.272}$, $R^2 = 0.52$ (рис. 5а) и $N_{po} = 2750w - 144$, $R^2 = 0.48$ (рис. 5б). Относительное число превителогенных ооцитов составило 979–5381 (2724 ± 1087) тыс. шт./кг массы тела без внутренностей. В течение нерестового сезона значения этого показателя были стабильны (табл. 2) и достоверно не различались, что является доказательством того, что калкану свойствен прерывистый тип оогенеза и в процессе нереста расходный фонд не пополняется ооцитами из резервного фонда.

Желтковые ооциты в течение нерестового периода порционно вымётываются, поэтому оценка потенциальной плодовитости калкана возможна только по материалу, собранному накануне нереста (яйчники на завершённой IV стадии зрелости) или в самом его начале – в апреле. У 46 самок, собранных в апреле, гонады содержали

894–10804 (5088 ± 2273) тыс. желтковых ооцитов. Зависимости числа вителлогенных ооцитов (N_{vo}) от длины и массы тела описываются уравнениями: $N_{vo} = 0.0160SL^{3.239}$, $R^2 = 0.55$ и $N_{vo} = 1448w + 81.6$, $R^2 = 0.67$ (рис. 5в, 5г). Относительное число желтковых ооцитов в среднем за весь нерестовый период варьировало в пределах 19–3013 (1204 ± 577) тыс. шт./кг массы тела без внутренностей. Средние значения этого показателя снижались (табл. 2): от апреля к маю – на 26%, от мая к июню – на 64%, а общее снижение (от апреля к июню) составило 73%. Таким образом, у калкана, как и у большинства других видов рыб, потенциальная плодовитость полностью не реализуется, а оставшиеся в яйчниках желтковые ооциты по окончании нереста подвергаются резорбции.

Средняя масса (без внутренностей) самок в нерестовые сезоны 2007–2018 гг. составила 2.96 кг. Этому значению (согласно установленной связи $N_{vo} - w$) соответствует 4368 тыс. желтковых ооцитов. Данное значение является средней потенциальной плодовитостью калкана на юго-западном шельфе Крымского п-ова в 2007–2018 гг. Учитывая, что 73% этого количества ооцитов расходовалось в течение нерестового сезона, значение реализованной (фактической) плодовитости составило 3189 тыс. ооцитов.

Вопрос о числе икротетаний, в ходе которых реализуется плодовитость калкана, довольно сло-

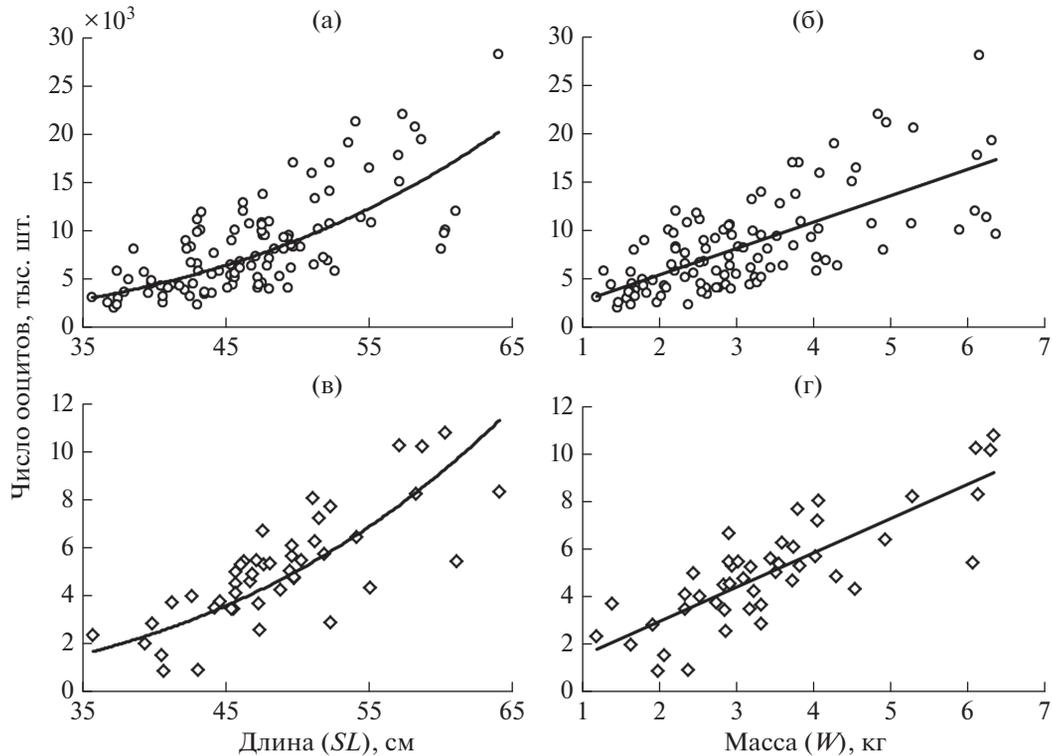


Рис. 5. Зависимость числа ооцитов периода превителлогенеза (105 самок, апрель–июнь (а, б)) и вителлогенеза (46 самок, апрель (в, г)) от стандартной длины (а, в) и массы тела без внутренностей (б, г) черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus*.

жен в связи с тем, что ПП – наименее стабильный репродуктивный показатель, зависящий не только от размерно-возрастных характеристик самки, но и от ряда других факторов, в том числе от температуры воды (Воробьева, Таликина, 1976) и фазы нерестового периода. Значения ПП в течение

нерестового сезона варьировали в широких пределах – 32–1367 (412 ± 288) тыс. шт.; значения ОПП повышались от апреля к маю и значительно снижались от мая к июню (табл. 2), что свидетельствует о постепенном повышении интенсивности икротетания в первой половине нересто-

Таблица 2. Относительное число ооцитов и коэффициент порционности у черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* в период нереста

Показатель	Апрель		Май		Июнь	
	n, экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$	n, экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$	n, экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$
Число ооцитов, тыс. шт/кг массы тела без внутренностей:						
– превителлогенных	47	$\frac{2704 \pm 983}{979-4599}$	41	$\frac{2785 \pm 1213}{1298-5381}$	17	$\frac{2628 \pm 1081}{1457-4719}$
– вителлогенных	46	$\frac{1515 \pm 495}{395-3013}$	36	$\frac{1117 \pm 372}{121-1652}$	14	$\frac{407 \pm 469}{19-1081}$
Порционная плодовитость, тыс. шт/кг массы тела без внутренностей	28	$\frac{117 \pm 68}{19-239}$	32	$\frac{168 \pm 79}{63-328}$	10	$\frac{84 \pm 39}{13-132}$
Коэффициент порционности	28	$\frac{8.8 \pm 6.1}{1.05-30.6}$	32	$\frac{15.4 \pm 5.6}{5.6-37.1}$	10	$\frac{25.3 \pm 20.0}{9.0-68.7}$

вого сезона и снижении – во второй. КП повышался по мере расходования запаса желтковых ооцитов в течение всего нерестового периода.

Среднее значение ПП (412 тыс. ооцитов) составило 12.9% среднего значения реализованной плодовитости (3189 тыс. ооцитов), следовательно, кратность икротетания равна 7.7, т.е. каждая самка вымётывает семь–восемь порций икры в течение нерестового сезона.

ВЫВОДЫ

1. Продолжительность нереста черноморского калкана на юго-западном шельфе Крымского п-ова составляет в среднем 2 мес. – с апреля (обычно со II декады) до середины июня (чаще до конца I декады), а наиболее интенсивный нерест – в первые две декады мая.

2. При средней массе тела самки без внутренних органов 2.96 кг среднее число желтковых ооцитов, формирующих накануне нереста потенциальную плодовитость, составляет 4368 тыс. шт.

3. В течение нерестового сезона реализуется в среднем 73% потенциальной плодовитости (3189 тыс. ооцитов). Оставшиеся в яичниках желтковые ооциты подвергаются резорбции в течение 2–3 мес. после нереста.

4. ПП калкана составляет в среднем 412 тыс. ооцитов (12.9% реализованной плодовитости); по расчётным данным, каждая самка вымётывает в среднем семь–восемь порций икры в течение нерестового сезона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность Ю.С. Баяндиной (ИнБЮМ) за помощь в подготовке статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИнБЮМ № АААА-А18-118021350003-6 “Исследование механизмов управления производственными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басова М.М. 2000. Роль печени в генеративном процессе у камбаловых рыб (на примере черноморского калкана *Psetta maeotica*) // Экология моря. Вып. 52. С. 64–67.

Воробьева Н.К., Таликина М.Г. 1976. Результаты анализа созревания самок черноморской камбалы-калкана // Тр. ВНИРО. Т. 115. С. 51–56.

Воробьева Н.К., Таликина М.Г., Золотницкий А.Н. 1975. Исследование созревания самок черноморской камба-

лы калкан *Scophthalmus maeoticus* Pallas в экспериментальных условиях // Биол. основы мор. аквакультуры. Вып. 1. С. 42–51.

Гирагосов В.Е., Ханайченко А.Н., Ельников Д.В. 2008. Характер и причины изменчивости основных показателей состояния нерестовой популяции камбалы-калкан на юго-западном шельфе Крыма // Матер. III Междунар. науч.-практ. конф. “Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона”. Керчь: Изд-во ЮгНИРО. С. 3–9.

Гордина А.Д., Морочковский В.А. 1994. Численность и распределение икринок камбалы калкана *Psetta maeotica* (Scophthalmidae, Pisces) в районе Севастополя // Гидробиол. журн. Т. 30. № 1. С. 99–108.

Игнатьев С.М., Мельников В.В., Климова Т.Н. и др. 2017. Макро- и ихтиопланктон прибрежных районов Крыма летом 2016 г. // Системы контроля окруж. среды. Вып. 28. С. 93–100.

Калинина Э.М. 1960. Особенности порционного икротетания черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* Pallas // Вопр. ихтиологии. Вып. 16. С. 137–144.

Кротов А.В. 1941. Плодовитость некоторых промысловых рыб северо-западной части Чёрного моря // Докл. АН СССР. Т. 33. № 2. С. 162–163.

Марти Ю.Ю. 1939. Материалы к биологии черноморской камбалы-калкана (*Rhombus maeoticus* Pallas) // Сборник, посвященный научной деятельности Н.М. Книповича (1885–1939). М.: Изд-во АН СССР. С. 232–253.

Надолинский В.П., Шляхов В.А., Александрова У.Н. 2018. Камбалы Азово-Черноморского бассейна (Bothidae, Scophthalmidae, Pleuronectidae, Soleidae) // Вопр. рыболовства. Т. 19. № 4. С. 424–444.

Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наук. думка, 131 с.

Овен Л.С. 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 188 с.

Овен Л.С., Шевченко Н.Ф., Битюкова Ю.Е. и др. 2001. Размерно-возрастной состав и репродуктивная биология черноморского калкана *Psetta maxima maeotica* // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 631–636.

Попова В.П. 1954. Распределение камбалы в Чёрном море // Тр. ВНИРО. Т. 28. С. 151–159.

Попова В.П. 1958. Питание камбалы-калкан в Чёрном море // Тр. АзЧерНИРО. Вып. 17. С. 141–151.

Попова В.П. 1967. Методы оценки состояния запаса и прогнозирования улова камбалы-калкана Чёрного моря // Тр. ВНИРО. Т. 62. С. 197–204.

Попова В.П. 1972. Особенности биологии размножения черноморской камбалы-калкана *Scophthalmus maeoticus maeoticus* (Pallas) (наблюдения в море) // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 6. С. 1057–1063.

Попова В.П. 1975. Исследование биологии камбалы калкана в связи с вопросами её искусственного воспроизводства // Биол. основы мор. аквакультуры. Вып. 1. С. 5–12.

Попова В.П., Кокос Л.М. 1973. О динамике стада черноморской камбалы калкана и его рациональной эксплуатации // Тр. ВНИРО. Т. 91. С. 151–160.

- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пятинский М.М. 2017. Определение длины, при которой наступает половая зрелость у черноморского калкана (*Scophthalmus maeoticus maeoticus*) // Тр. ЮгНИРО. Т. 54. № 1. С. 71–76.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1968. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Изд-во Главрыбвод, 47 с.
- Смирнов А.И. 1951. Порционность икротетания пелагофильных рыб Чёрного моря // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. № 5. С. 54–57.
- Таликина М. Г. 1974. Овогенез и половой цикл черноморской камбалы *Scophthalmus maeoticus maeoticus* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. Т. 14. Вып. 3 (86). С. 436–444.
- Таликина М.Г., Воробьева Н.К. 1975. Особенности созревания и характер икротетания черноморской камбалы-калкана (*Scophthalmus maeoticus* Pall.) в связи с проблемой её искусственного воспроизводства // Тр. ВНИРО. Т. 96. Вып. 4. С. 7–17.
- Туркулова В.Н., Новоселова Н.В. 2012. Эколого-физиологические особенности стимуляции созревания производителей черноморского калкана (*Psetta maeotica maeotica* Pallas) в условиях искусственного воспроизводства // Матер. VII Междунар. конф. “Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона”. Т. 2. Керчь: Изд-во ЮгНИРО. С. 22–29.
- Aydin I., Şahin T. 2011. Reproductive performance of turbot (*Psetta maxima*) in the southeastern Black Sea // Turk. J. Zool. V. 35. P. 109–113. <https://doi.org/10.3906/zoo-0905-26>
- Giragosov V.E., Khanaychenko A.N. 2012. The state-of-art of the Black Sea turbot spawning population off Crimea (1998–2010) // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 12. P. 377–383. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v12_2_25
- Maslova O.N. 2002. Problems and achievements in seed production of the Black Sea turbot in Russia // Ibid. V. 2. № 1. P. 23–27.