

УДК 597.553.2:575.858

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ (*SALMO TRUTTA LABRAX*) РЕКИ МЗЫМТЫ КАК ПРОЯВЛЕНИЕ ПЛАСТИЧНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА

© 2018 г. А.А. Махров^{1,2}, В.С. Артамонова^{1,2}, И.Г. Мурза³, А.Н. Пашков⁴, М.В. Пономарева⁵,
С.И. Решетников⁶, О.Л. Христофоров³

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

²Институт биофизики Сибирского отделения РАН,
Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»,
660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 50

³Санкт-Петербургский государственный университет 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб. д. 7/9

⁴Краснодарское отделение ФГБНУ «Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства»,
350000, г. Краснодар, ул. Гоголя, 46

⁵Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова 119991, г. Москва, ГСП-1, Ленинские горы

⁶Кубанский государственный университет 350040, г. Краснодар, ул. Ставропольская, 149
e-mail: makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 05.11.2016 г.

Окончательный вариант получен 09.03.2017 г.

Популяции кумжи реки Мзымты и её притоков включают проходных особей (в основном самок) и жилых особей (в основном самцов). Некоторые жилые самцы в бассейне Мзымты достигают половой зрелости уже на втором году жизни, а жилые самки созревают на третьем или четвёртом году жизни. Максимальный возраст жилых рыб в исследованных выборках – 4+. Миграция проходной кумжи в море происходит в возрасте 1+, 2+ или 3+. На местах морского нагула будущие производители проводят 1, 2, 3 или 4 года. Особенностью популяции является то, что смолты уходят в море не только весной, но и осенью. Один смолт был обнаружен на участке реки выше плотины, куда производители проходной кумжи не поднимаются; это означает, что способность к миграции в море длительное время сохраняется в популяциях, представленных только жилыми особями кумжи. Разнообразие жизненных циклов и экологических форм в популяциях черноморской кумжи не меньше, чем в популяциях кумжи северной и западной Европы. Сопоставление полученных данных с литературными позволяет сделать вывод о высокой пластичности онтогенеза черноморской кумжи.

Ключевые слова: лососевые, кумжа, форель, онтогенез, миграции, созревание, фенотипическая пластичность, гонады, смолты

DOI: 10.7868/S0475145018020064

ВВЕДЕНИЕ

Популяции кумжи, обитающие в бассейнах Чёрного и Каспийского морей, отличаются высоким морфологическим (монографии: Каврайский, 1896–97; Саидов, Магомедов, 1989; Дорофеева, 1999; Кулиев, 2005; Пипоян, 2012) и генетическим (Осинов, 1988; Рухкян, 1989; Togan et al., 1995; Осинов, Берначе, 1996; Bernatchez, 2001; Холод и др., 2004; Bardakci et al., 2006; Turan et al., 2009; Vega et al., 2011; Небесихина и др., 2013) разнообразием. Это разнообразие служит основанием для предположения о том, что Понто–Каспий является местом возникновения кумжи (Рухкян, 1989), тем более, что на Кавказе найдены ископаемые

представители этого вида и близких форм рода *Salmo* (Пипоян, 2012).

К сожалению, особенности онтогенеза кумжи Понто–Каспия остаются плохо изученными: основное внимание современных исследователей жизненных стратегий обращено на популяции кумжи северной и западной Европы (монографии и обзоры: Baglinière, Maisse, 1999; Китаев и др., 2005; Harris, Milner, 2006; Jonsson, Jonsson, 2011; Махров, 2013).

Между тем, кроме теоретического интереса, исследование кумжи бассейнов Чёрного и Каспийского морей имеет и большое прикладное значение, поскольку ряд её внутривидовых форм занесён в «Красную книгу Российской Федерации» (2001).

Для правильной организации мероприятий по охране и восстановлению популяций кумжи, в том числе её искусственного воспроизводства, крайне важно знать особенности онтогенеза и структуру популяций разводимых рыб.

Цель настоящей работы – изучение пластичности онтогенеза кумжи бассейна реки Мзымты – крупнейшей реки российского побережья Чёрного моря. Статья дополняет и обобщает ранее опубликованные данные (Мурза, Христофоров, 1988; Махров и др., 2011).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Краткое описание реки. Протяжённость Мзымты составляет 89 км. Средний расход воды – 46,5 м³/с, средний уклон – 2,7%, площадь водосбора – 885 км². Значительная часть водосборного бассейна находится в горной местности, средняя высота которой равняется 1309 м. Температура воды в реке колеблется от 2,8⁰С (февраль) до 12,1⁰С (август). Ложе реки в верховьях составляют крупные камни, в низовьях – галька и гравий. Часть русла пролегает в ущельях, промытых в скальных породах. Гидрологический режим характеризуется значительными колебаниями уровня воды с наиболее сильными паводками в апреле–мае, когда расход воды может достигать 764 м³/с (Кулян, 2000; Борисов, 2005; Решетников, Пашков, 2009б).

Многие годы река Мзымта подвергается интенсивному антропогенному воздействию. В 1949 г. начала работать Краснополянская ГЭС, плотина которой перекрыла доступ проходным

производителям кумжи в верховья реки (рис. 1) (Алексеевский, Эдельштейн, 2007). Негативное влияние на экосистему бассейна Мзымты оказало также строительство олимпийских объектов и связанной с ними инфраструктуры в 2010–2014 годах. В частности, было изменено русло реки. В результате строительных работ усилилась эрозия земель в её бассейне, в реку попало значительное количество почвы и строительного мусора. Из-за вырубки лесов, увеличения забора воды для хозяйственных нужд и уничтожения родников снизилась водность реки (Янковская, Моисеева, 2012; Бриних, 2014).

Естественное воспроизводство кумжи. Нерестилища проходной кумжи располагаются в верхнем и среднем течении Мзымты (Кулян, 2000). Кроме того, она нерестится в некоторых притоках этой реки, в частности, в р. Чвижепсе (Мурза, Христофоров, 1988). Жилая форма кумжи обитает как в основном русле Мзымты, так и во многих её притоках: Кепше, Чвижепсе, Медовеевке, Чёрной, Краснополянке, Монашке, 1–й, 2–й и 3–й Галионах, Бешенке, Лауре, Ачипсе, Пслухе, Тихой, Азмиче, Долгой (Дроган, 2002).

Искусственное воспроизводство кумжи Мзымты. К счастью, ещё до начала олимпийского строительства по инициативе С.А. Куляна (1999, 2000) была разработана и внедрена в практику методика искусственного воспроизводства черноморской кумжи реки Мзымты. В 1976 г. на реке был организован рыболовный пункт “Ахцу”, переименованный позднее в “Монастырь” (пос. Монастырь Адлерский район г. Сочи). Позже, в 1995 г.,

Таблица 1. Возраст и стадии зрелости гонад молоди и жилых особей кумжи реки Мзымты (район пос. Монастырь)

Пол	Дата	Возраст	Кол–во экз.	Распределение рыб по стадиям зрелости								
				I	«Попытка сперматогенеза»	II	II–III	III	III–IV	IV	V	VI–II
Самцы	IX.1987	1+	3	2	1							
		2+	8	1	2			5				
		3+	1					1				
		1+2SM+	1					1				
	IX.2003	1+	2			2	–	–	–	–	–	–
		2+	1			1	–	–	–	–	–	–
		X.2004	3+	1			–	–	–	–	1	–
Самки	IX.1987	1+	5			5						
		2+	2			2						
	IX.2003	1+	3			3	–	–	–	–	–	–
		2+	6			6	–	–	–	–	–	–

Таблица 2. Возраст и стадии зрелости гонад жилых особей кумжи реки Чвижепсе

Пол	Дата	Возраст	Кол—во экз.	Распределение рыб по стадиям зрелости гонад									
				I	«Попытка спермато—генеза»	II	II—III	конец III ранней и начало III поздней	III поздняя	IV	V	VI—II	
Самцы	VIII—IX.1987	1+	12	2	4	—	—	6	—	—	—	—	
		2+ и 1+SM+	22	1	1	—	—	—	20	—	—	—	
		3+ и 2+SM+	4	—	—	—	—	—	4	—	—	—	
	IX.2006	2+	4	—	—	—	—	—	—	4	—	—	
		3+	5	—	—	—	—	—	—	5	—	—	
	IV.2013	3.	5	—	—	—	2	—	—	—	—	—	3
		4.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Самки	VIII—IX.1987	1+	18	—	—	15	3	—	—	—	—	—	
		2+	5	—	—	—	—	3	2	—	—	—	
		3+	3	—	—	—	—	—	3	—	—	—	
	IX.2006	2+	4	—	—	2	—	—	—	—	2	—	—
		3+	9	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—
	IV.2013	2.	2	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
		3.	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—

рыбоводный пункт “Монастырь” преобразован в Адлерский производственно-экспериментальный рыболовный лососевый завод (АПЭРЛЗ). Его производственная мощность составляет 225 000 шт. молоди черноморской кумжи.

В 2000-х годах на АПЭРЛЗ и ФГУП «Племенной форелеводческий завод «Адлер»» были созданы маточные стада кумжи, происходящие от проходных производителей из этой реки (Бабий и др., 2002; Никитенко, Ганченко, 2002; Никандров, Шиндавина, 2007). Искусственно выращенную молодь регулярно выпускают в бассейн реки Мзымты (Решетников, Пашков, 2009а; Янковская, Моисеева, 2012).

Сбор материала. Молодь кумжи, а также созревающих и половозрелых особей её жилой формы, отлавливали удочками, сачком, волокушей, а в 2013 году — электроловом (согласно разрешениям, выданным уполномоченными государственными органами). Лов проводили в основном русле Мзымты (в районе посёлка Монастырь) и в её притоке — реке Чвижепсе. Данные об объеме выборок

молоди и жилых особей приведены в таблицах 1 и 2, места сбора материала показаны на рис. 1.

При анализе выборок были исключены сеголетки, поскольку в этом возрасте кумжа Мзымты ещё недостаточно четко дифференцируется на проходных и жилых особей. Также исключены особи, выращенные на рыболовных заводах и затем выпущенные в реку: их выявляли по комплексу признаков, позволяющих отличать выращенных рыб от «диких» — в том числе по форме лучей плавников (искривление и следы некроза) и особенностям структуры склеритов чешуи (Христофоров, Мурза, 2011). Как контроль использовали выборки рыб, взятых на АПЭРЛЗ и ФГУП «Племенной форелеводческий завод «Адлер»» (по 25 экз.). Всего в Мзымте выявлено 12 «заводских» рыб — шесть в районе аэропорта и шесть в средней части реки.

Точность примененного нами метода проверена в ходе исследования молоди кумжи на участке реки Мзымты, где нет нерестилищ (район аэропорта), и тех частей бассейна Мзымты, куда не выпускали

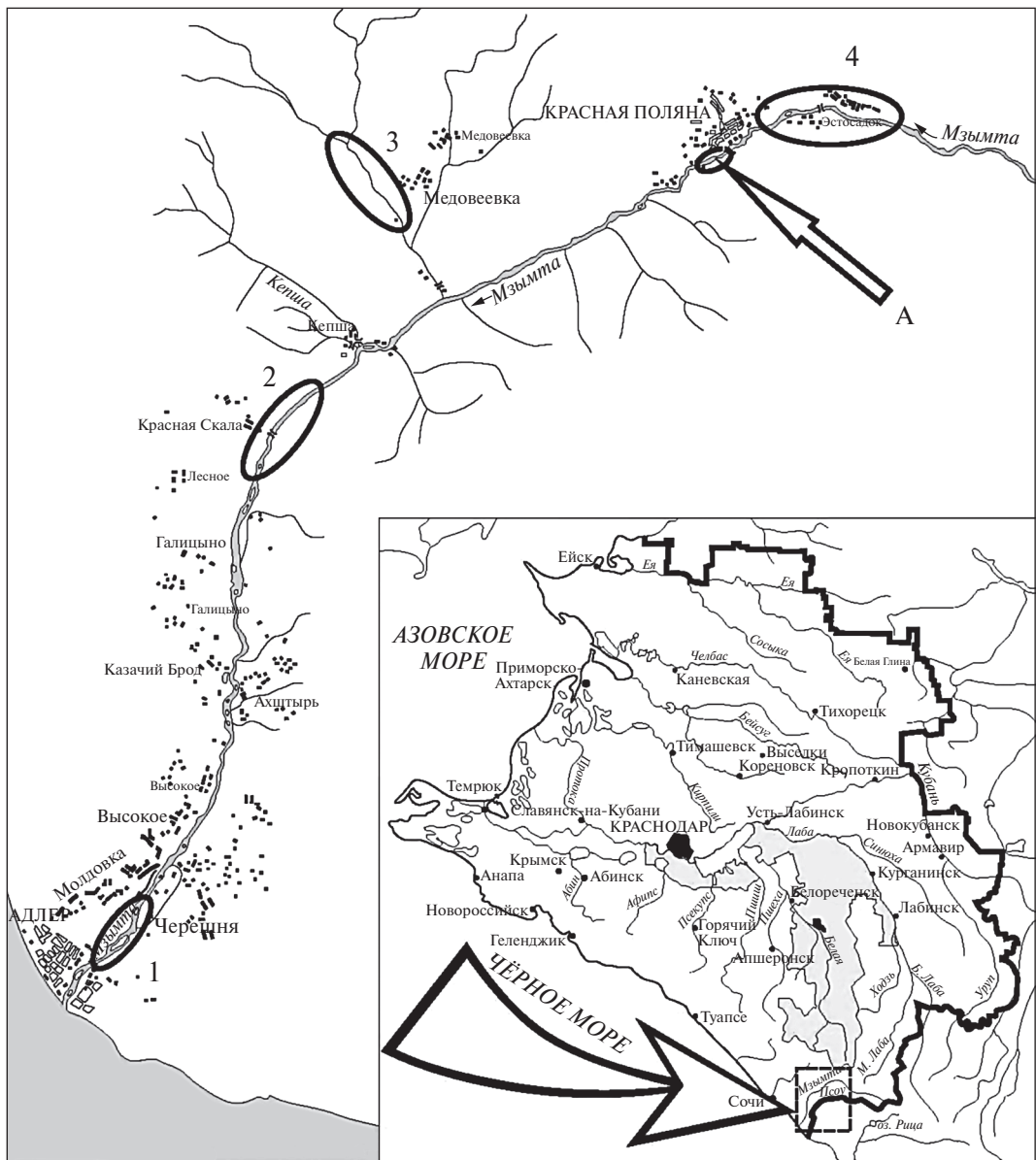


Рис. 1. Бассейн реки Мзымты. 1 – район лова кумжи в основном русле Мзымты (район аэропорта), 2 – район лова кумжи в основном русле Мзымты (район АПЭРЛЗ), 3 – район лова кумжи в реке Чвижепсе, 4 – район поимки смолта кумжи у пос. Эсто-Садок, А – участок расположения плотины Краснополянской ГЭС.

Таблица 3. Характеристика проходных производителей черноморской кумжи реки Мзымты

Возраст (речной и морской периоды)	Пол	Масса, кг
2.4+	самка	5,0
2.3+	самка	3,0
1.3+	самка	3,5
3.2+	самец	2,0
3.1+	самец	0,25

молодь, выращенную на рыбоводных заводах (река Чвижепсе и река Мзымта выше плотины). Лучи плавников и чешую анализировал оператор, не знавший мест расположения нерестилищ и мест выпуска «заводской» молоди. Тем не менее, вся молодь из района аэропорта идентифицирована оператором как «заводская» (за исключением одного смолта), вся молодь из реки Чвижепсе и реки Мзымта выше плотины – как «дикая».

Гидрологические условия Мзымты исключают возможность установки ловушек для отлова рыб. В связи с этим смолтов кумжи отлавливали удочками, а данные о проходных производителях кумжи

Таблица 4. Данные о смолтах кумжи реки Мзымты.

Место поимки	Дата поимки	Возраст	Пол	Кол-во экз.	АС, см	Масса, гр
Чвижепсе	Август–сентябрь 1987 г.	1+	самка	1	16.3	46.7
		2+	самки	3	15.7–18.3	33.2–64.8
Возле аэропорта	23 мая 2004 г.	1.	самка	1	11.8	14,1
Эсто-Садок	22 мая 2004 г.	1.	самка	1	14.9	33.6

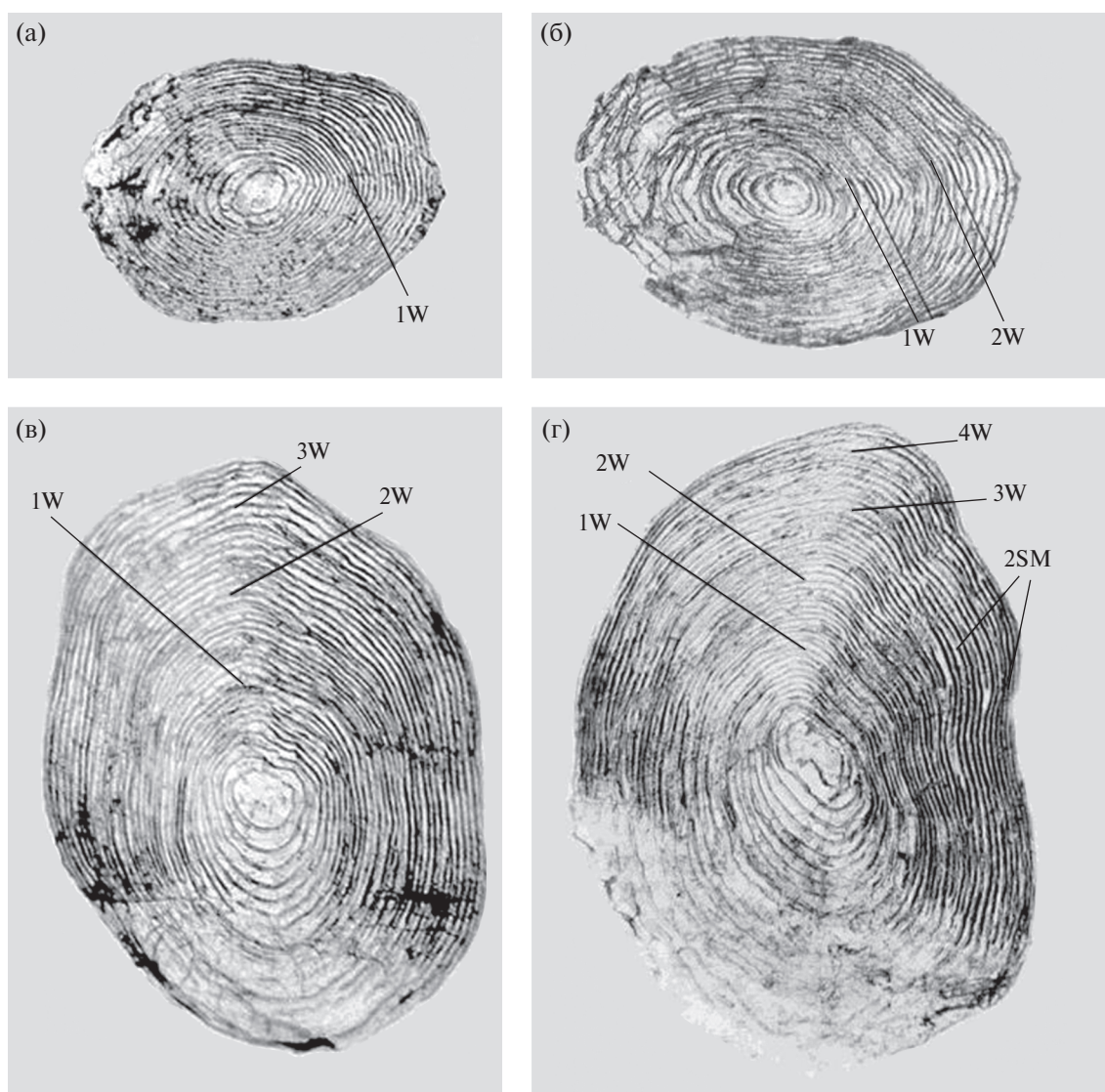


Рис. 2. Чешуя черноморской кумжи разного возраста из р. Мзымты и её притоков (сентябрь):

(а) – самец, 1+, длина АС 13,1 см, масса 21,7 г, семенники I ст. зр.;

(б) – самка, 2+, длина АС 15,7 см, масса 35,3 г, яичники II–III ст. зр.;

(в) – самка, 3+, длина АС 20,5 см, масса 103,3 г, яичники IV ст. зр.;

(г) – самец, общий возраст 4+, а с учётом созревания в предшествующие годы 2+2SM+, длина АС 24,3 см, масса 162,5 г, семенники VI–III поздней ст. зр.

Условные обозначения: W – зона сближенных склеритов, соответствующая зимовке (wintering); SM – нерестовая марка (spawning mark).

были получены в ходе изучения рыб, отловленных для целей искусственного воспроизводства. Размерно-возрастные характеристики особей этих групп приведены в таблицах 3 и 4.

У всех пойманных рыб определяли длину тела по Смиуту (АС), массу, пол, брали образцы чешуи для определения возраста. Микрофотографии чешуи подготовлены с использованием оборудования ресурсного центра «Развитие молекулярных и клеточных технологий» научного парка СПбГУ, проект № 109–69 «Молекулярно-клеточные и системные механизмы адаптаций». Гонады особей, исследованных в 1987 и 2013 годах, фиксировали в жидкости Буэна для дальнейшего гистологического анализа, который проводили по традиционной методике (Микодина и др., 2009). При оценке степени зрелости гонад самок и самцов использовали специализированные шкалы, разработанные И.Г. Мурза и О.Л. Христофоровым (1991). Критерий χ^2 Пирсона рассчитывали согласно Э.В. Ивантеру и А.В. Коросову (2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Молодь и жилые рыбы из основного русла Мзымты. За все время работ нам ни разу не удалось отловить в Мзымте у посёлка Монастырь жилых самок – производителей кумжи. Максимальный возраст пойманных на этом участке самок – 2+. В то же время, жилые самцы кумжи на этом участке реки вполне обычны, их поймано 8 особей (табл. 1).

Кроме того, сотрудниками Адлерского производственно–экспериментального рыболовного завода были предоставлены нам для анализа образцы чешуи двух диких жилых самцов кумжи, пойманных в основном русле Мзымты, и использованных для искусственного воспроизводства. Возраст обоих составлял 4+, масса – около 200 г, длина одного 28,0 см, другого – 26,5 см.

На этом участке также выявлены самцы, у которых в семенниках наблюдалась так называемая «попытка сперматогенеза» (Мурза, Христофоров, 1988). Она характеризуется тем, что сперматогенез в семенниках осуществляется локально, в отдельных цистах ампул, расположенных вблизи половой артерии. В других ампулах представлены лишь сперматогонии типа А. Созревание в форме «попытки сперматогенеза» происходит на год раньше, чем полное созревание семенников, то есть оно предшествует достижению самцами половой зрелости (Мурза, Христофоров, 1991).

Молодь и жилая кумжа из реки Чвижепсе. За все годы работ в Чвижепсе нами отловлено 33 самца и 16 самок, которые должны были созреть в год поимки (уровень развития их гонад соответствовал III поздней и IV стадиям зрелости), либо уже

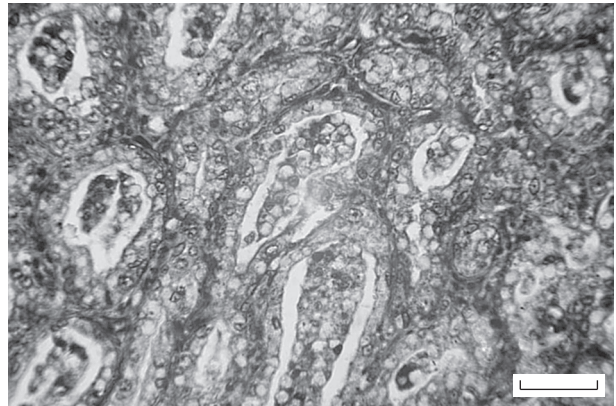


Рис. 3. Участок семенника кумжи VI–I неактивной стадии зрелости. Представлены немногочисленные «темные» сперматогонии типа А (спгА). Стенки ампул спадаются. Фолликулярные клетки пузыревидные. Самец отловлен в притоке р. Мзымты – Чвижепсе в апреле 2013 г. Длина тела (АС) 16,3 см, масса 62,2 г, возраст 3 года. Масштабный отрезок – 50 мкм.

созревали ранее (что было видно по состоянию гонад). Таким образом, среди жилых производителей было около 32.7% самок и 67.3% самцов (табл. 2). Различия в соотношении полов выборками кумжи из основного русла Мзымты и Чвижепсе значимо ($\chi^2 = 4.48$, $df = 1$, $\alpha \leq 0.05$). Фотографии чешуи молоди и жилых производителей кумжи разного возраста из разных частей бассейна Мзымты приведены на рис. 2.

Отметим, что в Чвижепсе нам не удалось выявить самок кумжи с явными следами созревания в предыдущие годы. Впрочем, следует иметь в виду, что у жилых производителей кумжи «нерестовые марки» в большинстве случаев не формируются (см. Мурза, Христофоров, 1991, с. 44), а гистологическому исследованию были подвергнуты яичники не всех исследованных самок.

В то же время, при гистологическом анализе гонад самцы со следами прошлогоднего созревания выявлены в выборке, собранной в апреле 2013. На рис. 3 представлен срез участка семенника одного из них. Самцы с «нерестовыми марками» – SM (spawning mark) на чешуе были и в выборках, исследованных в августе–сентябре 1987 г. (табл. 2).

Среди самцов из реки Чвижепсе выявлены также особи с «попыткой сперматогенеза» (табл. 2).

Рыбы, мигрирующие в море. Имеющиеся у нас данные о смолтах и проходных производителях кумжи Мзымты приведены в таблицах 3 и 4. Из них следует, что миграция в море молоди кумжи из Мзымты происходит в возрасте 1+, 2+ или 3+, в море производители проводят 1, 2, 3 или 4 года. Интересно, что один из смолтов обнаружен на участке реки выше плотины, в районе посёлка Эсто-Садок, куда проходные особи кумжи

проникнуть не могут. Это говорит о том, что способность к миграции в море длительное время сохраняется в субпопуляциях, представленных только жилыми особями кумжи.

ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение полов в выборках жилой и проходной кумжи. В основном русле Мзымты среди особей кумжи, которые должны были созреть в год поимки, зарегистрированы только самцы. В притоке Мзымты, реке Чвижепсе, среди созревающих жилых особей кумжи самок довольно много – около трети (32.7%). Это может говорить о том, что нерест жилых самок в основном русле Мзымты, где скорость течения достигает 2,0 м/сек. (Решетников, Пашков, 2009), неэффективен из-за трудностей со строительством гнёзд, и все или почти все самки, происходящие с нерестилищ, расположенных на этих участках, уходят на нагул в море.

Это наблюдение хорошо согласуется с литературными данными. Как показано К.В. Кузициным (2010) на примере кумжи Белого моря, крупные производители нерестятся в основном русле реки, мелкие – в притоках. Отмечена тенденция нереста более крупных самок кумжи на сильном течении (Jonsson, Jonsson, 2011).

Наличие значительного числа жилых самок характерно для большинства изученных популяций кумжи (монографии: Menzies, 1936; Мельянцев, 1952; Саидов, Магомедов, 1989; Кулиев, 2005 и др.), а их отсутствие или редкость типичны для близкого вида, атлантического лосося, *Salmo salar* (ссылки см.: Махров и др., 2013).

В условиях симпатрического обитания с кумжей, в северной и западной Европе, атлантический лосось нерестится в основном русле, а кумжа – в притоках (монографии: Веселов, Калужин, 2001; Jonsson, Jonsson, 2011). Атлантический лосось предпочитает нереститься на более глубоких местах и на более сильном течении, по сравнению с кумжей севера Европы (Louhi et al., 2008). Руслевая кумжа из реки Мзымты, таким образом, сходна по местообитанию и половой структуре с атлантическим лососем, а кумжа из её притока Чвижепсе – с «типичной» кумжей.

По данным С.А. Куляна (2000), в 1995–98 гг. в основном русле реки Мзымты для искусственного воспроизводства было отловлено 30 самок и 16 самцов черноморской кумжи, то есть среди проходных производителей самки составляли 65.2%, а самцы – 34.8%.

Возраст созревания и продолжительность жизни жилой кумжи. Как видно из таблиц 1 и 2, некоторые жилые самцы в бассейне Мзымты достигают половой зрелости уже на втором году жизни, а жилые

самки созревают на третьем или четвёртом году жизни. Максимальный возраст жилых рыб в исследованных выборках – 4+.

Судя по всему, возраст созревания жилой кумжи зависит от условий обитания и может изменяться от года к году. Так, в 2008 и 2009 годах в реке Чвижепсе отмечены жилые самки кумжи, созревшие в возрасте 1+ (Pavlov et al., 2010). На племennom форелеводческом заводе «Адлер» в этот период такие рыбы не встречались (Pavlov et al., 2010). Однако, в 1999 году около 14% самок с этого хозяйства, судя по состоянию гонад, могли созреть в возрасте 1+ (Никандров, Шиндавина, 2007).

Аналогичные закономерности созревания описаны у жилой черноморской кумжи верховьев реки Сирет (приток Дуная). Самки кумжи этой популяции обычно созревают в возрасте 2+, но в некоторые годы наблюдается созревание самок-двухлеток (Старик, 1988). Созревание самки-двухлетки жилой черноморской кумжи отмечено также в бассейне Днепра (Плюта, 2000). Жилые самки, созревающие в возрасте 1+, регулярно встречаются в популяциях черноморской кумжи в Абхазии (Барач, 1962) и Болгарии (Янков, Живков, 1988).

Напротив, в северной части бассейна Чёрного моря, в частности, в некоторых горных реках бассейна Кубани, жилые особи черноморской кумжи созревают в возрасте 5–7 лет и могут жить до 10 лет (Кузицин, 2010). Промежуточная ситуация описана, например, в популяциях кумжи Закарпатья, где самки обычно созревают в возрасте 3+ (Власова, 1958).

Возраст миграции в море. В реке Мзымте и её притоке Чвижепсе были обнаружены смолты в возрасте 1, + и 2+, а среди проходных производителей, судя по структуре чешуи, присутствовали также особи, ушедшие в море в возрасте 3 года.

В реке Шахе, расположенной в 56 км северо-западнее Мзымты, 6 октября 2004 г. были пойманы два смолта кумжи, самцы. Возраст обоих рыб составлял 2+ (наши неопубл. данные).

В реке Бзыби (Абхазия) отмечены смолты возраста 1+, 2+, 3+ (Верулашвили и др., 1968), в Дунае – возраста 2+ и 3+, единичные рыбы уходили в море из этой реки в возрасте 4+ и 5+ (Павлов, 1980). Черноморская кумжа, кости которой обнаружены при раскопках позднепалеолитической стоянки в гроте Мурзак–Коба на берегу реки Чёрной в Крыму, ушла в море в возрасте 2+ (Лебедев, 1960).

По данным Г.П. Барача (1962, с. 20) в реках Абхазии «все покатники почти на 100% представляют одну возрастную группу второлетков (1+)». По данным этого автора, трёхлетки составляют среди покатников только 5–8%. Однако эти данные, видимо, относятся к кумже относительно тёплой

и равнинной реки Чёрной. Единственный смолт, пойманный в последние годы в реке Кубань, также относительно тёплой и равнинной, был годовиком (Пашков и др., 2006).

По направлению к северу от бассейна Чёрного моря возраст, в котором кумжа мигрирует на нагул, увеличивается (Евсин, 1977; Мурза, Христофоров, 1984; Jonsson, L'Abée–Lund, 1993) и может достигать 9 годовалого (Jonsson, Jonsson, 2011).

Сезон миграции в море. Интересная черта биологии черноморской кумжи – уход смолтов в море не только весной, но и осенью. Так, в реках Турции миграция смолтов происходит в основном весной, но около 1/5 от их числа уходят в море осенью (Aksungur et al., 2011). «Осенние» смолты кумжи были зарегистрированы и нами в реках Чвижепсе и Шахе.

В разные сезоны, за исключением летних месяцев, происходит миграция смолтов в реках бассейна Каспийского моря (обзор: Христофоров, 1982). А вот в более северных популяциях кумжи «осенние смолты» встречаются крайне редко, хотя и описаны в единичных популяциях бассейна Балтики (Taal et al., 2014), а также в некоторых реках Норвегии (Jonsson, Jonsson, 2009). В последней работе сообщается, что выживаемость «осенних» смолтов значительно ниже, чем «весенних», поэтому, скорее всего, осенняя миграция смолтов в северной Европе не имеет адаптивного значения, а возможно, и вовсе является атавизмом. В Чёрном и Каспийском морях в зимний период условия нагула кумжи более благоприятны, чем в морях севера Европы, поэтому осенняя миграция смолтов в эти моря может быть адаптивной.

Нагул в море. Результаты анализа структуры чешуи производителей проходной кумжи, имеющейся в нашем распоряжении, показывают, что максимальная продолжительность (длительность) её нагула в море составляет четыре года (табл. 3).

Кумжа, размножающаяся в реках черноморского побережья Турции, в настоящее время проводит в море 1–3 года (Aksungur et al., 2011). Кумжа рек Абхазии в середине XX века заходила в реки на нерест до пяти раз и имела в период пятой нерестовой миграции среднюю массу 11.7 кг (Барач, 1962).

Не исключено, что в последние годы происходит снижение возраста проходных производителей кумжи р. Мзымты. По сообщению С.К. Троицкого (1948), в середине XX века средняя масса производителей из этой реки составляла 5 кг, а у 25% всех пойманных особей она превышала 8 кг. В 1995 году средняя масса самок кумжи Мзымты была равна 6.13 кг, самцов – 4.33 кг, но уже в 1997 и 1998 году этот показатель у проходных самок статистически значимо уменьшился, и составил 4.66 кг. Средняя

масса самцов в этот период оказалась равна 4.96 кг (Кулян, 2000).

Производители поднимаются в Мзымту из моря на нерест в апреле–мае, иногда до июня (Туниев, 2008), а сам нерест кумжи в этой реке происходит с ноября до начала января (Махров и др., 2011, и ссылки в этой работе). Однако, у рыб, выращиваемых в рыбоводных хозяйствах, где температура воды существенно отличается от той, которая характерна для реки, сроки завершения созревания гонад и получения зрелой икры растянуты до мая (Никандров, Шиндавина, 2007; Махров и др., 2011).

Внутривидовое разнообразие и пластичность черноморской кумжи. Как следует из приведенных данных, для черноморской кумжи реки Мзымты характерно большое разнообразие жизненных циклов (есть жилые и проходные особи, смолты, мигрирующие осенью и весной, есть также существенные различия в возрасте созревания). Возможно, ранее, до того, как плотина Краснодарской ГЭС отрезала от основной популяции субпопуляцию рыб, обитающих в верхних, более холодных, участках русла, это разнообразие было ещё значительнее, поскольку, как отмечалось ещё, возраст миграции в море или созревания увеличивается в холодных реках; с высотой растёт также продолжительность жизни жилых особей кумжи (Parga et al., 2014).

В нашем исследовании максимальный возраст жилых рыб составил 4+, однако, для черноморской кумжи в целом он, вероятно, примерно соответствует максимальному возрасту жилой кумжи северной части ареала вида, поскольку в горных притоках Кубани встречаются рыбы, достигшие десятилетнего возраста (Кузищин, 2010).

Озёрная и озёрно-речная формы кумжи в бассейне Мзымты отсутствуют, поскольку здесь нет озёр, пригодных для обитания кумжи. Небольшие горные озёра в её верховьях очень холодны. Показательно, что не удалась предпринятая в 1930-е годы попытка вселения кумжи даже в самое большое из этих озёр, – Кардывач (Цхомария, 1977).

В то же время, известно, что черноморская кумжа населяет некоторые озера бассейна реки Кубань (Астанин, 1965), Крыма (Делямуре и др., 1955), бассейна Дуная (Heckel, Kner, 1858; Власова, 1958, Kořčo et al., 2000), турецкой части бассейна Чёрного моря (Tortonese, 1954), а также озеро Рица в Абхазии (Пузанов и др., 1940). При этом кумжа озера Рица нерестится как в самом озере, так и в реках, впадающих в него (Деметрашвили, 1965). Всё это говорит о том, что разнообразие жизненных циклов и экологических форм в популяциях черноморской кумжи не меньше, чем в ранее изученных

популяциях кумжи бассейна Белого моря (Мурза, Христофоров, 1984).

Более того, по некоторым признакам разнообразие у черноморской кумжи и некоторых других южных форм кумжи выше, чем у северного подвида (*S. trutta trutta*). В частности, на юге ареала *S. trutta* описано значительное число форм с весенним и летним нерестом (ссылки см.: Махров и др., 2011), а у северной кумжи таких форм не известно. В северной части ареала нерест кумжи может затянуться только до марта (Время нереста форели, 1893).

Для популяции кумжи Мзымты характерны не только высокое генетическое разнообразие (Холод и др., 2004; небесихина и др., 2013), но и высокая фенотипическая пластичность. В частности, отмечена её способность значительно изменять сроки завершения созревания в зависимости от температуры воды (Махров и др., 2011), а также показано значительное изменение морфологических признаков у рыб при изменении условий обитания (Махров и др., 2014).

Разнообразие жизненных циклов кумжи реки Мзымты также является следствием её фенотипической пластичности. Например, показано влияние условий среды на возраст завершения созревания самок кумжи из этой популяции (Никандров, Шиндавина, 2007; Pavlov et al., 2010). Поимка смолта в реке Мзымте выше плотины, как и аналогичный случай поимки смолта, мигрировавшего с участка реки Кубань, расположенного выше плотины, где проходные производители отсутствуют (Пашков и др., 2006), также говорит в пользу того, что наследуемость миграционной способности у черноморской кумжи невелика. Об этом же свидетельствуют и результаты экспериментов Д.А. Панова (1958), который показал, что среди потомков жилых и проходных производителей черноморской кумжи доля жилых и проходных рыб в идентичных условиях выращивания одинакова.

Высокая фенотипическая пластичность кумжи — её принципиальное отличие от близкого вида, атлантического лосося. У последнего более раннее достижение половой зрелости в искусственных условиях среды происходит не за счет фенотипической пластичности, а за счет неконтролируемого отбора на адаптацию к искусственным условиям выращивания. При этом, в отличие от кумжи, созревание производителей в более раннем возрасте удается зарегистрировать только в ряду поколений: среди производителей третьего поколения, выращенных в искусственных условиях, появляются самки возраста 3+, в то время как самки первого поколения созревали в возрасте 4+ (Махров и др., 2013). Этот процесс сопровождается отбором в пользу одного из аллелей гена, кодирующего

фермент малик—энзим, который либо сам находится под отбором, либо сцеплен с геном, отвечающим за ускорение созревания (Artamonova et al., 2010).

Таким образом, важной особенностью черноморской кумжи, отличающей её от близкородственного вида — атлантического лосося, является высокая фенотипическая пластичность онтогенеза. И эта зависимость появления различных жизненных форм от условий внешней среды имеет не только теоретическое, но и важное практическое значение. В частности, поскольку каждое поколение в потомстве проходных производителей являются жилые рыбы, а в потомстве жилых — проходные, сохранение проходной кумжи невозможно без сохранения её жилой формы. О том, что обе эти формы составляют единую популяцию, писал ещё Г.П. Барач (1962), но, к сожалению, до сих пор жилая форма черноморской кумжи подвергается интенсивному истреблению как «форель», представляющая, согласно широко распространенному мнению, лишь местный потребительский интерес.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за помощь в сборе материала [С.А. Куляну], Д.Ю. Назарову, Н.И. Рындинову, В.Х. Талояну и А.Т. Терзяну. Выполнение работы поддержано грантом Российского Научного Фонда (№. 16–14–10001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевский Н.И., Эдельштейн К.К.* Гидроэкологические проблемы в бассейне р. Мзымты и некоторые варианты их решения // Водное хозяйство России. 2007. № 6. С. 15–35.
- Астанин Л.П.* К изучению форели из озёр и рек Тебердинского заповедника // Труды Ставропольского сельхозинститута. 1965. Вып. 19. С. 6–10.
- Бабий В.А., Янковская В.А., Никандров В.Я.* и др. Разведение черноморского лосося в заводских условиях — перспективный путь восстановления его численности // Рыбоводство и рыболовство. 2002. № 2. С. 8–9.
- Барач Г.П.* Черноморская кумжа (лосось-форель). Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 1962. 112 с.
- Борисов В.И.* Реки Кубани. Краснодар: Кубанское книжн. изд-во, 2005. 120 с.
- Бриних В.А.* Во что Сочинская олимпиада обошлась природе? // Астраханский вестник экологического образования. 2014. № 2. С. 56–68.
- Верулашвили Г.Г., Гогберидзе Н.Г., Замбахидзе Н.П.* Некоторые черты биологии молоди черноморской кумжи в реке Бзызь // Труды научно-иссл. рыбохоз. станции Грузии. 1968. Т. 13. С. 53–61.

- Веселов Е.А., Калюжин С.М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Власова Е.К. Материалы по форелям Закарпатья // Научн. зап. Ужгородск. гос. ун-та. 1958. Т. 31. С. 33–62.
- Время нереста форели // Вестник рыбопромышленности. 1893. № 5–6. С. 233.
- Десямура С.Л., Простецов П.А., Скрябин А.С. Озёрная форель в Крыму // Труды Крымского фил. АН УССР. 1955. Т. 9. Вып. 3. С. 151–154.
- Деметрашвили М.Г. Некоторые биологические основы рациональной добычи форели на озере Рица // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 3. С. 548–552.
- Дорофеева Е.А. Лососи и форели Евразии: сравнительная морфология, систематика и филогения. Дисс. ... д-ра биол. наук в виде научного доклада. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1999. 55 с.
- Дроган В.А. Ихтиофауна Сочинского национального парка // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском гос. прир. биосферном заповеднике. Новочеркасск. 2002. С. 124–129.
- Евсин В.Н. Осенняя кумжа реки Варзуги // Тр. ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 51–58.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводск. Гос. ун-та, 2003. 302 с.
- Каврайский Ф.Ф. Лососевые (Salmonidae) Кавказа и Закавказья. Тифлис: Типография Главного начальствующего гражданского ведомства на Кавказе. 1896. Вып. 1. 88 с., 1897. вып. 2. 79 с.
- Китаев С.П., Ильмаст Н.В., Михайленко В.Г. Кумжи, радужная форель, гольцы и перспективы их использования в озёрах северо-запада России. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2005. 108 с.
- Красная книга Российской Федерации (животные). [М.]: Аст, 2001. 862 с.
- Кузицин К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae). Дисс. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. М.: МГУ, 2010. 49 с.
- Кулиев З.М. Форели (*Salmo fario* Linne) Азербайджана (морфометрия, экология и охрана). Баку: Гюнеш, 2005. 112 с.
- Кулян С.А. Черноморский лосось не исчезнет // Рыбоводство и рыболовство. 1999. № 1. С. 17–18.
- Кулян С.А. Экологические основы совершенствования технологии искусственного воспроизводства черноморского лосося. Дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: Астраханск. гос. технич. ун-т, 2000. 124 с.
- Лебедев В.Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 402 с.
- Махров А.А. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала // Принципы экологии. 2013. Т. 2. № 1. С. 5–19.
- Махров А.А., Артамонова В.С., Сумароков В.С. и др. Изменчивость сроков нереста у черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pallas в искусственных и естественных условиях // Изв. РАН. Серия биол. 2011. № 2. С. 178–186. (Makhrov A.A., Artamonova V.S., Sumarokov V.S. et al. Variation in the timing of spawning of the Black sea brown trout *Salmo trutta labrax* Pallas under artificial and natural conditions // Biology Bulletin. 2011. V. 38. No. 2. p. 138–145.)
- Махров А.А., Пономарева М.В., Хаймина О.В. и др. Нарушение развития гонад карликовых самок и пониженная выживаемость их потомства как причины редкости жилых популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 6. С. 423–433. (Makhrov A.A., Ponomareva M.V., Khaimina O.V. et al. Abnormal Development of Gonads of Dwarf Females and Low Survival of their Offspring as the Cause of Rarity of Resident Populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) // Russian Journal of Developmental Biology. 2013. V. 44. No. 6. P. 326–335.)
- Махров А.А., Решетников С.И., Ганченко М.В. и др. Влияние факторов среды на морфологические признаки черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*) // Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа-2: матер. Междунар. научн. конф. (23–26 сентября 2014 года, г. Ереван, Армения). Ереван: ООО «Спика», 2014. С. 227–229. (Makhrov A.A., Reshetnikov S.I., Ganchenko M.V. et al. Environmental effects on the morphological traits of Black sea brown trout (*Salmo trutta labrax*) // Proceedings of the International conference “Biological diversity and conservation problems of the fauna of the Caucasus-2” (September 23–26, 2014, Yerevan, Armenia). Yerevan: LLC “Spika”, 2014. p. 227–229.)
- Мельянец В.Г. Форели водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Госиздат КФССР, 1952. 88 с.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 2009. 112 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Динамика полового созревания и некоторые закономерности формирования сложной структуры популяций кумжи *Salmo trutta* L. из водоёмов побережья Кандакшского залива Белого моря // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1984. Вып. 220. С. 41–86.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Некоторые проблемы воспроизводства черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pall. реки Мзымты и закономерности её полового созревания // Сб. научн. 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.
- Небесихина Н.А., Тимошкина Н.Н., Барминцева А.Е. и др. Оценка генетической изменчивости кумжи *Salmo*

- trutta* рек северо-восточной части Чёрного моря // Вопросы рыболовства. 2013. Т. 14. № 4. С. 811–817.
- Никандров В.Я., Шиндавина Н.И. Характеристика черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*, выращенной в заводских условиях // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. № 2. С. 238–246.
- Никитенко Л.С., Ганченко М.В. Воспроизводство ценных видов рыб в Кубанском регионе // Вопросы рыболовства. 2002. Приложение 2. С. 153–159.
- Осинов А.Г. Кумжа (*Salmo trutta* L., Salmonidae) бассейнов Чёрного и Каспийского морей: популяционно-генетический анализ // Генетика. 1988. Т. 24. № 12. С. 2172–2186.
- Осинов А.Г., Берначе Л. “Атлантическая” и “дунайская” филогенетические группы кумжи *Salmo trutta* complex: генетическая дивергенция, эволюция, охрана // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 6. С. 762–786.
- Павлов П.Й. Фауна Украины. Т. 8. Рибн. Вып 1. Київ: Наукова думка, 1980. 352 с.
- Панов Д.А. О единстве стад черноморского лосося и ручьевой форели // Биологические науки. 1958. № 1. С. 46–48.
- Пашков А.Н., Решетников С.И., Емтыль М.Х. и др. Случай поимки смолта черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* (Salmonidae, Salmoniformes) в нижнем течении реки Кубань // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 5. С. 715–717. (Pashkov A.N., Reshetnikov S.I., Emtyl M. Kh. et al. Capture of smolt of the black sea trout *Salmo trutta labrax* (Salmonidae, Salmoniformes) in the lower reach of the Kuban river // Journal of Ichthyology. 2006. V. 46. No. 8. P. 681–683.)
- Пипоян С. Ихтиофауна Армении. Этапы формирования и современное состояние. Saarbrücken: Palmarium Academic Publishing, 2012. 538 с.
- Плюта М.В. Динамика созревания ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario* (L.)) в водоемах Беларуси // Весці НАН Беларусі. 2000. № 4. С. 97–101.
- Пузанов И.И., Лятти С.Я., Куделина Е.Н. Озеро Рица в Абхазии // Тр. науч. рыбохоз. и биол. станции Грузии. 1940. Т. 3. С. 217–271.
- Решетников С.И., Пашков А.Н. Опыт расчета рационов заводской молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*, Salmonidae, Pisces) в реках Мзымта и Шахе // Труды Кубанского гос. аграрного ун-та. 2009а. № 2. С. 213–217.
- Решетников С.И., Пашков А.Н. Экосистемы малых рек Черноморского побережья Северо-Западного Кавказа. Краснодар: ООО “Биотех-Юг”, 2009б. 152 с.
- Рухьян Р.Г. Кариология и происхождение форелей Закавказья. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1989. 166 с.
- Саидов Ю.С., Магомедов Г.М. Сравнительно-морфологические основы систематики форелей и каспийского лосося. М.: Наука, 1989. 108 с.
- Старик Э.С. Популяционные особенности ручьевой форели реки Сирет // Современное состояние исследований лососевидных рыб: Тез. III Всес. совещ. по лососевидным рыбам (март 1988 года, г. Тольятти). Тольятти. 1988. С. 318–319.
- Троицкий С.К. Рыбы Краснодарского края. Краснодар: Краевое книгоиздательство, 1948. 80 с.
- Туниев С.Б. Эктотермные позвоночные Сочинского национального парка: таксономический состав, зоогеография и охрана. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. С.-Петербург, ЗИН РАН. 2008. 24 с.
- Холод О.Н., Махров А.А., Кулян С.А. и др. Генетические особенности маточных стад черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*) рыбоводных хозяйств Российской Федерации // Цитология. 2004. Т. 46. № 10. С. 875–876.
- Христофоров О.Л. “Осенние смолты” и осенние миграции молоди лососевых // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 183. С. 112–125.
- Христофоров О.Л., Мурза И.Г. Физиологические показатели в системе мониторинга популяций лососевых рыб водоёмов Северо-Запада России // Экологические проблемы урбанизированных территорий Северо-Запада России и пути их решения: Матер. VI регион. мол. экол. конф. «Экологическая школа в Петергофе – наукограде Российской Федерации». (24–25 ноября 2011 года, г. Санкт-Петербург, Старый Петергоф). СПб. 2011. С. 91–99.
- Цхомария Б. Озеро Кардывач. Краснодар: Краснодарское книжн. изд-во, 1977. 46 с.
- Янковская В.А., Мусеева Е.В. Эффективное сохранение и восстановление естественных запасов черноморской кумжи // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона: матер. VII Междунар. конф. (20–23 июня 2012 года, г. Керчь). Керчь. 2012. Т. 2. С. 41–43.
- Янков И.И., Живков М.Т. Съзряване и размерно-полова структура на популациите на речната пъстърва (*Salmo trutta fario* L.) в основните пъстървови реки в България // Хидробиология. 1988. Кн. 32. С. 68–84.
- Aksungur M., Zengin M., Tabak I. et al. Migration Characteristics of the Black Sea Trout (*Salmo trutta labrax*, Pallas, 1814) in the Eastern Black Sea Coasts and Streams // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2011. V. 11. P. 623–630.
- Artamonova V.S., Makhrov A.A., Popova E.K. Unintentional Selection in Captive Broodstocks Intended for Restoring Natural Populations: Description of the Phenomenon and a Novel Method of Controlling It // Stream Restoration: Halting Disturbances, Assisted Recovery and Managed Recovery. G.D. Hayes and T.S. Flores, eds. New York: Nova Science Publishers, Inc. 2010. p. 149–160.
- Baglinière J.L., Maise G., eds. Biology and ecology of the brown and sea trout. Chichester: Praxis Publishing Ltd, 1999. 286 p.
- Bardakci F., Degerli N., Ozdemir O., Basibuyuk H.H. Phylogeography of the Turkish brown trout *Salmo trutta* L.: mitochondrial DNA PCR-RFLP variation // J. Fish Biology. 2006. V. 68. Suppl. A. P. 36–55.

- Bernatchez L.* The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation // *Evolution*. 2001. V. 55. P. 351–379.
- Harris G., Milner N.*, eds. *Sea Trout: Biology, Conservation, and Management: Proceedings of First International Sea Trout Symposium*, Cardiff, July 2004. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2006. 499 p.
- Heckel J., Kner R.* *Susswasserfische der Osterreichischen Monarchie*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1858. 388 p.
- Jonsson B., L'Abée-Lund J.H.* Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe // *J. Fish Biology*. 1993. V. 43. Suppl. A. p. 1–16.
- Jonsson B., Jonsson N.* Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway // *J. Fish Biology*. 2009. V. 74. P. 621–638.
- Jonsson B., Jonsson N.* *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout. Habitat as a Template for Life Histories*. Dordrecht: Springer, 2011. 708 p.
- Košćo J., Košćuth P., Ondrej I.* Rast pstruha potočného (*Salmo labrax* m. fario) v Morskom oku // *Natura Carpatica*. 2000. V. XLI. P. 73–80.
- Louhi P., Mäki-Petäys A., Erkinaro J.* Spawning habitat of Atlantic salmon and brown trout: general criteria and intragravel factors // *River Research and Applications*. 2008. v. 24. P. 330–339.
- Menzies W.J.M.* *Sea trout and trout*. London: Edward Arnold & co, 1936. 230 p.
- Parra I., Nicola G.G., Vøllestad L.S.* et al. Latitude and altitude differentially shape life history trajectories between the sexes in non-anadromous brown trout // *Evol. Ecol.* 2014. V. 28. P. 707–720.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V.* et al. Hormonal Status in Different Phenotypic Forms of Black Sea Trout *Salmo trutta labrax* // *Journal of Ichthyology*. 2010. V. 50. No. 11. P. 985–996.
- Taal I., Kesler M., Saks L.* et al. Evidence for an autumn downstream migration of Atlantic salmon *Salmo salar* (Linnaeus) and brown trout *Salmo trutta* (Linnaeus) parr to the Baltic Sea // *Helgol. Mar. Res.* 2014. V. 68. P. 373–377.
- Togan I., Fidan A.Z., Yain E.* et al. Genetic structure of two Turkish brown trout populations // *J. Fish Biology*. 1995. V. 47. (Suppl. A). P. 164–169.
- Tortonese E.* The trouts of Asiatic Turkey // *Istanbul Universitesi Fen Fakultesi Hidrobiologi*. 1954. Seri B.V. II. Fasc. 1. P. 1–26.
- Turan D., Kottelat M., Engin S.* Two new species of trouts, resident and migratory, sympatric in streams of northern Anatolia (Salmoniformes: Salmonidae) // *Ichthyol. Explor. Freshwaters*. 2009. V. 20. No. 4. P. 333–364.
- Vera M., Sourinejad I., Bouza C.* et al. Phylogeography, genetic structure, and conservation of the endangered Caspian brown trout, *Salmo trutta caspius* (Kessler, 1877), from Iran // *Hydrobiologia*. 2011. V. 664. Iss. 1. P. 51–67.

Ecological Forms of Black Sea Brown Trout (*Salmo trutta labrax*) in the Mzymta River as Manifestation of Ontogenetic Plasticity

A. A. Makhrov^{1,2*}, V. S. Artamonova^{1,2}, I. G. Murza³, A. N. Pashkov⁴, M. V. Ponomareva⁵, S. I. Reshetnikov⁶, and O. L. Christoforov³

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

²*Institute of Biophysics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

³*St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia*

⁴*Azov Research Institute of Fisheries, Krasnodar Branch, Krasnodar, 350000 Russia*

⁵*Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

⁶*Kuban State University, Krasnodar, 350040 Russia*

*E-mail: makhrov12@mail.ru

Received November 5, 2016; in final form, March 9, 2017

Populations of brown trout in the Mzymta River and its tributaries include anadromous (mainly female) and resident (mainly males) fish. Some resident males in the basin of the Mzymty River attain sexual maturity at the age 1+, and resident females mature at the age 2+ or 3+. The maximum age of resident fish is 4+ in the samples studied. Migrations of anadromous brown trout to the sea occur at the ages 1+, 2+, or 3+. Future spawners spend from 1 to 4 years at feeding grounds in the sea. Smolts of the population are characterized by performing not only spring but also autumn migrations to the sea. One smolt specimen has been detected upstream from the dam in the river where spawners of anadromous brown trout do not usually migrate; this means that the capability for sea migrations persists long in the population represented only by resident specimens of brown trout. The diversity of life cycles and ecological forms in populations of brown trout is not lower than in populations of brown trout in Northern and Western Europe. The comparison of the data obtained with published data makes it possible to come to the conclusion about the high plasticity of ontogenesis of Black Sea brown trout.

Keywords: Salmonidae, brown trout, trout, ontogenesis, migrations, maturation, phenotypic plasticity, gonads, smolts