

ВОЗРАСТ, РОСТ, СОЗРЕВАНИЕ И СМЕРТНОСТЬ СПИКАРЫ *SPICARA FLEXUOSA* (SPARIDAE) ИЗ АКВАТОРИИ КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2023 г. Д. Н. Куцын*

¹Институт биологии южных морей РАН – ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 19.04.2022 г.

После доработки 28.04.2022 г.

Принята к публикации 28.04.2022 г.

Приведены результаты исследования половой и размерно-возрастной структуры, роста, созревания, половой инверсии, динамики гонадосоматического индекса и смертности 1948 экз. спикары *Spicara flexuosa*, выловленных в акватории Крыма в 2020–2021 гг. Общее соотношение полов в уловах смещено в сторону самок (3.5 : 1.0), инверсия пола у 50% самок отмечена при общей длине тела 13.5 ± 0.05 см в возрасте 3+. Максимальная длина самок составляет 15.1 см, самцов – 22.0 см; масса – соответственно 29.0 и 132.2 г. Предельный возраст самок и самцов – соответственно 4 и 7 лет. Рассчитаны значения параметров уравнения Бергаланфи: для самок асимптотическая длина составляет 15.69 см, асимптотическая масса – 32.0 г, константа роста – 0.49 год^{-1} ; для самцов – соответственно 18.32 см, 59.7 г и 0.44 год^{-1} . Значение показателя степени в уравнении зависимости массы от длины для самок составляет 2.68 (отрицательная аллометрия), для самцов – 3.00 (изометрия). Созревание 50% самок происходит при длине 10.34 ± 0.21 см в возрасте 1+. Пик нереста приходится на июнь. Коэффициенты общей, естественной и промысловой смертности для обоих полов – соответственно 1.2, 1.9 и 0.3 год^{-1} ; коэффициент эксплуатации – 0.25, что свидетельствует о низкой промысловой нагрузке. Установлено, что для *S. flexuosa* северных популяций характерны большие максимальные размеры, более высокий темп роста и большая продолжительность жизни.

Ключевые слова: спикара *Spicara flexuosa*, жизненный цикл, возраст, рост, созревание, гонадосоматический индекс, смертность, Крым, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875223020145, EDN: UPVPIU

Спикара *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810 – морской вид лучепёрых рыб семейства Sparidae. Обитает преимущественно в придонных слоях воды с глубинами до 130 м (Şalcioğlu et al., 2021). Распространён в Средиземном море и прилегающей акватории Атлантического океана вдоль западных берегов Пиренейского п-ова. В Чёрном море встречается повсеместно, редко – в Керченском проливе и южной части Азовского моря (Световидов, 1964). Вид является протогинным гермафродитом: большая часть особей рождается самками, но в ходе онтогенеза часть самок инвертирует в самцов. Играет заметную роль в промысле прибрежных демерсальных видов рыб, занимая третье место в вылове после султанки *Mullus barbatus* и калкана *Scophthalmus maeoticus* (Кожурин и др., 2018). Является объектом любительского рыболовства.

Значительная часть работ, посвящённых *S. flexuosa*, затрагивает проблему таксономического статуса вида, его филогеографии (Şalcioğlu et al., 2021), морфологической (Vasilieva, Salekhova, 1983; Mi-

nos et al., 2013) и генетической (İmsiridou et al., 2011; Bektas et al., 2018; Şalcioğlu et al., 2021) дифференциации. В настоящее время принято, что *S. flexuosa* является самостоятельным видом, отличным от близкородственного *S. taena*. Длительное время эти виды считались синонимичными (Fricke et al., 2022). В литературе описаны популяционные характеристики и некоторые биологические особенности спикары из Эгейского (Mater et al., 2001; Malkav, 2002; Soykan et al., 2010; Saygılı et al., 2016; Cengiz, Paruğ, 2021), Ионического (Mytilineou, Papaconstantinou, 1991) и Мраморного (Saygılı et al., 2016) морей, прибрежных вод Туниса (Hattour et al., 1985), Сицилийского пролива (Ragonese et al., 2003). Некоторое количество работ посвящены возрасту, росту, размножению и смертности *S. flexuosa* юго-восточной части Чёрного моря (İsmen, 1995; Şahin, Genç, 1999; Dalgıç et al., 2021). Биологические особенности спикары из северной части Чёрного моря представлены в монографии Салеховой (1979). При этом отсутствуют данные по возрасту,

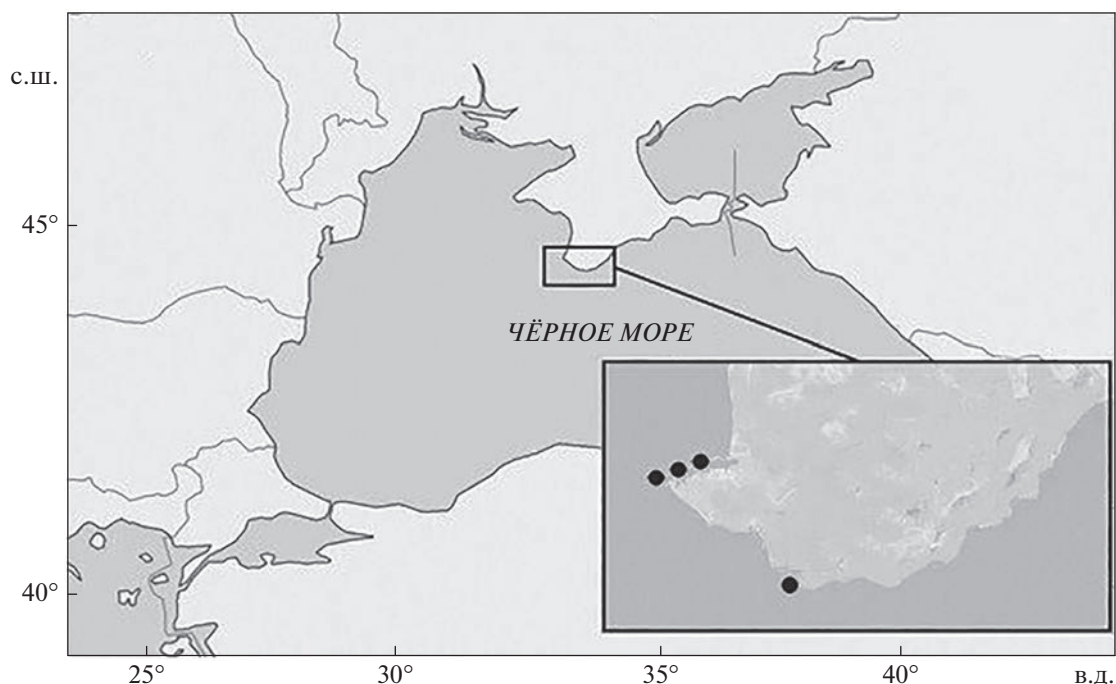


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (●) — места отбора проб.

росту, созреванию и смертности *S. flexuosa* в современных условиях.

Одной из главных задач современной ихтиологии является изучение влияния климатических изменений на жизненные циклы рыб (McKenzie et al., 2021). Некоторые представления об этом влиянии позволяет получить анализ изменчивости биологических особенностей особей (продолжительность жизни, максимальные размеры тела, рост, созревание, смертность и так далее) разных географических популяций (Audzijonyte et al., 2020). Изучение влияния факторов среды на основные параметры жизненного цикла *S. flexuosa* поможет пониманию физиологических и эволюционных механизмов, определяющих изменчивость этого вида. На основе этих знаний могут быть разработаны рекомендации по рациональной организации промысла.

Цель работы — изучить половую и размерно-возрастную структуру, рост, созревание, инверсию пола, динамику гонадосоматических индексов и смертность *S. flexuosa* Крыма, а также проанализировать эколого-географическую изменчивость некоторых биологических параметров этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы отбирали с апреля по декабрь в 2020–2021 гг. Акватория сбора материала охватывала участок Юго-Западного Крыма от б. Ласпи на юге до б. Севастопольская на севере (рис. 1). В каче-

стве орудий лова использовали донные ставные невода с ячей в кутце 10 мм, установленные на глубинах 2–20 м. Объём исследованного материала составил 1948 экз., из них 1901 экз. с определением возраста.

Биологический анализ включал измерение длины — общей (*TL*), по Смитту (*FL*) и стандартной (*SL*) с точностью 0.1 см, общей массы тела с точностью 0.1 г, массы гонад (*GW*) с точностью до 0.001 г. Устанавливали половую принадлежность особи и зрелость гонад по 5-балльной шкале (Manual ..., 1974). Особь считали половозрелой, если стадия зрелости её гонад в период нереста (апрель–август) составляла 4 или 5 баллов.

В качестве регистрирующей структуры использовали отолиты (сагитты). После очистки и просушки их просматривали в отражённом свете на тёмном фоне при 20-кратном увеличении микроскопа. Границей годового прироста считали проксимальную часть опаковой зоны (зоны летнего прироста) (рис. 2). Годовые кольца подсчитывали в направлении пострострального края. Для валидации этого подхода изучали динамику формирования опакового прироста в течение года. Измеряли радиус отолита как прямую, соединяющую ядро отолита и постростральный край (с точностью до 0.01 мм). Проводили обратные расчисления длины по формуле Фрейзера–Ли (Lee, 1920): $L_i = [S_i(L_c - c)/S_c] + c$, где S_i — радиус годового кольца, соответствующий возрасту i ; L_c — *TL* рыбы при поимке; S_c — радиус отолита (*OR*) при поим-

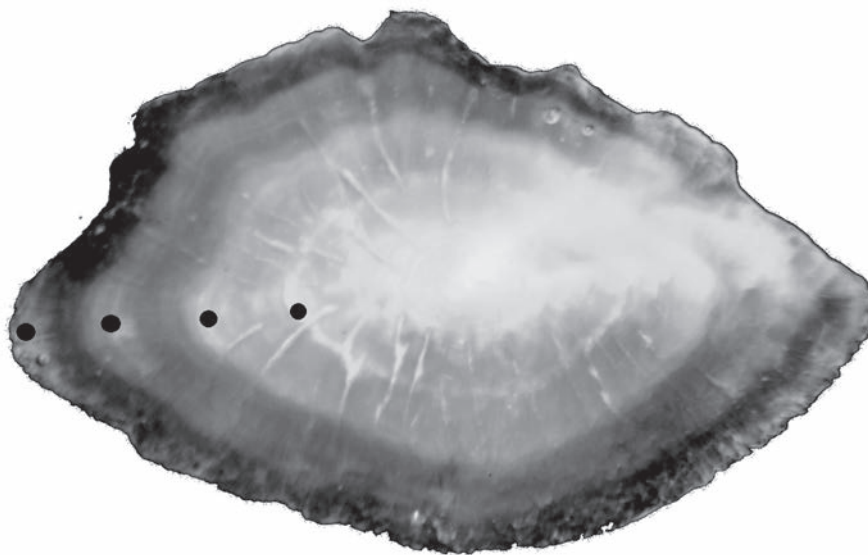


Рис. 2. Отолит 4-годовалого самца *Spicara flexuosa* TL 17.5 см, выловленного в апреле: (●) — летние приросты; видно начало формирования опакового прироста у рострального и пострострального краёв отолита.

ке; c — свободный коэффициент линейной регрессии TL от OR .

Для моделирования линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1979):

$L = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]$ и $W = W_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$, где L_{∞} — предельная (асимптотическая) длина, W_{∞} — асимптотическая масса; k — константа, характеризующая скорость приближения к L_{∞} или W_{∞} ; t_0 — возраст, при котором длина и масса рыбы в рассматриваемой модели равна 0; b — показатель степени в зависимости массы от длины ($W = aTL^b$). Для оценки качества моделей Берталанфи рассчитывали долю объяснённой дисперсии (долю дисперсии TL , объяснённую изменением возраста). Для оценки темпа роста рассчитывали начальную мгновенную скорость роста (Gallucci, Quinn, 1979): $G_{init} = kL_{\infty}$, индексы линейного и весового роста (Pauly et al., 1988): $\phi' = \lg k + 2\lg L_{\infty}$ и $\phi = \lg k + (2\lg W_{\infty})/3$. При расчётах параметров роста использовали результаты обратных расчислений.

При изучении созревания использовали логистическую модель $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-a(TL-b)}]$, где Y_{TL} — доля половозрелых особей при длине TL , a — угловой коэффициент, b — точка перегиба, соответствующая длине, при которой созревают 50% особей (TL_{50}) в принятой модели (Shiraishi et al., 2010). Аналогичный подход применили при описании инверсии пола: $M_{TL} = 100/[1 + e^{-a(TL-b)}]$, где M_{TL} — доля самцов при длине TL . Гонадосоматический индекс рассчитывали как отношение массы гонад к общей массе тела.

Для определения общей смертности (Z) строили линейную регрессию: $\ln N_t = a + bt$, где t — возраст, N_t — численность особей в возрасте t . В данной модели $Z = -b$ (Cadima, 2003). Естественную смертность (M) определяли по эмпирической формуле (Pauly, 1980): $\log M = -0.0066 - 0.279 \log L_{\infty} + 0.6543 \log k + 0.463 \log T$, где T — среднегодовая температура поверхности моря. Промысловую смертность (F) рассчитывали как разницу между общей и естественной смертностью (Рикер, 1979): $F = Z - M$, коэффициент эксплуатации (E) вычисляли по формуле (Gulland, 1971): $E = F/Z$.

Для оценки влияния факторов среды на жизненный цикл применяли корреляционный анализ Спирмена и множественный регрессионный анализ. Рассматривали следующие факторы: среднегодовую температуру поверхности воды (SST) и разницу SST между летним и зимним сезоном ($dSST$) по опубликованным данным (Shaltout, Omstedt, 2014), среднегодовую первичную продукцию (PP) и солёность (S). При анализе возрастной структуры применяли критерий χ^2 . Для оценки достоверности различий распределений по длине, массе и возрасту между полами использовали непараметрический критерий Колмогорова—Смирнова. Для оценки достоверности различий показателя степени в зависимости массы от длины между полами использовали критерий Фишера, для определения изометричности зависимости — критерий Стьюдента (Sokal, Rohlf, 1987). Статистический анализ осуществляли с использованием программ MS Excel и Statistica 12.

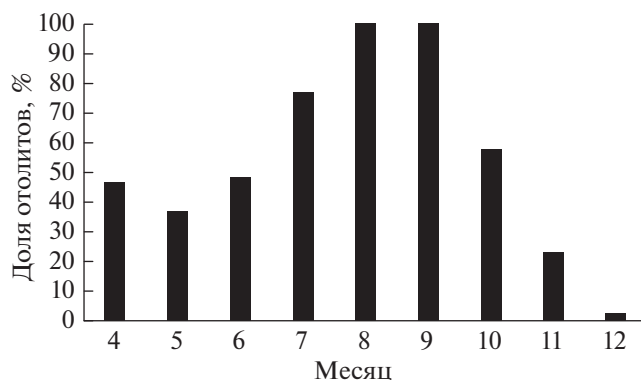


Рис. 3. Доля отолитов с opakовым краем у *Spicara flexuosa* в апреле–декабре 2020–2021 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика формирования приростов на отолитах

Опакый край на отолитах чаще всего встречался у особей *S. flexuosa*, выловленных в летний период и ранней осенью (рис. 3). В июне доля отолитов с opakовым краем составляла ~50% и к августу достигала 100%. Транслюцентный краевой прирост начинал встречаться в октябре и чаще отмечался в зимние месяцы. Таким образом, opakовая зона роста на отолитах формируется, главным образом, в период размножения и единожды в течение года. Возраст, определённый посредством подсчёта opakовых зон, будет близок к биологическому. В случае, если на отолитах особей, пойманных с мая по июль, наблюдается транслюцентный край, предполагаемый возраст будет соответствовать числу opakовых колец плюс один год.

Половая структура и инверсия пола

Для *S. flexuosa* характерен протогинный гермафродитизм, т.е. большинство особей рождаются самками, которые при достижении определённых длины и возраста инвертируются в самцов. Это обстоятельство находит отражение в половой структуре популяции. Так, во всей половозрелой части выборки отмечено заметное преобладание самок, чья доля составляла 76.0%, в то время как доля самцов — 21.7%. Ещё 2.3% приходилось на особей, у которых как женские, так и мужские гонады были одинаково хорошо развиты, т.е. рыбы находились в стадии половой инверсии. Чаще всего таких особей регистрировали после окончания нерестового периода (сентябрь–октябрь). До трёхгодовалого возраста преобладали самки, после чего соотношение полов выравнивалось, и среди четырёхгодовалых преобладали самцы (рис. 4). В возрастных группах пяти-, шести- и семигодовалых самки не встречались, что свидетельствует об их инверсии в самцов. Первых особей, у которых развиты как женские, так и мужские гонады, реги-

стрировали со второго (1+) по пятый (4+) годы жизни, наибольшей доли (4.8%) они достигали в группе 3–3+, когда соотношение самок и самцов примерно равное. Таким образом, именно в этом возрасте происходит наиболее интенсивное превращение самок в самцов. Небольшая доля особей с развитыми гонадами обоих полов может объясняться скоротечностью процесса половой инверсии.

Инверсия пола связана с достижением самкой определённых размеров. Выяснилось, что этот процесс у *S. flexuosa* хорошо описывается логистической кривой, аналогичной той, что описывает половое созревание (рис. 5). Модель имеет следующий вид: $M_{TL} = 100/[1 + e^{-1.73(TL-13.5)}]$. Согласно модели, 50% самок инвертируются в самцов при $TL 13.5 \pm 0.05$ см.

Размерная и возрастная структура

Общая длина самок *S. flexuosa* варьировала в пределах 7.4–15.1 (в среднем 11.1 ± 0.03) см, самцов — 7.3–19.0 (15.0 ± 0.03) см (рис. 6а). Следует отметить, что в декабре 2013 г. мы зарегистрировали самца $TL 22$ см и массой 132.2 г. Межполовые различия распределений TL статистически значимы (тест Колмогорова–Смирнова: $n_f = 1455$, $n_m = 418$, $p < 0.001$).

Масса самок находилась в пределах 3.3–29.9 (12.0 ± 0.1) г, самцов — 3.2–64.5 (30.0 ± 0.5) г (рис. 6б). Межполовые различия распределения по массе статистически значимы (тест Колмогорова–Смирнова: $n_f = 1455$, $n_m = 418$, $p < 0.001$).

Максимальный возраст самок *S. flexuosa* составлял 4 года, самцов — 7 лет (рис. 6в). Межполовые различия распределения по возрасту статистически значимы ($\chi^2 = 1076$, $df = 6$, $p < 0.001$).

Из вышеизложенного следует, что протогинный гермафродитизм *S. flexuosa* заметным образом отражается на характере распределений по линейным размерам, массе и возрасту: самцы существенно крупнее и старше самок.

Рост

Данные по линейному и весовому росту *S. flexuosa* из акватории Крыма сведены в табл. 1. Представлены данные по TL , полученные в результате обратных расчислений. В формуле Фрейзера–Ли для обратных расчислений использовали значение свободного коэффициента линейной регрессии TL от OR , равное 2.33 для самок и 1.34 — для самцов. Оценки длины самок по результатам обратных расчислений статистически значимо ниже наблюдаемых (тест Колмогорова–Смирнова: $p < 0.001$). Для самцов небольшая статистически значимая разница в оценках отмечена в возрастных группах со 2-го по 4-й годы ($p < 0.05$). Указанные различия у самок на первом году жизни могут

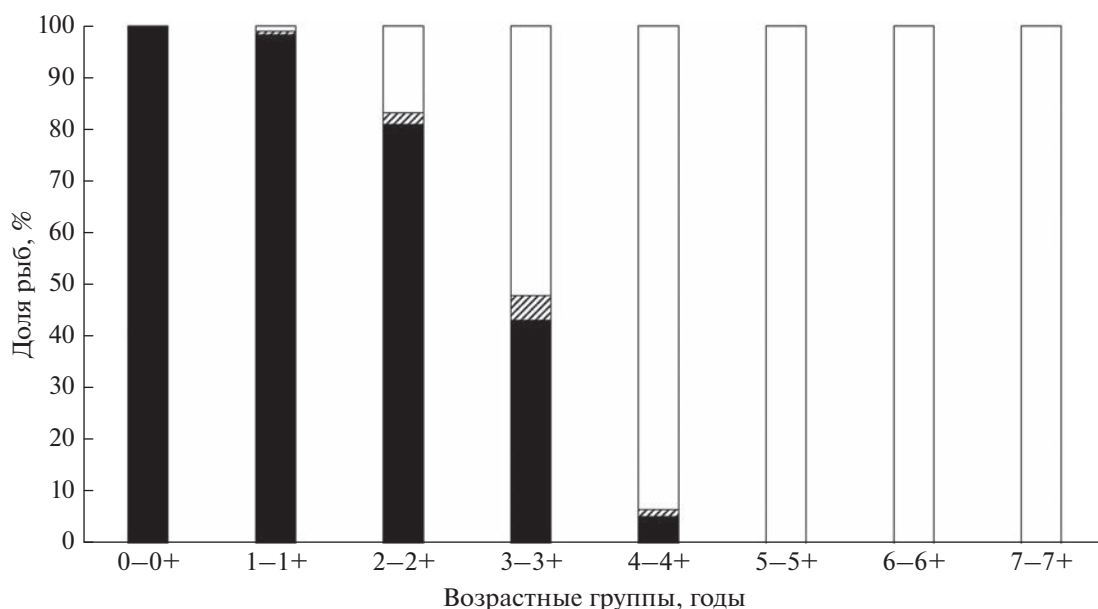


Рис. 4. Соотношение полов у *Spicara flexuosa* в разных возрастных группах: (■) – самки, (□) – самцы, (▨) – особи, имеющие развитые яичники и семенники.

быть обусловлены селективностью донного невода, улавливающего только самых крупных годовиков. В связи с этим при моделировании роста использовали результаты обратных расчислений, дающих более корректную информацию о длине годовиков. Другим вероятным объяснением может являться феномен Ли (Рикер, 1979): наиболее крупные особи являются медленнорастущими, в связи с чем расчисленные оценки длин в младших возрастных группах будут ниже наблюдаемых.

Наиболее высокие значения приростов длины отмечены на первом году жизни (табл. 1). В дальнейшем темп линейного роста закономерно снижался, особенно у самок. К концу четвертого года жизни, когда большинство самок инвертируют в самцов, абсолютный годовой прирост составлял 1.3 см. Если самка инвертирует в самца, темп роста снижается не так существенно и к концу жизненного цикла длина особи может достигать 19 см и массы 65 г.

Наибольшее значение абсолютного прироста массы тела у *S. flexuosa* отмечено после половой инверсии на 6-м году жизни и составило 17.2 г. Однако вклад в биомассу популяции у этой возрастной группы невелик в связи с низкой численностью. В соответствии с распределением по возрастным группам наибольший вклад в годовой прирост биомассы популяции (40.3%) вносят трёхлетние особи. Годовой прирост самок этого возраста составлял 5.6 г, самцов – 11.2 г.

Связь общей массы и общей длины у *S. flexuosa* акватории Крыма описывается следующими степенными уравнениями: самки – $W = 0.0203 TL^{2.68}$

($R^2 = 0.88$), самцы – $W = 0.0097 TL^{3.00}$ ($R^2 = 0.91$), оба пола – $W = 0.0108 TL^{2.94}$ ($R^2 = 0.95$). Для самок $b = 2.68 \pm 0.03$, для самцов $b = 3.00 \pm 0.05$, для обоих полов $b = 2.94 \pm 0.02$; межполовые различия b значимы при $p < 0.05$ (критерий Фишера: $F = 177.5$). Весовой рост самок при $p < 0.05$ следует характеризовать как отрицательный аллометрический (критерий Стьюдента: $t = 10.7$), самцов – изометрический ($t = 0$). В случае с объединённой выборкой обоих полов прослеживается незначительная от-

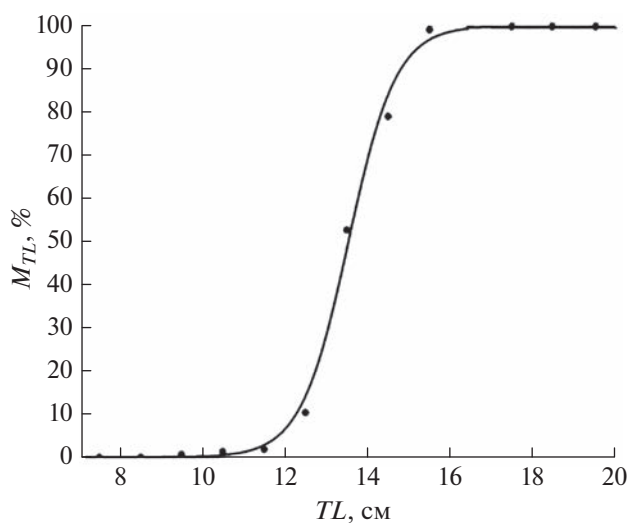


Рис. 5. Логистическая кривая, описывающая инверсию пола самок *Spicara flexuosa* в зависимости от общей длины (TL); M_{TL} – доля самцов при длине TL.

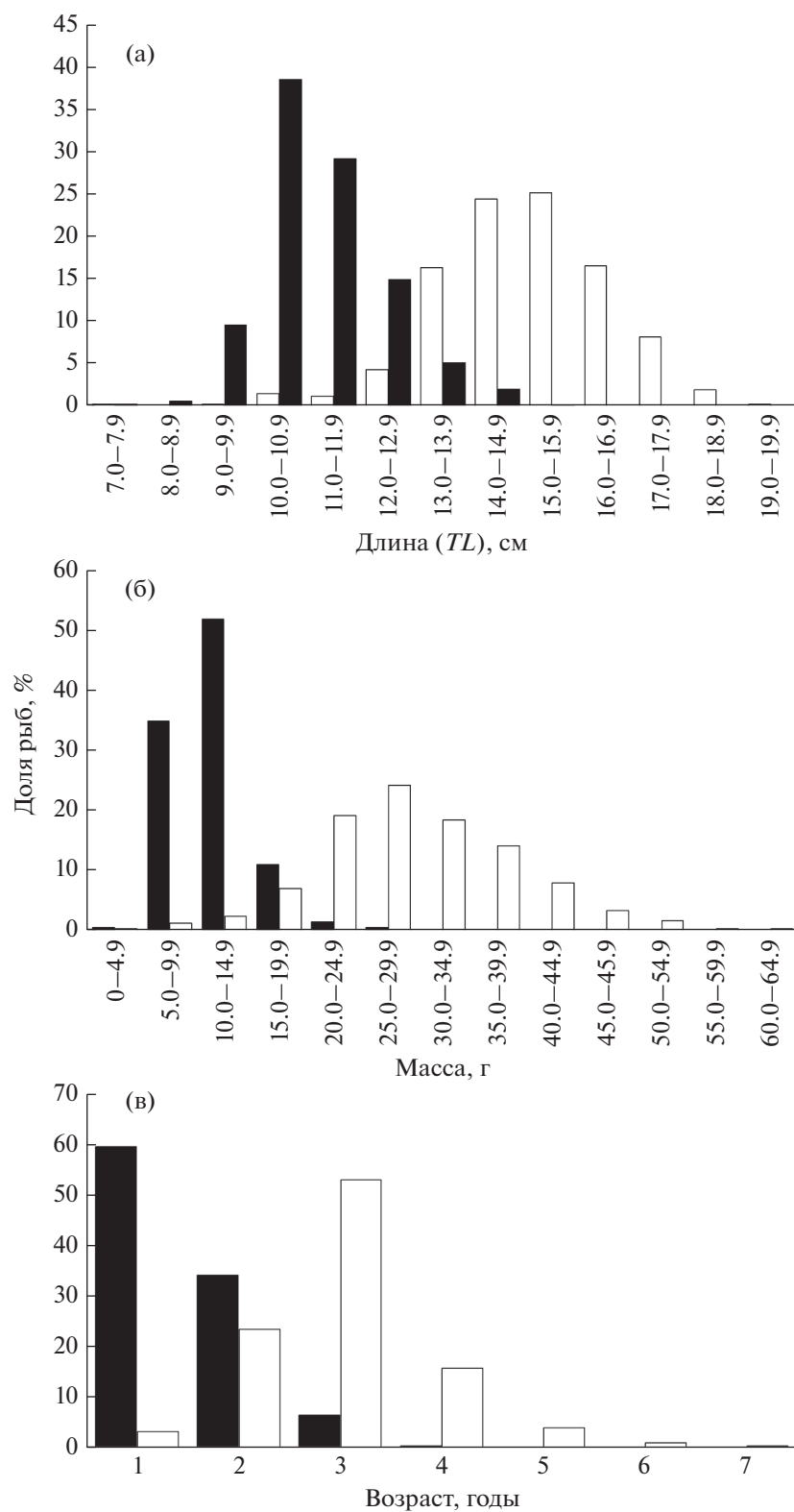


Рис. 6. Размерный (а), весовой (б) и возрастной (в) состав самок и самцов *Spicara flexuosa* в уловах донных ставных неводов (ячей 12 мм) в акватории Крыма в 2020–2021 гг. Обозначения см. на рис. 4.

Таблица 1. Общая длина и масса *Spicara flexuosa* акватории Крыма в разных возрастных группах

Возраст, годы	Длина, см				Масса, г	
	эмпирические данные		обратные расчисления			
	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы
1	10.25 ± 0.06	10.08 ± 0.79	8.83 ± 0.02	9.18 ± 0.04	8.70 ± 0.13	9.90 ± 1.73
	166	6	1396	415	166	6
2	11.63 ± 0.04	13.31 ± 0.10	11.49 ± 0.04	12.40 ± 0.05	13.20 ± 0.15	22.60 ± 0.52
	432	83	560	402	433	83
3	13.16 ± 0.10	15.18 ± 0.06	13.10 ± 0.09	14.58 ± 0.06	18.80 ± 0.39	33.80 ± 0.46
	87	205	92	304	88	205
4	14.47 ± 0.18	16.36 ± 0.11	14.30 ± 0.21	15.86 ± 0.10	23.40 ± 4.43	42.02 ± 1.04
	3	63	4	85	3	63
5		16.81 ± 0.21		16.51 ± 0.15		45.50 ± 2.08
		15		21		15
6		18.05 ± 0.37		17.51 ± 0.51		62.70 ± 3.90
		4		5		4
7		18.30		18.30		49.9
		1		1		1

Примечание. Над чертой — среднее значение и стандартная ошибка, под чертой — число особей. Для оценки значений средней длины и массы по наблюдаемым данным использовали часть выборки, собранную с ноября по июль, когда размеры рыб наиболее близки к биологическому возрасту (Салехова, 1979).

рицательная аллометрия ($t = 3$), связанная с большей долей самок. Отрицательная аллометрия может быть обусловлена изменением пропорций тела в ходе онтогенеза (когда тело становится более прогонистым) или уменьшением его плотности (Рикер, 1979). В этом случае, вероятно, плотность тела самок снижается в связи с дегенерацией яичников в ходе инверсии пола.

Линейный рост *S. flexuosa* акватории Крыма хорошо описывается следующими уравнениями Берталанфи (рис. 7): самки — $TL = 15.69[1 - e^{-0.49(t + 0.69)}]$, самцы — $TL = 18.32[1 - e^{-0.44(t + 0.58)}]$. Объяснённая дисперсия для модели роста самок составляет 74%, для модели роста самцов — 87%. Следует иметь в виду, что в связи с протогинным гермафродитизмом предельная длина самок *S. flexuosa* в модели (L_{∞}) не характеризует размеры в конце жизненного цикла, а указывает на максимальные размеры, при которых осуществляется инверсия пола. Таким образом, для описания и сравнения особенностей роста *S. flexuosa* целесообразно использовать параметры моделей, полученные для самцов.

Уравнения Берталанфи, описывающие весовой рост *S. flexuosa* акватории Крыма, имеют следующий вид: самки — $W = 32.0[1 - e^{-0.49(t + 0.69)}]^{2.68}$, самцы — $W = 59.7[1 - e^{-0.44(t + 0.58)}]^{3.00}$. Согласно параметрам моделей, начальная мгновенная скорость роста $G_{init} = 8.06$ см/год, индекс линейного роста $\phi' = 2.08$, весового роста $\phi = 0.69$. Сравнительно высокие значения параметра k свидетель-

ствуют о быстром достижении предельных размеров, что характерно для видов с коротким жизненным циклом.

Половое созревание

В связи с тем что для *S. flexuosa* характерен протогинный гермафродитизм, все самцы являлись половозрелыми. Поэтому целесообразно представить логистическую модель, описывающую созревание самок (рис. 8).

Половое созревание *S. flexuosa* акватории Крыма начинается при достижении возраста 1 год. Первые созревающие самки имели длину 9.0 см. Связь доли половозрелых рыб с общей длиной описывается следующей логистической функцией: $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-0.96(TL - 10.34)}]$. Согласно модели, созревание 50% самок происходит при $TL = 10.34 \pm 0.21$ см. Максимальная общая длина неполовозрелых самок составляет 13 см.

Динамика гонадосоматического индекса (ГСИ)

Первых готовых к нересту особей *S. flexuosa* регистрировали в начале апреля (рис. 9). Пик зрелости гонад самок приходился на июнь, когда ГСИ достигал значений $10.10 \pm 0.33\%$, самцов — на май со значениями ГСИ $5.00 \pm 1.46\%$. В июле значения ГСИ несколько снижались: до $8.00 \pm 1.07\%$ у самок и $2.26 \pm 0.41\%$ у самцов. В августе нерестовая актив-

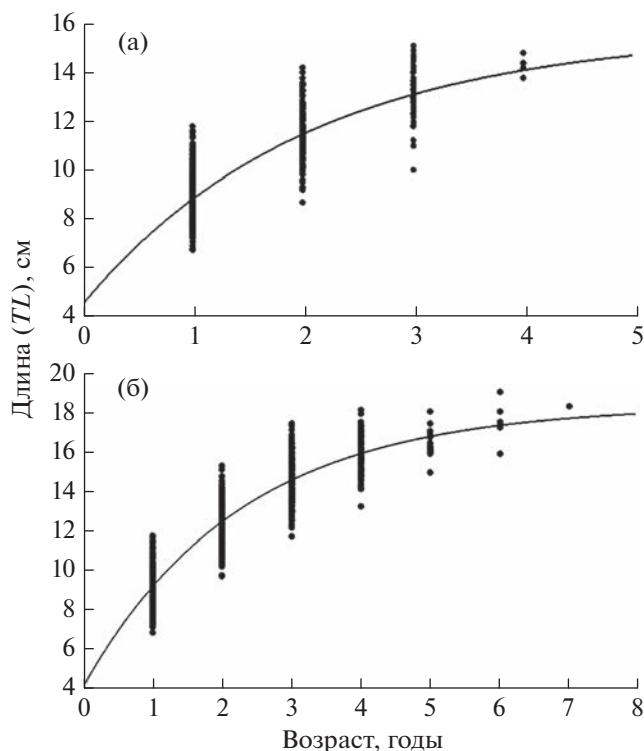


Рис. 7. Кривые линейного роста *Spicara flexuosa* акватории Крыма, описываемые уравнениями Берталанфи: а – самки, б – самцы, (●) – эмпирические данные, (—) – кривая роста.

ность резко снижалась, последние готовые к размножению особи встречались в начале сентября.

Смертность

Коэффициент общей смертности *S. flexuosa* акватории Крыма, по нашим данным, составляет 1.2 год^{-1} , естественной смертности – 0.9 год^{-1} , промысловой смертности – 0.3 год^{-1} . Сравнительно высокое значение коэффициента естественной смертности у *S. flexuosa* во многом связано с коротким жизненным циклом. При этом промысловая смертность невелика, коэффициент эксплуатации составляет 0.25, что свидетельствует о низком уровне промысловой нагрузки ($E < 0.5$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для половой и размерно-возрастной структуры популяций, роста рыб, динамики их полового созревания и смертности характерна популяционная и видовая специфичность, при этом указанные биологические показатели приспособительно меняются в соответствии с условиями среды (Никольский, 1974). Поэтому изучение эколого-географической и временной изменчивости этих показателей позволяет расширить наши пред-

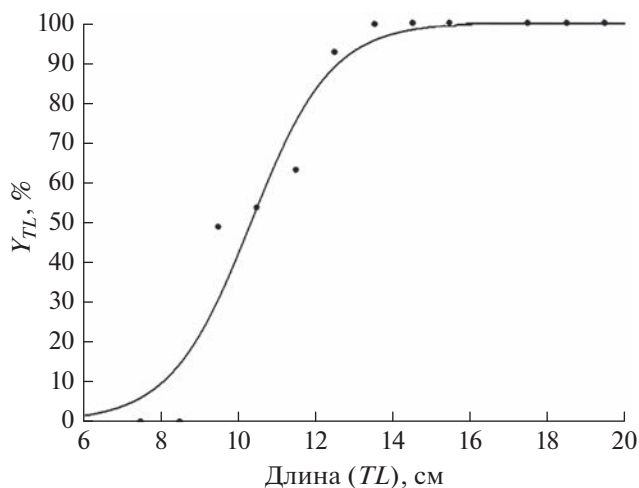


Рис. 8. Доля половозрелых самок (Y_{TL}) *Spicara flexuosa* акватории Крыма в зависимости от длины (TL).

ставления о направлении адаптивных изменений в условиях антропогенного воздействия и потепления климата. Рассмотрим изменчивость некоторых биологических параметров *S. flexuosa*.

Половая структура, диморфизм и протогиния

Соотношение полов в популяции, характер распределения особей разного пола по размерным и возрастным группам, изменения соотношения полов во время размножения и в онтогенезе у разных видов рыб различны и отражают специфику взаимосвязей популяции со средой (Никольский, 1974). Как уже отмечалось выше, характерной особенностью *S. flexuosa* является протогиния – форма гермафродитизма, когда в начале жизненного цикла особи функционируют как самки, а после одного или нескольких икрометаний – как самцы. Во многом этим обусловлены половая структура и половой диморфизм *S. flexuosa*. Для самцов характерны большие размеры, их возрастная структура смещена в сторону старших возрастных групп. Темп роста самцов выше, что, по всей видимости, связано с особенностями гормональной регуляции метаболизма. Самцы обладают более яркой окраской, особенно в период размножения, а также отличаются от самок рядом морфологических особенностей (Салехова, 1979).

Выраженный половой диморфизм указывает на различную роль самок и самцов в размножении и заботе о потомстве. Самцы *S. flexuosa* помимо осеменения икры строят гнездо, охраняют кладку и обеспечивают уход за ней. Согласно наблюдениям Салеховой (1979), охраняющие гнездо самцы испытывают сильное давление со стороны хищников. Крупные самцы, по всей видимости, лучше справляются с заботой о потомстве, что обеспе-

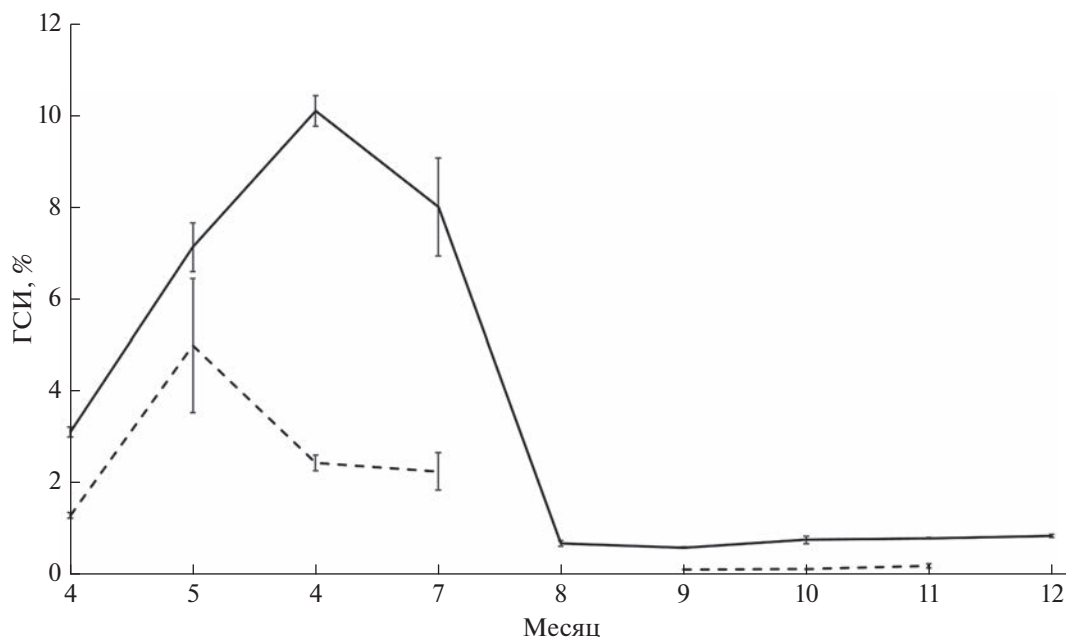


Рис. 9. Сезонная динамика гонадосоматического индекса (ГСИ) *Spicara flexuosa* акватории Крыма: (—) — самки, (- - -) — самцы, (⊥) — стандартная ошибка.

чивает закрепление этого признака и протогинии в целом.

Половой диморфизм, обусловленный у *S. flexuosa* протогинией, приводит к сегрегации по экологическим нишам, способствует снижению внутривидовой конкуренции и улучшению обеспеченности пищей. Другим преимуществом протогинии следует считать значительную скорость воспроизводства и быстрое восстановление численности: высокая доля быстросозревающих самок обеспечивает соответствующий уровень популяционной плодовитости. Однако по этой же причине протогинные виды уязвимы при высоком уровне селективной смертности, которая может привести к острой нехватке самцов и падению воспроизводительной способности. Это обстоятельство следует учитывать при организации промысла и определении промысловой меры, которая у *S. flexuosa* должна быть не ниже размеров, при которых происходит инверсия пола, т.е. TL 13.5 см. Кроме того, промысловое изъятие крупных особей оптимально с точки зрения экономической целесообразности, поскольку вклад в прирост биомассы этой размерно-возрастной группой наиболее высок (см. раздел “Рост”).

Географическая и экологическая изменчивость жизненного цикла *S. flexuosa*

Особенности роста и развития, предельные размеры и возраст водных пойкилотермных животных тесно связаны с температурой окружаю-

щей среды (Verberk et al., 2021). К настоящему времени известно, что в пределах ареала вида при снижении температуры в направлении к высоким широтам скорость развития и темп роста снижаются, а предельные размеры при этом увеличиваются (Pauly, 1998). В условиях потепления климата чаще всего наблюдается обратная закономерность: сокращение предельных размеров рыб при увеличении темпа роста на ранних этапах жизненного цикла. Для этих явлений предложен ряд объяснений из областей физиологии, биохимии и эволюции. Чаще всего сокращение предельных размеров на фоне увеличения температуры связывают с растущими потребностями кислорода (с увеличением скорости обмена веществ), отрицательной аллометрией роста площади поверхности органов дыхания по отношению к объёму тела и влиянием отбора (Pauly, 1981; Verberk et al., 2021). Следует отметить, что описанные выше правила не универсальны и сталкиваются с рядом исключений (Audzijonyte et al., 2020). Это связано с тем, что влияние температуры происходит в комплексе с другими факторами среды: трофическими условиями, численностью и плотностью популяции, давлением конкурентов и хищников, солёностью, промысловой нагрузкой, загрязнением и многими другими. Меняющиеся в пространстве или во времени температурные условия создают лишь физиологические предпосылки для изменения траектории роста и максимальных размеров. Их реализация в конечном счёте будет зависеть от результатов отбора. Тем не менее, когда трофические условия благоприятны, а сила воздействия прочих факто-

ров не принимает экстремальный характер, влияние температуры на рост и размеры водных пойкилотермных организмов можно считать наиболее значимым (Verberk et al., 2021).

В соответствии с вышесказанным, у *S. flexuosa*, обитающей у северных границ ареала в условиях сравнительно низких температур, должны быть наиболее крупные размеры и низкий темп роста в начале жизненного цикла, а также высокая продолжительность жизни. Из данных табл. 2 следует, что это правило в значительной степени соблюдается. В целом для представителей северных популяций характерны большие размеры (L_{∞}) и продолжительность жизни ($A_{\max}$). Максимальная TL у *S. flexuosa* Чёрного моря составляет 23.5 см (Karadurmuş et al., 2021), в то время как в Ионическом море и у берегов Туниса соответственно 16.9 и 18.3 см (Mytilineou, Papaconstantinou, 1991; Nat-tour et al., 1985).

При этом, вопреки ожиданиям, темп роста у представителей северных популяций не ниже, чем у южных. Так, индекс линейного роста у *S. flexuosa* Чёрного и Эгейского морей чаще выше (в среднем 2.13), чем в Ионическом и на юге Средиземного моря (в среднем 2.08). Начальная мгновенная скорость роста у представителей популяции из акватории Крыма (8.06 см/год) выше, чем у особей у берегов Греции (6.44 см/год) и Туниса (4.53 см/год). Подобный характер географической изменчивости роста, когда у представителей северных популяций выше и размеры, и темп роста, отмечен нами для атерин Чёрного моря — *Atherina boyeri* и *A. hepsetus* (Kutsyn, Samotoy, 2022). Шульц и Коновер (Schultz, Conover, 1997), анализируя широтную изменчивость роста атлантической атерины *Menidia menidia*, также отмечали увеличение размеров и темпа роста в северном направлении. Изучив особенности депонирования энергии в период активного роста и её использование в ходе зимней диапаузы, авторы приходят к выводу, что увеличение размеров — адаптивная реакция в ответ на сезонность.

В условиях высоких широт особи, обладающие более высоким темпом роста на первом году жизни, быстрее депонируют энергию, их смертность во время зимовки ниже, а нерест эффективнее. Это обеспечивает адаптивное преимущество быстрорастущим особям и закрепляется отбором (Schultz, Conover, 1997). Сравнительно крупные размеры и высокий темп роста у *S. flexuosa* Чёрного моря, обитающей в условиях сезонности, можно объяснить похожими эволюционными закономерностями.

Географическая изменчивость *S. flexuosa* обусловлена неоднородностью условий обитания в пределах бассейна Средиземного моря. Среди наиболее значимых факторов среды — температура, сезонность, продуктивность и солёность. Изучение влияния этих факторов в природных условиях

представляет значительные сложности в связи с комплексностью и многовекторностью их воздействия. Для получения надёжных выводов о роли факторов среды в формировании жизненного цикла *S. flexuosa* необходимо большое количество данных из разных участков ареала. Тем не менее в данный момент мы располагаем сведениями, чтобы дать предварительную оценку.

Согласно итогам корреляционного анализа, наиболее заметная отрицательная связь обнаруживается между максимальными размерами особей и температурой поверхности моря (табл. 3). Корреляция характеристик роста G_{init} и ϕ' , а также максимального возраста ($A_{\max}$) с SST тоже носит отрицательный характер. Похожим образом рассмотренные параметры коррелируют с солёностью. Однако двухфакторный регрессионный анализ (для SST и S) указывает, что температура заметнее влияет на максимальные размеры: $L_{\max} = 42.5 - 1.5SST + 0.16S$. Корреляция сезонности ($dSST$) и первичной продукции (PP) с основными параметрами жизненного цикла выражена слабее. Для параметров $L_{\max}$, ϕ' и $A_{\max}$ трёхфакторная регрессия (SST , PP и S ; $dSST$ исключён из анализа ввиду его мультиколлинеарности с SST) будет иметь вид соответственно: $L_{\max} = 49.4 - 1.84SST - 0.02PP + 0.23S$, $\phi' = 3.33 - 0.08SST - 0.002PP + 0.016S$ и $A_{\max} = -19.9 + 1.03SST + 0.11PP - 0.23S$. Исходя из уравнений, возможное влияние температуры на жизненный цикл *S. flexuosa* выше, чем солёности. Влияние первичной продукции при этом минимально. Таким образом, можно заключить, что чем выше температура, тем короче жизненный цикл, ниже темпы роста и размеры *S. flexuosa*. Этот вывод в значительной степени подтверждается сравнением наших данных с результатами, полученными Салеховой (1979) для спикары акватории Крыма. Среднегодовая температура поверхностных вод Чёрного моря в начале 1980-х составляла 14.9°C (Shaltout и Omstedt, 2014), что на 0.8°C ниже современных значений. Максимальная длина *S. flexuosa*, зарегистрированная в этот период, составляла 22.8 см, а L_{∞} 22 см (Салехова, 1979), что несколько выше, чем в современных условиях (соответственно 19 и 18.3 см).

Учитывая описанный выше характер изменчивости жизненного цикла *S. flexuosa*, можно предположить, что в условиях дальнейшего потепления климата у представителей популяции акватории Крыма произойдёт снижение максимальных размеров тела и темпа роста в начале жизненного цикла. Можно ожидать, что выживаемость во время зимовки и эффективность воспроизводства особей с низким темпом роста увеличатся и давление отбора на эту группу снизится. При этом возможно сокращение продолжительности жизни.

Таблица 2. Параметры уравнений Берталанфи и индексы роста *Spicara flexuosa* из различных участков ареала (для наших данных указаны 95%-ные доверительные интервалы)

Регион	Пол	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	t_0 , год	b	G_{init} , см/год	ϕ'	L_{max} , см	A_{max} , годы	Источник информации
Чёрное море: — Крым	Самки	15.69 ± 1.3	0.49 ± 0.13	-0.69 ± 0.23	2.89	7.69	2.08	15.1	4	Наши данные
	Самцы	18.30 ± 0.6	0.44 ± 0.05	-0.58 ± 0.11	3.00	8.06	2.17	22.0	7	
	Самки	17.10	0.50	-0.35		8.55	2.17	17.8	6	Салехова, 1979
	Самцы	22.00	0.29	-0.76	2.99	6.38	2.15	22.8	7	
	Самки	22.70	0.24	-2.31		2.45	2.09	20.6	7	Dalgıç et al., 2021
	Самцы	38.30	0.06	-6.38	2.97	2.30	1.95	21.8	7	
	Самки	33.50	0.13	-2.85		4.36	2.17	21.7	6	Şahin, Genç, 1999
	Самцы	27.40	0.19	-2.40		5.20	2.15	22.5	6	
Мраморное море Эгейское море	То же	20.05	0.44	-0.01		8.82	2.25	18.5	5	İsmen, 1995
	»	17.20	0.52	-1.04	3.32	8.93	2.19	18.1	4	Saygılı et al., 2016
	»	18.70	0.35	-1.98	3.06	8.47	2.27	18.8	6	Saygılı et al., 2016
	Самки	$17.1^* (18.5)$	0.31	-0.26	2.16	4.63	1.93	$13.7^* (14.9)$	4	Mater et al., 2001
— Саросский залив	Самцы	$18.3^* (19.7)$	0.25	-0.64	2.57	6.11	2.08	$15.5^* (16.8)$	4	
	Самки	19.05	0.23	-2.23		4.38	1.92			Malkav, 2002
	Самцы	23.97	0.28	-2.28		6.71	2.21			
	Самки	22.10	0.27	-1.42	3.34	5.97	2.12	15.9	3	Cengiz, Paruğ, 2021
— центральная часть Ионическое море, Патры	Самцы	20.60	0.39	-1.11	3.29	8.03	2.22	18.3	5	
	То же	21.99	0.26	-1.165	2.99	5.72	2.10	20.0	7	Soykan et al., 2010
	Самки	$16.3^* (17.7)$	0.31	-1.89	3.04	5.47	1.99	$12.4^* (13.5)$	5	Mytilineou,
	Самцы	$17.5^* (18.9)$	0.34	-1.90	3.11	6.44	2.09	$15.6^* (16.9)$	5	Parasconstantinou, 1991
Средиземное море, Тунис	То же	$24.7^* (26.7)$	0.165	-0.97	3.09	4.53	2.08	$16.9^* (18.3)$	7	Hattour et al., 1985

Примечание. Данные в таблице представлены в порядке от северных границ ареала к южным. *Авторы использовали длину тела по Смитту (FL). В скобках указаны значения TL , рассчитанные по формуле: $TL = 1.07FL + 0.25$, $R^2 = 0.99$. t_0 — условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; b — показатель степени в уравнении зависимости массы от длины. Здесь и в табл. 3: L_{∞} — асимптотическая длина общая длина (TL), k — константа скорости роста, G_{init} — начальная мгновенная скорость роста, ϕ' — индекс линейного роста, L_{max} — максимальная зарегистрированная TL , A_{max} — максимальный зарегистрированный возраст.

Таблица 3. Корреляция некоторых параметров жизненного цикла *Spicara flexuosa* с факторами среды

Фактор среды	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	G_{init} , см/год	φ'	L_{max} , см	A_{max} , годы
<i>SST</i>	-0.03	-0.18	-0.19	-0.30	-0.75	-0.26
<i>dSST</i>	0.09	0.06	0.03	0.09	0.62	0.38
<i>PP</i>	-0.26	0.08	0.03	-0.16	0.03	0.35
<i>S</i>	-0.15	-0.06	-0.06	-0.20	-0.69	-0.28

Примечание. *SST* — среднегодовая температура поверхности моря, *dSST* — разница *SST* между летним и зимним сезоном, *PP* — среднегодовая первичная продукция, *S* — солёность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена по теме государственного задания № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кожурин Е.А., Шляхов В.А., Губанов Е.П. 2018. Динамика уловов промысловых рыб Крыма в Чёрном море // Тр. ВНИРО. Т. 171. С. 157–169.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 448 с.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Салехова Л.П. 1979. Смаридовые рыбы морей средиземноморского бассейна. Киев: Наукова думка, 169 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.
- Audzijonyte A., Richards S.A., Stuart-Smith R.D. et al. 2020. Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming // Nat. Ecol. Evol. V. 4. P. 809–814. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1171-0>
- Bektas Y., Aksu I., Kalayci G. et al. 2018. Genetic differentiation of three *Spicara* (Pisces: Centranchidae) species, *S. maena*, *S. flexuosa* and *S. smaridis*: and intraspecific substructure of *S. flexuosa* in Turkish coastal waters // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 18. № 2. P. 301–311. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18_2_09
- Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) // Hum. Biol. V. 10. P. 181–213.
- Cadima E.L. 2003. Fish stock assessment manual // FAO Fish. Tech. Pap. № 393. 161 p.
- Cengiz Ö., Paruğ Ş. 2021. Growth Parameters of Blotched Picarel (*Spicara maena* Linnaeus, 1758) From Saros Bay (Northern Aegean Sea, Turkey) // Acta Nat. Sci. V. 2. № 1. P. 40–48. <https://doi.org/10.29329/actanatsci.2021.314.7>
- Dalgıç G., Ergün İ.O., Onay H., Ceylan Y. 2021. Determination of some biological characteristics and population parameters of the blotched picarel (*Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810) distributed in the Eastern Black Sea (Rize-Hopa) // Mar. Sci. Tech. Bull. V. 10. № 2. P. 142–153. <https://doi.org/10.33714/masteb.814299>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2022. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 03/2022).
- Gallucci V.F., Quinn T.J. 1979. Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model // Trans. Am. Fish. Soc. V. 108. № 1. 14–25. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1979\)108%3C14:RFA-TAS%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1979)108%3C14:RFA-TAS%3E2.0.CO;2)
- Gulland J.A. 1971. The fish resources of the ocean. West Byfleet: Fishing News (Books) Ltd., 255 p.
- Hattour A., Turki B., Zammouri N. 1985. Quelques aspects de la biologie de l'espèce *Spicara flexuosa* (Rafinesque, 1810) des eaux tunisiennes // Bull. Inst. Natl. Sci. Tech. Oceanogr. Peche Salammb. V. 12. P. 143–162 (in French).
- Imsiridou A., Minos G., Gakopoulou A. et al. 2011. Discrimination of two picarel species *Spicara flexuosa* and *Spicara maena* (Pisces: Centranchidae) based on mitochondrial DNA sequences // J. Fish Biol. V. 78. № 1. P. 373–377. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02858.x>
- İsmen A. 1995. Growth, mortality and yield per recruit model of picarel (*Spicara smaris* L.) on the eastern Turkish Black Sea coast // Fish. Res. V. 22. № 3–4. P. 299–308. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(95\)94955-P](https://doi.org/10.1016/0165-7836(95)94955-P)
- Karadurmuş U., Ustaoglu D., Aydin M. 2021. A new maximum length of the *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810 in the coastal waters of the Turkey // Turk. J. Marit. Mar. Sci. V. 7. № 1. P. 75–83. <https://doi.org/10.52998/trjmms.937882>
- Kutsyn D., Samotoy I. 2022. Age, growth, reproduction and mortality of Mediterranean sand smelt *Atherina hepsetus* (Atherinidae) from the Crimea region (the Black Sea) // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 52. Article 102235. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102235>
- Lee R.M. 1920. A review of the methods of age and growth determinations in fishes by means of scales // Fish. Invest. London. Ser. 2. V. 4. № 2. 32 p.
- Malkav S. 2002. Investigation of the biological features of the picarel (*Spicara flexuosa*, Rafinesque, 1810) distributing in İzmir Bay: MSc Thesis. İzmir: Ege Univ., 41 p.
- Manual of fisheries science. 1974. Pt. 2: Methods of resource investigation and their application. FAO Fish. Tech. Rept. № 115. 214 p.
- Mater S., Malkav S., Bayhan B. 2001. Investigation of the biological features of the picarel (*Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810) distributing in İzmir Bay // J. Fish. Aquat. Sci. V. 8. № 1–2. P. 25–32.
- McKenzie D.J., Geffroy B., Farrell A.P. 2021. Effects of global warming on fishes and fisheries // J. Fish Biol. V. 98.

№ 6. P. 1489–1492.

<https://doi.org/10.1111/jfb.14762>

Minos G., Imsiridou A., Katselis G. 2013. Use of morphological differences for the identification of two picarel species *Spicara flexuosa* and *Spicara maena* (Pisces: Centracanthidae) // *Mediterr. Mar. Sci.* V. 14. № 3. P. 26–31.

<https://doi.org/10.12681/mms.423>

Mytilineou C., Papaconstantinou C. 1991. Age and growth of *Spicara flexuosa* (Raf. 1810) in the Patraikos Gulf (Greece) // *Sci. Mar.* V. 55. № 3. P. 483–490.

Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks // *ICES J. Mar. Sci.* V. 39. № 2. P. 175–192.

<https://doi.org/10.1093/icesjms/39.2.175>

Pauly D. 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth // *Meeresforschung*. V. 28. № 4. P. 251–282.

Pauly D. 1998. Tropical fishes: Patterns and propensities // *J. Fish Biol.* V. 53. № sA. P. 1–17.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01014.x>

Pauly D., Moreau J., Prein M. 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // *ICLARM Conf. Proc.* V. 15. P. 469–479.

Ragonese S., Fiorentino F., Garofalo G. et al. 2003. Distribution, abundance and biological features of picarel (*Spicara flexuosa*), Mediterranean (*Trachurus mediterraneus*) and Atlantic (*T. trachurus*) horse mackerel based on experimental bottom-trawl data (MEDITS, 1994–2002) in the Strait of Sicily // *MedSudMed Tech. Doc.* V. 5. P. 100–114.

Şahin T., Genç Y. 1999. Türkiye'nin doğu Karadeniz kıyılarındaki izmarit balığı (*Spicara smaris* Linnaeus, 1758)'nın bazı biyolojik özellikleri // *Turk. J. Zool.* V. 23. № 1. P. 149–155 (in Turkish).

Şalcioğlu A., Gubili C., Krey G. et al. 2021. Molecular characterization and phylogeography of Mediterranean picarels (*Spicara flexuosa*, *S. maena* and *S. smaris*) along the coasts

of Turkey and the Eastern Mediterranean // *Reg. Stud. Mar. Sci.* V. 45. Article 101836.

<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101836>

Saygılı B., İşmen A., İhsanoğlu M.A. 2016. Age and growth of blotched picarel (*Spicara maena* Linnaeus, 1758) in the Sea of Marmara and Northern Aegean Sea // *EgeJFAS*. V. 33. № 2. P. 413–449.

<https://doi.org/10.12714/egejfas.2016.33.2.08>

Schultz E.T., Conover D.O. 1997. Latitudinal differences in somatic energy storage: adaptive responses to seasonality in an estuarine fish (Atherinidae: *Menidia menidia*) // *Oecologia*. V. 109. № 4. P. 516–529.

<https://doi.org/10.1007/s004420050112>

Shaltout M., Omstedt A. 2014. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea // *Ibid.* V. 56. № 3. P. 411–443.

<https://doi.org/10.5697/oc.56-3.411>

Shiraishi T., Tanaka H., Ohshimo S. et al. 2010. Age, growth and reproduction of two species of scad, *Decapterus macrostoma* and *D. macarellus* in the waters off southern Kyushu // *Jpn. Agric. Res. Q.* V. 44. № 2. P. 197–206.

<https://doi.org/10.6090/jarq.44.197>

Sokal R.R., Rohlf F.J. 1987. Introduction to Biostatistics. N. Y.: Freeman, 363 p.

Soykan O., Ilkyaz A.T., Metin G., Kinacigil H.T. 2010. Growth and reproduction of blotched picarel (*Spicara maena* Linnaeus, 1758) in the central Aegean Sea, Turkey // *Turk. J. Zool.* V. 34. № 4. P. 453–459.

<https://doi.org/10.3906/zoo-0903-29>

Vasilieva E.D., Salekhova L.P. 1983. The precision of diagnoses of the *Spicara* (Perciformes. Centranchidae) species based on osteological features // *Zool. J.* V. 62. № 7. P. 1044–1056.

Verberk W.C., Atkinson D., Hoefnagel K.N. et al. 2021. Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen // *Biol. Rev.* V. 96. № 1. P. 247–268.

<https://doi.org/10.1111/brv.12653>