

УДК 597.556.35–146.53

А.Ю. Дубинина¹, А.О. Золотов^{2*}¹ Сахалинский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,

693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196;

² Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ И ШКАЛА СТАДИЙ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД СЕВЕРНОЙ ДВУХЛИНЕЙНОЙ КАМБАЛЫ *LEPIDOPSETTA POLYXYSTRA*

На основании материалов предыдущих гистологических исследований, анализа сезонной встречаемости особей северной камбалы с гонадами на определенной стадии развития в сопоставлении с годовой динамикой гонадосоматического индекса разработана шкала стадий зрелости гонад северной двухлинейной камбалы, сформированная в табличной форме. На основе ежегодных изменений в гонадах северной двухлинейной камбалы выполнено описание ее репродуктивного цикла. Выяснено, что в нем выделяется 4 периода. Первый продолжается до достижения 4–5-летнего возраста и объединяет рыб до начала созревания половых клеток в гонадах рыб, остальные три периода носят циклический характер и повторяются ежегодно. Период восстановления гонад сопряжен с летне-осенним нагулом и длится 8–9 мес. За это время половые железы рыб регенерируют, и начинается созревание нового фонда половых клеток для предстоящего размножения. Период активного созревания начинается с момента расходжения резервного и репродуктивного фондов половых клеток в гонадах самок. Его продолжительность составляет около 2–3 мес. Основные процессы, происходящие в гонадах рыб в этот период, — активное образование и накопление желтка в ооцитах и массовое оформление сперматозоидов в семенниках. Заканчивается период активного созревания нерестом, завершающим годовой репродуктивный цикл и длящимся не более 1,0–1,5 мес., с пиком в апреле.

Ключевые слова: северная двухлинейная камбала, гонады, ооциты, стадии развития, репродуктивный цикл, шкала.

DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-58-78.

Dubinina A.Yu., Zolotov A.O. Reproductive cycle and the scale of gonad maturity for rock sole *Lepidopsetta polyxystra* // Izv. TINRO. — 2017. — Vol. 191. — P. 58–78.

The gonad maturity scale for rock sole *Lepidopsetta polyxystra* is presented in tabular form. Its reproductive cycle is described on the base of histological studies and analysis of seasonal occurrence of the species individuals with gonads at certain stages of maturity, in comparison with dynamics of the gonad-somatic index. Four phases are determined in the reproductive cycle. The first phase continues until the start of sexual cells maturing in the age 4–5 years (maturity stages I and II) — these juvenile fish live in the coastal shallow waters and

* Дубинина Анна Юрьевна, научный сотрудник, e-mail: Dubinina51@yandex.ru; Золотов Александр Олегович, кандидат биологических наук, начальник отдела, e-mail: Alk-90@yandex.ru.
Dubinina Anna Yu., researcher, e-mail: Dubinina51@yandex.ru; Zolotov Alexander O., Ph.D., head of department, e-mail: Alk-90@yandex.ru.

are practically absent in trawl catches. Other three phases repeat annually. During the second phase, the rock sole gonads restore after previous spawning (stage VI) and begin the maturing for the next one (stage III, with yolked oocytes appearance in female gonads). This phase continues 8–9 months, usually from March to November-December and associates with active feeding when fish refill their energetic losses. The third phase is the time of fast maturing of gonads (stage IV, with active yolk producing and accumulation in oocytes and mass forming of spermatozooids) during wintering, when accumulated energetic resources are transformed to maintenance of the reproductive system. This phase starts from the moment of divergence between the reserve and reproductive funds of sexual cells in female gonads and continues 2–3 months. The fourth phase is the spawning (maturity stage V). It continues 1.0–1.5 months, usually with the peak of spawning in April.

Key words: rock sole, gonad, oocyte, maturity stage, reproductive cycle, scale of gonad maturity.

Введение

При современном уровне развития рыболовства и его высокой интенсивности решение задач управления промыслом массовых видов морских рыб с целью рациональной неистощительной эксплуатации трудноосуществимо без предварительного определения уровня репродуктивного потенциала популяций.

Оценки скорости полового созревания и величин индивидуальной и популяционной плодовитости, наряду с параметрами, характеризующими рост особей, наиболее часто используются при модельных оценках запасов морских рыб, получивших в последние десятилетия широкое распространение в мировой и отечественной практике прогнозирования их состояния. Изучение гаметогенеза и цикличности созревания половых желез, кроме того, необходимо для понимания функциональной структуры ареалов промысловых рыб, их пространственного распределения и этологических особенностей, определяющих перспективы лова и эффективность промысла.

Исследование процессов формирования плодовитости и выявление закономерностей полового созревания рыб, как правило, основывается на визуальном (макроскопическом), микроскопическом, гистологическом и цитологическом анализе репродуктивных органов рыб. Системная разработка вопросов биологии размножения включает выяснение особенностей начальных моментов развития половых клеток и гонад, анализа закономерностей гаметогенеза, процессов созревания и оплодотворения яйцеклеток. Впоследствии эти результаты могут быть рассмотрены уже и в эколого-морфофизиологическом аспекте, с проверкой полученных данных в экспериментальных условиях.

Актуальность исследований процессов гаметогенеза обусловлена еще и прикладными запросами. Очевидно, что прогнозирование состояния запасов морских рыб сопряжено с необходимостью сбора большого количества биологического материала в полевых условиях, включающего в том числе оценку зрелости гонад рыб, без которой впоследствии невозможны определение доли половозрелых рыб в общем запасе и расчет численности производителей.

Проведение микроскопических и гистологических исследований, позволяющих достоверно отделить половозрелых рыб от незрелых и впервые созревающих, в полевых условиях, как правило, затруднено или вовсе невозможно. Общепринятой практикой в данном случае является использование шкал зрелости гонад рыб.

Поскольку изменения, происходящие в гонадах рыб, видоспецифичны, априори предполагается, что оптимальным подходом является разработка индивидуальных шкал зрелости для каждого вида рыб. Существуют и универсальные шкалы, появление которых основывается на фундаментальном сходстве процессов созревания гонад разных видов. Примером такого рода являются шкалы, включающие по 6 стадий зрелости для самцов и самок, разработанные для видов с синхронным вителлогенезом и единовременным нерестом (Сакун, Буцкая, 1963; Алексеев, Алексеева, 1996).

Очевидно, что недостатки универсальных подходов являются продолжением их достоинств, поскольку в рамках одной шкалы невозможно учесть все многообразие

процессов созревания половых клеток в гонадах разных видов рыб, которые всегда специфичны и, с одной стороны, являются отражением приспособленности вида к обитанию в определенных условиях, а с другой — зависимы от воздействия целого ряда биотических и абиотических факторов, обуславливающих отклонения от усредненной картины в конкретный период времени. Например, в отношении универсальных шкал для рыб с единовременным нерестом в рамках одной стадии могут быть объединены рыбы, впервые созревающие для размножения и восстанавливающиеся после прошедшего нереста. Поэтому разработка видоспецифичных шкал зрелости на основе проведения специальных исследований — актуальное и оптимальное решение проблемы.

Несмотря на довольно обширный круг отечественных исследований, посвященных репродуктивной биологии камбал дальневосточных морей России, какой-либо специализированной шкалы стадий зрелости для камбаловых рыб (или видоспецифичной — для одного из их многочисленных видов), базирующейся на системном анализе гистологических, микро- и макроскопических изменений, происходящих в гонадах в течение жизненного цикла, к настоящему моменту разработано не было. В результате исследователи при визуальной оценке стадий зрелости используют универсальные шкалы, упомянутые ранее (Сакун, Буцкая, 1963; Алексеев, Алексеева, 1996).

Северная двухлинейная камбала *Lepidopsetta polyxystra* — один из важных промысловых видов камбал Северной Пацифики. В российских водах дальневосточных морей наибольшее промысловое значение имеет группировка, обитающая у юго-восточного побережья Камчатки и северных Курильских островов. В годы исторического максимума ее промысловых запасов ее годовые уловы достигали 25 тыс. т (Золотов, Захаров, 2008).

Несмотря на очевидный промысловый интерес к данному виду, сведений о репродуктивной биологии северной двухлинейной камбалы опубликовано немного.

Данные о плодовитости и половом созревании ее особей ограничиваются сообщением Ф.Г. Швецова (1979) по камбалам, обитающим с охотоморской стороны о-вов Парамушир и Шумшу, и работами В.И. ПолUTOва (1975) и А.Ю. Дубининой, А.О. Золотова (2013) по группировке, населяющей тихоокеанский шельф п-ова Камчатка и северных Курильских островов.

Что касается общих вопросов гаметогенеза данного вида, то сведений в отечественной печати нет, за исключением публикации, рассматривающей некоторые аспекты, влияющие на формирование конечной плодовитости (Дубинина, Золотов, 2015). Отдельные иностранные авторы (Stark, Somerton 2002) при сравнительных исследованиях особенностей нереста и созревания двухлинейных камбал *L. polyxystra* и *L. bilineata*, обитающих в зал. Аляска, раздельно использовали гистологические методики — для уверенной дифференциации половозрелых и неполовозрелых самок — и визуальный анализ (анатомическую классификацию) — для уточнения сроков нереста.

Данная работа является продолжением исследований особенностей воспроизводства северной двухлинейной камбалы, результаты которых частично опубликованы в настоящем издании (Дубинина, Золотов, наст. том). В первой части работы было приведено подробное описание сезонных изменений, происходящих в гонадах самцов и самок, на анатомическом, микроскопическом и гистологическом уровне.

Целью исследования было представить описание годового цикла размножения северной двухлинейной камбалы. Кроме того, предполагалось выяснить границы применимости универсальных шкал зрелости гонад для рыб с единовременным нерестом к данному виду и, при необходимости, внести в них дополнения, позволяющие сформировать видоспецифичную шкалу стадий зрелости, пригодную для использования в полевых условиях.

Материалы и методы

Работа основана на данных о биологическом состоянии северной двухлинейной камбалы (иногда далее по тексту — двухлинейная) из снюрреводных и донных траловых уловов на тихоокеанском побережье Камчатки и северных Курильских островов

в период 2005–2015 гг. Материал отбирали в ходе проведения стандартной процедуры полного биологического анализа. Характеристика гистологических изменений в половых железах двухлинейной камбалы была подробно приведена в предыдущей публикации (Дубинина, Золотов, наст. том), поэтому в текущем исследовании при описании каждой из стадий зрелости гонад приводится лишь краткая гистологическая характеристика состава и структуры половых клеток и изменений, произошедших по сравнению с предыдущей стадией.

Гонады рыб взвешивали на весах с точностью 0,002 г. Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитывали как процентное отношение массы гонад к массе рыбы без внутренностей. Возраст определяли по обожженному поперечному срезу сагитального отолита (Золотов, 2006). Для анализа динамики созревания гонад двухлинейной камбалы использовали также архивные данные по биологическому состоянию рыб (число рыб для полного биологического анализа — 7287 экз.).

В ходе предыдущих исследований было выяснено, что тип оогенеза у данного вида синхронный, прерывистый, а нерест — единовременный (Stark, Somerton, 2002; Дубинина, Золотов, 2013), поэтому при визуальной оценке половой зрелости половых желез руководствовались универсальной 6-балльной шкалой стадий зрелости гонад для единовременно нерестящихся рыб (Алексеев, Алексеева, 1996).

Результаты и их обсуждение

Особенности нереста и раннего онтогенеза северной двухлинейной камбалы

Представители рода *Lepidopsetta* — одни их немногих камбаловых Северной Пацифики, имеющих донную икру. Нерест у них происходит с января по июнь, с пиком в марте-апреле (Полутов, Трипольская, 1954; Matarese et al., 1989; Norcross et al., 1997; Orr, Matarese, 2000; Stark, Somerton, 2002; Hurst et al., 2010; Laurel, Blood, 2011; Золотов и др., 2012; Золотов, Дубинина, 2013). В пределах ареала наблюдается постепенное смещение сроков массового нереста на более поздний период в направлении с юго-запада на северо-восток, однако в целом задержка составляет не более 2–4 нед (Перцева-Остроумова, 1961).

Размножение приурочено к участкам дна с песчано-гравийными грунтами с повышенным водотоком, на глубинах от 40 м (Stark, Somerton, 2002) до 200 м (Перцева-Остроумова, 1961). Проведенные экспериментальные исследования по искусственному инкубированию икры и наблюдению за личинками северной двухлинейной камбалы при различных температурных режимах показали, что оптимальный диапазон для развития составляет 2–5 °C (Laurel, Blood, 2011). При росте температуры до 9–12 °C на фоне уменьшения продолжительности эмбриогенеза наблюдается снижение качества выклева, проявляющееся в большем числе погибших эмбрионов и появлении уродств у проклевнувшихся рыб.

Развивавшиеся при повышенных температурах личинки отличались меньшей длиной тела и желточным мешком больших размеров, среди них выделялось значительно большее число уродливых особей. Несмотря на высокий уровень энергетических запасов за счет желтковых резервов, эти рано выклюнувшиеся мелкие личинки раньше начинали испытывать голод и погибать от истощения, чем развивавшиеся при более низких температурах (рис. 1). Вывод, сделанный исследователями (Laurel, Blood, 2011), что северная двухлинейная камбала, вероятно, имеет физиологическую адаптацию к максимальному использованию внутренних резервов при холодных условиях от 2 до 5 °C, характерных для шельфовых вод Северной Пацифики, представляется довольно убедительным.

Таким образом, в аквариальных условиях эмбриональное развитие северной двухлинейной камбалы при температуре воды 2 °C продолжается 30–37 сут (Laurel, Blood, 2011). Длина выклюнувшихся личинок изменяется от 4,2 до 5,2 мм. Полный переход на внешнее питание личинок происходит при увеличении длины тела до 6,4 мм (Перцева-Остроумова, 1961). Личинки ведут пелагический образ жизни вплоть

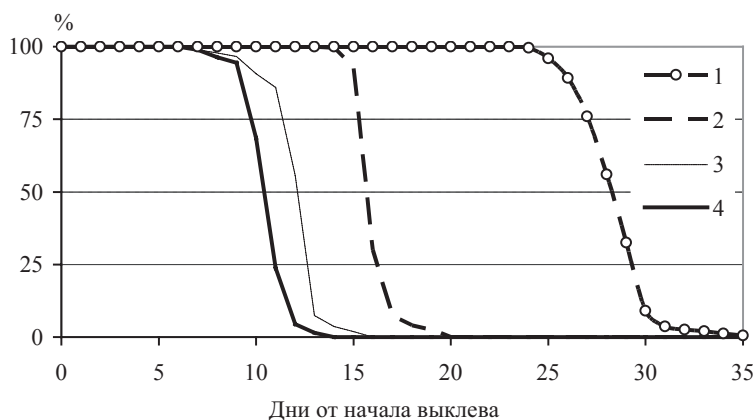


Рис. 1. Выживаемость личинок северной двухлинейной камбалы (%) в условиях отсутствия внешнего питания при различных температурных режимах: 1 — 2 °C; 2 — 5; 3 — 9; 4 — 12 °C (по: Laurel, Blood, 2011)

Fig. 1. Survival rate of rock sole larvae (%) without external feeding, under certain temperature: 1 — 2°C; 2 — 5°C; 3 — 9°C; 4 — 12°C (from: Laurel, Blood, 2011)

до окончания метаморфоза, первые признаки которого заметны у особей длиной около 12 мм (Matarese et al., 1989).

С середины июня подростки примерно до 15,0–16,5 мм мальки начинают покидать верхние слои и оседают на дне. Массовый переход к демерсальному образу жизни происходит, как правило, в июле. В этот период сеголетки локализуются на участках с глубинами менее 40 м с песчаными грунтами и температурой воды у дна не менее 4 °C (Norcross et al., 1997; Hurst et al., 2010).

Весь летний сезон молодь нагуливается на мелководье. В ее основной рацион в этот период входят кумовые рачки, копеподы, мизиды, амфиподы и полихеты (Norcross et al., 1997). Приблизительно с середины сентября с началом выхолаживания мелководья сеголетки начинают мигрировать в более глубокие воды. К этому времени их длина увеличивается до 40–62 мм. Дальнейшее индивидуальное развитие северной двухлинейной камбалы направлено в основном на соматический и линейный рост, сравнительно высокие темпы которого сохраняются вплоть до начала полового созревания (Stark, Somerton, 2002; Золотов, Дубинина, 2012, 2013).

Морфологические изменения гонад и созревание половых клеток в онтогенезе северной двухлинейной камбалы

Ювенильные особи — стадия I (juv)

У рыб половая система закладывается на самых ранних этапах онтогенеза: в период, предшествующий замыканию бластопора, при формировании у эмбриона головного и туловищного отделов (Персов, 1972, 1975). Половые процессы начинаются с дифференциации и миграции первичных половых клеток, постепенно концентрирующихся в области первичных почечных (вольфовых) протоков, под которыми впоследствии сформируются половые железы. Судя по имеющимся данным об эмбриональном развитии северной двухлинейной камбалы (Перцева-Остроумова, 1961), при средней температуре инкубации икринок 3,5 °C появление первичных почечных протоков приходится на 5–6-е сут после оплодотворения. По всей видимости, этот период и может являться минимальной оценкой начала формирования фонда первичных половых клеток.

Закладка гонад у разных видов рыб протекает сходным образом и происходит в ходе разрастания клеток перитонеального эпителия, за счет чего формируются половые тяжи, впоследствии преобразующиеся в половые валики (Персов, 1975). Без применения микроскопических либо гистологических методик визуально дифференцировать

пол у рыб на ранних этапах онтогенеза можно лишь в том случае, когда появляются признаки развития гонад самок. У особей северной двухлинейной камбалы с длиной тела менее 14 см вследствие ничтожно малого объема генеративной ткани визуальная идентификация пола в полевых условиях практически невозможна, т.е. самцы и самки неразличимы. Такие рыбы считаются ювенильными (Алексеев, Алексеева, 1996), а степень развития их половых желез оценивается стадией I. Учитывая половые и географические различия в темпе роста самцов и самок северной двухлинейной камбалы (Золотов, Дубинина, 2012), возраст таких особей составляет 2–4 года. В течение всего года молодь предпочитает держаться на мелководе, вне пределов достигаемости тралов и снюрреводов, поэтому в промысловых и научных уловах она практически не встречается.

Неполовозрелые особи — стадия II

Половые железы неполовозрелых особей плотной консистенции, с прозрачной стромой. У самок это небольшие конические тяжи, слабо-розового или серого цвета, лишь самым концом острого угла уходящие вглубь тела. У самцов гонады полулунной формы, грязно-розового или серого цвета и прилегают к клеитруму (cleithrum).

В уловах не достигшие половой зрелости особи двухлинейной камбалы встречаются круглогодично, в среднем составляя порядка 33 % их общей численности (рис. 2). В нерестовый период доля таких рыб минимальна: в январе-мае варьирует от 18 до 28 %. Позднее, с окончанием размножения и началом нагула, прилов молоди достигает максимума, как правило, в июле уловы более чем наполовину состоят из неполовозрелых рыб. Впоследствии, осенью, их относительная численность постепенно снижается, и к декабрю их доля вновь близка к 30–40 %.

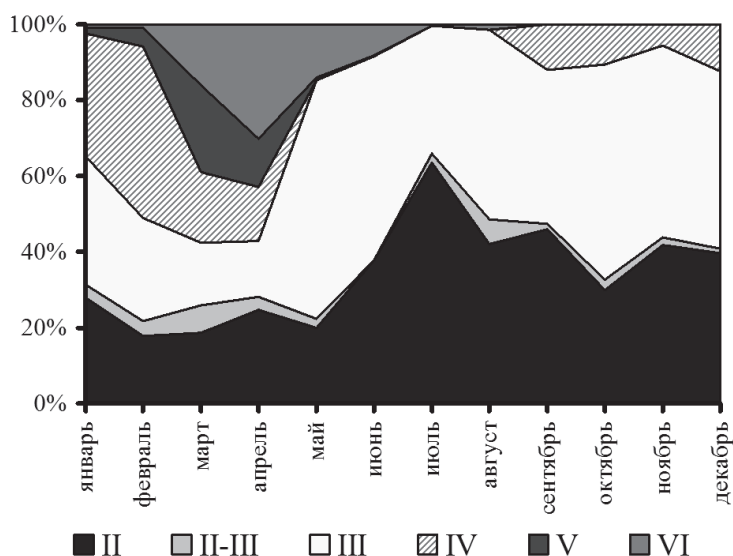


Рис. 2. Годовая динамика состояния гонад самок и самцов северной двухлинейной камбалы тихоокеанских вод Камчатки и северных Курильских островов на основе визуальной оценки их стадии зрелости (число проанализированных особей N = 7287 экз.)

Fig. 2. Annual dynamics of gonads condition for rock sole females and males in the Pacific waters at Kamchatka and northern Kuril Islands on the data of visual estimation of maturity (N = 7287)

В уловах неполовозрелые особи представлены самками длиной тела 14–29 см и возрастом 3–8 лет и самцами длиной 14–24 см 4–6-лет. Как мы уже упоминали, гонады неполовозрелой *L. polyxstra* крайне малы — настолько, что массу семенников наиболее молодых самцов не удастся измерить (при точности весов до 0,002 г). Закономерно, что у особей с гонадами на II стадии зрелости ГСИ принимает наименьшие значения. В целом этот показатель варьирует в пределах 0,13–1,92 и остается неизменно низким в течение года, в среднем составляя 0,98 (рис. 3).

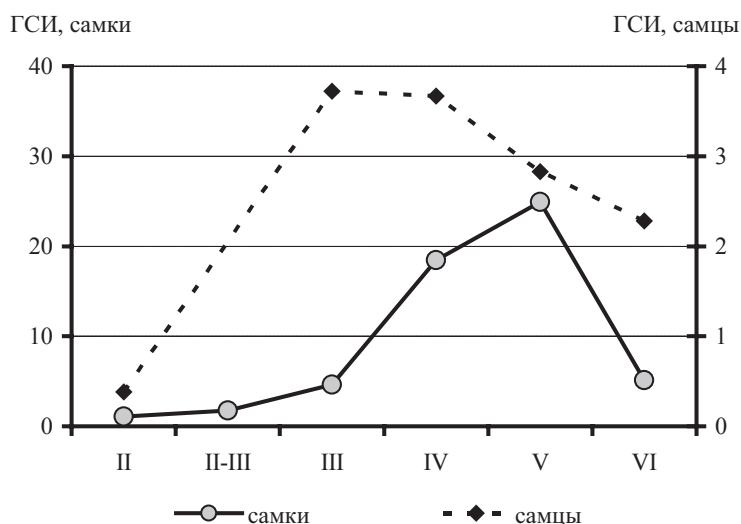


Рис. 3. Изменение гонадосоматического индекса (ГСИ) особей двухлинейной камбалы в зависимости от степени развития их гонад

Fig. 3. Relationship between gonad-somatic index and gonad maturity stage for rock sole

Во внутреннем строении у самок лопасть яичника разделена на доли, компактно заполненные ооцитами. По периферии, прилегая к утолщенным яйценосным пластинам, расположены самые большие клетки, а внутри долей — мелкие.

У молодых самок (длиной 14–16 см и возрастом 3–4 года), кроме клеток синаптенного пути, присутствуют молодые ооциты первой ступени малого роста. В половых железах самок длиной 17–18 см и возрастом 4 года присутствуют ооциты всех ступеней малого роста. Дальнейшие онтогенетические изменения в превителлогенных ооцитах выражаются главным образом в увеличении их размеров. Репродуктивную ткань более старших неполовозрелых рыб, кроме клеток синаптенного пути, составляют превителлогенные ооциты первой и четвертой ступеней.

Согласно гистологическим данным, на срезах семенников самцов возрастом 3 года представлены крупные септы, заполненные формирующимися ампулами, в которых наблюдается активное деление сперматогоний. У старших самцов ампулы уже полностью сформированы. В наиболее крупных отмечаются сперматциты первого и второго порядков.

Половозрелые самки, пропускающие предстоящий нерестовый сезон, — стадия II–III

Как уже было отмечено (Дубинина, Золотов, наст. том), стадия II–III выделена только для самок. Это половозрелые особи, пропускающие предстоящее икрометание. Яичники у таких рыб ярко-оранжевого цвета, упругие, плотной консистенции, со слегка мутноватой стромой, чем походят на половые железы, характерные для следующей — III — стадии зрелости.

Однако основной отличительной особенностью гонад, визуально диагностирующей это состояние, является незначительный размер яичников. Они расположены компактно, в средней доле брюшной полости, оставляя свободными ее переднюю и концевую части, занимая не более 1/5 общего объема. Как можно видеть (см. рис. 2), в уловах самки с гонадами на стадии зрелости II–III присутствуют круглогодично, частота их встречаемости изменяется мало. В среднем в течение года доля рыб, пропускающих предстоящий нерестовый сезон, составляет порядка 3 %.

Размерно-возрастной диапазон проанализированных нами особей, состояние половых желез которых оценивалось стадией II–III, был довольно велик. Длина тела самок изменялась от 29 до 38 см, возраст — от 6+ до 12+ лет. Можно ожидать, что пропуск нереста происходит и у более взрослых рыб, не попавших в выборку. Вообще, исходя

из того, что самки на данной стадии в незначительных количествах присутствовали в уловах постоянно, возможно предположить, что для некоторого числа производителей северной двухлинейной камбалы пропуск сезона размножения является довольно обычным явлением. Выяснение причин, обуславливающих физиологические отклонения, не позволяющие половым клеткам отдельных особей достичь полноценного созревания для предстоящего нереста, требует отдельного исследования.

Поскольку генеративная ткань у рыб, пропускающих сезон размножения, на протяжении года в размерах почти не увеличивается, то и ГСИ таких самок остается стабильно низким, варьируя от 1,02 в мае до 2,29 в октябре, и незначительно превышает аналогичный показатель для неполовозрелых рыб, в среднем составляя 1,76 (рис. 3). Генеративная ткань яичников сложена превителлогенными ооцитами всех фаз периода малого роста и вителлогенными — периода раннего вителлогенеза. Количество вакуолизированных ооцитов минимально (в среднем не более 9 %). Отмечаются ооциты разных стадий дегенерации, атретичные тела и запустевшие фолликулы. Атрезии при этом подвергаются преимущественно вакуолизированные, реже — оформленные ооциты.

Впервые и повторно созревающие особи — стадия III

Яичники созревающих самок существенно увеличены в размерах, острым углом разрастаясь вглубь брюшной полости, при этом не оставляя в ее дистальной части свободного пространства. Семенники самцов также значительно прибавляют в объеме и становятся хорошо заметными.

На этой стадии в гонадах активизируются процессы созревания. Внешне это выражается в появлении у яичников сначала слабо-, а затем насыщенно-оранжевого, а у семенников — светло-розового оттенков. У повторно созревающих самок строма гонад вновь приобретает прозрачность, ее поверхность из матовой становится глянцевой. На данной стадии созревания сквозь строму невооруженным глазом становятся различимы отдельные наиболее крупные икринки.

Особи с гонадами на III стадии зрелости отмечаются в уловах круглогодично, их вклад по сравнению с остальными рыбами максимален, в среднем в течение года их доля по численности составляет порядка 40,3 %, хотя их встречаемость и подвержена определенной сезонной динамике. Так, в преднерестовый период, с января по апрель, их доля уменьшается с 34 до 15 %. По завершении периода массового размножения — в мае — вклад таких особей максимален, достигая 63 %, а впоследствии, вплоть до декабря, по мере развития новых генераций ооцитов к следующему нересту, он вновь уменьшается. Очевидно, постепенная трансформация гонад самцов и самок двухлинейной камбалы к следующей (IV) стадии созревания в основном происходит летом-осенью, в период нагула, вплоть до перехода к зимовке.

В наших пробах среди рыб с гонадами на стадии зрелости III были отмечены самки длиной тела от 28,5 до 36,5 см и возрастом 6–13 лет и самцы длиной тела 22,0–35,5 см и возрастом 5–20 лет, но, очевидно, что все половозрелые особи, за исключением пропускающих нерест, в течение года проходят через эту стадию. Для таких рыб отмечено увеличение не только абсолютной, но и относительной массы половых желез (рис. 3).

Наиболее выражено это у самцов двухлинейной камбалы, у которых, в сравнении с неполовозрелыми особями, ГСИ возрастает почти на порядок, достигая в среднем за год 3,72. У самок аналогичный показатель составляет 4,63. Отметим, что интенсивное увеличение ГСИ происходит в последние месяцы года, т.е. после сезона летнего откорма, тогда как в первом полугодии ГСИ самок с гонадами на данной стадии зрелости заметно ниже, составляя в среднем примерно 1,7.

Генеративная ткань яичников сложена превителлогенными ооцитами всех фаз периода малого роста и вителлогенными периода раннего вителлогенеза. Количество вакуолизированных ооцитов минимально (в среднем не более 9 %). Отмечаются ооциты разных стадий дегенерации, атретичные тела и запустевшие фолликулы. Атрезии при этом подвергаются преимущественно вакуолизированные, реже — оформленные ооциты.

В семенниках активизируются процессы спермиогенеза. На ранних этапах внутри ампул происходит освобождение отдельных цист от сперматид. Стенки ампул истончаются и разрушаются. Сперматиды концентрируются в семенных канальцах. На заключительных этапах в ткани наблюдаются многочисленные сперматиды, стенки ампул исчезают, фолликулярный эпителий канальцев гипертрофирует, между его клетками наблюдаются сперматоциты второго порядка.

Созревающие преднерестовые производители — стадия IV

На протяжении этой стадии воспроизводительная система рыб проходит терминальные изменения, подготавливающие их половые железы к акту размножения. Внешне эти преобразования проявляются в первую очередь в значительном увеличении размеров гонад: теперь они занимают большую долю брюшной полости.

У самок цвет гонад варьирует от матового желтого до ярко-оранжевого. С нарастанием массы яичников строма значительно растягивается и становится прозрачной. Сквозь нее уверенно различимы отдельные икринки, что является главным диагностическим критерием описываемой стадии. С внутренней стороны желез имеется хорошо развитая система кровеносных сосудов.

Семенники, разрастаясь, на 60–80 % закрывают ЖКТ, яичники впереди плотно примыкают к кишечнику, а острым углом уходят глубоко в дистальную часть брюшной полости. Железы самцов опаловых оттенков нежно-розового или молочного цвета, полулунной формы.

Поскольку IV стадией характеризуется преднерестовое состояние репродуктивных органов производителей, то, по понятным причинам, на протяжении года эти рыбы встречаются в уловах непостоянно (см. рис. 2). Наибольшее число таких особей встречается перед сезоном массового размножения, с января по апрель. Максимум наблюдается в феврале, когда уловы почти наполовину (около 45,3 % в среднем) состоят из преднерестовых производителей.

В марте-апреле, по мере постепенного созревания, интенсификации нереста и перехода гонад рыб в постнерестовое состояние их доля сокращается, уже в мае созревающие особи в уловах отсутствуют. На протяжении летнего нагула, практически до сентября, рыбы данной группы в уловах не отмечаются. С началом осени и вплоть до периода зимовки они появляются вновь, в среднем составляя около 11,4 % общей численности. В наших пробах среди рыб с гонадами на стадии зрелости IV были отмечены самки длиной от 28 до 48 см и возрастом от 6 до 28+ лет и самцы длиной 24–33 см и возрастом 6–15+ лет.

В репродуктивном цикле северной двухлинейной камбалы период перехода половых желез от III стадии к IV сопровождается наиболее активным генеративным ростом. В большей степени это характерно для самок, у которых масса яичников кратно возрастает, составляя в среднем 98,8 г. ГСИ этих рыб по сравнению с предыдущей стадией увеличивается в несколько раз, составляя 18,45 (рис. 3).

Соответствующие показатели самцов изменяются меньше, оставаясь практически на прежнем уровне и в среднем составляя 9,4 г и 3,67. Генеративная ткань яичников сложена преимущественно превителлогенными и, в меньшей степени, вителлогенными и атретичными ооцитами. Вителлогенные ооциты в осенний период — это клетки разных фаз желткакопления, в зимний — желтковые и вакуолизированные ооциты. Морфология последних не меняется, они представляют фонд нового репродуктивного цикла, который завершится нерестом следующего года.

По мере приближения нерестового сезона процесс желткакопления в вителлогенных ооцитах заканчивается. Клетки плотно заполнены желтковыми одноразмерными глобулами диаметром порядка 17–23 мкм.

В семенниках завершаются процессы активного спермиогенеза. На срезе в просветах семенных канальцев массово представлены свободные зрелые сперматозоиды и единичные сперматиды. У стенок фолликулярного эпителия отмечаются сперматоциты с многочисленными сперматидами и сперматогониями разных порядков.

Зрелые нерестовые производители — стадия V

Ближе к сезону размножения половые железы увеличиваются до максимальных размеров и занимают в брюшной полости все свободное пространство. Яичники, вследствие гидратации икринок, становятся глянцево-прозрачными и имеют насыщенно оранжевый цвет. Строма в такой степени растянута и истончена, что даже при слабом прикосновении рвется.

Семенники имеют опаловые оттенки молочного цвета с крупными фестонами по свободному краю. В целом гонады приобретают крайне нежную структуру и при надавливании легко повреждаются. Железы самцов при этом оплывают, а у самок через разрывы в строме свободно вытекают икринки.

Особи V стадии зрелости присутствуют в уловах сравнительно непродолжительное время, с января по май (см. рис. 2), в среднем составляя не более 3 % уловов по численности. Доля первых текучих рыб в начале нерестового сезона не превышает 1,4 %. В феврале количество таких рыб возрастает до 5 %.

В марте, когда происходит массовое воспроизводство северной двухлинейной камбалы, размножающиеся особи формируют примерно четвертую часть уловов (порядка 23 %). В апреле нерестовая активность постепенно снижается, текучие производители составляют около 13 % общей численности, а в мае встречаются в уловах лишь единично.

Размножающиеся особи северной двухлинейной камбалы в нашей выборке были представлены самками размером 32,0–43,0 см и возрастом 7–13+ лет и самцами длиной 24,0–34,5 см и возрастом 6–13+ лет. Вплоть до самого нереста генеративный рост самок продолжается. Так, к моменту наступления V стадии зрелости масса яичников в среднем увеличивается на 5 % и составляет 107,2 г. Как следствие, значительно возрастает ГСИ. Непосредственно перед икрометанием этот коэффициент у самок достигает максимального за весь репродуктивный цикл значения, равняясь 24,9 (рис. 3). Аналогичные показатели самцов несущественно отличаются от показателей предыдущей стадии, составляя в среднем соответственно 7,20 и 2,83 г.

Генеративная ткань яичников сформирована превителлогенными и зрелыми или близкими к этому состоянию ооцитами. В вителлогенных ооцитах по мере их полного заполнения желтком начинается постепенная миграция ядра к анимальному полюсу с одновременной гомогенизацией нуклеарного и плазматического содержимого, после чего начинается процесс гидратации. После гидратации зрелые ооциты овулируют в овариальную полость и готовы к вымету. К этому моменту на срезах единично проявляются ооциты с вакуолизацией прикортикальной зоны.

Семенные канальцы в гонадах самцов заполнены семенной жидкостью с многочисленными сперматозоидами. На срезах отчетливо заметны потоки спермы. Соединительнотканые перегородки между септами разрушены или значительно истончены. У повторно размножающихся производителей в пристеночной части септ отмечаются сперматогонии разных порядков.

Посленерестовые производители — стадия VI

К моменту перехода к стадии VI репродуктивные органы производителей значительно уменьшаются в объеме. Яичники отнерестившихся самок плотно прилегают к уронебральным дугам туловищных позвонков. Железы опавшие и дряблые, с множественными гематомами. Внутри большой овариальной полости невооруженным глазом заметны невыметанные зрелые икринки. Цвет гонад варьирует от сизого до бордового. Покрывающая их строма довольно плотная, грубо структурированная, матово-белесого цвета.

Впоследствии, в процессе регенерации, гонады вновь становятся плотными и упругими, сгустки крови и кровоподтеки исчезают, репродуктивная ткань приобретает прозрачный, слабо-оранжевый цвет. При этом поверхность все еще очень плотной стромы, покрывающей железы, пока остается матовой, что отличает яичники стадии VI от следующей циклической стадии — III.

Семенники отнерестившихся самцов также существенно уменьшены в объеме. Они утрачивают свою нежную структуру, поскольку покрывающая их соединительнотканная строма утолщается и загрубевает. Гонады приобретают грязно-розовый цвет опаковых оттенков, на краевых участках они имеют молочно-белые включения — остатки спермы. Репродуктивная ткань самцов в отличие от ткани самок достаточно быстро восстанавливается после нереста, и в короткое время они переходят в созревающее состояние.

На протяжении года отнерестившиеся производители отмечаются в уловах с января по август (см. рис. 2). С ходом нереста их количество постепенно возрастает, так, в марте особи с гонадами на VI стадии зрелости составляют в среднем 16 % уловов. Сразу после пика воспроизводства, в апреле, вклад таких рыб достигает максимума на уровне 30 %, а затем начинает снижаться.

В наших выборках северная двухлинейная камбала с гонадами на стадии VI была представлена самками длиной 31,0–48,0 см и возрастом 7–24+ лет и самцами размерами 25,5–33,0 см и возрастом 6–17+ лет.

После икрометания у производителей масса половых желез снижается крайне резко. Так, средняя масса яичников отнерестившихся самок составляет около 27 г. При этом ГСИ таких особей принимает величины, близкие к аналогичным значениям для созревающих рыб, порядка 5,13 (рис. 3). У самцов масса гонад в среднем не превышает 8,4 г, а их коэффициент зрелости циклично снижается до минимального среди зрелых производителей уровня, в среднем составляя 2,28.

Генеративная ткань яичников преимущественно сформирована клетками следующих генераций, в основном превителлогенными, доля которых составляет не менее половины. Зрелые ооциты, не выметанные в ходе нереста, встречаются единично, составляя не более 10 %. Кроме того, в значительном количестве представлены постовулярные фолликулы (ПОФ), составляющие порядка 22 %. Как и невыметанные зрелые ооциты, после икрометания они подвергаются атрезии (резорбции).

Основная часть сперматозоидов в гонадах самцов выметана вместе с семенной жидкостью. На срезах ткани семенников отмечаются лишь остаточные спермии, которые подвергаются постепенной деструкции. В пристеночной утолщенной части разрастающегося фолликулярного эпителия присутствуют многочисленные сперматиды и сперматогонии следующих генераций.

Краткие итоги исследований морфологических изменений гонад в онтогенезе северной двухлинейной камбалы и шкала стадий зрелости

Подводя краткие итоги изложенному, резюмируем, что все описанные выше стадии зрелости половых желез северной двухлинейной камбалы характеризуются определенным качественным и количественным составом и размерами половых клеток, общей массой гонад и пределами изменения ГСИ.

Каждому из выделенных наборов признаков, как для самцов, так и для самок, соответствует визуально легко диагностируемое внешнее состояние гонад, свидетельствующее о протекающих в них процессах созревания. Указанные внешние признаки могут быть обобщены в шкалу стадий зрелости для северной двухлинейной камбалы (см. таблицу).

В целом следует подчеркнуть, что предлагаемая шкала соответствует таковой, в универсальной форме разработанной ранее Ф.Е. Алексеевым и Е.И. Алексеевой (1996) для рыб с единовременным нерестом, с одним лишь нижеследующим уточнением: по результатам гистологического анализа для самок нами была дополнительно выделена стадия II–III, объединяющая половозрелых особей, которые не будут принимать участие в предстоящем сезоне размножения (Дубинина, Золотов, наст. том).

Репродуктивный цикл северной двухлинейной камбалы тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курильских островов

Объединяя результаты проведенных исследований с данными, полученными нами ранее (Золотов, Дубинина, 2012; Дубинина, Золотов, 2015, наст. том), можно привести

Шкала стадий зрелости гонад северной двухлинейной камбалы *Lepidorsetta polyxistra*
Scale of gonad maturity for rock sole *Lepidorsetta polyxistra*

Стадия зрелости	Общая характеристика	Встречаемость в уловах в течение года	Морфологические признаки половых желез	Гистологическая характеристика
Стадия I	Ювенильные особи	Особь длиной до 14 см. В промысловых уловах практически не встречаются	Гонады тонкие, нитевидные. Бесцветные, прозрачные. Пол визуально не различим	Половые клетки представлены гониями
<i>Самцы</i>				
Стадия II	Неполовозрелые особи	Самцы длиной 14–24 см, возрастом от 3 до 5+ лет. В уловах встречаются круглогодично, составляя 20–40 % по численности. Максимальная встречаемость в июле — более 50 %	Анатомическая дифференцировка завершена, пол различим. Семенники небольшого размера прилегают к клейтруму, плотной консистенции, с прозрачной стромой. Полулунной формы, грязно-розового или серого цвета. Средний ГСИ = 0,4 %	На срезах семенников самцов возрастом 3 года представлены крупные сетты, заполненные формирующимися ампулами, в которых наблюдается активное деление сперматогоний. У старших самцов ампулы полностью сформированы. В наиболее крупных отмечаются сперматоциты первого и второго порядков
Стадия III	Впервые и повторно созревающие особи	Самцы длиной от 22 см, возрастом от 5 лет. В уловах встречаются круглогодично, составляя более 40 % по численности. Максимальная встречаемость в мае — около 63 %	Семенники значительно прибавляют в объеме и хорошо заметны. Плотной консистенции, полулунной формы, светло-розового цвета. Средний ГСИ = 3,7 %	В семенниках активизируются процессы спермиогенеза. На ранних этапах внутри ампул происходит освобождение отдельных цист от сперматид. Стенки ампул истончаются и разрушаются. Сперматиды концентрируются в семенных каналах. На заключительных этапах в ткани наблюдаются многочисленные сперматиды, стенки ампул исчезают, фолликулярный эпителий канальцев гипертрофируется. Между его клетками наблюдаются сперматоциты второго порядка
Стадия IV	Созревающие преднерестовые особи	Самцы длиной от 24 см, возрастом от 6 лет. В уловах встречаются с сентября по апрель. Максимальная встречаемость в преднерестовый период в феврале — более 45 % по численности	Семенники, разрастаясь, впереди плотно примыкают к кишечнику, на 60–80 % закрывая ЖКТ. Задняя доля глубоко уходит в дистальную часть брюшной полости. Гонады опавших оттенков нежно-розового или молочного цвета. К концу IV стадии свободный край семенников приобретает слабую фестончатость. Средний ГСИ = 3,7 %	В семенниках завершаются процессы активного спермиогенеза. На срезе в просветах семенных канальцев массово представлены свободные зрелые сперматозоиды и единичные сперматиды. У стенок фолликулярного эпителия отмечаются сперматоциты с многочисленными сперматидами и сперматогониями разных порядков

Продолжение таблицы
Table continued

Стадия зрелости	Общая характеристика	Встречаемость в уловах в течение года	Морфологические признаки половых желез	Гистологическая характеристика
Стадия V	Зрелые нерестовые особи	Самцы длиной 24 см, возрастом от 6 лет. В уловах встречаются с января по май. Максимум встречаемости — в период массового нереста: в марте — 23 %, в апреле — 13 % по численности	<i>Самцы</i> Гонады достигают максимальных размеров, занимая все свободное пространство брюшной полости. Семенники с крупными фестонами по свободному краю имеют опаковые оттенки молочного цвета. При надавливании на железы выделяется сперма. При разрезе гонад края разреза оплывают. Средний ГСИ = 2,8 %	Семенные каналы заполнены семенной жидкостью с многочисленными сперматозоидами. На срезах отчетливо заметны потоки спермы. Соединительные перегородки между семенниками разрушены или значительно истончены. У повторно размножающихся производителей в пристеночной части сепа отмечаются сперматогонии разных порядков
Стадия VI	Посленерестовые особи	Самцы длиной от 24 см, возрастом от 6 лет. В уловах встречаются с января по август. Максимальная встречаемость в посленерестовый период в апреле — около 30 % по численности	Гонады дряблые, существенно уменьшенные в объеме. Покрывающая их строма утолщается и заглубляется. Семенники приобретают грязно-розовый цвет опаковых оттенков, с молочнo-белыми включениями остаточной спермы на краевых участках. Средний ГСИ = 2,3 %	Основная часть сперматозоидов вместе с семенной жидкостью выметана. На срезах ткани семенников отмечаются лишь остаточные спермии, которые под-вергаются постепенной деструкции. В присте-ночной утолщенной части разрастающегося фолликулярного эпителия присутствуют многотис-ленные сперматиды и сперматогонии

Самки			
Стадия II	Неполовозрелые особи	Самки длиной 14–29 см, возраст от 3 до 7+ лет. В уловах встречаются круглогодично, составляя 20–40 % по численности. Максимальная встречаемость в июле — более 50 %	Анатомическая дифференцировка завершена, пол различим. Яичники небольшого размера — в виде двух конических тяжей с прозрачной стромой, дорсальным концом незначительно заходящих в полость тела. Светло-розового или светло-серого цвета. Средний ГСИ = 1,1 %
Стадия II–III	Половозрелые особи, пропускающие предстоящий нерестовый сезон	Самки длиной 29–38 см, возраст от 6 до 12+ лет. В уловах встречаются круглогодично. Частота встречаемости практически не изменяется, составляя порядка 3 % численности	Лопасть яичника разделена на доли, компактно заполненные ооцитами. По периферии, прилегающей к утолщенным яйценосным пластинам, расположены самые большие клетки, а внутри долей — мелкие. У молодых самок (длиной 14–16 см и возрастом 3–4 года), кроме клеток синаптенного пути, присутствуют молодые ооциты первой ступени малого роста. В половых железах самок длиной 17–18 см и возрастом 4 года присутствуют ооциты всех ступеней малого роста. Дальнейшие онтогенетические изменения в превителлогенных ооцитах выражаются главным образом в увеличении их раз-меров. Репродуктивную ткань более старых неполовозрелых рыб, кроме клеток синаптенного пути, составляют превителлогенные ооциты пер-вой и четвертой ступеней Генеративная ткань яичников сложена превителлогенными ооцитами всех фаз периода малого роста и вителлогенными — периода раннего вителлогенеза. Количество вакуолизованных ооцитов минимально (в среднем не более 9%). Отмечаются ооциты разных стадий дегенерации, атретичные тела и запустевшие фолликулы. Атретиз при этом подвергаются преимущественно вакуолизованные, реже — оформленные ооциты

Окончание таблицы
Table finished

Стадия зрелости	Общая характеристика	Встречаемость в уловах в течение года	Морфологические признаки половых желез	Гистологическая характеристика
Стадия III	Впервые и повторно созревающие особи	Самки длиной от 29 см, возрастом от 6 лет. Встречаются круглогодично, составляя более 40 % по численности. Максимальная встречаемость в мае — около 63 %	<i>Самки</i> В отличие от стадии II–III, яичники существенно увеличены в размерах, дорсальной частью разрастаясь вглубь брюшной полости, при этом не оставляя в ее дистальной части свободного пространства. Окраска сначала слабо-, а затем насыщенно-оранжевого оттенка. У повторно созревающих самок после нереста строма гонад вновь приобретает прозрачность. Ее поверхность из матовой становится глянцево-й. При визуальном обследовании яичников проявляется зернистость их содержимого. Сквозь строму невооруженным глазом различимы отдельные наиболее крупные икринки. Средний ГСИ = 4,6 %	Генеративная ткань яичников сложена преимущественно превителлогенными ооцитами всех фаз периода раннего роста и вителлогенными — периода раннего вителлогенеза. Количество вакуолизованных ооцитов минимально (в среднем не более 9 %). Отмечаются ооциты разных стадий дегенерации, атретичные тела и запустевшие фолликулы. Атретизии при этом подвергаются преимущественно вакуолизованные, реже — оформленные ооциты
Стадия IV	Созревающие преднерестовые особи	Самки длиной от 28 см, возрастом от 6 лет. В уловах встречаются с сентября по апрель. Наиболее многочисленны в преднерестовый период, в феврале — более 45 %	Яичники занимают большую часть брюшной полости. Окраска варьирует от матового желтого до ярко-оранжевого. С нарастанием массы и размеров гонад покрывающая их строма значительно растягивается и истончается, оставаясь плотной только у выводных протоков. Сквозь прозрачную строму визуальное отчетливо различимы икринки. С внутренней стороны яичников заметна хорошо развитая система кровеносных сосудов. Средний ГСИ = 18,5 %	Генеративная ткань яичников сложена преимущественно превителлогенными и, в меньшей степени, вителлогенными и атретичными ооцитами. Вителлогенные ооциты в осенний период — это клетки разных фаз желтконоакпления. В зимний — это желтковые и вакуолизованные ооциты. Морфология последних не меняется, и они представляют фонд нового репродуктивного цикла, который завершится нерестом следующего года. По мере приближения нерестового сезона процесс желтконоакпления в вителлогенных ооцитах заканчивается. Клетки плотно заполнены желтковыми одноразмерными глобулами диаметром порядка 17–23 мкм

Стадия V	Зрелые нерестовые особи	Самки длиной от 28 см, возрастом от 6 лет. В уловах встречаются с января по май. Максимум встречаемости — в период массового нереста: в марте — 23 %, в апреле — 13 % по численности	Яичники увеличиваются до максимальных размеров, занимая все свободное пространство брюшной полости. Вследствие гидратации икринок, гонады становятся глянцево-прозрачными и имеют насыщенно оранжевый цвет. Строма истончена до такой степени, что даже при слабом прикосновении рвется. Через разрывы в стро-ме свободно вытекают икринки. ГСИ достигает максимальных значений, в среднем составляя 24,9 %	Яичники резко уменьшаются в объеме и плотно прилегают к уроневеральным дугам туловищных позвонков. Железы опавшие, дряблые, с множественными гематомами. Внутри овариальной полости невооруженным глазом заметны невыметанные зрелые икринки. Цвет гонад варьирует от сизого до бордового. Строма плотная, грубо структурированная, матово-белесого цвета. В процессе регенерации гонады вновь становятся плотными, упругими, приобретаая полупрозрачный, слабо-оранжевый цвет. Стустки крови и кровоподтеки исчезают, при этом поверхность все еще очень плотной стромы остается матовой, что отличает яичники стадии VI от следующей циклической стадии — III. Средний ГСИ = 5,1 %	Генеративная ткань яичников сформирована превителлогенными и зрелыми или близкими к этому состоянию ооцитами. В вителлогенных ооцитах по мере их полного заполнения желтком начинается постепенная миграция ядра к анимальному полюсу с одновременной томогенезацией нуклеарного и плазматического содержимого, после чего начинается процесс гидратации. После гидратации зрелые ооциты овулируют в овариальную полость и готовы к вымету. К этому моменту на срезах единично проявляются ооциты с вакуолизацией прикортикальной зоны	Генеративная ткань яичников преимущественно сформирована клетками следующих генераций, в основном превителлогенными, доля которых составляет не менее половины. Зрелые ооциты, не выметанные в ходе нереста, встречаются единично, составляя не более 10 %. Кроме того, в значительном количестве представлены постовулярные фолликулы (пустые фолликулярные оболочки, ПОФ), составляющие порядка 22 %. Как и невыметанные зрелые ооциты, ПОФ подвергаются атрезии (резорбции) после икрометания
Стадия VI	Посленерестовые особи	Самки длиной от 28 см, возрастом от 6 лет. В уловах встречаются с января по август. Максимум встречаемости отмечается после нереста, в апреле — около 30 % по численности	Яичники резко уменьшаются в объеме и плотно прилегают к уроневеральным дугам туловищных позвонков. Железы опавшие, дряблые, с множественными гематомами. Внутри овариальной полости невооруженным глазом заметны невыметанные зрелые икринки. Цвет гонад варьирует от сизого до бордового. Строма плотная, грубо структурированная, матово-белесого цвета. В процессе регенерации гонады вновь становятся плотными, упругими, приобретаая полупрозрачный, слабо-оранжевый цвет. Стустки крови и кровоподтеки исчезают, при этом поверхность все еще очень плотной стромы остается матовой, что отличает яичники стадии VI от следующей циклической стадии — III. Средний ГСИ = 5,1 %	Генеративная ткань яичников преимущественно сформирована клетками следующих генераций, в основном превителлогенными, доля которых составляет не менее половины. Зрелые ооциты, не выметанные в ходе нереста, встречаются единично, составляя не более 10 %. Кроме того, в значительном количестве представлены постовулярные фолликулы (пустые фолликулярные оболочки, ПОФ), составляющие порядка 22 %. Как и невыметанные зрелые ооциты, ПОФ подвергаются атрезии (резорбции) после икрометания	Генеративная ткань яичников сформирована превителлогенными и зрелыми или близкими к этому состоянию ооцитами. В вителлогенных ооцитах по мере их полного заполнения желтком начинается постепенная миграция ядра к анимальному полюсу с одновременной томогенезацией нуклеарного и плазматического содержимого, после чего начинается процесс гидратации. После гидратации зрелые ооциты овулируют в овариальную полость и готовы к вымету. К этому моменту на срезах единично проявляются ооциты с вакуолизацией прикортикальной зоны	Генеративная ткань яичников преимущественно сформирована клетками следующих генераций, в основном превителлогенными, доля которых составляет не менее половины. Зрелые ооциты, не выметанные в ходе нереста, встречаются единично, составляя не более 10 %. Кроме того, в значительном количестве представлены постовулярные фолликулы (пустые фолликулярные оболочки, ПОФ), составляющие порядка 22 %. Как и невыметанные зрелые ооциты, ПОФ подвергаются атрезии (резорбции) после икрометания

следующие соображения. Схема изменений, происходящих в гонадах рыб, как в онтогенезе, так и в сезонном аспекте, представлена на рис. 4. В целом же репродуктивный цикл северной двухлинейной камбалы условно может быть разбит на 4 периода:

- период до начала полового созревания (неполовозрелых рыб);
- период посленерестового восстановления и медленного созревания половых клеток в ходе летне-осеннего нагула;
- период активного созревания (у самок — активное накопление желтка в ооцитах, у самцов — формирование сперматозоидов);
- период размножения, включающий время, непосредственно предшествующее нересту, и завершающийся с выметом икры.

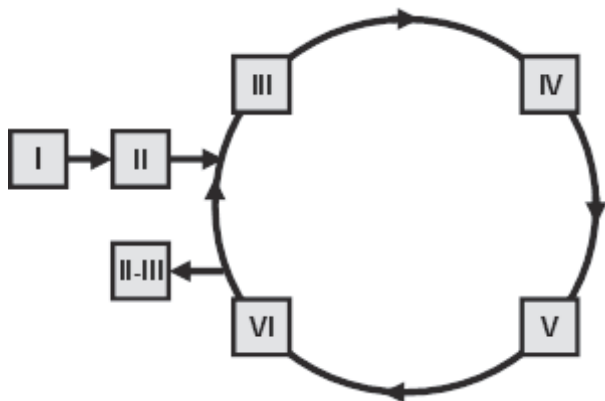


Рис. 4. Схема репродуктивного цикла северной двухлинейной камбалы тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курильских островов

Fig. 4. Scheme of reproductive cycle for rock sole from the Pacific waters at Kamchatka and northern Kuril Islands

Как можно видеть, первый период не носит циклического характера и объединяет ювенильных и неполовозрелых рыб. Как уже отмечалось, ювенильная стадия у северной двухлинейной камбалы продолжается в течение первых 2–4 лет жизни. У неполовозрелых самок половые клетки представлены превителогенными ооцитами всех ступеней малого роста, у самцов наблюдается активное деление сперматогоний, а у особей, близких к началу созревания, наблюдаются сперматоциты первого и второго порядков.

Согласно данным предыдущих исследований (Дубинина, Золотов, 2013), самцы двухлинейной камбалы, обитающие на тихоокеанском шельфе Камчатки и северных Курильских островов, впервые начинают созревать при длине 20–22 см на 4-м году жизни, самки — при длине 24–26 см на 5-м году. При возрасте соответственно 5,2 и 7,3 года созревают 50 % самцов и самок, а к 10–11-му у первых и к 11–13-му году у вторых половозрелыми становятся около 90 % особей.

Таким образом, в первом приближении можно заключить, что первый период в репродуктивном цикле северной двухлинейной камбалы завершается к 4–5-му году жизни с началом созревания. Три дальнейших периода воспроизводительного цикла носят циклический, ежегодно повторяющийся характер.

Второй период, или период восстановления и медленного созревания, по сути дела, является началом годового репродуктивного цикла северной двухлинейной камбалы. Он объединяет только отнерестившихся особей, чьи гонады проходят стадию восстановления после размножения (стадия VI), и рыб, в половых железах которых начинают созревать клетки для последующего нереста (стадия III). У самок в этот период в яичниках появляются ооциты с признаками раннего вителлогенеза, у самцов в семенниках — сперматиды. В целом этот период ассоциируется с летне-осенним нагулом, когда рыбы интенсивно откармливаются, сначала восстанавливая энергетические затраты, понесенные в ходе размножения, а затем закладывая базис для следующего репродуктивного сезона.

Очевидно, к этой же группе следует отнести и рыб, по тем или иным причинам пропускающих предстоящий нерестовый сезон (самки, стадия II–III). В данном случае речь также идет о восстановлении и медленном созревании для последующего воспроизводства, с той лишь разницей, что данные процессы, в силу текущей физиоло-

гического состояния, в значительной мере замедляются и репродуктивный потенциал особи не может быть реализован в ходе предстоящего нереста. Как было показано, доля таких рыб приблизительно постоянна в течение всего года и в среднем не превышает 3 % общей численности самок.

Очевидно, что созревание гонад отдельных особей — процесс индивидуальный и априори асинхронный, поэтому границы циклических периодов размножения в целом для группировки несколько перекрываются. Но если обобщить, с некоторой долей условности начало периода восстановления и медленного созревания можно вести от апреля (см. рис. 2), когда наблюдается максимум посленерестовых рыб с гонадами на стадии VI. Вполне объяснимо, что это происходит сразу после пика нереста в марте.

Число особей с восстанавливающимися гонадами постепенно уменьшается, и в сентябре такие рыбы уже не встречаются (рис. 5), напротив, количество самцов и самок с половыми железами на стадии III в мае становится максимальным, превышая 60 % общей численности рыб в уловах. В яичниках в этот период происходит интенсификация процессов вакуолизации ооцитов, заканчивающаяся появлением в ооплазме желтка. Кроме того, наблюдается увеличение размеров половых клеток, развивающихся для предстоящего икрометания.

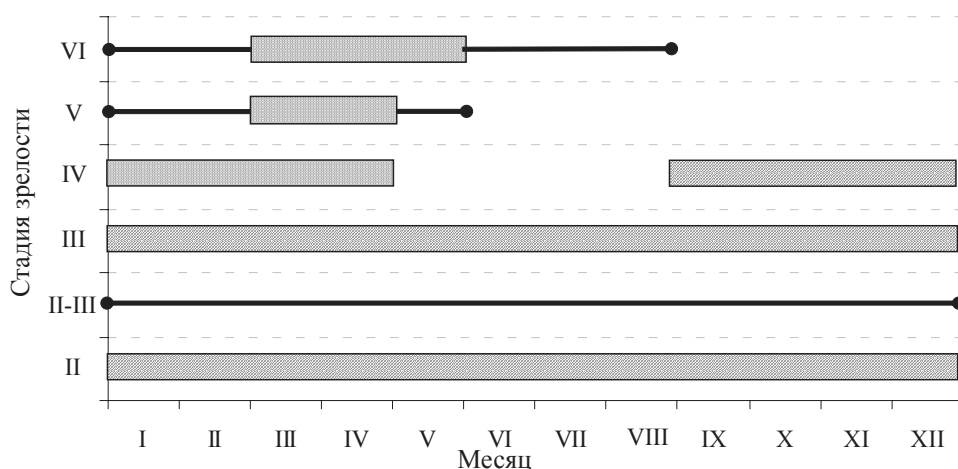


Рис. 5. Встречаемость особей северной двухлинейной камбалы тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курильских островов с гонадами на разных стадиях развития в течение года. *Заштрихованные прямоугольники* — встречаемость более 10 % общей численности, *линии* — менее 10 %

Fig. 5. Occurrence of rock sole with gonads at certain stages of maturing on the Pacific shelf of Kamchatka and northern Kuril Islands in the annual cycle. *Rectangles* — occurrence > 10 % of total number of the species, *line* — occurrence < 10 % of the total number

Несмотря на то что особи с гонадами на стадии III встречаются в уловах круглогодично, об окончании периода медленного созревания с определенной долей уверенности можно судить по срокам отделения фонда желтковых ооцитов, которые впоследствии будут выметаны в виде икринок, от резервного фонда превителлогенных клеток, составляющих репродуктивный потенциал для последующего воспроизводства.

Проведенный ранее анализ размерного состава ооцитов северной двухлинейной камбалы (Дубинина, Золотов, 2013) показал, что перед началом нерестового сезона существует явный разрыв в распределении диаметров превителлогенных ооцитов, составляющих резервный фонд, и желтковых ооцитов, которые будут выметаны в ходе предстоящего нереста. В сентябре-октябре, когда гонады большинства самок находятся на III стадии развития, эти две группы еще составляют единый фонд с непрерывным характером распределения диаметров.

Однако уже к ноябрю-декабрю, по достижении стадии IV, когда средний диаметр желтковых ооцитов составляет 639 мкм, происходит разделение. В дальнейшем на протяжении периода размножения характер распределения и средние размеры клеток

резервного фонда существенно не изменяются. Напротив, средний диаметр желтковых ооцитов от декабря к марту постепенно увеличивается, достигая максимума непосредственно перед нерестом. Таким образом, условная граница окончания периода восстановления и медленного созревания половых клеток в гонадах двухлинейной камбалы приходится на ноябрь-декабрь, а общая его продолжительность составляет около 8–9 мес.

Третий период, или период активного созревания, объединяет особей на IV стадии зрелости. В календарном цикле двухлинейной камбалы это время приходится на период зимовки, когда накопленные в ходе нагула энергетические ресурсы в ходе метаболизма трансформируются для обеспечения дальнейшего функционирования репродуктивной системы особей. Основные процессы, протекающие в гонадах на клеточном уровне в этот период, — это активное образование и накопление желтка в вакуолизованных ооцитах и массовое оформление сперматозоидов в семенниках.

Несмотря на то что особи с половыми железами на данной стадии встречаются в уловах с сентября по апрель, с учетом изложенного выше начало данного периода, видимо, логично вести от ноября-декабря, когда происходит разделение резервного и репродуктивного фонда ооцитов текущего сезона. У двухлинейной камбалы, обитающей на шельфе восточной Камчатки и северных Курильских островов, по времени это примерно совпадает с периодом перехода от осеннего нагула к зимовке.

Максимум встречаемости особей двухлинейной камбалы с гонадами на IV стадии зрелости приходится на январь-февраль, когда их доля в уловах по численности составляет соответственно около 32 и 45 %. Окончание периода активного созревания, видимо, логично ассоциировать со временем, предшествующим массовому нересту, который, как уже было отмечено, в данном районе приходится на март, т.е. с февралем. С учетом асинхронности созревания гонад на индивидуальном уровне в целом продолжительность активного периода созревания у двухлинейной камбалы может быть оценена на уровне 2–3 мес.

Самый непродолжительный и скоротечный четвертый период, или период размножения, в котором созревшие особи нерестятся, завершает годовой репродуктивный цикл северной двухлинейной камбалы. Несмотря на то что рыбы с текучими половыми продуктами встречаются в уловах с января по май, наиболее активное воспроизводство наблюдается с середины марта, с пиком в апреле.

Хотя год от года сроки массового нереста могут несколько смещаться в ту или иную сторону, больших вариаций во времени его наступления не наблюдается. С одной стороны, это обусловлено тем, что северная двухлинейная камбала — выраженный стенобионт по температуре обитания (Золотов и др., 2012) и размножения (Laurel, Blood, 2011). В течение всего периода зимовки и размножения взрослые особи предпочитают придерживаться придонных слоев со стабильными температурами 2–4 °C, также являющихся оптимальными для развития икринок. Такие слои у юго-восточного побережья Камчатки и северных Курильских островов в своем происхождении связаны с глубинными выходами тихоокеанских теплых водных масс по кромке материкового склона. Их расположение в данном районе относительно стабильное, поэтому преднерестовым рыбам нет особой необходимости в поиске пригодных участков для размножения и нет, соответственно, причин для возможных задержек с наступлением сезона воспроизводства, связанных с неблагоприятным внешним температурным фоном.

С другой стороны, единовременный нерест, присущий северной двухлинейной камбале, не предполагает его растянутости из-за вымета отдельных порций, поэтому и период массового воспроизводства у данного вида довольно скоротечен. В целом продолжительность четвертого периода в годовом цикле размножения двухлинейной камбалы составляет около 1,0–1,5 мес.

Заключение

В результате исследований показано, что в ходе репродуктивного цикла гонады самцов и самок северной двухлинейной камбалы проходят ряд стадий, характеризую-

щихся определенным качественным и количественным составом и размерами половых клеток, структурой половых желез, пределами изменения массы гонад и ГСИ. Каждому из выделенных наборов признаков, как для самцов, так и для самок, соответствует визуально легко диагностируемое внешнее состояние гонад, свидетельствующее о протекающих в них процессах созревания. Данные внешние признаки обобщены в шкалу стадий зрелости для северной двухлинейной камбалы, сформированную в табличной форме.

На основе выделенных стадий описан репродуктивный цикл северной двухлинейной камбалы. Его можно разделить на 4 периода, первый из которых продолжается до достижения 4–5-летнего возраста и объединяет рыб до начала созревания половых клеток в гонадах рыб.

Остальные три периода носят циклический характер и повторяются ежегодно. Выделяется период восстановления и медленного созревания, приходящийся на период летне-осеннего нагула и длящийся 8–9 мес., за время которого половые железы рыб восстанавливаются после предыдущего нереста и начинается созревание нового фонда половых клеток для предстоящего размножения.

Период активного созревания начинается с момента расхождения резервного и репродуктивного фондов половых клеток в гонадах самок. Его продолжительность составляет около 2–3 мес., а основные процессы в этот период — активное образование и накопление желтка в ооцитах и массовое оформление сперматозоидов в семенниках. Заканчивается период активного созревания нерестом, завершающим годовой репродуктивный цикл и длящимся не более 1,0–1,5 мес., с пиком в апреле.

Список литературы

Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб : метод. пособие. — Калининград : АтлантНИРО, 1996. — 75 с.

Дубинина А.Ю., Золотов А.О. Атрезия ооцитов северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) тихоокеанских вод Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 180. — С. 99–106.

Дубинина А.Ю., Золотов А.О. Гистологические изменения в гонадах северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* в ходе ее жизненного цикла // Наст. том.

Дубинина А.Ю., Золотов А.О. Плодовитость и созревание северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese (2000) тихоокеанского шельфа Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 119–132.

Золотов А.О. Сравнение оценок возраста желтоперой (*Limanda aspera* Pallas) и северной двухлинейной (*Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese) камбал западной части Берингова моря и восточного побережья Камчатки по чешуе и отолитам // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана : сб. науч. тр. КамчатНИРО. — 2006. — Вып. 8. — С. 198–206.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю. Линейный рост северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese (2000) в прикамчатских водах // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 97–120.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю. Современное состояние запасов камбал тихоокеанского шельфа Камчатки и Северных Курил и проблемы регулирования их промысла // Тр. СахНИРО. — 2013. — Т. 14. — С. 17–35.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю., Мельник Д.Я. Распределение и сезонные миграции северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese (2000) на тихоокеанском шельфе Камчатки и Северных Курил // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана : сб. науч. тр. КамчатНИРО. — 2012. — Вып. 26. — С. 53–68.

Золотов А.О., Захаров Д.В. Камбалы тихоокеанского побережья Камчатки: запасы и промысел // Рыб. хоз-во. — 2008. — № 3. — С. 44–47.

Персов Г.М. Дифференцировка пола у рыб : моногр. — Л. : ЛГУ, 1975. — 148 с.

Персов Г.М. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб // Вопр. ихтиол. — 1972. — Т. 12, вып. 2(73). — С. 258–272.

Перцева-Остроумова Т.А. Размножение и развитие дальневосточных камбал : моногр. — М. : АН СССР, 1961. — 485 с.

Полутов В.И. О темпе созревания и соотношении полов двухлинейной камбалы Кроноцкого залива // Исслед. по биол. рыб и пром. океанографии. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — Вып. 6. — С. 76–81.

Полутов И.А., Трипольская В.Н. Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 295–308.

Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. — М. : Рыб. хо-во, 1963. — 36 с.

Швецов Ф.Г. Размножение двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata bilineata* (Ayres) в районе охотоморского побережья островов Парамушир и Шумшу // Вопр. ихтиол. — 1979. — Т. 19, вып. 5. — С. 261–264.

Hurst T.P., Abookire A.A., Knoth B. Quantifying thermal effects on contemporary growth variability to predict responses to climate change in northern rock sole (*Lepidopsetta polyxystra*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2010. — Vol. 67. — P. 97–107. DOI: 10.1139/F09-171.

Laurel B.J., Blood D.M. The effects of temperature on hatching and survival of northern rock sole larvae (*Lepidopsetta polyxystra*) // Fish. Bull. — 2011. — Vol. 109, № 3. — P. 282–291.

Matarese A.C., Kendall Jr. A.W., Blood D.M. and Vinter B.M. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes : NOAA Tech. Rep. NMFS. — 1989. — № 80. — 652 p.

Norcross B.L., Müter F.-J., Holladay B.A. Habitat models for juvenile pleuronectids around Kodiak Island, Alaska // Fish. Bull. — 1997. — Vol. 95, № 3. — P. 504–520.

Orr J.W., Matarese A.C. Revision of the genus *Lepidopsetta* Gill, 1862 (Teleostei Pleuronectidae) based on larval and adult morphology, with a description of a new species from the North Pacific Ocean and Bering Sea // Fish. Bull. — 2000. — Vol. 98, № 3. — P. 539–582.

Stark J.W., Somerton D.A. Maturation, spawning and growth of rock soles off Kodiak Island in the Gulf of Alaska // J. Fish. Biol. — 2002. — Vol. 61, Iss. 2. — P. 417–431.

Поступила в редакцию 23.10.17 г.

Принята в печать 23.10.17 г.