

УДК 597.553.2:575.858

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ СРОКОВ НЕРЕСТА У ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ *Salmo trutta labrax* Pallas В ИСКУССТВЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

© 2011 г. А. А. Махров\*, В. С. Артамонова\*, В. С. Сумароков\*\*, А. Н. Пашков\*\*,  
С. И. Решетников\*\*, М. В. Ганченко\*\*\*, С. А. Кулян\*\*\*\*

\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071 Москва, Ленинский просп., 33

\*\*Кубанский государственный университет, 350040 Краснодар, ул. Ставропольская, 149

\*\*\*Департамент сельского хозяйства и перерабатывающей промышленности  
Краснодарского края, 350000 Краснодар, ул. Рашилевская, 36

\*\*\*\*Адлерский производственно-экспериментальный рыбоводный лососевый завод,  
354386 Краснодарский край, Сочи, с. Монастырь, ул. Партизанская

E-mail: makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2010 г.

Анализ динамики сроков созревания и нереста черноморской кумжи, выращиваемой на рыборазводных предприятиях и обитающей в естественных водотоках Северо-Западного Кавказа, показал их существенную вариабельность в зависимости от условий среды, прежде всего – от температуры. Этот факт, а также анализ литературных данных, позволили заключить, что у представителей рода благородные лососи (*Salmo*) продолжительность и сроки нерестового периода не могут использоваться как самодостаточные видовые критерии.

Рыбы, относящиеся к роду благородные лососи (*Salmo*), отличаются высокой экологической пластичностью: даже в небольшой водной системе могут сосуществовать несколько внутривидовых форм. Некоторые из них были описаны как самостоятельные виды (Gunther, 1866), однако дальнейшие исследования подтвердили видовой статус только атлантического лосося (*Salmo salar*) и кумжи (*S. trutta*), а также ряда эндемиков (*S. marmoratus*, *S. letnica*, *S. ischchan*, *S. carpio*, *S. platycephalis*) (Берг, 1962; Frost, Brown, 1967; Behnke, 1968; Дорофеева, 1998). Лишь недавно этот список пополнился еще несколькими эндемичными видами (Zerunian, Gandolfi, 1990; Delling, 2003).

Тем не менее, в работе (Kottelat, Freyhof, 2007) без каких-либо дополнительных исследований выделен еще ряд видов рода *Salmo*. Так, практически только на основе различий по месту и времени нереста авторами предложено считать самостоятельными видами *S. aphelios*, *S. balcanicus* и *S. letnica* симпатрические формы кумжи оз. Охрид на Балканском п-ове. Показательно, что генетических различий между описанными видами не обнаружено, даже при использовании такого чувствительного метода как анализ микросателлитов (Susnik *et al.*, 2006, 2007), таким образом, авторы полагают, что презиготическая репродуктивная

изоляция может служить самостоятельным критерием вида.

Цель работы – анализ динамики сроков созревания и нереста одного из подвидов кумжи – черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*, выращиваемой на рыборазводных предприятиях и обитающей в реках Северо-Западного Кавказа, и изучении возможности применения этого показателя в качестве видового критерия у благородных лососей.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы по срокам полового созревания и нереста черноморской кумжи, полученные на Адлерском производственно-экспериментальном рыбоводном лососевом заводе (АПЭРЛЗ), а также в нескольких реках Черноморского побережья Северо-Западного Кавказа – Мзымте и ее притоке Чвижепсе, Шахе, Псеуапсе, Псахо и Пшаде (рис. 1).

АПЭРЛЗ расположен на берегу р. Мзымта, в 35 км от г. Адлера. Его характеристики приведены в статье Куляна (1999). На заводе существует маточное стадо черноморской кумжи, которое формировалось в течение нескольких лет из молоди, полученной от анадромных производителей, отловленных в р. Мзымта. Этих производителей со-

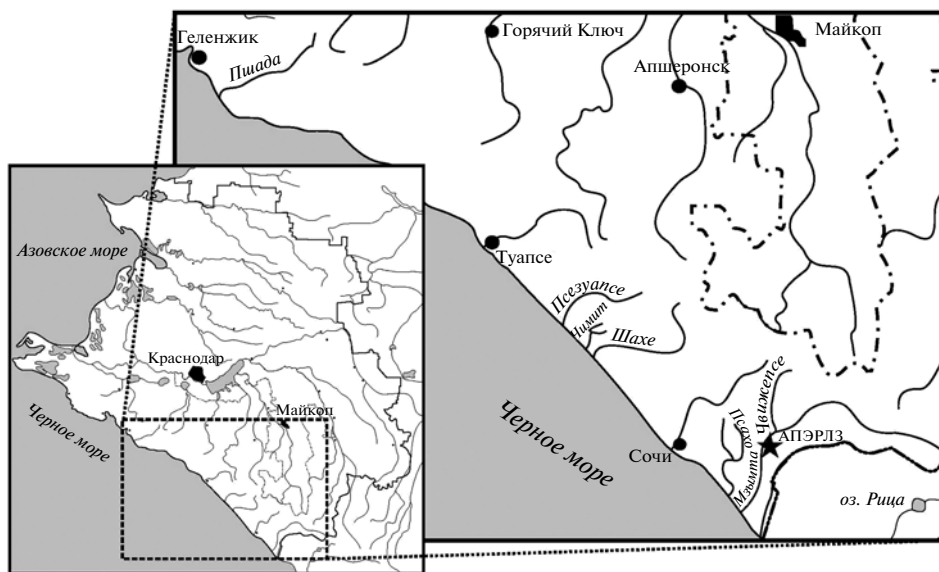


Рис. 1. Места сбора выборок. На врезке – расположение района работ на территории Краснодарского края.

держали до нереста в садках в реке, а после размножения отпускали.

В настоящее время на предприятии содержатся маточное и ремонтное стада черноморской кумжи, а также подращиваемая молодь. Мальков до достижения возраста одного года выращивают в закрытом цеху в прямоточных бассейнах объемом около 640 л, а затем пересаживают в бассейны ИЦА-2 (Россия) с круговым течением объемом 1900 л, размещенные под навесом, либо выпускают в реки Мзымту и Шахе.

При выращивании ремонтного стада используют гранулированные комбикорма (в соответствии с возрастом и навеской рыб), в период созревания кормление прекращают, а самцов и самок содержат раздельно.

В ходе исследования мы фиксировали время нереста самок кумжи генераций 1999 г. и 2000 г., выращенных на АПЭРЛЗ, и их матерей – диких самок, нерестившихся в 1999 г. и 2000 г. Кроме того, 27–28 сентября 2003 г. был выполнен биологический анализ 29 рыб (10 самцов, 19 самок) генерации 2000 г.

Кроме заводских нами были изучены рыбы, отловленные в реках, впадающих в Черное море. Гидрологические характеристики последних приведены в работах (Борисов, 2005; Решетников, Пашков, 2009). В анализ не были включены пойманые в реках сеголетки и рыбы заводского происхождения. Последних отличали от “диких” по искривленным вследствие некроза лучам плавни-

ков (Домбровский, Усик, 2001). Возраст диких рыб определялся одним оператором по чешуе.

Основные биологические характеристики изученных диких и заводских особей черноморской кумжи, объем изученных выборок и даты их отлова указаны в табл. 1. Отлов черноморской кумжи из-за редкости этой формы ограничен, поэтому нами собраны выборки относительно небольшого объема. У основной части рыб определяли длину до выемки хвостового плавника (длину по Смитту (АС)). У рыб с поврежденным хвостовым плавником АС не определяли, используя длину тела до конца чешуйного покрова (AD). Степень зрелости гонад рыб оценивали по шкале, предложенной Мурза и Христофоровым (1991). У всех рыб стадию зрелости гонад определял один оператор.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Самки генерации 1999 г., полученные от диких производителей, но выращенные на АПЭРЛЗ, впервые начали нереститься зимой 2002–2003 гг., т.е. на третьем году жизни. Нерестовая кампания растянулась до конца весны (табл. 2). В январе–мае 2003 г. у части созревших самок икра не была отобрана, поэтому число рыб, созревших в этот период, было даже большим, чем указано в табл. 2. В начале июня 2003 г. нами была вскрыта погибшая самка на пятой стадии зрелости гонад.

В сентябре 2003 г. заводские самки генерации 2000 г. находились на стадиях зрелости гонад от 2–3-й до 4-й, самцы – на 2-й и 4-й (табл. 3). В период с декабря 2003 г. по июнь 2004 г. происходило

**Таблица 1.** Характеристика изученных выборок черноморской кумжи

Место, дата сбора	Пол	Возраст	<i>n</i>	Длина АС, мм	Длина АД, мм	Масса, г
АПЭРЛЗ, 27–28.09.03 г.	Самцы	2+	10	–	380–442 (409)	765–1265 (976)
	Самки	2+	19	–	387–456 (424.4)	855–1320 (1060.6)
р. Мзымта, 25.09.03 г.	Самцы	1+	2	92–103 (97.5)	84–94 (89)	7.9–10.8 (9.35)
		2+	1	138	128	26.2
	Самки	1+	3	91–114 (103.3)	84–106 (95.7)	8.2–14.6 (11.53)
		2+	6	129–158 (143.3)	119–147 (133.2)	20.5–39.5 (30.33)
Там же 05.10.04 г. р. Чвижепсе, 24.09.06 г.	Самец	3+	1	246	227	154.7
	Самцы	2+	4	142–169 (153.8)	130–156 (141.8)	34.1–52.2 (41)
		3+	5	176–213 (200.6)	162–196 (184.8)	64.7–111.4 (87.7)
	Самки	2+	4	150–161 (155)	139–149 (143.8)	35.4–43.8 (39.2)
3+		9	175–230 (197.4)	160–212 (181.4)	59.4–130.9 (86.9)	
р. Псахо, 08.09.06 г. р. Шахе, 29.09.03 г.	Самцы	1+	2	136–146 (141)	126–134 (130)	27.1–32.5 (29.8)
	Самцы	1+	4	153–200 (172.8)	142–186 (159.8)	34.7–70.6 (52.2)
	Самки	1+	5	162–196 (177)	150–181 (164.2)	41.7–65.6 (50.36)
Там же 06.10.04 г.	Самцы	1+	1	104	96	12.7
		2+	2	168–197 (182.5)	157–184 (170.5)	40.6–72.1 (56.35)
Псезуапсе, 14.09.06 г.	Самцы	2+	9	162–192 (178.1)	149–178 (164.4)	44.8–70.8 (59.39)
		3+	1	212	195	93.3
	Самки	2+	2	181–198 (189.5)	167–183 (175)	64.2–85 (74.6)
		3+	3	190–213 (201.7)	176–198 (187.3)	75.5–114.4 (89.6)
р. Пшада, 21.09.05 г.	Самцы	1+	3	153–183 (167.7)	142–171 (156)	35.3–58.3(47.8)
	Самки	1+	6	154–175 (165.3)	144–164 (154.2)	35.6–50.6 (43.52)

Примечание. Для длины и массы даны минимальное и максимальное значения и средняя (в скобках), *n* – объем выборки, экз. (для табл. 1, 3).

**Таблица 2.** Время созревания и количество созревших диких самок черноморской кумжи из р. Мзымта (1999 г. и 2000 г.) и самок, выращенных на АПЭРЛЗ (2002–2003 гг.)

Группа	Ноябрь	Декабрь	Март	Апрель	Май
Дикие самки	1	6	0	0	0
Самки, выращенные на АПЭРЛЗ	0	13	5	6	6

созревание рыб обеих изученных генераций (1999 г. и 2000 г.), пик нереста пришелся на январь. Из-за недостатка бассейнов производители были перемешаны, и определить время нереста для каждой генерации отдельно не удалось.

В сентябре–октябре гонады диких жилых рыб из рек Мзымты, Шахе, Чвижепсе, Псезуапсе и Псахо находились на 2, 3–4, 4 и 5-й стадиях зрелости (табл. 3). “Дикие” производители анадромной формы кумжи, отловленные для рыбоводных целей в р. Мзымта, созрели в ноябре–декабре (табл. 2).

Наименее развитыми были гонады у диких рыб, пойманных в сентябре 2005 г. в р. Пшада

(табл. 3). Отметим, что этот год был аномальным – из-за сухого лета воды в р. Пшаде было очень мало, и жилая форма кумжи держалась в глубокой яме вблизи устья ручья с родниковым питанием.

Каковы же возможные причины отличий в сроках созревания и нереста “заводской” и дикой черноморской кумжи, а также особей разных популяций?

Кумжа образует несколько внутривидовых форм, наиболее распространенными из которых являются проходная (анадромная) и жилая (резидентная). Последняя (особенно самцы) активно участвует в нересте проходных особей своего вида, т.е. две указанные формы могут составлять

**Таблица 3.** Распределение изученных рыб по стадиям зрелости

Пол	Дата	Место поимки	Возраст, лет	n	Распределение рыб по стадиям зрелости, %					
					2-я	2–3-я	3-я	3–4-я	4-я	5-я
Самцы	IX.2003 г.	р. Мзымта	1+	2	100	0	0	0	0	0
			2+	1	100	0	0	0	0	0
	X.2004 г.	р. Шахе	3+	1	0	0	0	0	100	0
	IX.2003 г.		1+	4	50	0	0	25	25	0
	X.2004 г.	р. Чвижепсе	1+	1	0	0	0	0	0	100
	IX.2006 г.		2+	2	100	0	0	0	0	0
	IX.2006 г.	р. Псезуапсе	2+	4	0	0	0	0	100	0
			3+	5	0	0	0	0	100	0
	IX.2006 г.	р. Псахо	2+	9	33	0	0	11	56	0
			3+	1	0	0	0	0	100	0
IX.2005 г.	р. Пшада	1+	2	0	0	0	0	100	0	
IX.2003 г.	р. Пшада	1+	3	0	0	67	33	0	0	
IX.2003 г.	АПЭРЛЗ	2+	10	60	0	0	0	40	0	
Самки	IX.2003 г.	р. Мзымта	1+	3	100	0	0	0	0	0
			2+	6	100	0	0	0	0	0
	IX.2003 г.	р. Шахе	1+	5	100	0	0	0	0	0
			IX.2006 г.	2+	4	50	0	0	0	50
	IX.2006 г.	р. Чвижепсе	3+	9	0	0	0	0	100	0
			IX.2006 г.	2+	2	0	0	0	0	100
	IX.2006 г.	р. Псезуапсе	3+	3	0	0	0	33	67	0
			IX.2005 г.	р. Пшада	1+	6	66	17	17	0
	IX.2003 г.	АПЭРЛЗ	2+	19	0	5	47	32	16	0

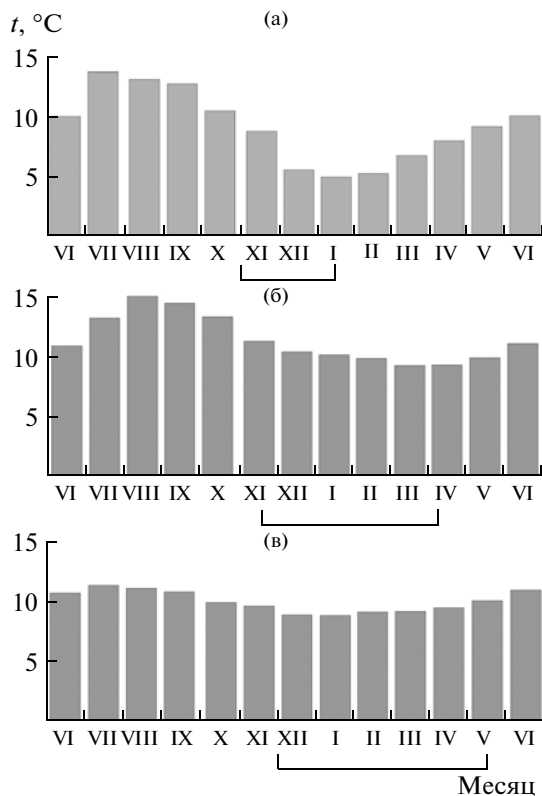
единую популяцию. Самовоспроизводящиеся популяции жилой формы кумжи встречаются лишь на тех участках водных систем, куда по каким-то причинам не заходят анадромные рыбы (Барач, 1962; Кузицин, 1997; Klements *et al.*, 2003; Павлов, Савваитова, 2008; Туниев, 2008).

Как для анадромной, так и для жилой форм кумжи обычно характерен осенний нерест. Лишь изредка он затягивается до середины января (Menzies, 1936). У некоторых самцов сперматозоиды сохраняют оплодотворяющую способность вплоть до весны, но икра самок, не отнерестившихся осенью, весной уже не способна к развитию (Scrochowska, 1969).

Судя по нашим данным (табл. 2, 3) и имеющимся в литературе сведениям (Мурза, Христофоров, 1988 и др.), сроки нереста анадромных и резидентных особей черноморской кумжи в р. Мзымта и большинстве других черноморских рек России не отличаются от типичных для вида.

Эти данные подтверждаются и сведениями местных жителей, хотя один из опытных рыболовов-любителей сообщил, что в верховьях притоков р. Мзымты есть форма кумжи, нерестящаяся в августе.

Однако созревание самок из р. Пшада в сравнении с другими водотоками несколько задерживалось. У производителей из маточного стада на АПЭРЛЗ сроки наступления готовности к нересту значительно расширились в сторону весеннего периода (табл. 2). Этот факт отмечен нами сразу у двух генераций кумжи, выращиваемой на этом хозяйстве. Растягивание сроков созревания и нереста черноморской кумжи в направлении весенних месяцев ежегодно отмечается и на другом рыболовном хозяйстве — Федеральном государственном унитарном предприятии (ФГУП) “Адлер”. Нерест там идет с ноября по начало апреля (Бабий и др., 2002; Никандров, Шиндавина, 2007; сообщение В.А. Янковской) (рис. 2).



**Рис. 2.** Годовой ход температур в р. Мзымта (а), в бассейнах ФГУП “Адлер” (б) (Никандров и др., 2002) и АПЭРЛЗ (в). По оси абсцисс – период нереста кумжи (Мурза, Христофоров, 1988; Бабий и др., 2002; Никандров, Шиндавина, 2007).

Анализ литературных данных свидетельствует о наследуемости времени нереста у некоторых видов лососевых рыб (Heggberget, 1988; Никандров и др., 2002). В то же время показано, что гены, контролирующие сроки нереста, сформировались еще до удвоения генома, сопровождавшего возникновение лососевых рыб (O'Malley *et al.*, 2002). Таким образом, весьма вероятно, что подобные гены – регуляторы созревания – имеются у всех видов лососевых. Однако в некоторых изученных нами случаях (АПЭРЛЗ) растягивание сроков созревания и времени нереста произошло практически в течение одного поколения у большинства особей определенной группы, поэтому говорить о генетической природе явления не приходится: здесь налицо влияние среды обитания.

Как известно, помимо генотипа, на сроки нереста рыб влияет целый ряд факторов среды (Lam, 1983; Кошелев, 1984). Например, наступление нереста у лососевых рыб в значительной степени определяется фотопериодом (Bromage *et al.*, 1989). Однако, растягивание сроков и сдвиг нереста к весне, хотя и в меньшей степени, наблюда-

лись у производителей черноморской кумжи и на ФГУП “Адлер”. На этом хозяйстве рыбы содержатся в бассейнах без навесов и световой режим не отличается от естественного.

Растягивание сроков и сдвиг нереста к весне у производителей кумжи, выращенных на АПЭРЛЗ, связано, вероятно, с тем, что водоснабжение этого хозяйства осуществляется за счет родниковой воды. На ФГУП “Адлер” рыб содержат на воде из подруслового потока р. Мзымта. В результате на рыбободных заводах температуры, необходимые для активизации созревания половых продуктов, достигаются позже, чем в реке, а сезонные изменения температуры воды выражены намного слабее (рис. 2).

Судя по всему, именно эти особенности температурного режима во многом определяют замедленное и менее дружное созревание заводских производителей. При этом на АПЭРЛЗ ход температур сильнее отличается от естественного, чем на ФГУП “Адлер” (рис. 2), и потому изменение сроков нереста выражено здесь более отчетливо. Некоторая задержка развития гонад у диких рыб из р. Пшада, очевидно, также была связана с тем, что они в течение лета находились в холодной родниковой воде.

Наше заключение вполне согласуется с литературными данными. Например, показано, что в верховьях рек, где вода охлаждается быстрее, кумжа начинает нереститься раньше, чем в низовьях (Турянин, 1982; Якимов, Хатухов, 2002). В реках России с родниковым питанием нерест резидентной формы кумжи происходит в январе–марте (Время нереста ... , 1893; Селегененко, 1964). Размножение кумжи в холодных ручьях гор Таурас (Турция) приходится на раннюю весну (Whittall, 1967). В горном ручье с артезианским питанием в Испании у кумжи нерестовый период растянут с декабря по апрель (Gortazar *et al.*, 2007) – по срокам нереста это почти полный аналог кумжи АПЭРЛЗ.

Задерживается нерест и у кумжи, обитающей в холодных горных озерах Кавказа. Так, некоторые особи из Табисцхурского озера мечут икру в феврале (Каврайский, 1896), в это же время нерестится и кумжа *S. t. ezenami* оз. Эйзенам (Саидов, Магомедов, 1989). С конца ноября до начала февраля нерестится кумжа оз. Паравани (Барач, 1964). Кумжа оз. Висоваско (Visovasco) на Балканском п-ове (описана как эндемичный вид *S. visovacensis*) нерестится в местах впадения и истока из озера протекающей через него р. Крка (Kрка) в декабре и январе, а в самом озере, по опросным данным, в марте и апреле (Taler, 1948).

Весенний нерест описан у “майской форели” *S. schiffermulleri*, обитавшей в горных озерах верховьев Дуная (Neckel, Kner, 1858). Карпион *S. carpio*, живущий горном оз. Гарда (Италия), нерестится зимой и летом, причем некоторые особи созревают дважды в год (Melotto, Alessio, 1990). Формы с зимним и весенне-летним нерестом есть у севанской *S. ischchan* (Савваитова и др., 1989) и охридской *S. letnica* (Soric, 1990) форелей. Сроки нереста одной из форм ишхана — боджака, сдвинулись с октября—ноября на январь—февраль и даже март, когда ее нерестилища обсохли, и она стала нереститься на больших глубинах (Смолей, 1966).

Особый интерес представляют форели из горного оз. Поста-Фибрено в Италии. Температура воды здесь почти постоянна в течение года и составляет около 10°C (Zerunian, 2002). При этом в озере обитает две формы форели: одна нерестится в декабре—январе, другая — в феврале—марте (Gibertini *et al.*, 1990). Первая форма описана как эндемичный вид *S. fibreni* (Zerunian, Gandolfi, 1990).

Данные о зависимости времени нереста от температуры воды имеются и для других лососевых рыб, в частности, для атлантического лосося (Владимирская, 1960; Johnston *et al.*, 1992; Pankhurst, King, 2010). У этого вида отмечены различия по времени нереста для верховьев и низовьев рек (Webb, McLay, 1996), а плавное, без выраженных пиков, сезонное изменение температуры воды приводит к задержке нереста у производителей этого вида (Дихнич, 2004). У радужной форели, выращенной на более теплой воде, нерест начинается раньше, на более холодной — позже (Христофоров, Мурза, 1988; Scott, 1990; Pankhurst, King, 2010).

Наши исследования и анализ литературных данных показывают, что сроки нереста у представителей рода благородные лососи могут существенно варьировать под влиянием условий среды. Нерест в совершенно разные сезоны (дважды в течение года) возможен даже в ходе онтогенеза одной особи, как это отмечено у карпиона (Melotto, Alessio, 1990).

По наблюдениям авторов нерест черноморской кумжи за счет фенотипической пластичности может растягиваться с ноября по апрель (т.е. на полгода), при этом потомство вполне жизнеспособно. Время нереста этих особей перекрывается со временем нереста всех трех “новых” видов охридской форели, нерестящихся с октября по январь, с января по февраль и с мая по июль (Soric, 1990).

Таким образом, есть все основания полагать, что и время созревания описанных как самостоятельные виды охридских форелей *S. aphelios*, *S. balcanicus* и *S. letnica* в значительной степени определяется температурными условиями, а “дискретность” времени их нереста возникает за счет наличия немногих нерестилищ с различающимися абиотическими условиями. Созревание форелей из оз. Охрид, видимо, не дискретно — для каждой из форм характерны многочисленные особи, созревающие в конце нормального нерестового сезона или даже позже (Soric, 1990). Возможно, эти особи “не вписываются” в условия данного нерестилища. Наличия таких рыб и следует ожидать, если время нереста определяется средой, а не генетической адаптацией к конкретному нерестилищу.

Высокой изменчивости подвержены и места нереста некоторых лососевых рыб, поскольку, как показывают эксперименты, место будущего нереста лососевых обычно определяется в результате запоминания молодью того участка водоема, откуда она уходит на нагул (Stabell, 1984). Так, например, было показано, что хотя одна из форм севанской форели — зимний бахтак — нерестится в оз. Севан, ее молодь, выпущенная в приток этого озера, возвращается на нерест именно в этот водоток (Владимиров, 1942). Как упоминалось выше, другая форма севанской форели, боджак, стала нереститься на глубинах, когда ее нерестилища на мелководьях озера обсохли (Смолей, 1966). Следует отметить, что хоминг у кумжи не так строг, как у других лососевых, и нерестовая миграция рыб не в ту реку, где они родились (стрэинг), отмечается регулярно (Махров и др., 1999).

Только различия в сроках или местах нереста каких-либо форм благородных лососей не дает оснований считать их разными видами, особенно если указанные отличия не подтверждены важнейшими видовыми критериями — генетическим и морфологическим.

Например, диагностический признак *S. aphelios* (форма из оз. Охрид, нерестящаяся в мае—июне) согласно работе (Kottelat, Freyhof, 2007) — оранжевый цвет мяса. Как известно, цвет мяса рыбы во многом определяется ее пищевыми объектами, и менее устойчивый признак трудно себе представить.

Данные о различиях в частотах гаплотипов митохондриальной ДНК между зимне- и летненерестующей формами охридской форели, описанными соответственно как *S. letnica* и *S. aphelios*, были получены при изучении чрезмерно вариабельного участка мтДНК (3' конца контрольного

региона) и не должны учитываться в эволюционных и популяционных исследованиях (Susnik *et al.*, 2006, 2007). Отмеченные небольшие различия между зимне- и летнерестующими формами по частотам аллелей одного из аллозимных локусов (Wilson, 2004), возможно, являются следствием отбора.

Таким образом, очевидно, что у представителей рода благородные лососи (*Salmo*) продолжительность и сроки нерестового периода не могут использоваться как самодостаточные видовые критерии.

Авторы благодарны сотрудникам Сочинского национального парка за помощь в сборе материала, а также А.В. Дихничу, Е.А. Дорофеевой, К.В. Кузищину, М.В. Мине, И.Г. Мурза, В.Я. Никандрову, Д.С. Павлову, О.Л. Христофорову, Н.И. Шиндавиной и В.А. Янковской за обсуждение вопросов, затронутых в работе.

Финансовую поддержку оказывали программа Президиума РАН “Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение” (проекты 2.3.1 и 23-П), РФФИ и администрация Краснодарского края (гранты №№ 05-04-49232, 06-04-96735, 11-04-00-69-7-а).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабий В.А., Янковская В.А., Никандров В.Я., Шиндавина Н.И. Разведение черноморского лосося в заводских условиях — перспективный путь восстановления его численности // Рыб. хоз-во. Сер. Актуальные науч.-техн. проблемы отрасли. 2002. Вып. 2. С. 59–63.
- Барач Г.П. Черноморская кумжа (лосось-форель). Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 1962. 112 с.
- Барач Г.П. Озерные водоемы Грузии и их рыбохозяйственное значение. Тбилиси: Сабчота Сакартвело, 1964. 192 с.
- Берг Л.С. Обзор распространения пресноводных рыб Европы // Избр. тр. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 5. С. 238–319.
- Борисов В.И. Реки Кубани. Краснодар: Кубан. кн. изд-во, 2005. 120 с.
- Владимиров В.И. Об изменении в экологии нереста у севанских форелей // Изв. Арм. фил. АН СССР. 1942. № 34. С. 157–163.
- Владимирская М.И. Зависимость нереста семги в реке Печоре от гидрологических условий // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 16. С. 111–120.
- Время нереста форели // Вестн. рыбопром-сти. 1893. № 56. С. 2–33.
- Дихнич А.В. Биологические основы формирования маточных стад атлантического лосося *Salmo salar* L. в заводских условиях: Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 2004. 24 с.
- Домбровский К.Ю., Усик М.В. Результаты выпусков молоди кумжи в реки Ленинградской области // Биоразнообразии Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 37 сентября 2001 г. Петрозаводск, 2001. С. 5–6.
- Дорофеева Е.А. Систематика и история расселения европейских лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 4. С. 437–447.
- Каврайский Ф.Ф. Лососевые (Salmonidae) Кавказа и Закавказья. вып. 1. Тифлис: Типогр. канц. Главного начальствующего гражданского частую на Кавказе, 1896. 88 с.
- Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 307 с.
- Кузищин К.В. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1997. 17 с.
- Кулян С.А. Черноморский лосось не исчезнет // Рыбоводство и рыболовство. 1999. № 1. С. 17–18.
- Махров А.А., Кузищин К.В., Новиков Г.Г. Генетическая дифференциация кумжи (*Salmo trutta* L.) побережья пролива Великая Салма (Белое море) // Генетика. 1999. Т. 35. № 7. С. 969–975.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Некоторые проблемы воспроизводства черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. реки Мзымты и закономерности ее полового созревания // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып. 276. С. 147–159.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи (Методические указания). Л.: ГосНИОРХ; Физиол. НИИ ЛГУ, 1991. 102 с.
- Никандров В.Я., Шиндавина Н.И. Характеристика черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*, выращенной в заводских условиях // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 2. С. 238–246.
- Никандров В.Я., Шиндавина Н.И., Бабий В.А. и др. Характеристика породы радужной форели Адлер и перспективы ее использования // Рыб. хоз-во. Сер. Актуальные науч.-техн. проблемы отрасли. 2002. Вып. 2. С. 33–58.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Решетников С.И., Пашков А.Н. Экосистемы малых рек Черноморского побережья Северо-Западного Кавказа. Краснодар: Биотех-Юг, 2009. 152 с.
- Савваитова К.А., Дорофеева Е.А., Маркарян В.Г., Смолей А.И. Форели озера Севан. Л.: ЗИН АН СССР, 1989. 180 с.
- Саидов Ю.С., Магомедов Г.М. Сравнительно-морфологические основы систематики форелей и каспийского лосося. М.: Наука, 1989. 108 с.
- Селегененко Н.В. К познанию экологии и биологии ручьевой форели Центрального Кавказа // Сб. работ

- мол. уч. Сев.-Осетинского с.-х. ин-та. 1964. Вып. 1. С. 300–306.
- Смолей А.И. Плодовитость севанских форелей // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6. Вып. 1. С. 77–83.
- Туниев С.Б. Экзотермные позвоночные Сочинского национального парка: таксономический состав, зоогеография и охрана: Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2008. 24 с.
- Якимов А.В., Хатухов А.М. Высотный аспект в характере нереста ручьевой форели (*Salmo trutta* morpho *fario* L.) на Центральном Кавказе // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Матер. XV Межреспубл. науч.-практ. конф. Краснодар, 19 апреля 2002 г. Краснодар, 2002. С. 162–163.
- Behnke R.J. A new subgenus and species of trout, *Salmo* (*Platysalmo*) *platycephalis*, from southcentral Turkey, with comments on the classification of the subfamily Salmonidae // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 1968. Band 66. P. 1–15.
- Bromage N., Randall C., Duston J. et al. The environmental control of spawning in salmonids // Proc. of the satel. symp. on applicat. of comparat. endocrinol. to fish cult. Almuncar, Granada, Spain, May 2223, 1989 г. / Eds Garrillo M., Zanuy S., Planas J. Barcelona, 1989. P. 47–57.
- Delling B. Species diversity and phylogeny of *Salmo* with emphasis on southern trouts (Teleostei, Salmonidae): Doct. dis. Stockholm: Dep. Zool. Stockh. Univ., 2003. 25 p.
- Frost W.E., Brown M.E. The trout. L.: Collins, 1967. 286 p.
- Gibertini G., Ceccarelli E., Zerunian S. Contributo alla conoscenza della riproduzione delle trote indigene nel lago di Posta Fibreno (Lazio) (Osteichthyes, Salmonidae) // Riv. Idrobiol. 1990. V. 29. № 1. P. 247–267.
- Gortazar J., Garcia de Jalon D., Alonso-Gonzales C. et al. Spawning period of a southern brown trout population in a highly unpredictable stream // Ecol. Freshwater Fish. 2007. V. 16. P. 515–527.
- Gunter A. Catalogue of the in the British Museum. L.: Print. Trustees. 1866. V. VI. 368 p.
- Heckel J., Kner R. Susswasserfische der Osterreichischen Monarchie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1858. 388 p.
- Heggberget T.G. Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. V. 45. P. 845–849.
- Johnston C.E., Hambrook M.J., Gray R.W., Davidson K.G. Manipulation of reproductive function in Atlantic salmon (*Salmo salar*) kelts with controlled photoperiod and temperature // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 2055–2061.
- Klements A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Fresh. Fish. 2003. V. 12. P. 1–59.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany, 2007. 646 p.
- Lam T.L. Environmental influences on gonadal activity in fish // Fish Physiol. V. IX. Part B. N. Y.: Acad. Press, 1983. P. 65–116.
- Melotto S., Alessio G. Biology of carpione, *Salmo carpio* L., an endemic species of Lake Garda (Italy) // J. Fish Biol. 1990. V. 37. № 5. P. 687–698.
- Menzies W.J.M. Sea trout and trout. L.: Edward Arnold, 1936. 230 p.
- O'Malley K.G., Sakamoto T., Danzmann R.G., Ferguson M.M. Quantitative trait loci for spawning date and body weight in rainbow trout: testing for conserved effects across ancestrally duplicated chromosomes // J. Heredity. 2002. V. 94. № 4. P. 273–284.
- Pankhurst N.W., King H.R. Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture // J. Fish Biol. 2010. V. 76. P. 69–85.
- Scott A.P. Salmonids // Reproductive seasonality in teleosts: Environmental influences / Eds Munro A.D., Scott A.P., Lam T.J. Boca Raton (Fla): CRC Press, 1990. P. 33–51.
- Scrochowska S. Migrations of the sea trout (*Salmo trutta* L.), brown trout (*Salmo trutta m. fario* L.) and their crosses. Part I // Pol. Arch. Hydrobiol. 1969. V. 16. № 2. P. 125–140.
- Soric V. Salmonids in the Ohrid–Drim–Skadar system // Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 1990. V. 54. № 4. P. 305–319.
- Stabell O.B. Homing and olfaction in Salmonids: a critical review with special reference to the Atlantic salmon // Biol. Rev. 1984. V. 59. P. 333–388.
- Susnik S., Knizhin I., Snoj A., Weiss S. Genetic and morphological characterization of a Lake Ohrid endemic, *Salmo* (*Acantholingua*) *ohridanus* with a comparison to sympatric *Salmo trutta* // J. Fish Biol. 2006. V. 68. Suppl. A. P. 2–23.
- Susnik S., Snoj A., Wilson I.F. et al. Historical demography of brown trout (*Salmo trutta*) in the Adriatic drainage including the putative *S. letnica* endemic to Lake Ohrid // Mol. Phyl. Evol. 2007. V. 44. P. 63–76.
- Taler Z. Visovačka jezerska pastrva (*Salmo visovacensis* n. sp.) // Glasnik biologiske sekcije. Hrvatsko prirodoslovno drustvo. 1948. Serija II/B. T. 2/3. P. 118–158.
- Турачин И.И. Рыби Карпатських водоем. Ужгород: Карпати, 1982. 144 с.
- Webb J.H., McLay H.A. Variation in the time of spawning of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and its relationships to temperature in the Aberdeenshire Dee, Scotland // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. V. 53. № 12. P. 2739–2744.
- Whittal H.M. Trout in Turkey // Salmon Trout Mag. 1967. V. 179. P. 50–53.
- Wilson I. Low genetic variability in the summer Koran (*Salmo letnica aestivalis* Stefanovic) of Lake Ohrid // Alb. J. Nat. Techn. Sci. 2004. № 16. P. 3–13.
- Zerunian S. Iconography of Italian inland water fishes. Modena: Istituto Nazionale per la Fauna Selvatica “Alessandro Ghigi”, 2002. 263 p.
- Zerunian S., Gandolfi G. *Salmo fibreni* n.sp. (Osteichthyes, Salmonidae) endemica nel bacino del Fibreno (Italia Centrale) // Riv. Idrobiol. 1990. V. 29. № 1. P. 521–532.



## Variation in the Timing of Spawning of the Black Sea Brown Trout *Salmo trutta labrax* Pallas under Artificial and Natural Conditions

A. A. Makhrov<sup>a</sup>, V. S. Artamonova<sup>a</sup>, V. S. Sumarokov<sup>b</sup>, A. N. Pashkov<sup>b</sup>,  
S. I. Reshetnikov<sup>b</sup>, M. V. Ganchenko<sup>c</sup>, and S. A. Kulyan<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia  
e-mail: makhrov12@mail.ru

<sup>b</sup> Kuban State University, ul. Stavropol'skaya 149, Krasnodar, 350040 Russia

<sup>c</sup> Department of Agriculture and Processing Industry of Krasnodar Krai, ul. Rashpilevskaya 36, Krasnodar, 350000 Russia

<sup>d</sup> Adler Experimental Production Salmon Breeding Plant, ul. Partizanskaya,  
Monastyr' village, Sochi, Krasnodar krai, 354386 Russia

Received April 16, 2010

Analysis of the maturation and spawning times of the Black Sea brown trout bred at the fish-farming plants and inhabiting natural waterways of the Northwestern Caucasus has demonstrated a considerable variation depending on environmental conditions, first and foremost, temperature. This fact, as well as the analysis of literature data, suggests that the duration and timing of the spawning season cannot be used as self-sufficient criteria for identifying species of the genus *Salmo*.