

**ДИНАМИКА ГЕНЕРАТИВНОГО РОСТА
ПОЛОСАТОЙ КАМБАЛЫ *LIOPSETTA PINNIFASCIATA*
(PLEURONECTIDAE) ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО**

© 2022 г. Д.В. Измятинский, А.Н. Вдовин, Н.Л. Асеева

*Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), Владивосток, 690091
E-mail: denis.izmyatinskiy@tinro-center.ru*

Поступила в редакцию 26.08.2021 г.

Годовые циклы генеративного роста подобны для всех онтогенетических групп полосатой камбалы. У самок интенсивность генеративного роста выше, чем у самцов. С возрастом сроки созревания половых продуктов и сам нерест становятся всё более ранними, а зависимость процессов роста от внешних условий уменьшается. Линейный и генеративный рост являются согласованными процессами. Ход динамики этих процессов имеет сезонную изменчивость. Приоритетность этих процессов меняется с возрастом. Интенсивность линейного роста с возрастом уменьшается, а генеративного роста увеличивается.

Ключевые слова: полосатая камбала *Liopsetta pinnifasciata*, залив Петра Великого, генеративный рост, линейный рост, гонадо-соматический индекс, удельная скорость роста

ВВЕДЕНИЕ

Генеративные расходы половозрелых рыб составляют 1/10 – 1/3 годового энергетического и вещественного бюджета ассимиляции (Вдовин, Четырбоцкий, 2018), что оказывает существенное влияние на баланс вещества и энергии (Яржомбек, 2011). Данные по скорости генеративного и соматического роста имеют существенное практическое значение, поскольку они используются для оценки суточных рационов культивируемых гидробионтов (Сытник и др., 2010). Ритмика онтогенеза у животных определяется динамикой роста, при этом наиболее важное значение имеет генеративный рост (Мина, Клевезаль, 1976). Этапность и цикличность в годовом и жизненном циклах рыб во многом связана с генеративным ростом, что было показано на примере южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* (Вдовин, Швыдкий, 1993а).

Исследованы отдельные аспекты биологии полосатой камбалы и динамика её роста в целом (Вдовин, Швыдкий, 1993б; Vdovin, Boiko, 2016; Вдовин и др., 2017а, б; Латышова, Бойко, 2017). Динамика генеративного роста этого вида специально не рассматривалась.

Цель работы – исследование динамики линейного и генеративного роста у полосатой камбалы и сопряжённости этих процессов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2010–2015 гг. в зал. Петра Великого (Японское море) в научно-исследовательских рейсах и на наблюдательных пунктах ТИНРО. На биологический анализ было взято 532 экз. При вскрытии пол рыбы определяли визуально. Измеряли полную длину тела (TL) (Тупоногов, Кодолов, 2014). У всех особей был определён возраст. Методика определения возраста

описана в статье Вдовина с соавторами (2017а). У 144 рыб (66 самцов и 78 самок), кроме общего веса тела, взвешивалась тушка без половых продуктов и пищевого комка (соматическая масса тела), а также гонады. Данные по массе гонад группировались в выборки по датам, полу и возрасту рыб. Было сгруппировано 42 выборки. При расчётах использовались усреднённые значения этих выборок.

За годовой цикл генеративного роста полосатой камбалы принимался период между её предыдущим и последующим нерестами, который происходит в феврале (Перцева, Остроумова, 1961).

Показателем динамики созревания половых продуктов в годовом цикле полосатой камбалы служил гонадо-соматический индекс (ГСИ):

$$Q_w = \frac{Q}{W_s} \times 100, \quad (1)$$

где Q_w – ГСИ (%), Q – масса гонад (г), W_s – соматическая масса тела (г).

Динамика ГСИ весьма удовлетворительно описывалась уравнением Ферхюльста (Лакин, 1973):

$$Q_w = \frac{Q_w \max}{1 + 10^{a+bt}} + c, \quad (2)$$

где $Q_w \max$ – максимальное значение показателя для конкретной онтогенетической группы (определённого пола и возраста), t – время в долях от 1 года, a , b и c – параметры уравнения.

Мерой интенсивности изменений параметров биологического состояния выступает показатель удельной скорости этих изменений у (Вдовин, Четырбоцкий, 2018):

$$y(t_i) = \frac{1}{X(t_i)} \times \frac{X(t_{i+1}) - X(t_i)}{t_{i+1} - t_i}, \quad (3)$$

где $X(t)$ – значение параметра в момент времени t . В качестве функции выступали удельные скорости линейного и генеративного роста – $L(t_i)$ и $Q(t_i)$. Аргументами служили значения длины и массы гонад: L и Q_w .

Графики удельной скорости генеративного роста строились на основе расчётных данных по уравнениям Ферхюльста. Графики удельной скорости линейного роста строились в логарифмической шкале, поскольку величина значений скорости различалась на два порядка. Значения скорости сглаживались методом скользящей средней по трём точкам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В сборах встречались особи полосатой камбалы в возрасте до 9 лет. Активизация генеративного роста у этого вида начинается уже на первом году жизни. Генеративный рост у разных онтогенетических группировок был подобен S-образным кривым (рис. 1). Сходная циклика генеративного роста у рыб разных онтогенетических группировок наблюдается и у южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* (Вдовин и др., 1995; Вдовин, Четырбоцкий, 2018). У половозрелых рыб уменьшение веса половых продуктов происходит за счёт их вымета и резорбции, а у неполовозрелых рыб – только за счёт резорбции (Вдовин, 1998). Стремительное увеличение веса гонад, как у самцов, так и у самок, начинается летом: у неполовозрелых рыб начинается в июле, а у половозрелых – в июне. Абсолютный и относительный вес гонад с возрастом увеличивается в разы. Особенно это заметно у самок, гонады которых значительно крупнее, чем у самцов (рис. 1).

У сеголетков пол начинает визуально различаться в июле-сентябре, когда гонады всех особей находятся на II ста-

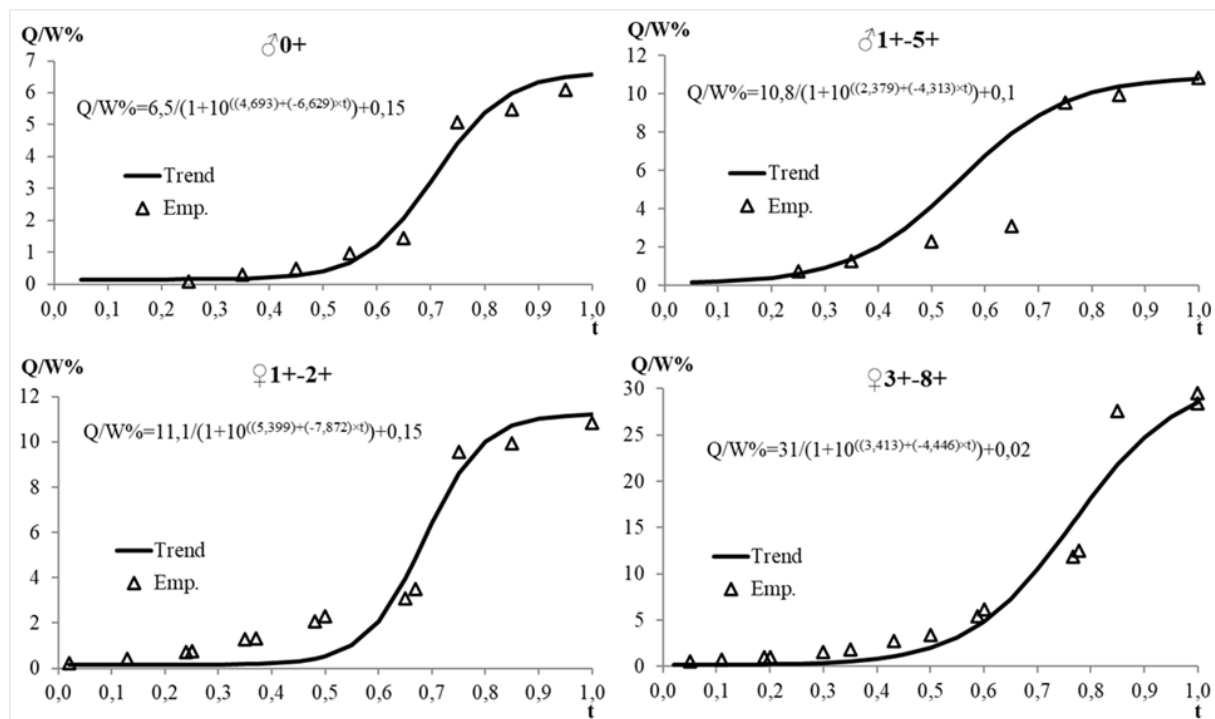


Рис. 1. Динамика ГСИ разных онтогенетических групп полосатой камбалы в течение года: Q/W% – значение ГСИ, t – периоды года (за 1 принят один календарный год), Emp. – эмпирическая зависимость, Trend – теоретическая зависимость.

дии зрелости. В декабре большая часть не достигших года самцов имеет гонады на III стадии зрелости. В этот период 23% самцов в возрасте 0+ имеют гонады на II и II-III стадиях зрелости и у 14% они находятся на IV-й. В марте у самцов преобладала IV стадия зрелости гонад (66%). Нерестовые особи появлялись во второй половине марта. У самок в возрасте 0+ 90% особей оставались неполовозрелыми. Только десятая часть достигала половой зрелости по достижению одного года. По литературным данным, к концу первого года жизни в нересте участвует 67,7% самцов и 11,8% самок (Латышова, Бойко, 2017).

Гонады у 48% самцов в возрасте 1+ к июлю переходят на III-ю стадию зрелости, а у остальных они остаются на стадиях зрелости II и II-III. К декабрю особи на II-й стадии зрелости уже не встречались. Нерест этой группы прохо-

дил преимущественно в марте. К концу второго года жизни все самцы становились половозрелыми (Латышова, Бойко, 2017).

Подобный ход гаметогенеза наблюдался и у самок 1+. Отличие состояло в том, что в декабре встречались отдельные особи на второй стадии зрелости. Но в феврале неполовозрелых особей уже не было отмечено. Первые отнерестившиеся особи этой возрастной группы встречались в марте. Треть самок (31%) при достижении 2-х лет становились половозрелыми (Латышова, Бойко, 2017).

С третьего года жизни в ходе гаметогенеза самцов не проявлялись различия в темпах созревания гонад у особей разного возраста до нерестового периода. Но нерест в конце января – начале февраля начинали особи старше 5-ти лет.

Чёткие возрастные различия в темпах созревания гонад у самок старше двух лет проявлялись в июле-августе. В этот период гонады самок в возрасте 2+-4+ находились на стадиях зрелости от второй до третьей. Шестигодовики достигали стадий III и III-IV, а семи- и восьмилетовики – стадий III-IV и IV. Отнерестившиеся самки в феврале были представлены возрастными группами 5+-8+. Однако в этом месяце самки в возрасте 6+-8+ заканчивали нерест. В марте в нересте участвовали самки в возрасте 2+-5+. Доля шестилеток среди отнерестившихся в марте самок составляла всего 12,5 %. При этом в марте среди самок третьего года жизни доля половозрелых достигала 45,4%, а на четвёртом году все самки становились половозрелыми (Латышова, Бойко, 2017). Таким образом, сроки нереста с увеличением возраста становятся более ранними. Начинали нерест особи старших возрастных групп (конец января – февраль), а заканчивали младшие (март – начало апреля).

В среднем, в нашей выборке относительная масса гонад (ГСИ) менялась от 0,7 до 32,1%, а абсолютная – от 0,054 до 141,7 г (табл.).

Во время нереста нам встречались особи с частично выметанными половыми продуктами. Подобное явление описано для самок полосатой камбалы и минтая *Theragra chalcogramma*, которые с интервалами в несколько суток вымё-

тывают несколько микропорций икры – так называемая ложная микропорционность (Латышова, Бойко, 2017; Шунтов и др., 1993).

Точно определить объёмы выметанных микропорций самцами было весьма проблематично, поскольку часть спермы находилась в полости тела. Гонады, как самцов, так и самок на ощупь напоминали пустые, толстостенные мешочки. Гонады 14-и преднерестовых самок, представленных только повторно нерестящимися особями в возрасте 4+-7+ весили от 43,3 до 141,7 г, в среднем – 107,3 г. Масса гонад 7-и частично отнерестовавших самок колебалась от 15,2 до 68,9 г. Приблизительно ориентируясь на толщину стенок и упругость гонад, выборка в 7 особей была разделена на 2 категории. Первая категория из 4-х самок была определена как частично отнерестившиеся самки, вторая – почти полностью отнерестившиеся. Масса гонад первой категории колебалась от 43,3 г до 68,9 г, в среднем – 52,2 г; масса гонад второй категории – от 15,2 до 35,3 г, в среднем – 24 г. Ориентировочно, первой категорией потеряно около половины массы гонад, второй – уже три четверти. Состояние гонад второй категории (в частности, обилие зрелых, не поверженных икринок) позволяет предположить, что данные рыбы способны завершить нерест. В целом для полосатой камбалы, после нереста, масса половых продуктов самцов снижается

Таблица. Минимальные (min), максимальные (max), средние (M) значения показателей и количество особей (n) в половых выборках полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata*

Пол	самцы				самки			
	min	max	M	n	min	max	M	n
Масса гонад, г	0,054	27,5	10,69	66	0,064	141,7	57,26	78
ГСИ, %	0,7	11,41	7,36	66	0,94	32,1	15,1	78

в 5–10 раз, а самок – в 15–35 раз (Вдовин и др., 20176). По обобщенным данным (Шунтов и др., 1993), самки минтая вымётывают 4–9 микропорций икры за 18–29 сут.. Наши данные не позволяют точно определить продолжительность нереста у одной самки полосатой камбалы, но поскольку массовый нерест у старших возрастных групп проходит в феврале, можно предположить, что длится он не более месяца.

Динамика ГСИ наглядно демонстрирует поступательный характер генеративного роста и она сходна у всех онтогенетических групп (рис. 1). Основные различия касаются масштабов генеративного роста. Максимальные значения ГСИ у самцов на первом году жизни не превышают 7%, а у более взрослых самцов – 12%. Масштаб изменений ГСИ у молодых самок аналогичен масштабу изменений ГСИ у взрослых самцов. Максимальные значения ГСИ у повторно созревающих самок превышают в 3–4 раза максимальные значения ГСИ у других онтогенетических групп. Необходимо указать, что процесс генеративного роста у созревающих и зрелых особей имеет не только количественные, но и качественные различия. Резкое увеличение массы гонад у впервые созревающих особей отмечается в июле-сентябре, когда их гонады находятся на второй стадии зрелости. Эта стадия длится 4–5 мес. За следующие 4 месяца половые продукты проходят две стадии зрелости – III и IV. При этом масса гонад увеличивается всего на 10–12%. Повторно созревающие особи начинают цикл генеративного роста со стадии зрелости гонад VI-II. Резкое увеличение массы половых продуктов у младших возрастных групп (1+-3+) начинается со стадии III, а у старших (4+-8+) – со стадии III, III-IV. Дальнейшее созревание гонад (до стадии IV-V, V) длится 6–7 мес. За это

время гонады самцов увеличиваются в 11 раз, а гонады самок – в 14. Мы полагаем, что чем выше стадия зрелости половых продуктов у особи летом, тем раньше начинается её нерест. Определённое сходство у разных онтогенетических групп прослеживается в момент ускорения роста, во всяком случае, для самок. Активизация генеративного роста у впервые созревающих самок начинается на второй стадии, на которой ооциты находятся в процессе протоплазматического роста (Сергеева, Варкентин, 2016). У повторно созревающих самок активизация генеративного роста отмечается на третьей стадии, в процессе трофоплазматического роста.

Удельная скорость генеративного роста описывается только положительными значениями, как и сам рост гонад, но ход её изменений имеет другой характер (рис. 2). Пиковые значения скорости генеративного роста приходятся на конец периода роста массы гонад. Наибольшие скорости генеративного роста приходятся на тёплый период года: май-октябрь. В этот же период отмечаются высокие скорости линейного роста, который, в общем, является отражением соматического роста (Вдовин, Четырбоцкий, 2018). На первом году жизни самые высокие темпы и линейного и генеративного роста наблюдаются у самцов. Данное явление является вполне закономерным. Ранние сроки наступления половой зрелости нередко обусловлены высокими ростовыми показателями на первом году жизни (Рикер, 1983). Скорость линейного роста на первом году жизни у самцов стабильно превышает таковую у самок приблизительно на 4%. На втором году жизни, когда у самок начинается массовое половое созревание, а все самцы становятся половозрелыми, скорость линейного роста самок выше, чем самцов, на 20 %. В воз-

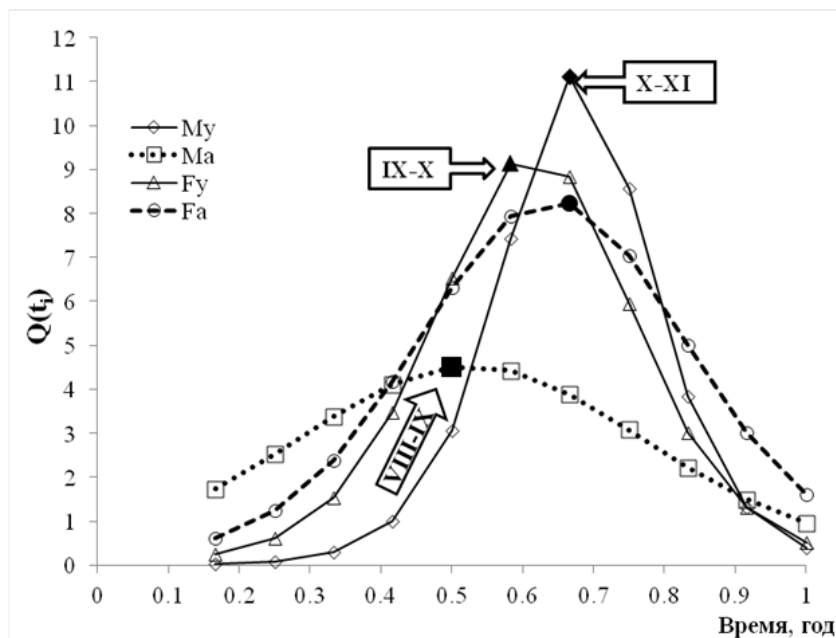


Рис. 2. Динамика удельной скорости генеративного роста $Q(t_i)$: M_y – впервые созревающих самцов, M_a – повторно созревающих самцов, F_y – впервые созревающих самок, F_a – повторно созревающих самок.

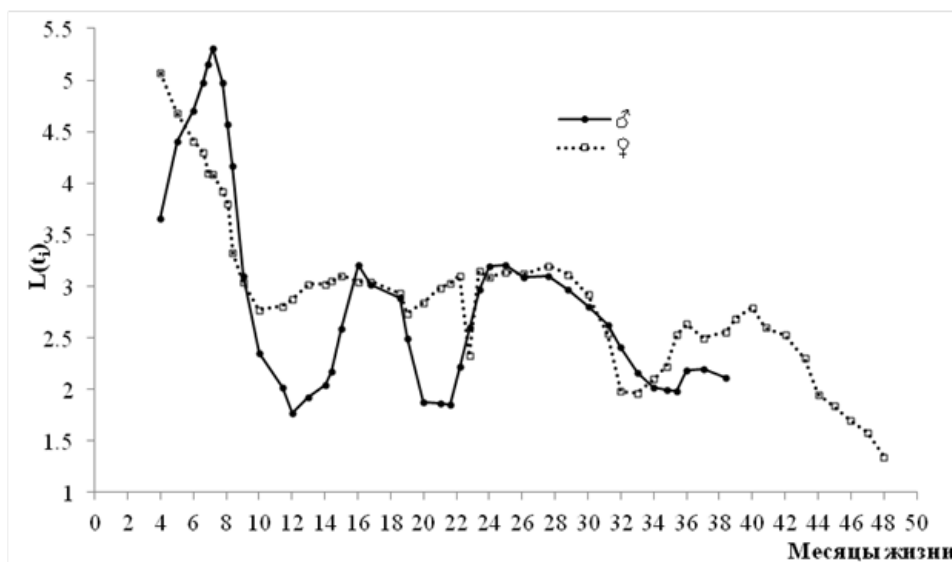


Рис. 3. Динамика удельной скорости линейного роста $L(t_i)$ самцов и самок в течение жизненного цикла полосатой камбалы.

расте 3+-5+ скорость линейного роста самцов примерно уравнивается со скоростью самок, и, за счет её колебания у обоих полов, скорость линейного роста самцов превышает таковую самок (на величину до 4–7%), то наоборот. В целом, когда происходит половое созрева-

ние, его темпы будут выше у того пола, который имеет более высокую скорость линейного роста.

Таким образом, на первом году жизни скорость линейного роста самцов превышает таковую самок. На втором году жизни самки уже опережают сам-

цов. А начиная с третьего года жизни различия в скорости линейного роста самцов и самок незначительны. Однако к концу жизненного цикла (с 4 года) скорость линейного роста самцов резко сокращается.

Несмотря на пересечение по времени высоких темпов линейного и генеративного роста (рис. 2, 3), направление хода этих процессов совпадает только на отдельных участках. Летние месяцы, когда наблюдаются высокие температуры воды и отмечается высокая интенсивность питания камбал, несомненно, являются благоприятными для нагула и ростовых процессов (Мороз, Винокурова, 2000; Пущина, 1998). При этом, пиковые значения скорости линейного роста наступают раньше, чем пиковые значения генеративного роста.

Самые низкие темпы линейного и генеративного роста наблюдаются зимой. Снижение темпов генеративного роста начинается ещё осенью и приближается к минимуму в период нереста. Однако решающую роль здесь играет не температурный фактор, а завершение годового цикла генеративного роста. Так, у самок на завершающих фазах оогенеза прекращается рост икринок. Незначительное увеличение икринок определяется их гидратацией (Иванков, 1987). Темпы линейного роста, после снижения до минимальных значений к концу осени, начинают увеличиваться в самые холодные месяцы года – в январе-феврале (рис. 3) (Мороз, Винокурова, 2000). Особенно заметно повышаются темпы линейного роста в холодный период года у повторно нерестящихся самок. Последнее определяется тем, что с возрастом увеличивается устойчивость организма к условиям среды (Шмидт-Ниельсен, 1987). Отсутствие жёсткой связи с условиями среды иллюстрируют и факты того, что с возрастом меня-

ется ритмика процессов линейного и генеративного роста, в частности пиковые значения скорости линейного и генеративного роста при увеличении возраста становятся более ранними. Скорее всего, ритмичность линейного и генеративного роста следует рассматривать как результат длительной эволюции с выработанными онтогенетическими возможностями компромиссного использования ассимилированной энергии для коррекции данных ритмов к условиям обитания (особенно к сезонным ритмам) (Мина, Клевезаль, 1980; Шатуновский, 1980). Несомненно, процессы линейного и генеративного роста являются согласованными. Более раннее достижение пиковых значений линейного роста с возрастом можно трактовать, как и более раннее, последующее снижение скорости этого роста. Последнее может быть обусловлено активизацией процесса генеративного роста. В целом, линейный и генеративный рост являются не антагонистическими, а согласованными процессами. Скорость линейного роста является самой высокой на первом году жизни, а у половозрелых рыб приоритетным процессом становится генеративный рост. В летний период ход динамики линейного и генеративного роста сходен, а в зимний период разнонаправлен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Более раннее половое созревание самцов определяется их опережающими темпами генеративного роста на первом году жизни, сопряженного с более высокими темпами и линейного роста.

2. Годовые циклы генеративного роста подобны для всех онтогенетических групп полосатой камбалы. С возрастом интенсивность генеративного роста увеличивается. У самок интенсивность генеративного роста выше, чем у самцов.

С возрастом сроки созревания половых продуктов и сам нерест становятся всё более ранними, а зависимость процессов роста от внешних условий уменьшается.

3. У впервые созревающих самок самая высокая скорость генеративного роста приходится на фазу протоплазматического роста ооцитов, а у повторно созревающих – на фазу трофоплазматического роста.

4. Линейный и генеративный рост являются согласованными процессами. Динамика этих процессов имеет сезонную изменчивость. Приоритетность этих процессов меняется с возрастом. Скорость линейного роста с возрастом уменьшается, а генеративного роста повышается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вдовин А.Н. Биология и динамика численности южного однопёрого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 16–45.
- Вдовин А.Н., Корниенко Е.С., Дроздов А.Л. Особенности гаметогенеза впервые размножающихся особей южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* // Биол. моря. 1995. Т. 21. № 5. С. 329–332.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н. Рост и стадийность онтогенеза южного однопёрого терпуга в водах Приморья (Японское море) // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 170. С. 26–42.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Бойко М.И. Методика определения возраста полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* (Pleuronectidae) // Вопр. ихтиологии. 2017а. Т. 57. № 1. С. 82–88.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Бойко М.И. Динамика роста полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* (Pleuronectidae) залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. 2017б. Т. 57. № 3. С. 275–281.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В. Физиологические аспекты роста однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья // Вопр. ихтиологии. 1993а. Т. 33. № 1. С. 156–160.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В. Сезонное распределение полосатой камбалы в заливе Петра Великого // Биол. моря. 1993б. № 4. С. 52–57.
- Иванков В.Н. Строение яйцеклеток и систематика рыб. Владивосток: ДВГУ, 1987. 160 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1973. 343 с.
- Латышова В.М., Бойко М.И. Половое созревание и плодовитость полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* // Изв. ТИНРО. 2017. Т. 190. С. 79–84.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Ритмы роста и развития животных // Проблемы космической биологии. 1980. Т. 41. С. 139–159.
- Мороз И.Ф., Винокурова Т.Т. Некоторые черты пространственно-временной изменчивости температуры шельфовых вод Приморья // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. Ч. I. С. 89–99.
- Перцева-Остроумова Т.А. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 484 с.
- Пущина О.И. Питание и суточные рационы трех видов камбал залива Петра Великого (Японское море) в летний период // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 185–190.
- Рикер У.Е. Количественные показатели и модели роста рыб // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 346–402.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.И. Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад тихоокеанской трески (*Gadus macrocephalus*) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2016. № 42. С. 5–31.
- Сытник Н.А., Орленко А.Н., Золотницкий А.П. Индивидуальная плодовитость и скорость генеративного роста устрицы (*Ostrea edulis* L.) // Учёные записки Таврического на-

ционального университета им. В.И. Вернадского. 2010. Т. 23 (62). № 3. С. 143–153.

Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский остров, 2014. 336 с.

Шмидт-Нильсен. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 288 с.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дуленова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1993. 426 с.

Яржомбек А.А. Закономерности роста промысловых рыб. М.: ВНИРО, 2011. 182 с.

Vdovin A., Boiko M. The scale variation of barfin plaice *Liopsetta pinnifasciata* Kner, 1870 (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) // Journal of Coastal Life Medicine. 2016. V. 4. № 5. P. 930–933.

BIOLOGY OF COMMERCIAL HYDROBIONTS

DYNAMICS OF LINEAR AND GENERATIVE GROWTH OF BARFIN PLAICE *LIOPSETTA PINNIFASCIATA* (PLEURONECTIDAE) IN PETER THE GREAT BAY

© 2022 y. D.V. Izmyatinsky, A.N. Vdovin, N.L. Aseeva

Pacific Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, 690091

Annual cycles of generative growth are similar for all ontogenetic groups of barfin plaice. The intensity of generative growth of females is higher than that of males. With age, the maturation of generative products and the spawning become earlier, but the dependence of growth processes on external conditions decreases. Linear and generative growths are coordinated processes. The course of the dynamics of these processes has seasonal variability. The priority of these processes changes with age. The intensity of linear growth decreases with age, and generative growth increases.

Keywords: barfin plaice *Liopsetta pinnifasciata*, Peter the Great Bay, generative growth, linear growth, gonadosomatic index, specific growth rate