

УДК 597.587.9 : 597—116

**ОСОБЕННОСТИ СОЗРЕВАНИЯ И ХАРАКТЕР ИКРОМЕТАНИЯ
ЧЕРНОМОРСКОЙ КАМБАЛЫ-КАЛКАНА (*SCORPHTHALMUS
MAEOTICUS PALL.*) В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ
ЕЕ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА**

М. Г. Таликина, Н. К. Воробьева

В течение последних лет лаборатория физиологии рыб АзчерНИРО занимается исследованием биологических предпосылок искусственного воспроизводства черноморской камбалы-калкана (*S. maeoticus Pall.*).

По одним данным, самки калкана достигают половозрелости на 9—10-м году жизни, самцы — на 8-м (Марти, 1940), по другим, самки на 7—8-м, самцы на — 6—7-м году (Попова, 1954).

Период икрометания довольно продолжителен — с конца марта до второй половины июня (Водяницкий, 1936; Марти, 1940; Кротов, 1941; Попова, 1968). Массовое икрометание происходит в конце апреля — первой половине мая (Попова, 1972). По данным А. В. Кротова (1941), у самок калкана длиной 56—78 см, выловленных в северо-западной части Черного моря, от 3 до 13 млн. икринок; гоносоматический индекс (ГСИ) таких рыб составляет 8,4—16%. Другие исследователи (Виноградов, Ткачева, 1950; Попова, 1954, 1966; Калинина, 1960) или ссылаются на А. В. Кротова, или приводят ориентировочные цифры в 6—7 млн. икринок для 7—8-летних самок (Попова, 1972). Более полных сведений об абсолютной плодовитости калкана в зависимости от размера и возраста и особенно данных по плодовитости популяции калкана восточной части Черного моря, видимо, нет.

Большинство авторов относят камбалу-калкана по типу икрометания к порционнонерестующим видам (Виноградов, Ткачева, 1950; Смирнов, 1950). Согласно А. П. Смирнову (1950), самки калкана выделяют 3 порции икры.

Э. М. Калинина (1960) на основании макро- и микроскопического анализа делает вывод о том, что на III стадии зрелости в яичниках происходит обособление «общего запаса», от которого отделяются, созревают и выметываются очередные порции икры. Проанализировав соотношение мелких и крупных ооцитов и величины гоносоматических индексов в период нереста, автор рассчитала примерное количество яиц в порциях (не более 20%), промежуток времени между икрометаниями (7—10 дней) и определила тип икрометания как разово-растянутый.

Таким образом, сведения по биологии размножения черноморской камбалы отрывочны и несколько противоречивы. Нет единой точки зрения на тип икрометания данного вида, не решен вопрос о количестве порций, далеко не полны сведения об индивидуальной плодовитости самок.

В связи с этим в лаборатории физиологии рыб АзчерНИРО было начато исследование особенностей размножения этого вида в полевых

и экспериментальных условиях. С помощью гистофизиологического метода исследован гаметогенез, описаны шкалы зрелости для самок и самцов. Проведено наблюдение за созреванием рыб в экспериментальных условиях и выделены последовательные этапы этого процесса.

Задача предлагаемой работы — выяснить характер роста яйцеклеток в период вителлогенеза, определить абсолютную плодовитость самок и проанализировать ее изменения в течение нереста, и на основании этих данных уточнить сведения о длительности икротетания особей, величине и частоте выметываемых порций.

Материал собран в январе — июне 1970—1971 гг. в районе Анапы. Пробы брали из уловов камбальных сетей и донных тралов.

Для определения типа вителлогенеза исследовали гистологическим методом яичники рыб III, IV, IV—V, V и VI стадии зрелости. Фиксировали пробы в жидкости Буэна, после чего обрабатывали обычным способом (Ромейс, 1954). Срезы толщиной 5—7 мкм окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну.

Для определения плодовитости яичник фиксировали целиком в 10%-ном растворе формалина. От текущих самок предварительно отцеживали зрелую икру и определяли ее количество объемным методом. Рыб, от которых были взяты пробы для микро- и макроскопического исследования, подвергали полному биологическому анализу по общепринятой методике (Правдин, 1966). В течение суток яичник отмачивали в водопроводной воде, подсушивали фильтровальной бумагой и взвешивали. Затем из хвостового, среднего и головного отделов железы быстро, чтобы не подсыхали икринки, на торсионных весах взвешивали две параллельные навески по 100 мг. Количество клеток в навесках просчитывали на темном фоне. При наличии в яичнике зрелых неовулировавших яиц количество их учитывали отдельно.

Индивидуальную плодовитость, общий запас, а также количество зрелой неовулировавшей икры в яичнике подсчитывали общепринятым счетно-весовым методом. Определяли также относительную плодовитость и относительный запас, т. е. количество яиц на 1 кг тушки.

Для экспериментов в апреле 1937 г. самок IV—V стадии зрелости отлавливали донным тралом в районе Анапы, доставляли на базу АзчерНИРО в пос. Заветное и содержали их в бассейнах емкостью 2—2,5 м³ при температуре воды 8—10°С.

Всего было исследовано 94 самки калкана; гистологическим методом обработаны яичники 30 рыб; плодовитость подсчитана у 58 самок. Экспериментальное наблюдение за нерестом проведено на шести самках.

Исследование типа вителлогенеза камбалы-калкана. Для определения характера роста ооцитов в период желткообразования исследовали яичники III, IV, IV—V, V и VI стадий зрелости.

Анализ гистологических препаратов показал, что в начале III стадии зрелости (декабрь — январь) в железах присутствуют ооциты протоплазматического роста, ооциты в фазе вакуолизации и клетки начала вителлогенеза (рис. 1). Следовательно, состав яйцеклеток свидетельствует о том, что в данный период функционирования половых желез наблюдается асинхронный рост клеток. К вителлогенезу перешла только часть ооцитов старшей генерации.

В течение III и при переходе самок в IV стадию зрелости (февраль — март) в их яичниках обнаруживаются две четко обособленные группы клеток: ооциты протоплазматического роста и ооциты, содержащие гранулы желтка. У некоторых рыб единично встречаются яйцеклет-

ки в фазе вакуолизации цитоплазмы. Вителлогенные клетки неодинаковы по размеру и степени загруженности желтком.

На срезах яичников IV стадии зрелости основная масса клеток старшей генерации представлена дефинитивными ооцитами (рис. 2). Кроме того, присутствуют ооциты более ранних стадий желткообразования.

В половых железах на IV—V стадиях зрелости присутствует некоторое количество созревающих яиц. В таких ооцитах ядро смещено к ани-

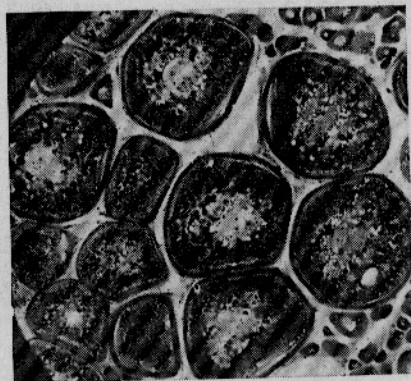
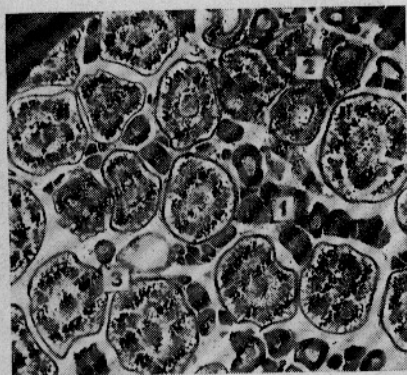


Рис. 1. Микроскопическая картина яичников калкана в начале III стадии зрелости. На срезе видны ооциты протоплазматического роста (1), яйцеклетки в фазе вакуолизации (2) и клетки начала вителлогенеза (3). (Здесь и на рис. 2, 3, 4, 6, Бауэн, Гематоксилин по Гейденгайну, увелич. об. Охок. $\times 6$).

Рис. 2. Общий вид гистологической картины половой железы IV стадии зрелости. Старшая генерация представлена дефинитивными яйцеклетками.

мальному полюсу, наблюдается частичная гомогенизация желтка и слияние жировых капель в более крупные вакуоли (рис. 3).

Таким образом, в гонадах самок перед нерестом содержатся две группы половых клеток: мелкие безжелтковые ооциты, составляющие генерацию будущего года, и крупные желтковые яйцеклетки, часть которых начинает созревать. Клетки переходных состояний между этими двумя группами не обнаруживаются.

На завершающем этапе вителлогенеза в яичниках калкана наблюдается синхронный рост яйцеклеток, характерный для рыб с единовременным икрOMETанием (Дрягин, 1949; Мейен, 1949; Овен, 1967, 1973). У рыб с подобным типом икрOMETания группа созревающих ооцитов отделяется от резервных и выметывается в предстоящем сезоне размножения. Кроме того, по окончании нереста состав половых клеток в яичниках калкана соответствует VI—II стадии зрелости, которая характерна только для единовременно нерестующих видов рыб (рис. 4).

В известной степени о характере вителлогенеза можно также судить по размерному составу желтковых ооцитов. У самок, выловленных в марте на IV стадии зрелости, кривая вариационного ряда половых клеток старшей генерации имеет одну вершину. Размерный ряд желтковых ооцитов растянут от 0,3 до 0,75 мм, преобладают яйцеклетки размером 0,5—0,65 мм (рис. 5а).

У нерестующих самок эта кривая имеет двухвершинный характер. Один пик образован желтковыми ооцитами размером 0,3—0,75 мм, второй — созревающими яйцеклетками диаметром 0,8—1,2 мм (рис. 5б).

Характерно, что вторая вершина исчезает после выведения порции зрелых яиц. Это может свидетельствовать о том, что между выведением очередных порций зрелой икры существует некоторый промежуток времени.

При сравнении размерных вариационных рядов желтковых ооцитов самок, выловленных в начале, середине и конце нерестового сезона,

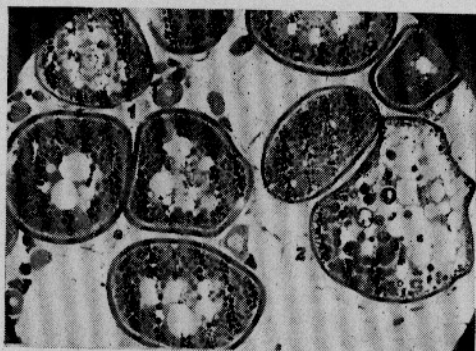


Рис. 3. Срез яичника самки в преднерестовом состоянии (IV—V стадия зрелости). Состав половых клеток старшей генерации образован вителлогенными (1) и созревающими (2) ооцитами.

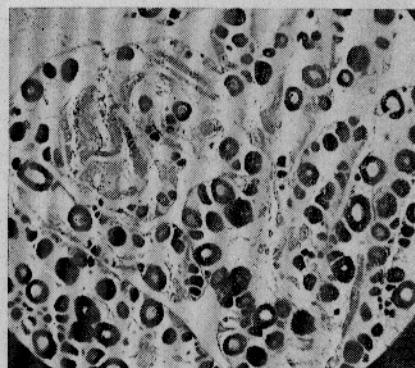


Рис. 4. Общий вид железы по окончании нереста. «Выбой». VI—II стадии зрелости. В гонадах содержатся превителлогенные яйцеклетки и остатки пустых фолликулов.

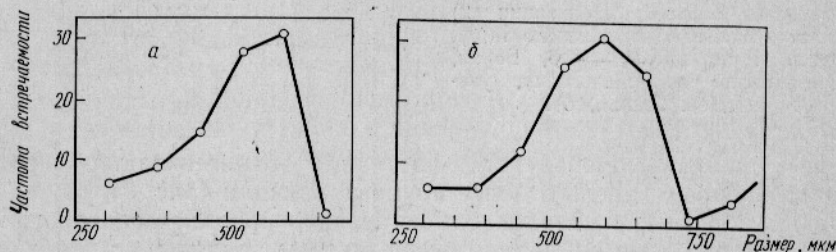


Рис. 5. Размерный состав желтковых и созревающих ооцитов в яичнике самок:

а — на IV стадии зрелости; б — на IV—V.

обращает на себя внимание их неизменный одновершинный характер, а также постоянство размерного состава клеток старшей генерации (0,3—0,75 мм).

Таким образом, анализ размерного состава половых клеток, а также гистологические данные говорят о том, что отделившаяся на III стадии зрелости генерация желтковых ооцитов составляет тот фонд ооцитов, которые будут выметаны в предстоящий период нереста.

С помощью гистологического метода в яичниках нерестующих рыб было обнаружено четыре группы клеток: первая — прозрачные, зрелые, неовулировавшие яйцеклетки, вторая — созревающие ооциты с четко выраженной поляризацией, началом гомогенизации желтка и сливанием жировых капель, третья — самая многочисленная, образована желтковыми ооцитами, четвертая — ооциты протоплазматического роста. На срезах видны также пустые фолликулы, указывающие на то, что определенное количество зрелых яиц самкой уже выметано (рис. 6). Таким

образом, ооциты созревают неодновременно, в результате чего выделение зрелой икры осуществляется порциями. По характеру же роста яйцеклеток камбала-калкан приближается к видам рыб с единовременным типом нереста.

Исследование нереста камбалы-калкана. Перед подсчетом общего запаса¹ ооцитов в яичнике мы убедились, что навески, взятые из различных отделов железы, содержат примерно одинаковое количество

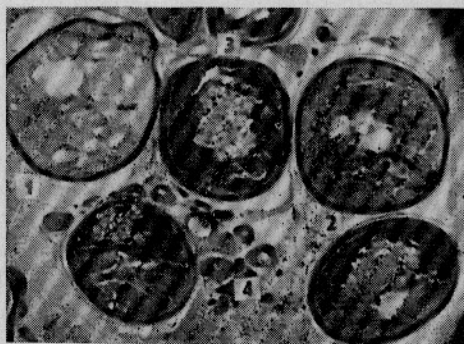


Рис. 6. Цитоморфологическая картина яичника самки в период нереста. В гонадах присутствуют зрелые неовулировавшие клетки (1), ооциты периода созревания (2), желтковые яйцеклетки (3) и ооциты протоплазматического роста (4).

икринок (табл. 1). Аналогичные результаты были получены при подсчете количества зрелых неовулировавших яиц из разных отделов яичника самок IV—V стадии зрелости (см. табл. 1).

Таблица 1

Количество желтковых ооцитов в навесках, взятых из различных участков яичника самок

| Длина и ширина тела, см | Масса, г | | ГСИ, % | Количество ооцитов в 100-миллиграммовой навеске из различных отделов яичника, шт. | | | | |
|-------------------------|----------|-------|--------|---|----------|------|-----|-----------|
| | общая | гонад | | хвостового | среднего | | | головного |
| | | | | | I | II | III | |
| IV стадия зрелости | | | | | | | | |
| 48×40 | 3500 | 312 | 9,2 | 1220 | 1250 | 1270 | — | 1300 |
| 48×38 | 3800 | 444 | 15,0 | 1220 | 1230 | 1260 | — | 1200 |
| 44×34 | 3200 | 392 | 11,8 | 1480 | 1440 | 1430 | — | 1466 |
| IV—V стадии зрелости | | | | | | | | |
| 47×40 | 4000 | 530 | 17,1 | 350 | 400 | 280 | 320 | 290 |
| | | | | 108 | 100 | 125 | 124 | 125 |
| 50×39 | 5000 | 1092 | 30,4 | 533 | 512 | 490 | 502 | 509 |
| | | | | 88 | 81 | 85 | 86 | 82 |

Примечание. В числителе — желтковые ооциты; в знаменателе — зрелые.

Чтобы выяснить, как изменяется количество желтковых ооцитов в течение нереста, необходимо было определить абсолютную плодовитость самок² различной массы и возраста. Для этой цели пробы брали в январе — марте от самок III—IV и IV стадии зрелости.

¹ Под общим запасом подразумеваем количество желтковых ооцитов, содержащихся в яичнике нерестующих особей.

² Индивидуальная абсолютная плодовитость — количество вителлогенных яйцеклеток, присутствующих в гонадах рыб до участия их в нересте.

Часть проб была взята в апреле от особей, которые, как подтвердил гистологический анализ, участия в нересте еще не принимали (табл. 2).

Из приведенных данных видно, что абсолютная плодовитость калкана закономерно возрастает с увеличением массы и возраста самок от 4070 тыс. до 10578 тыс. яиц. Относительная плодовитость сохраняется примерно одинаково у самок первых трех весовых групп и заметно увеличивается (от 1653 тыс. до 2154 тыс. яиц) у рыб, имеющих массу 5—7 кг и возраст свыше 10 лет.

Таблица 2

Абсолютная и относительная плодовитость самок камбалы-калкана различной массы и возраста

| Масса рыб, г | Возраст, годы | ГСИ, % | Плодовитость, млн. шт. | | n |
|-----------------|------------------|----------|------------------------|---------------|----|
| | | | абсолютная | относительная | |
| 2000—3000 | 3—5 | 8,1—13,2 | 3,6—4,416 | 1,55—2,1 | 3 |
| | | 10,6 | 4,07 | 1,76 | |
| 3000—4000 | 4—5 | 4,7—13,7 | 3,402—6,171 | 1,131—2,376 | 14 |
| | | 11,7 | 4,64 | 1,653 | |
| 4000—5000 | 5—7 | 5,5—17,1 | 4,64—9,6 | 1,26—2,846 | 9 |
| | | 10,7 | 6,2 | 1,733 | |
| 5000—7000 | 7—12 | 5,0—25,0 | 7,875—14,22 | 1,6—2,709 | 6 |
| | | 14,6 | 10,578 | 2,154 | |

Примечание. В числителе — индивидуальные колебания; в знаменателе — средние данные плодовитости.

Из табл. 3 видно, что количество желтковых ооцитов у самок, имеющих массу 4—5 кг (наиболее полно представленная в уловах группа), колеблется в течение нерестового сезона в значительных пределах. У многих самок оно еще очень высоко и в конце нереста (5537 тыс. и 4690 тыс. яиц у рыб, выловленных 20 и 24 мая), но у некоторых значительно снижается еще в начале нереста (3300 тыс. и 2476 тыс. яиц у рыб, выловленных 15 и 20 апреля). Поскольку плодовитость самок данной весовой группы составляет в среднем 6200 тыс. яиц (см. табл. 2), можно полагать, что самки, выловленные 15 и 20 апреля, уже в начале нерестового сезона выметали почти половину запаса яйцеклеток, предназначенного для нереста. Количество желтковых ооцитов на 1 кг массы их тушки равно 943 тыс. и 739 тыс. У самок, выловленных 12 и 15 апреля (табл. 4), оно значительно выше — 1750 тыс. и 1500 тыс. и соответствует уровню относительного запаса яиц еще не нерестившихся рыб (см. табл. 3), что было подтверждено гистологическим контролем этих самок.

Из данных, приведенных в табл. 3, видно, что в разгар нерестового сезона встречаются самки, которые уже заканчивают нерест. Так, у камбалы, выловленной 4 мая, в яичниках оставалось всего 384 тыс. желтковых ооцитов, а у самки с такой же массой, выловленной 7 мая, — 5789 тыс. ооцитов.

Тот факт, что у самок примерно одной массы и возраста, проанализированных в один и тот же период, абсолютный и относительный запас существенно различается, свидетельствует о разновременном вступлении самок в нерест. Значительное падение величины запаса желтковых ооцитов у ряда самок уже в первой половине нерестового

Таблица 3

Изменение общего и относительного запаса ооцитов у самок камбалы-калкана в течение нереста

| Дата сбора проб | Масса самок, г | ГСИ, % | Запас желтковых ооцитов, тыс. шт. | | Количество зрелой икры | | | |
|-----------------|----------------|--------|-----------------------------------|---------------|------------------------|------|---------------|------|
| | | | общий | относительный | неовулировавшей | | овулировавшей | |
| | | | | | тыс. шт. | % | тыс. шт. | % |
| Апрель | | | | | | | | |
| 12 | 4620 | 14,3 | 6500 | 1750 | — | — | — | — |
| 15 | 4300 | 17,1 | 5280 | 1500 | — | — | — | — |
| 15 | 4200 | 13,0 | 3300 | 943 | — | — | — | — |
| 20 | 4120 | 19,8 | 2476 | 739 | 309 | 10,8 | 75 | 2,6 |
| 20 | 4800 | 24,3 | 5452 | 1588 | 512 | 8,6 | — | — |
| 23 | 4320 | 22,8 | 5177 | 1593 | 647 | 11,1 | — | — |
| 26 | 4330 | 25,0 | 4168 | 1319 | 358 | 7,9 | — | — |
| 26 | 4250 | 28,8 | 3418 | 1078 | 560 | 13,4 | 181 | 4,3 |
| 30 | 4520 | 25,8 | 3762 | 1119 | — | — | 412 | 9,8 |
| Май | | | | | | | | |
| 4 | 4200 | 18,3 | 384 | 117 | 6 | 12,3 | 80 | 17,0 |
| 7 | 4200 | 29,0 | 5798 | 1870 | 76 | 1,2 | 114 | 1,9 |
| 7 | 4320 | 26,0 | 4463 | 1382 | 736 | 13,4 | 260 | 4,7 |
| 10 | 4350 | 13,1 | 3033 | 950 | — | — | 110 | 3,4 |
| 15 | 4180 | 16,7 | 4000 | 1282 | 220 | 5,2 | — | — |
| 15 | 4100 | 8,0 | 2700 | 800 | — | — | — | — |
| 19 | 4200 | 19,0 | 3040 | 980 | 174 | 5,0 | 231 | 6,7 |
| 19 | 4900 | 16,0 | 1264 | 324 | — | — | 375 | 22,8 |
| 20 | 4100 | 25,3 | 3818 | 1232 | 526 | 11,8 | 102 | 2,3 |
| 20 | 4560 | 25,2 | 5537 | 1605 | 858 | 13,2 | 67 | 1,0 |
| 20 | 4890 | 18,0 | 3788 | 968 | — | — | 148 | 3,7 |
| 22 | 4800 | 19,0 | 4517 | 1228 | 9 | 0,2 | 122 | 2,2 |
| 23 | 4420 | 15,8 | 3220 | 910 | — | — | — | — |
| 23 | 4150 | 19,5 | 4690 | 1452 | 16 | 0,3 | — | — |
| 27 | 5000 | 34,2 | 3300 | 940 | — | — | 1000 | 23,2 |
| Июнь | | | | | | | | |
| 2 | 4460 | 6,3 | 436 | 113 | 71 | 11,8 | 92 | 18,4 |
| 7 | 5000 | 14,3 | 980 | 196 | 260 | 20,9 | — | — |

сезона, говорит, видимо, о том, что нерест одной особи длится сравнительно недолго.

Из табл. 3 также видно, что у самок, выловленных до начала овуляции (о чем свидетельствует отсутствие зрелой икры в полости яичника), величина созревающей порции составляет от 220 до 647 тыс. яиц. У некоторых рыб была отцежена зрелая икра. Количество неовули-

Таблица 4

Количество порций и длительность их созревания у самок камбалы-калкана IV—V стадии зрелости в экспериментальных условиях

| Длина и ширина тела камбалы, см | Масса, кг | ГСИ самок после гибели, % | Количество яиц в порции, тыс. шт. | | | | | | | | |
|---------------------------------|-----------|---------------------------|-----------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|
| | | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
| 52×40 | 5,2 | 18,3 | 50 | 100 | 100 | 200 | 60 | — | — | — | — |
| 50×39 | 4,2 | 24,3 | 160 | 470 | 50 | 160 | — | — | — | — | — |
| 44×34 | 3,2 | 21,2 | 210 | 80 | 210 | 70 | — | — | — | — | — |
| 50×38 | 4,9 | 16,6 | 700 | 200 | 40 | — | — | — | — | — | — |
| 52×41 | 4,4 | 13,6 | 200 | 190 | 200 | 80 | 390 | 300 | 100 | 200 | 160 |
| 49×37 | 4,2 | 22,2 | 160 | 400 | 80 | 70 | 40 | 70 | — | — | — |

| Длина и ширина тела камбалы, см | Масса, г | ГСИ самок после гибели, % | Продолжительность созревания порций, ч | | | | | | | | |
|--|-------------|---------------------------------------|--|----|-----|----|----|----|-----|------|----|
| | | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX |
| 52×40 | 5,2 | 18,3 | 72* | 4 | 10 | 71 | 14 | — | — | — | — |
| 50×39 | 4,2 | 24,3 | 84 | 40 | 10 | 47 | — | — | — | — | — |
| 44×34 | 3,2 | 21,2 | 98 | 20 | 26 | 20 | — | — | — | — | — |
| 50×38 | 4,9 | 16,6 | 68 | 12 | 14 | — | — | — | — | — | — |
| 52×41 | 4,4 | 13,6 | 75 | 12 | 13 | 58 | 12 | 24 | 12 | 12 | 12 |
| 49×37 | 4,2 | 22,2 | 22 | 11 | 48 | 12 | 9 | 13 | — | — | — |

* Время созревания первой порции икры приведено с момента доставки рыб на базу.

ровавших яиц у самки, выловленной 7 мая, составило 736 тыс. (12,4%), овулировавших — 260 тыс. (4,3%), в сумме — 996 тыс., а у самки, выловленной 20 мая, — 858 тыс. (13,2%) и 67 тыс. яиц (1%), соответственно, в сумме — 915 тыс. У других самок количество зрелой неовулировавшей икры было различным и зависело, вероятно, от того, в какой момент овуляции была выловлена рыба.

Количество зрелой икры, отцеженной от самок в момент поимки, также колебалось в значительных пределах — от 92 тыс. до 1 млн. яиц. 1 млн. зрелых яйцеклеток был получен от самки, взятой из уловов камбальных сетей, у которой, по-видимому, овулировала вся обособившаяся порция. Следовательно, можно считать, что максимальное количество яиц в одной порции равно 1 млн. Высокие ГСИ у созревающих самок (до 30% и более) являются также подтверждением того, что количество созревающей икры может достигать указанной величины.

Таким образом, анализ полевого материала показал, что выведение икры у камбалы-калкана осуществляется порционно. Располагая данными об абсолютной плодовитости и зная примерное количество яиц в одной обособившейся порции, можно подсчитать приблизительное число порций, выметываемое отдельной самкой. При средней плодовитости 6 млн. яиц для рыб в возрасте 7—8 лет и среднем количестве яиц в одной порции 600—700 тыс. число порций, по-видимому, будет составлять не менее 10. Нерест каждой самки, по всей вероятности, непродолжителен.

Наблюдение за нерестом самок в экспериментальных условиях. Во второй половине апреля на экспериментальную базу были доставлены самки калкана в преднерестовом состоянии (IV—V стадия зрелости), от которых было получено по несколько порций зрелой икры (самки калкана в экспериментальных условиях не нерестятся, поэтому зрелые овулировавшие яйца от них отцеживают).

Из табл. 4 видно, что все самки созрели в среднем через 67 ч с момента доставки их на базу. Интервал между выведением последующих порций составляет от 4 до 71 ч. У самки № 5, например, формирование и отделение порции зрелой икры происходило в основном через 12—24 ч (см. табл. 4).

Количество яиц в отдельных порциях значительно варьирует (40 тыс.—700 тыс. яиц), составляя в среднем 100 тыс.—300 тыс. яиц. Закономерной связи между величиной порций и последовательностью их выведения не прослеживается. Значительной по количеству яиц может быть как первая, так и последующие выделяемые порции.

Мы наблюдали выведение у самок от 3 до 9 порций зрелых яиц. Анализ самок после гибели показал, что в гонадах содержится еще значительное количество яиц; ГСИ этих рыб был еще достаточно высоким

(13,6—24,3%), от них можно было получить еще значительное количество зрелой икры.

Таким образом, экспериментальные данные свидетельствуют о том, что самки калкана выметывают икру многопорционно. Выведение очередных порций икры происходит через сравнительно небольшие интервалы времени (12—40 ч). Следовательно, при среднем количестве яиц в одной порции 300 тыс. и при средней индивидуальной плодовитости для рыб с массой 4—5 кг 6 млн. яиц, число выметываемых порций должно составлять не менее 10.

Можно предполагать, что нерест отдельных самок должен длиться не менее 10 суток.

Как показал гистологический анализ яичников камбалы-калкана, в начале III стадии зрелости наблюдается асинхронный рост яйцеклеток, на что указывает присутствие ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы и первоначального накопления желтка. При переходе самок в IV стадию зрелости асинхронность сглаживается. В яичниках конца вителлогенеза основная масса клеток представлена желтковыми ооцитами. Это позволяет говорить о том, что по характеру роста яйцеклеток в период активного желткообразования камбала-калкан приближается к видам рыб с синхронным типом вителлогенеза, характерным для единовременно нерестующих рыб (Мейен, 1949; Дрягин, 1949 и др.). Гетерогенность размерного состава желтковых ооцитов обусловлена, по-видимому, неодновременным ростом клеток старшей генерации в начале III стадии зрелости. Более мелкие ооциты дорастают до дефинитивных размеров очень быстро, так как у нерестующих особей в гонадах после выведения очередной порции икры преобладает группа клеток размером 0,5—0,75 мм. По характеру роста клеток в период желткообразования, камбала-калкан сходна с черноморской глоссой (*Platichthys flesus luscus Pallas*). У этого вида, по данным Л. С. Овен (1967), созревание ооцитов прерывистое, типичное для единовременно нерестующих рыб. Однако способ выведения икры, как и у калкана, порционный, что было доказано экспериментально. На сходство типа вителлогенеза с таковым единовременно нерестующих рыб указывает также Э. М. Калинина (1960).

Иная точка зрения у Л. С. Овен (1970), считающей, что у камбалы-калкана промежуточный тип вителлогенеза, потому что у этой рыбы наблюдается заметное отграничение желтковых ооцитов от резервных, но оно не так четко выражено, как у типичных представителей видов рыб с тотальным нерестом.

Косвенным доказательством прерывистого характера вителлогенеза может служить заметное падение общего запаса желтковых ооцитов у некоторых особей в начале нерестового сезона, что свидетельствует о непродолжительности их нереста, в течение которого вряд ли можно пополнить общий запас за счет резервных ооцитов. Таким образом, ооциты в яичниках самок III—IV стадии зрелости составляет тот фонд половых клеток, который будет выметан в предстоящий сезон размножения.

Данные по плодовитости калкана (3—14 млн. яиц), полученные нами, совпадают с данными, полученными А. В. Кротовым (1941), по плодовитости камбалы, выловленной у о-ва Тендра. Более низкие величины, которые приводит К. С. Ткачева (цит. по Смирнову, 1950), объясняются, вероятно, тем, что количество яиц было подсчитано в нерестовый сезон, когда значительная их часть была уже выметана. Индивидуальную плодовитость необходимо подсчитывать у самок III—IV и IV—V стадий зрелости, до вступления их в нерест. Кроме определения

плодовитости камбалы, выловленной в нерестовый сезон, необходим гистологический контроль, так как по наличию на срезах пустых фолликулов можно судить о вымете определенной части яиц и таким образом избежать занижения результатов.

Очевидно, такая высокая плодовитость предполагает асинхронное созревание и порционное выведение яиц, поскольку при одновременном созревании всего запаса желтковых ооцитов масса созревшей икры значительно превысила бы массу самой рыбы. По нашим данным, масса 100 зрелых яиц равна в среднем 96,5 мг ($n=12$). Следовательно, для самки с плодовитостью 6 млн. яиц, масса зрелой икры составляет приблизительно 6 кг. Ясно, что такое количество зрелых яйцеклеток может быть выметано только многими порциями. Подобный тип созревания и икротетания был обнаружен К. Е. Федоровым (1968) у черного палтуса. При средней плодовитости самок 7—9-летнего возраста 6 млн. яиц и среднем количестве яиц в одной порции 600—700 тыс. число выметываемых порций должно составлять не менее 10.

Гистологическая картина яичников рыб, нерестующих в естественных условиях, и экспериментальные данные свидетельствуют о том, что очередные порции икры выметываются через определенный отрезок времени. Как показали эксперименты, самки могут выделять до 9 порций зрелой икры со средним промежутком между выметами 12—40 ч. Если при нересте рыб в море между отдельными порциями проходит столько же времени как и в эксперименте, можно предположить, что нерест отдельных особей длится не более 7—10 дней, т. е. быстрее, чем предполагалось ранее, хотя популяция в целом нерестится около 2,5 месяца (Калинина, 1960; Попова, 1972).

По наблюдениям Л. С. Овен (1967), самки глоссы, имеющие с калканом сходный характер роста и созревания ооцитов, в экспериментальных условиях выделяли икру через 24—48 ч. Интересно, что близкий к черноморскому калкану вид тюрбо (*Scophthalmus maximus*) выметывает зрелую икру порциями с очень короткими интервалами времени (Lahaye, 1972).

Полученные на основании полевого и экспериментального материала результаты позволяют разработать биотехнику получения зрелых половых продуктов от самок калкана. Во-первых, сравнительно небольшой во времени срок участия в нересте отдельных особей дает возможность при кратковременном содержании получать от них значительное количество зрелой икры. Во-вторых, разновременность вступления в нерест разных самок позволяет в течение длительного времени (около 2 месяцев) отлавливать рыб с высоким запасом желтковых ооцитов и получать от них достаточное для рыбоводных целей количество зрелых яиц.

Выводы

1. Тип вителлогенеза черноморской камбалы-калкана и одновременно нерестующих рыб сходен. Яйца созревают асинхронно, что обуславливает порционное выделение икры.
2. Индивидуальная плодовитость самок камбалы-калкана составляет 3—14 млн. яиц. С увеличением возраста рыб плодовитость возрастает.
3. Самки калкана примерно одной массы и возраста вступают в сезон размножения неодновременно. Вследствие этого длительность нерестового периода всей популяции составляет приблизительно 2 месяца. Отдельные особи нерестятся, по-видимому, значительно быстрее — около 10 дней.

4. Икры в отдельной порции — в среднем 500 тыс. шт. (от 200 тыс. до 1 млн. яиц). Число порций, выметываемых одной самкой со средней плодовитостью в 6—7 млн. яиц, составляет не менее 10.

5. Зрелую икру камбалы-калкана для ее искусственного воспроизводства целесообразно получать при кратковременном содержании самок от нескольких партий производителей.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Водяницкий В. А. Наблюдения над пелагическими яйцами рыб Черного моря.— «Труды Севастопольской биологической станции», 1936, т. V, с. 3—41.
- Виноградов К. А., Ткачева К. С. Материалы по плодовитости рыб Черного моря.— «Труды Карадагской биологической станции», 1950, вып. 9, с. 3—64.
- Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб.— «Известия ГосНИОРХа», 1949, т. 28, с. 3—114.
- Калинина Э. М. Особенности порционного икротетания черноморского калкана.— «Вопросы ихтиологии», 1960, вып. 16, с. 137—143.
- Кротов А. В. Плодовитость некоторых промысловых рыб северо-западной части Черного моря.— ДАН СССР, 1941, т. 33, № 2, с. 162—163.
- Марти Ю. Ю. Материалы к биологии черноморской камбалы-калкана (*Rhombus maeoticus* Pall.).— В сборнике, посвященном научной деятельности академика Н. М. Книповича, 1940, с. 232—255.
- Мейер В. А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб.— «Известия АН СССР, Сер. биол.», 1949, № 3, с. 389—420.
- Овен Л. С. О размножении черноморской глоссы *Platichthys flesus luscus* Pallas.— «Вопросы ихтиологии», 1967, т. 7, вып. 1(42), с. 94—100.
- Овен Л. С. Половые циклы и характер икротетания черноморских рыб.— В кн.: Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. Киев, 1970, с. 35—59.
- Овен Л. С. К вопросу об определении количества порций икры у морских рыб с порционным типом нереста.— В кн.: «Биология моря», 1973, вып. 29, с. 66—73.
- Попова В. П. Распределение камбалы в Черном море.— «Труды ВНИРО», 1954, т. 28, с. 151—160.
- Попова В. П. Некоторые закономерности динамики численности камбалы-калкана и контингент ее вылова.— В кн.: «Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов». М., 1968, с. 197—199.
- Попова В. П. Особенности биологии размножения черноморской камбалы-калкана *Scophthalmus maeoticus* Pall. (наблюдение в море). «Вопросы ихтиологии», 1972, т. 12, вып. 6(77), с. 1057—1063.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., «Пищевая промышленность», 1966. 376 с.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника. М., 1954. 718 с.
- Смирнов А. И. Порционное икротетание пелагофильных рыб Черного моря.— ДАН СССР, 1950, т. 70, № 1, с. 129—134.
- Федоров К. Е. Овогенез и половой цикл черного палтуса.— «Труды ВНИРО», 1968, вып. 23, с. 425—452.
- Lahaue, J. Cycles sexuels de quelques poissons plants des côtes bretonnes. Rev. Trav. Inst. Pêches Mar. 1972, 36, N 2, p. 191—207.

Peculiarities of maturation and spawning of the turbot (*Scophthalmus maeoticus* G.) from the Black Sea in view of artificial propagation

M. G. Talikina, N. K. Vorobyeva

SUMMARY

The cytomorphologic analysis has indicated a similar type of vitellogenesis in the turbot as in discontinuously-spawning species of fish. Since eggs mature asynchronously they are released intermittently.

The analysis of fluctuations in the total and relative stock of yolk oocytes made by the macroscopic method in the spawning season indicates that the spawning period of a specimen lasts only 7—15 days instead of 2—2.5 months as was believed earlier. Eggs are released by stages in rather short intervals of time. Each batch contains on the average 500 000 mature eggs (ranging from 200 000 to 800 000).

