

УДК 597.553.2.591.639

ХАРАКТЕРИСТИКА ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ *SALMO TRUTTA LABRAX*, ВЫРАЩЕННОЙ В ЗАВОДСКИХ УСЛОВИЯХ

© 2007 г. В. Я. Никандров, Н. И. Шиндавина

Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства – ФСГЦР,

п. Ропша, Ленинградская область

E-mail: ropshatrout@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2006 г.

С целью сохранения уникального представителя лососевых – черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* – в 1998 г. в форелеводческом племзаводе Адлер (Северный Кавказ) были начаты работы по разведению этого вида в заводских условиях. Рыб содержали в бетонированных бассейнах. Сравнительная оценка рыб заводского стада и кумжи из природных популяций выявила их схожесть по срокам наступления смолтификации, соотношению производителей, созревающих в разном возрасте, массе, размерам и плодовитости самок. Качество половых продуктов и потомства, полученного от производителей исходного стада, было высоким. Полученные данные свидетельствуют о перспективности метода заводского разведения черноморской кумжи.

Проходная черноморская кумжа *Salmo trutta labrax* является одной из самых крупных форм лососевых: например, в р. Кодори вылавливали осо-бей до 24 кг (Берг, 1948). В северо-западной, северной и восточной частях Черного моря кумжа была представлена почти повсеместно (Зернов, 1913; Попов, 1930; Барач, 1941; Берг, 1948; Плотников, 2000). Жилая форма кумжи – ручьевая форель, широко распространена в реках западного Закавказья и Черноморского побережья Кавказа, Крыма, в верховьях Днепра, Днестра, Прута (Крыжановский, Троицкий, 1954; Барач, 1962; Делямуре, 1964; Кудерский, 1974; Лужняк, 2003). Проникая из рек в водохранилища, ручьевая форель порой достигает размеров, сопоставимых с размерами проходных форм (Делямуре, 1964). В настоящее время вид находится на грани исчезновения, в связи с чем черноморская кумжа в качестве охраняемого таксона внесена в Красную книгу Краснодарского края (1994), Красную книгу Российской Федерации (2001) и в Европейский красный список (IUCN, 1990).

Попытки сохранения и восстановления численности черноморской кумжи были предприняты еще в первой половине прошлого столетия. В период с 1935 по 1958 г. в Абхазии ежегодно, кроме военных лет, в реки Черную, Бзыбь и Кодори выпускали от 34 до 540 тыс. экз. личинок (Барач, 1962; Шевцова, 1969). В 1980-е годы выпуск составлял около 100 тыс. экз. в год, в дальнейшем приобрел несистематический характер, а после отделения Абхазии прекратился. Воспроизводством этого вида в пределах России занимался только Адлерский производственно-экспериментальный рыбоводный лососевый завод.

Численность выпускаемой им молоди в 1990–2000 гг. составляла от 7.4 до 57.3 тыс. экз., и увеличить ее не представлялось возможным из-за редкой встречаемости самок, заходящих на нерест (Кулян, 1999). Проблема дефицита производителей является общей при воспроизводстве большинства лососевых рыб (Риман, Аттер 1991; Алтухов, 2003). Одним из путей ее решения является формирование маточных стад на базе рыбоводных заводов (Эскелинен, 1991; Иконен, 1998; Петренко, 1999).

С целью сохранения уникального вида черноморской ихтиофауны были начаты работы по разведению черноморской кумжи на основе формируемого в заводских условиях маточного стада. В настоящей статье представлены результаты исследования морфометрических и репродуктивных показателей рыб исходного маточного стада.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы по формированию маточного стада кумжи проводили в племенном форелеводческом заводе Адлер, расположенном на берегу р. Мзымта в 12 км от места ее впадения в Черное море. Мзымта – одна из немногих рек Краснодарского края, сохранившая значение в естественном воспроизводстве проходной черноморской кумжи. Для водоснабжения форелевого хозяйства используют воду подрудового потока Мзымты. Температура воды подвержена сезонным изменениям, но постоянна в течение суток. В бетонированных прудах, расположенных под открытым небом, температура воды на 1.0–2.5°C выше, чем

Таблица 1. Температура воды в выростных сооружениях на Адлерском племзаводе, 1998–2003 гг.

Рыбоводные участки	Среднемесячная температура воды, °C											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Пруды	10.4	10.2	9.0	8.9	9.6	11.3	13.6	15.0	14.3	13.2	11.7	10.7
Инкубатор	9.5	9.3	8.0	8.2	8.7	—	—	—	12.2	10.7	9.7	9.6

в цехе, где происходит инкубация икры и выращивание молоди (табл. 1).

Исходным материалом для создания маточного стада послужили сеголетки кумжи (около 1 тыс. экз. средней массой 2–3 г), которые были доставлены на племзавод с Адлерского производственно-экспериментального рыбоводного лососевого завода. Эти рыбы – потомки нескольких проходных самок и самцов, отловленных в р. Мзымта в ноябре 1997 г. Сеголеток выращивали в бетонированных бассейнах размером 6.0 × 0.4 × 0.4 м при плотности посадки 700 экз./м², а двухлеток – в прудах размером 2.5 × 30.0 м² при плотности посадки 13 экз./м². Для старших возрастных групп плотность посадки постепенно снижали до 10 экз./м². Рыб кормили гранулированными форелевыми кормами фирмы “Биомар”.

Для морфометрического анализа исследовали 47 экз. в возрасте 2 лет. Анализ выполняли по схеме Правдина (1966), используя 20 пластических и 5 меристических признаков. Степень зрелости гонад определяли по методике, предложенной Мурзой и Христофоровым (1991) для атлантического лосося *S. salar* и кумжи.

Проверку самок и самцов на созревание начинали проводить в октябре. При появлении первых зрелых рыб осмотр осуществляли 2 раза в неделю. Икру от каждой самки, полученную путем сечивания, осеменяли смесью спермы от 2 или 3 самцов и инкубировали на отдельных рамках. Для рыбоводной оценки самок мы использовали признаки, характеризующие их племенную ценность, – массу тела, рабочую плодовитость, среднюю массу икринок; оплодотворяемость икры и выживаемость эмбрионов. Статистическую обработку данных выполняли по компьютерной программе “Статистика-6” с использованием критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика неполовозрелых рыб. В течение первого года выращивания окраска кумжи была типичной для пестряток. Темно-серая спинка и более светлые бока имели оливковый оттенок, брюшко – светло-серое. На спине, верхней части головы и иногда на жаберной крышке разбросаны мелкие черные округлые пятна. По бо-

кам тела в 3 ряда (на боковой линии, выше и ниже ее) располагались яркие красные пятна. Число пятен на боковой линии составляло от 6 до 13 (в среднем около 9) с каждой стороны. Характерным было наличие красного пятна на жировом плавнике.

Масса тела сеголеток исходного стада в конце ноября 1998 г. составляла в среднем около 5 г, варьируя в значительных пределах: максимальные значения этого признака превышали минимальные у самок в 5.2 раза, у самцов в 7.7 раза (табл. 2). Достоверных различий между самками и самцами по массе тела не наблюдали. Соотношение полов было близким 1 : 1.

Летом 1999 г. у рыб в возрасте 1 + наблюдалась начало смолтификации. Осенью признаки серебрения были отмечены у 67% особей. В конце года масса тела рыб составляла в среднем 145.0 ± 9.9 г. Вариабельность этого признака была значительной – $CV = 46.8\%$.

Результаты оценки двухлетних рыб по морфометрическим признакам представлены в табл. 3. Неполовозрелые особи характеризовались сравнительно небольшой головой (в среднем 21–22% длины тела) округлой формы. Тело прогонистое: высота составляла около 20% AC, хвостовой стебель относительно длинный (в среднем 18% AC) и невысокий (около 8% AC). Анализ полового диморфизма рыб свидетельствует о том, что самки не имели достоверных отличий от самцов по длине тела, но отличались от них по большинству относительных показателей. Самцы превосходили самок по таким признакам, как длина головы, длина рыла, длина нижней и верхней челюстей, ширина лба, антедорсальное расстояние, наи-

Таблица 2. Масса тела черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* исходного стада в возрасте 1 года

Выборки	Масса, г		
	lim	$M \pm m$	$CV, \%$
Самки ($n = 40$)	2.4–12.4	5.2 ± 0.35	42.0
Самцы ($n = 37$)	1.8–13.8	5.4 ± 0.42	47.4
Общая выборка ($n = 77$)	1.8–13.8	5.3 ± 0.70	44.8

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, lim – пределы варьирования признака; CV – коэффициент вариации; n – число рыб.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика самок и самцов черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* исходного стада в возрасте 1+

Признак	Самки ($n = 21$)			Самцы ($n = 26$)		
	lim	$M \pm m$	$CV, \%$	lim	$M \pm m$	$CV, \%$
AC , см	16.5–31.4	24.3 ± 0.80	15.1	19.0–28.1	23.3 ± 0.52	11.5
Пластические признаки, в % AC						
c	20.0–23.0	21.1 ± 0.19	4.2	20.6–23.0	$22.0 \pm 0.10^{***}$	2.6
ao	5.0–5.9	5.3 ± 0.05	4.4	4.8–7.1	$5.9 \pm 0.10^{***}$	8.8
o	3.5–4.6	4.4 ± 0.10	10.9	3.4–5.3	4.4 ± 0.08	9.7
op	10.2–12.5	11.6 ± 0.13	5.1	11.0–12.9	11.8 ± 0.08	3.4
io	5.5–6.5	5.9 ± 0.06	5.0	5.5–7.1	$6.4 \pm 0.08^{***}$	6.2
hc_z	12.7–16.5	14.4 ± 0.28	8.9	12.0–16.7	14.5 ± 0.22	7.6
lmd	11.1–12.7	11.9 ± 0.13	5.0	12.0–14.5	$13.2 \pm 0.12^{***}$	4.7
lm_x	9.3–10.5	10.0 ± 0.06	3.0	9.6–12.9	$11.3 \pm 0.13^{***}$	6.0
H	17.1–20.1	19.0 ± 0.23	5.5	17.6–22.0	$20.0 \pm 0.23^{**}$	6.0
h	6.9–8.6	7.7 ± 0.09	5.5	7.1–8.8	$8.0 \pm 0.07^*$	4.3
pl	16.1–20.4	18.4 ± 0.35	8.8	16.2–18.7	$17.5 \pm 0.16^{***}$	4.6
aD	35.9–40.4	38.9 ± 0.22	2.6	38.0–42.0	$40.5 \pm 0.24^{***}$	3.0
pD	41.0–45.2	42.6 ± 0.21	2.2	39.1–43.0	$40.7 \pm 0.21^{***}$	2.6
aA	65.7–69.4	67.5 ± 0.32	1.5	65.6–68.5	$67.1 \pm 0.19^*$	1.4
PV	10.5–14.8	12.7 ± 0.30	10.7	10.8–14.8	12.3 ± 0.22	9.1
ID	9.7–12.7	11.4 ± 0.17	6.9	10.8–13.1	11.9 ± 0.13	5.8
IA	7.0–9.2	7.8 ± 0.16	9.4	7.0–9.9	$8.4 \pm 0.11^{***}$	6.7
hA	9.2–12.3	11.0 ± 0.17	6.9	8.9–13.6	$12.0 \pm 0.20^{**}$	8.7
IP	10.8–14.5	13.2 ± 0.21	7.2	11.2–15.8	13.6 ± 0.24	9.0
IV	9.2–13.0	10.9 ± 0.18	7.4	10.2–13.1	$11.8 \pm 0.15^{***}$	6.4
Меристические признаки						
P	10–14	12.7 ± 0.24	8.7	10–16	12.4 ± 0.32	12.0
V	6–9	8.6 ± 0.18	9.9	6–10	8.5 ± 0.19	10.7
$sp.br.$	16–20	17.8 ± 0.21	5.2	15–19	17.3 ± 0.26	8.1
$vert.$	56–59	57.4 ± 0.24	1.7	56–58	57.3 ± 0.15	1.3
pc	54–75	65.0 ± 1.30	8.2	48–83	65.7 ± 1.85	8.3

Примечание. Обозначения признаков: AC – длина тела по Смитту, c – длина головы, ao – длина рыла, o – диаметр глаза, op – заглазничное расстояние, io – ширина лба, hc_z – высота головы у затылка, lmd – длина нижней челюсти, lm_x – длина верхней челюсти, H – высота тела, h – высота хвостового стебля, pl – длина хвостового стебля, aD , pD , aA , PV – антедорсальное, постдорсальное, антеанальное и пектровентральное расстояния, ID – длина спинного плавника, IA и hA – длина и высота анального плавника, IP и IV – длина грудного и брюшного плавников, P и V – число ветвистых лучей в грудном и брюшном плавниках, $sp.br.$ – число жаберных тычинок, $vert.$ – число позвонков, pc – число пилорических придатков. n – число рыб, $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, lim – пределы варьирования признака, CV – коэффициент вариации. Различия между средними значениями признака у самок и самцов достоверны при: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

меньшая и наибольшая высота тела, длина оснований анального, брюшного, спинного плавников и высота анального плавника. Самки превосходили самцов по относительным величинам постдорсального расстояния и длины хвостового стебля. При различиях средних значений индексов тела степень их изменчивости у самок и самцов были сходны. По меристическим признакам различий по полу не наблюдали.

Подавляющее большинство самцов в возрасте 1+ (84%) в случайной выборке ($n = 26$) имели хорошо развитые гонады IV стадии зрелости. При этом масса гонад и коэффициент зрелости варьировали в значительных пределах – соответственно 5.6–22.9 г и 3.9–15.2%. В текущем состоянии были 8% самцов; у остальных гонады находились на I стадии развития, а их масса составляла 0.1–0.2 г, поэтому было очевидно, что эти особи достигнут

половой зрелости не раньше, чем через год. Среди исследованных самок ($n = 21$) у большинства особей (86%) ооциты были на II или II–III стадиях, масса гонад варьировала в пределах от 0.14 до 0.72 г, а коэффициент зрелости – от 0.15 до 0.42%. У остальных рыб ооциты находились в конце III поздней стадии созревания, масса гонад составляла 5.3–14.1 г, а коэффициент зрелости 5.7–10.9%.

В течение первых 1.5 лет выращивания общий фон окраски рыб оставался характерным для кумжи, обитающей в пресной воде. Окраска двухлетней кумжи несколько различалась у самцов и самок. У всех самцов преобладающим был оливковый цвет разной степени интенсивности. Черные пятна округлой формы были разбросаны, как правило, на спине и по бокам, чаще выше боковой линии, на жаберных крышках и спинном плавнике. Почти у всех рыб были хорошо заметны красные пятна, расположенные в 3 ряда: на боковой линии, выше и ниже ее. Вдоль боковой линии насчитывалось от 8 до 13 (10.6 ± 0.25) пятен. Плавники серого цвета с оливковым оттенком, анальный и брюшной плавники окаймлены по дорзальному краю светлой полосой. Среди самок 60% особей имели серебристо-серую окраску. У 27% рыб окраска тела сочетала в себе серебристо-серый цвет с оливковым оттенком, и лишь у 13% сохранялась интенсивная оливковая окраска тела. Различия самок по окраске не были связаны ни с размерами тела, ни со степенью зрелости гонад. Характер пятнистости у самок, как правило, был такой же, как у самцов, но у отдельных особей черные пятна имели не круглую, а звездчатую форму. Число красных пятен вдоль боковой линии варьировало от 7 до 13, составляя в среднем 9.9 ± 0.36 . По этому признаку различия между самками и самцами не были достоверными. У самок и самцов на жировом плавнике было хорошо различимо яркое малиновое пятно.

Рост молоди кумжи в течение первого года жизни, который она проводит в реке, в значительной степени зависит от температурного режима водоема и его кормности. По-видимому, в связи с этим сеголетки, исследованные в разных реках, значительно различались по массе тела. Так, например, по данным Барача (1962), в р. Черная с обильной кормовой базой и стабильно благоприятным температурным режимом к началу осени сеголетки достигали массы 6.7–15.0 г (в среднем 10.7 г). В местах обитания молоди кумжи в р. Мзынта и ее притоках наблюдаются суточные колебания уровня воды, достигающие 0.5 м, что неблагоприятно сказывается на состоянии кормовой базы. В этих условиях масса тела рыб в начале сентября составляла 2.2–6.9 г, в среднем 4.4 г (Мурза, Христофоров, 1988). При выращивании молоди в заводских условиях искусственное кормление рыб снимает проблему дефицита пи-

щи. Значительное влияние на рост рыб оказывают условия их содержания. Результаты выращивания кумжи на Чернореченском заводе показали, что сеголетки, выращенные в бассейнах, в разные годы имели среднюю массу тела 1.2 г (Барач, 1962) или 2.1 г (Панов, 1958), а при содержании рыб в выростных прудах средняя масса их в том же возрасте составляла 6.5 г (Барач, 1962). Сравнивая массу сеголеток, выращенных на Адлерском племзаводе (5.3 г), с массой рыб в природных популяциях и в выростных прудах, можно предположить, что созданные нами условия не позволили в полной мере реализовать потенции роста сеголеток.

Рост кумжи на втором году жизни в естественных водоемах значительно отличается. Двухлетние смолты в р. Черная в октябре имели в среднем длину тела 20.7 см и массу 90.3 г (Барач, 1954). В начале осени двухлетние самки кумжи из притока р. Мзынта характеризовались средней длиной 16.0 см и массой 38.4 г (Мурза, Христофоров, 1988). Кумжа исходного стада Адлерского племзавода по массе и размерам тела превосходила одновозрастных рыб из природных популяций: к концу года она достигла 145 г, что свидетельствует о благоприятных условиях содержания рыб этого возраста.

Начало ската черноморской кумжи, по единодушному мнению разных авторов, происходит главным образом на втором году жизни независимо от мест обитания (Барач, 1952, 1954; Панов, 1958; Веруашвили и др., 1968; Мурза, Христофоров, 1988). Смолтификация у исследованной нами кумжи наблюдалась в том же возрасте, что и у рыб в природных водоемах. Определяющим фактором начала смолтификации, по-видимому, является возраст, а не размеры рыб, которые значительно различались, как было показано выше.

Изучение воспроизводительной системы кумжи, обитающей в р. Мзынта, показало, что у двухлетних самок яичники были на II, II–III стадиях зрелости (Мурза, Христофоров, 1988). Среди исследованных рыб не было обнаружено ни одной самки, которая могла бы достичь половой зрелости в этом возрасте. Единичные самки, созревшие в 2 года, были обнаружены Барачем (1962) в р. Черная и Люском (Lusk, 1968) в р. Лючка в Словакии. Доля самцов, достигающих половой зрелости в возрасте 1+, составляет около 60% (Мурза, Христофоров, 1988). Сопоставление данных о темпах полового созревания особей кумжи исходного стада и рыб из природных популяций свидетельствует об отсутствии нарушений в процессе гаметогенеза в условиях искусственного содержания.

Согласно мнению ряда авторов, жилые и проходные формы кумжи на первом году жизни не имеют различий по внешним признакам, при

Таблица 4. Динамика созревания самок исходного стада черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* разного возраста в течение нерестового сезона

Возраст, лет	Число созревших рыб (%) в течение месяца				
	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март
2+ (<i>n</i> = 205)	17.5	49.3	20.5	12.7	
3+ (<i>n</i> = 279)	0.7	42.3	38.3	14.0	4.7
4+ (<i>n</i> = 192)	44.7	32.8	22.5		
5+ (<i>n</i> = 80)	15.0	58.8	26.2		

Примечание. *n* – общее число созревших самок указанного возраста.

этом соотношение полов близко к 1 : 1. Разделение на мигрирующих и жилых особей происходит на втором году жизни. При этом жилая популяция состоит преимущественно из самцов. На протяжении всей жизни в реке особи обоих полов сохраняют окраску, присущую ручьевой форели. Среди рыб, мигрирующих в море, наоборот, преобладают самки, их доля достигает 60–90%, а в отдельные годы в некоторых реках – 100% общего числа мигрантов. Переход в покатное состояния сопровождается серебрением покровов тела и появлением черных пятен, что характерно для кумжи, обитающей в море (Барач, 1952, 1962; Панов, 1958; Световидов, 1964).

Сеголетки исходного стада, как и в природных популяциях, были однородными по окраске тела; соотношение самок и самцов было близким к 1 : 1. В возрасте 1+ 60% самок приобрели серебристую окраску, все самцы и небольшая часть самок сохраняли оливковую окраску, подобно рыбам жилых популяций, а 27% особей, имевших в это время серебристо-серую окраску с оливковым оттенком, не могли быть отнесены ни к первой, ни ко второй группе. Таким образом, полученные нами данные согласуются с результатами исследований кумжи в нерестовых реках.

Возраст и сроки созревания. Как было отмечено выше, судя по состоянию гонад, около 14% самок могли достичь половой зрелости в возрасте 1+. В трехлетнем возрасте созрели около 30% самок маточного стада. После окончания нерестового сезона наблюдали значительную гибель рыб, вследствие которой их число сократилось почти в 2 раза – с 615 до 349 экз. Среди четырехлеток созрели 80% самок. Некоторые из них нерестились повторно, о чем свидетельствовало наличие небольшого количества не полностью резорбированной икры, оставшейся в полости тела после предыдущего созревания. Среди пятилеток, которых насчитывалось 213 экз., созрели 90% рыб, а среди 80 экз. шестилетних особей созревшими оказались все самки.

Результаты наблюдений за динамикой созревания самок в течение нерестового сезона представлены в табл. 4. Самки кумжи в заводских

условиях созревали в осенне-зимний период, начиная с ноября. Массовое созревание рыб наблюдали, как правило, в декабре, независимо от протяженности нереста. Исключением были пятилетние самки, большая часть которых созрела в ноябре. Длительность нерестового сезона менялась в зависимости от возраста производителей. Самым продолжительным был нерест у трех- и четырехлеток. Рыбы старших возрастов, преобладающая часть которых созревала повторно, продуцировали икру в более короткие сроки – в течение 3 мес.

Самцы начинали созревать с первых чисел ноября, обычно на 1–2 недели раньше самок. Массовое созревание наблюдали в конце ноября. Большинство самцов сохраняли состояние функциональной зрелости до конца февраля – середины марта.

В естественных условиях первый нерест самок у черноморской кумжи, как правило, происходит не раньше, чем в возрасте 2+ (Веруашвили и др., 1968; Мурза, Христофоров, 1988). Изучение структуры нерестовых стад в р. Черная, проведенное Барачем (1962), показало, что около 30% стада составляли впервые нерестящиеся самки, представленные в основном трехлетними рыбами. Наиболее многочисленной (44–45%) была группа рыб, нерестившихся второй раз, среди которых, кроме четырехлеток, встречались в небольшом количестве трех- и пятилетние особи. Рыбы старших возрастов и с возрастающей кратностью нереста были в меньшинстве – с двумя предшествующими нерестами до 15%, с тремя до 7%, с четырьмя – до 2%. Последняя группа состояла исключительно из шестилетних самок.

Наши исследования показали, что около 30% самок маточного стада созрели в возрасте 2+, что согласуется с приведенными выше данными Барача (1962).

Существенная элиминация самок в ходе рыбоводного процесса вызывает необходимость исследования возможных причин этого явления. В качестве одной из них можно рассматривать гибель кумжи в результате больших энергетиче-

ских потерь, которые сопровождают нерест лососевых рыб в природе и приводят к заметному снижению выживаемости в постнерестовый период. Это подтверждают исследования, проведенные на атлантическом лососе (Флеминг, 1998). Данными о гибели производителей черноморской кумжи в естественных условиях мы не располагаем. По мнению Барача (1962), черноморская кумжа, в отличие от других лососей не истощается в сильной степени во время нерестового хода и нереста. В связи с небольшой протяженностью рек производители достигают мест нереста в короткие сроки, и затраты на энергетический обмен у них незначительны. Кроме того, в течение преднерестового периода рыбы продолжают питаться и расти. Вместе с тем, результаты анализа возрастной структуры природных популяций, представленные в нескольких работах, дают основание предположить, что элиминация рыб с возрастом увеличивается, поскольку показано: чем старше производители, тем меньше их доля в стаде (Барач, 1962; Веруашвили и др., 1968; Lusk, 1968). Еще одним фактором, способным повлиять на жизнеспособность рыб после нереста, может быть нанесение производителям травм, неизбежных в ходе рыбоводных мероприятий. При этом следует учитывать не только физические повреждения, но и последствия стресса, вызванного хендлингом, а также снижение у стрессированной рыбы резистентности к возбудителям заболеваний (Pickering, 1989; Головин, 2005). Стресс мог проявляться у кумжи в сильной степени еще и по причине того, что рыбы исходного стада являлись первым поколением, выращенным в искусственных условиях, т.е. не прошедшим домesticацию, и могли быть особенно чувствительны к стрессу, как показали, например, исследования, проведенные на радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Woodward, Strange, 1987).

Что касается сроков нереста, у кумжи, обитающей в разных реках Черноморского побережья, они различаются незначительно. Для этого вида характерен осенний нерест, который начинается в октябре и длится не более 3 мес. В реках Крыма, Закарпатья и Словакии кумжа созревает в течение октября-ноября (Власова, 1959; Делямуре, 1964; Lusk, 1968). В реках Абхазии нерест начинается в первых числах октября и длится до середины января, разгар икрометания приходится на ноябрь, в течение которого созревают 75–90% самок (Барач, 1962; Эланидзе, 1983). В верховьях р. Мзымта нерест жилых особей начинается в октябре, а проходных несколько позже – в конце октября (Мурза, Христофоров, 1988).

Нерест кумжи в условиях племзавода начинался на месяц позже, чем в природе, и продолжался более длительное время, что было, по-видимому, следствием условий выращивания. Известно, что основными внешними факторами, контролирующими

сроки созревания лососевых рыб, являются фотопериод и температура воды (Beacham, Murray, 1988; Johnstone et al., 1992; Taranger et al., 1999; Davies, Bromage, 2002). В нашем случае влияние фотопериода исключается, поскольку рыб содержали под открытым небом при естественном освещении, поэтому можно предположить, что смещение сроков созревания связано с температурой воды в прудах, более высокой, чем в природных условиях. В р. Мзымта жилая и проходная кумжа нерестятся в местах впадения в реку родников, температура воды в которых почти постоянная на протяжении года и составляет 10–12°C (Мурза, Христофоров, 1988). В прудах Адлерского племзавода в сентябре вода прогревается до 14–15°, а в октябре в период завершения гаметогенеза температура воды превышает 13°, что, по-видимому, может служить причиной задержки созревания самок до ноября, когда температура воды снижается до 10°C и приближается к оптимальным значениям, наблюдаемым в природе. Основанием для нашего предположения можно считать данные ряда работ, в которых показано, что как более низкие, так и более высокие, по сравнению с физиологическим оптимумом, значения температуры могут подавлять или задерживать созревание лососевых рыб (Johnston et al., 1992; Taranger, Hansen, 1993; Pankhurst et al., 1996; Taranger et al., 1999).

Характеристика половозрелых рыб. Результаты оценки самок кумжи разного возраста по основным рыбоводным признакам приведены в табл. 5. Самки в возрасте 2+ значительно различались по массе тела: самые мелкие рыбы достигли всего 200 г, а самые крупные особи превосходили их почти в 7 раз. Вместе с тем, анализ распределения рыб по массе тела показал, что 80% самок представляли консолидированную группу, в пределах которой этот признак варьировал от 500 до 950 г, что нашло отражение в сравнительно умеренном значении коэффициента вариации (27.4%). За год выращивания средняя масса самок увеличилась в 3.6 раза, при этом сохранился высокий уровень различий между самыми крупными и самыми мелкими особями, а коэффициент вариации возрос до 41.4%. Темп роста пяти- и шестилетних самок был ниже, чем в раннем возрасте: масса тела рыб увеличилась соответственно в 1.2 и 1.5 раза, а длина тела – в 1.1 и 1.2 раза. Внутри каждой возрастной группы эти два признака были тесно взаимосвязаны: $r = 0.95–0.98$ ($p = 0.01$).

Минимальная рабочая плодовитость 680 икринок была отмечена у самой мелкой самки массой 200 г и длиной 26.1 см в возрасте 2+. Максимальное количество икринок 15014 шт. было получено от шестилетней самки массой 7540 г и длиной 87.1 см, не самой крупной среди особей того же возраста. Вариабельность рыб по рабочей плодо-

Таблица 5. Характеристика созревших самок черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* исходного стада

Возраст, лет	n, экз	Масса тела, г		Длина тела, см		Рабочая плодовитость, число икринок		Относительная плодовитость, шт./кг		Масса икринок, мг	
		$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
2+	55	$\frac{765 \pm 28.3}{200-1420}$	27.4	$\frac{40.3 \pm 0.53}{26.1-46.5}$	8.9	$\frac{1625 \pm 219.6}{680-3813}$	35.0	$\frac{2584 \pm 91.2}{1010-4252}$	23.9	$\frac{77.2 \pm 10.40}{58.8-98.0}$	10.3
3+	82	$\frac{2724 \pm 123.7}{790-5580}$	41.4	$\frac{59.6 \pm 0.91}{41.2-76.0}$	13.8	$\frac{4494 \pm 224.1}{1220-9460}$	41.4	$\frac{2280 \pm 56.8}{610-3730}$	22.4	$\frac{100.9 \pm 1.34}{73.5-138.9}$	12.1
4+	30	$\frac{3305 \pm 190.6}{1610-5800}$	31.6	$\frac{63.8 \pm 1.38}{52.1-78.0}$	11.9	$\frac{5176 \pm 423.0}{1710-10270}$	44.8	$\frac{1921 \pm 98.7}{870-3240}$	28.2	$\frac{113.1 \pm 1.55}{95.3-128.2}$	7.5
5+	45	$\frac{4982 \pm 192.2}{2670-7800}$	25.9	$\frac{73.4 \pm 1.09}{59.2-89.0}$	10.0	$\frac{7413 \pm 385.3}{2980-15014}$	34.9	$\frac{1822 \pm 63.5}{809-2803}$	23.4	$\frac{122.8 \pm 1.70}{100.0-161.3}$	9.4

витости внутри возрастных групп была существенной: $CV = 34.9-44.8\%$. Плодовитость с возрастом увеличивалась; внутри возрастных групп эти признаки коррелировали между собой: $r = 0.74-0.89$ ($p = 0.01$). Относительная плодовитость снижалась с возрастом рыб: минимальное значение признака (809 шт./кг массы тела) было отмечено у шестилетней самки, а максимальное (4252 шт./кг) – у трехлетней самки. При этом не было достоверных корреляций ни с массой, ни с длиной тела.

Средняя масса икринок увеличивалась с возрастом рыб. В каждой возрастной группе этот показатель не зависел от массы тела самок и, как правило, не был связан с плодовитостью. Лишь у четырехлетних самок масса икринок отрицательно коррелировала с рабочей плодовитостью ($r = -0.34$; $p = 0.5$).

Структура маточного стада была неоднородной не только по количественным признакам, но и по фенотипам окраски производителей. Созревшие рыбы относились к двум основным цветовым морфам. В окраске одной преобладали оливковые оттенки, как у ручьевой форели. Особи второй морфы не имели оливковых оттенков и были схожи по окраске с проходной кумжей: основной цвет серый, на спине темный со стальным оттенком, серебристо-серый по бокам и почти белый на брюшке, а выше и ниже боковой линии в большинстве случаев разбросаны крупные черные пятна звездчатой формы. У рыб обеих морф на жировом плавнике выделялись яркие красные пятна, окаймленные белой полосой.

Разнообразие зрелых особей кумжи по окраске, по нашим наблюдениям, было связано с различиями в темпе их роста и сроках созревания в течение нерестового сезона. Это было особенно заметно у трех- и четырехлетних рыб, отличавшихся растянутым периодом созревания. В начале нерес-

тowego сезона преобладали самки “форелевого” фенотипа. Особи фенотипа кумжи в основном созревали во второй половине нереста и были, как правило, крупнее первых. Так, например, четырехлетние самки, созревшие в конце ноября и в I половине декабря, имели массу тела в среднем 2320 ± 134.8 г, а к концу нереста, т. е. во II половине февраля и начале марта, масса тела рыб составляла 3140 ± 189.1 г. Различия между средними достоверны при $p < 0.01$. Различия по массе тела и сроком созревания у рыб разной окраски дают основание предположить существование генетических различий между особями одной популяции, поскольку условия выращивания были одинаковыми для всех рыб. Этот вывод имеет большое значение для обоснования схемы формирования маточных стад и методов отбора, поскольку в основе заводского разведения ценных видов рыб с целью восстановления их численности должен лежать принцип сохранения генетической структуры природных популяций (Кирпичников, 1979; Риман, Аттер, 1991; Андрияшева, 1996; Алтухов, 2003).

Оценка трехлетних самок по качеству потомства показала, что оплодотворяемость икры составляла 70–100%, в среднем 97.2%. Выживаемость эмбрионов варьировала в пределах от 12.2 до 97.2%, при среднем значении 85.2%. При этом низкая жизнеспособность потомства (от 12.7 до 56.4%) была отмечена у 20% производителей, у остальных 80% самок этот показатель варьировал в пределах от 84.3 до 97.2%, соответствуя высоким рыбоводным требованиям. Гибель личинок в период эндогенного питания не превышала 3%. С увеличением возраста производителей показатели качества их потомства не снижались.

На ранних этапах эмбриогенеза развитие зародышей проходило довольно синхронно. Полное обрастанье желтка бластодермой было отмечено

в интервале, не превышающем 2 сут: на 10–11 сут после осеменения. Завершающий период эмбриогенеза длился больше недели: вылупление личинок началось на 38 сут и закончилось на 46 сут. Инкубация икры проходила при постепенном сезонном снижении температуры воды от 11.7 до 9.7°C. Длительность эмбриогенеза при этом составляла от 407 до 486 (в среднем 446) градусов-содней.

Согласно данным Барача (1962), масса и размеры тела проходной кумжи зависят от возраста рыб и кратности периода морского нагула. Кумжа начинает входить в реки Абхазии в апреле–мае. В это время преобладают крупные рыбы длиной 80–100 см и массой 5–6 кг. К концу апреля подходит кумжа среднего размера: около 70 см длиной и массой 3–4 кг. В мае встречаются в основном мелкие производители: их длина составляет 50–60 см, а масса – 1.5–2.5 кг. Судя по размерам и массе рыб, приведенным в упомянутой работе, первыми заходили в реку пяти- и шестилетние особи, последующая группа рыб, вероятно, включала четырех- и пятилетних рыб, а завершали ход трех- и четырехлетки.

Ручьевая форель, весь жизненный цикл которой проходит в горных реках или их притоках, как правило, отличается низким темпом роста и небольшими размерами. Так, например, в речной популяции р. Мзымта самки, готовые к созреванию в возрасте 3+, имели массу тела от 34.6 до 102.5 г (Мурза, Христофоров, 1988), а самки, обитающие в р. Лючка в Словакии, созревали в возрасте 2+ при средней массе тела около 100 г (Lusk 1968). Вместе с тем, жилая форма кумжи, обитающая в водохранилищах, отличается высоким темпом роста: масса тела рыб достигает в среднем 2.5 кг, а при наиболее благоприятных условиях нагула – 5–6 кг (Делямуре, 1964). Результаты нашего исследования показали, что самки заводского стада (табл. 5) значительно превосходили по массе тела самок из речных популяций и были сопоставимы с проходной кумжей и рыбами, обитающими в водохранилищах.

Рабочая плодовитость самок проходной кумжи, заходившей на нерест в реки Абхазии в 1947–1950 гг., по данным Барача (1962), достигала в среднем 8.5 тыс. икринок с колебаниями в разные годы от 7.5 до 10.5 тыс.; индивидуальные различия составляли от 2.5 до 15.5 тыс. икринок. Плодовитость увеличивалась с размерами рыб: самки длиной 50–60 см производили в среднем около 4000 шт. икринок, у рыб средней длиной 70 см плодовитость возрастала до 6000–7000 шт. Установленные в наших исследованиях индивидуальные различия самок заводского стада по рабочей плодовитости (680–15000 икринок) значительно больше, чем у рыб из природных популяций. Средние показатели плодовитости производите-

лей маточного стада близки таковым у самок, нагуливающихся в море.

Длительность эмбриогенеза у черноморской кумжи в природе, по наблюдениям Барача (1962), меняется в значительных пределах. Так, например, в р. Черная при стабильном температурном режиме 9–10°C развитие икры продолжается от 418 до 522 (в среднем 437) градусов-содней. В р. Кодори при средней температуре воды 6.5°C в период развития икры эмбриогенез длился от 403 до 548 (в среднем около 460) градусов-содней. Продолжительность зародышевого развития у потомков заводского стада (407–486, в среднем 446 градусов-содней) совпадает со средними показателями сроков эмбриогенеза в естественных условиях и вместе с тем отличается меньшим диапазоном изменчивости.

Таким образом, в результате проведенных работ было создано маточное стадо черноморской кумжи в заводских условиях. Соотношение производителей исходного стада, созревающих в разном возрасте, совпадало с соотношением возрастных групп в нерестовых стадах природных популяций. Масса тела и плодовитость самок, выращенных на племзаводе, сходны с показателями рыб, нагуливающихся в море или в водохранилищах. Качество половых продуктов и потомства, полученного от производителей исходного стада, высокое. Успешная реализация нового направления в воспроизводстве черноморской кумжи открывает реальные перспективы восстановления численности этого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. Учебное пособие. М.: Академкнига, 431 с.
- Андряшева М.А. 1996. Концепция сохранения генофонда природных популяций рыб. Науч. тетради НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 66 с.
- Барач Г.П. 1941. Фауна Грузии. Т. I. Рыбы пресных вод. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 288 с.
- Барач Г.П. 1952. Значение ручьевой форели в воспроизводстве запасов черноморского лосося (кумжи) // Зоол. журн. Т. 31. Вып. 6. С. 906–915.
- Барач Г.П. 1954. Биология и воспроизводство запасов черноморской кумжи (лосося-форели) // Тр. совещ. по рыбоводству. М.: Изд-во АН СССР. С. 235–242.
- Барач Г.П. 1962. Черноморская кумжа (лосось-форель). Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 212 с.
- Берг Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Веруашвили Г.Г., Гогоберидзе Н.Г., Замбахидзе Н.П. 1968. Некоторые черты биологии черноморской кумжи в реке Бзыбь // Тр. научно-исслед. рыбхоз. ст. Грузии. Т. 13. С. 53–61.

- Власова Е.К.* 1959. Лососевидные рыбы Salmonoidei рек Закарпатья // Науч. зап. Ужгородск. гос. ун-та. Т. 40. С. 89–100.
- Головин П.П.* 2005. Стress рыб и его связь с эпизоотическим благополучием рыбоводных хозяйств России // Эпизоотологический мониторинг в аквакультуре: состояние и перспективы. Расширенные мат-лы Всерос. научно-практ. конф.-семинара. М.: Россельхозакадемия. С. 27–30.
- Делямуре С.Л.* 1964. Рыбы пресных водоемов. Симферополь: Изд-во Крым, 67 с.
- Зернов С.А.* 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Импер. АН. Сер. 8. Т. 32. № 1. С. 1–299.
- Иконен Э.* 1998. Атлантический лосось в Финляндии // Р.В. Казаков (ред.). Атлантический лосось. СПб.: Наука. С. 475–485.
- Кирличников В.С.* 1979. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 391 с.
- Красная книга Краснодарского края. 1994. Краснодар: Краснодарск. изд-во. С. 231–248.
- Красная книга Российской Федерации (животные). 2001. М.: Астрель, 862 с.
- Крыжановский С.Г., Троицкий С.К.* 1954. Материалы об ихтиофауне рек Черноморского побережья // Вопр. ихтиологии. Вып. 2. С. 144–150.
- Кудерский Л.А.* 1974. О происхождении лососей и форелей (*Salmo trutta L.*) в бассейнах Аральского, Каспийского и Черного морей // Изв. НИИ озер. и реч. рыбного хоз-ва. Т. 97. С. 187–216.
- Кулян С.А.* 1999. Черноморский лосось не исчезнет // Рыбоводство и рыболовство. № 1. С. 17–18.
- Лужняк В.А.* 2003. Ихтиофауна рек и лиманов Черноморского побережья России // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 457–463.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л.* 1988. Некоторые проблемы воспроизводства черноморской кумжи *Salmo trutta labrax Pall.* реки Мзымы и закономерности ее полового созревания // Сб. науч. тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 276. С. 147–158.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л.* 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Методические указания. Л: ГосНИОРХ, 102 с.
- Панов Д.А.* 1958. О единстве стад черноморского лосося и ручьевой форели // Науч. докл. высш. шк. Биол науки. № 1. С. 46–48.
- Петренко Л.А.* 1999. Состояние искусственного воспроизводства атлантического лосося в бассейне Балтийского моря // Современное состояние рыбного хозяйства на внутренних водоемах европейской части России. СПб: ГосНИОРХ. С. 56–61.
- Плотников Г.К.* 2000. Фауна позвоночных Краснодарского края. Краснодар: Кубанск. гос. ун-т, 233 с.
- Попов А.М.* 1930. К познанию ихтиофауны Кавказского побережья Черного моря // Тр. Ленинградск. о-ва естествоиспыт. Т. 60. Вып. 1. С. 29–57.
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Риман Н., Аттер Ф.* 1991. Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. М.: Агропромиздат, 480 с.
- Световидов А.Н.* 1964. Рыбы Черного моря. М.-Л.: Наука, 551 с.
- Шевцова Э.Е.* 1969. Биологические основы и биотехника искусственного разведения черноморского лосося. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 28 с.
- Флеминг Я.А.* 1998. Размножение атлантического лосося // Р.В. Казаков (ред.). Атлантический лосось. СПб.: Наука. С. 127–141.
- Эланидзе Р.Ф.* 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Изд-во Мецниериба, 320 с.
- Эскелинен У.* 1991. О деятельности рыбоводной исследовательской станции Лаукаа // Сб. науч. тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 297. С. 44–51.
- Beacham T.D., Murray C.B.* 1988. Influence of photoperiod and temperature on timing of sexual maturity of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Can. J. Zool. V. 66. P. 1729–1731.
- Davies B., Bromage N.* 2002. The effect of fluctuating seasonal and constant water temperatures on the photoperiodic advancement of reproduction in the female rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Aquaculture. V. 205. P. 183–200.
- International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). 1990. IUCN red list of threatened animals. IUCN. Gland. Switzerland and Cambridge, U.K., 288 p.
- Johnston C.E., Hambrook M., Gray R.W., Davidson K.G.* 1992. Manipulation of reproductive function in Atlantic salmon (*Salmo salar*) kelts with controlled photoperiod and temperature // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 49. P. 2055–2061.
- Lusk S.* 1968. Sexual maturity, sex ratio and fecundity in the brown trout *Salmo trutta m. fario L.*, in the Loucka River // Zool. Listy. V. 17. № 3. P. 253–268.
- Pankhurst N.W., Purser G.J., Van Der Kraak G. et al.* 1996. Effect of holding temperature on ovulation, egg fertility, plasma levels of reproductive hormones and in vitro ovarian steroidogenesis in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Aquaculture. V. 146. P. 277–290.
- Pickering A.D.* 1989. Environmental stress and the survival of brown trout, *Salmo trutta* // Freshwater Biol. V. 21. P. 47–55.
- Taranger G.L., Hansen T.* 1993. Ovulation and egg survival following exposure of Atlantic salmon *Salmo salar L.*, broodstock to different water temperature // Aquacult. Fish. Management. V. 24. P. 151–156.
- Taranger G.L., Stefansson S.O., Oppedal F. et al.* 1999. Photoperiod and temperature affects gonadal development and spawning time in Atlantic salmon (*Salmo salar L.*) // Proc. 6-th Int. symp. Reproduct. Physiol. Fish. July 4–9, 1999. Univ. Bergen. Bergen, Norway. P. 345.
- Woodward C.C., Strange R.J.* 1987. Physiological stress responses in wild and hatchery-reared rainbow trout // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 116. P. 574–579.