

УДК 597.574.32

## РОСТ И РАННЕЕ ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ КУМЖИ *Salmo trutta* р. АЛАТСОЯ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2020 г. Е. Д. Павлов<sup>а, \*</sup>, А. Г. Буш<sup>а</sup>, В. В. Костин<sup>а</sup>, Д. С. Павлов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: p-a-v@nxt.ru

Поступила в редакцию 19.03.2020 г.

После доработки 15.06.2020 г.

Принята к публикации 22.06.2020 г.

Изучены особенности роста и раннего полового созревания кумжи реки Алатсоя (Республика Карелия). Возраст кумжи, обитающей в этой реке, как правило, не превышает трех лет, и одна из реализуемых жизненных стратегий – образование раносозревающих самцов. Раносозревающие самцы достигают половой зрелости в возрасте 1+, характеризуются большими размерами по сравнению с пестрятками того же возраста и высоким темпом роста в первый год жизни. Самки созревают не раньше возраста 2+. Есть основание полагать, что формирование раносозревающих самцов в популяции кумжи р. Алатсоя начинается в течение первого лета жизни.

**Ключевые слова:** кумжа *Salmo trutta*, возраст рыб, рост, половое созревание, раносозревающие особи, гонады, жизненная стратегия

**DOI:** 10.31857/S0320965220060145

### ВВЕДЕНИЕ

Кумжа *Salmo trutta* L., обычно достигающая половой зрелости к 3–4 годам (Hart, 1973), может созревать и раньше этого срока (Кузищин, 1997; Jonsson B., Jonsson N., 2011; Huusko et al., 2018). В реках Карелии, в том числе и в р. Алатсоя, встречаются раносозревающие особи кумжи (Павлов и др., 2019). По нашим наблюдениям, в р. Алатсоя раносозревающие особи отмечены чаще по сравнению с популяциями в других реках Карелии (Павлов и др., 2019).

Комплекс благоприятных факторов, сложившихся в речной системе или на отдельных ее участках в первый год жизни лососевых, создает условия для увеличения темпов роста рыб и стимулирует их на раннее созревание (Bohlin et al., 1994; Fleming, 1996; Jonsson B., Jonsson N., 2011; Metcalfe, 1998; Morgan, Metcalfe, 2001). Количество и доступность пищи относятся к важнейшим факторам, влияющим на формирование жизненной стратегии у лососевых рыб (Павлов, Савваитова, 2008; Павлов и др., 2007; Ferguson et al., 2019; Olsson et al., 2006). У кумжи раннее созревание самцов и самок рассматривается как одна из жизненных стратегий (Павлов, Савваитова, 2008).

На выбор жизненной стратегии в популяции оказывают влияние особенности роста рыб (Ми-

на, 1986; Myers et al., 1986) и развития их половых желез (Груздева и др., 2013, 2017).

Цель работы – изучение их связи и роли в формировании жизненной стратегии у кумжи из р. Алатсоя.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Длина р. Алатсоя 14 км, ее исток – оз. Алатунлампи (Государственный...). Она впадает в р. Янисйоки, которая в свою очередь впадает в Ладожское озеро. Река Янисйоки выше (в районе пос. Харлу) и ниже (в районе пос. Ляскеля) по течению от места впадения р. Алатсоя перекрыта плотинами (рис. 1). Нижняя плотина блокирует возврат половозрелой кумжи из Ладожского озера на нерест в р. Алатсоя, а верхняя – блокирует контранатантную миграцию кумжи на нагул в оз. Янисъярви. Таким образом, кумжа, обитающая в р. Алатсоя, изолирована от других популяций вида.

Кумжа разного возраста отловлена 28 и 29 августа 2015 г. в р. Алатсоя (61°48.02' с.ш., 31°1.92' в.д.) (бассейн Ладожского озера) щадящим методом с использованием электролова (Fa-2, Норвегия) в количестве 69 экз. Дополнительно 29 августа 2019 г. отловлены 18 экз. сеголетков (0+) кумжи из этой реки.

У рыб измеряли длину тела по Смитту (FL) и массу тела, определяли пол и принадлежность к

Сокращения: ЯЦО – ядерно-цитоплазматическое отношение ооцитов.

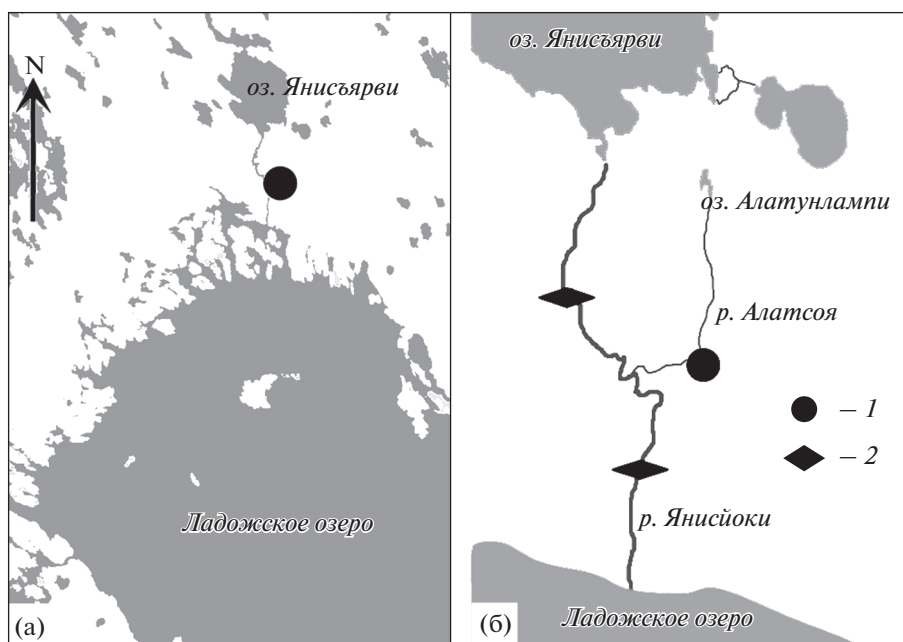


Рис. 1. Карта района проведения работ (а) и схема озерно-речной системы (б): 1 – район работ, 2 – плотины.

той или иной группировке: пестрятки или раносозревающие рыбы. Пестрятки – неполовозрелые особи, у которых еще не началась дифференциация по жизненным стратегиям; раносозревающая кумжа – самцы в возрасте 1+ с гонадами на переходной III–IV или IV стадиях зрелости и самки в возрасте 2+ с гонадами на IV стадии зрелости.

Для определения возраста кумжи отбирали несколько десятков чешуй выше боковой линии между задним краем спинного плавника и началом анального (Мартынов, 1987). Возраст кумжи определяли по числу годовых колец на чешуе с цельной центральной зоной, не имеющей признаков регенерации и повреждения (Чугунова, 1959). У каждой особи просматривали  $\geq 10$  чешуй. Одинаковый участок тела рыб, с которого отбирали чешую, обеспечивал снижение ошибки определения возраста, поскольку число склеритов на чешуе, расположенной на разных участках тела вариативно (Чернова, Дгебуадзе, 2008). Радиусы склеритов измеряли в краниальной зоне чешуи с отклонением  $\leq 45^\circ$  от длиннейшей оси.

Обратное расчисление длины тела рыб в возрасте 1+ проводили по формуле Ли (Vusaker et al., 1990):  $l_i - c = r_i / R(FL - c)$ , где  $l_i$  – вычисляемая длина тела особи в  $i$ -м возрасте,  $r_i$  – радиус  $i$ -го годового кольца на чешуе,  $R$  – полный радиус чешуи,  $FL$  – конечная длина по Смитту,  $c$  – свободный член, вычисляемый по уравнению связи радиуса чешуи с длиной рыбы:  $\ln FL = c + \ln R$ .

Для оценки длины тела кумжи к концу первого лета жизни, измеряли сеголетков, пойманных в августе 2019 г. Затем сравнивали полученные зна-

чения с обратно расчисленной длиной годовиков в конце первого года жизни для определения доли прироста длины тела в летние месяцы.

Гонады для цитологического исследования фиксировали в жидкости Буэна. Гистологические препараты изготавливали с использованием полуавтоматического гистопроцессора TPC-15, заливочной станции TES-99, микротомы Meditome M530 (“Medito”, ФРГ). Срезы толщиной 5 мкм окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином. Фотографии срезов половых желез получены при помощи моторизованного микроскопа Keyence Biorevo VZ-9000 (Япония). Пробы отобраны у 67 экз. рыб.

У самок для выявления цитологических изменений в генеративной ткани рассчитывали диаметр и ЯЦО на гистологических срезах (Павлов и др., 2014). ЯЦО рассчитывали как отношение площади ядра к площади цитоплазматического материала ооцита на срезе, прошедшем непосредственно вблизи от центральной части клетки. Измерения для определения ЯЦО, а также подсчет числа клеток в семеннике проводили при помощи программного обеспечения Image J. Ver. 1.8.0. Всего измерено 1227 ооцитов. У раносозревающих самок определяли относительную плодовитость – количество ооцитов, приходящихся на 1 г массы тела особи.

Статистическая обработка материала выполнена по индивидуальным значениям с использованием параметрического и непараметрического дисперсионных анализов, а также  $t$ -критерия Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Характеристика исследованных рыб.** В р. Алат-со-я были отловлены пестрятки, раносозревающие самцы и самки, а также недифференцированные по полу сеголетки (табл. 1). В период проведения работ смолты не встречались. Сеголетки имели темно-серую окраску, пестрятки – серую с оливковым оттенком и с ярко выраженными черными поперечными полосами вдоль тела. Раносозревающая кумжа сохраняла окраску, характерную для пестряток, но половые железы таких рыб были более развиты – находились на III–IV и IV стадиях зрелости, у пестряток – только на II и II–III стадиях.

Пестрятки и раносозревающая кумжа имели сходный возраст – 1+ и 2+ (табл. 1). Две раносозревающие самки были в возрасте 2+, раносозревающие самцы пойманы только в возрасте 1+, на их долю приходилось 38% всех пойманных самцов.

**Особенности роста рыб.** Непараметрический дисперсионный анализ показал, что длина и масса рыб достоверно ( $p < 0.01$ , Н-критерий Краскела–Уоллиса) различаются у пестряток и раносозревающих особей. Кроме того, различия в массе тела достоверны ( $p < 0.01$ ) и по  $t$ -критерию Стьюдента.

Для оценки особенностей роста самцов кумжи в разные годы жизни определены расчисленные длины тела в первый год жизни, а по ним темпы роста рыб в первый и второй (неполный) годы жизни. Двухфакторный дисперсионный анализ темпов роста самцов кумжи из разных группировок и разного возраста (в разные годы жизни) показал, что они достоверно зависят от возраста рыб ( $p < 0.001$ ) и совместного влияния факторов ( $p = 0.002$ ). Последнее указывает на то, что темпы роста пестряток и раносозревающих самцов достоверно по-разному изменяются в первый и второй годы жизни. На первом году жизни будущие раносозревающие особи вырастают до  $7.7 \pm 0.15$  см, пестрятки – до  $6.7 \pm 0.17$  см, т.е. раносозревающие особи обогнали в росте пестряток – их рост был на 15% больше. К середине второго года жизни темп роста (прирост длины тела) у раносозревающих самцов снизился до  $5.8 \pm 0.21$  см. У пестряток он тоже оказался ниже, чем в первый год, но выше, чем у раносозревающих самцов –  $6.2 \pm 0.21$  см, т.е. на втором году жизни раносозревающие самцы отставали в росте от пестряток на 6%.

Длина сеголетков в августе достигала 89% расчисленной длины годовиков в конце первого года жизни.

Две раносозревающие самки на первом году жизни также характеризовались большей длиной (обратное расчисление) по сравнению с пестрятками самками –  $8.5 \pm 0.47$  (7.9–9.5) см и  $6.6 \pm 0.15$  (5.4–8.6) см соответственно.

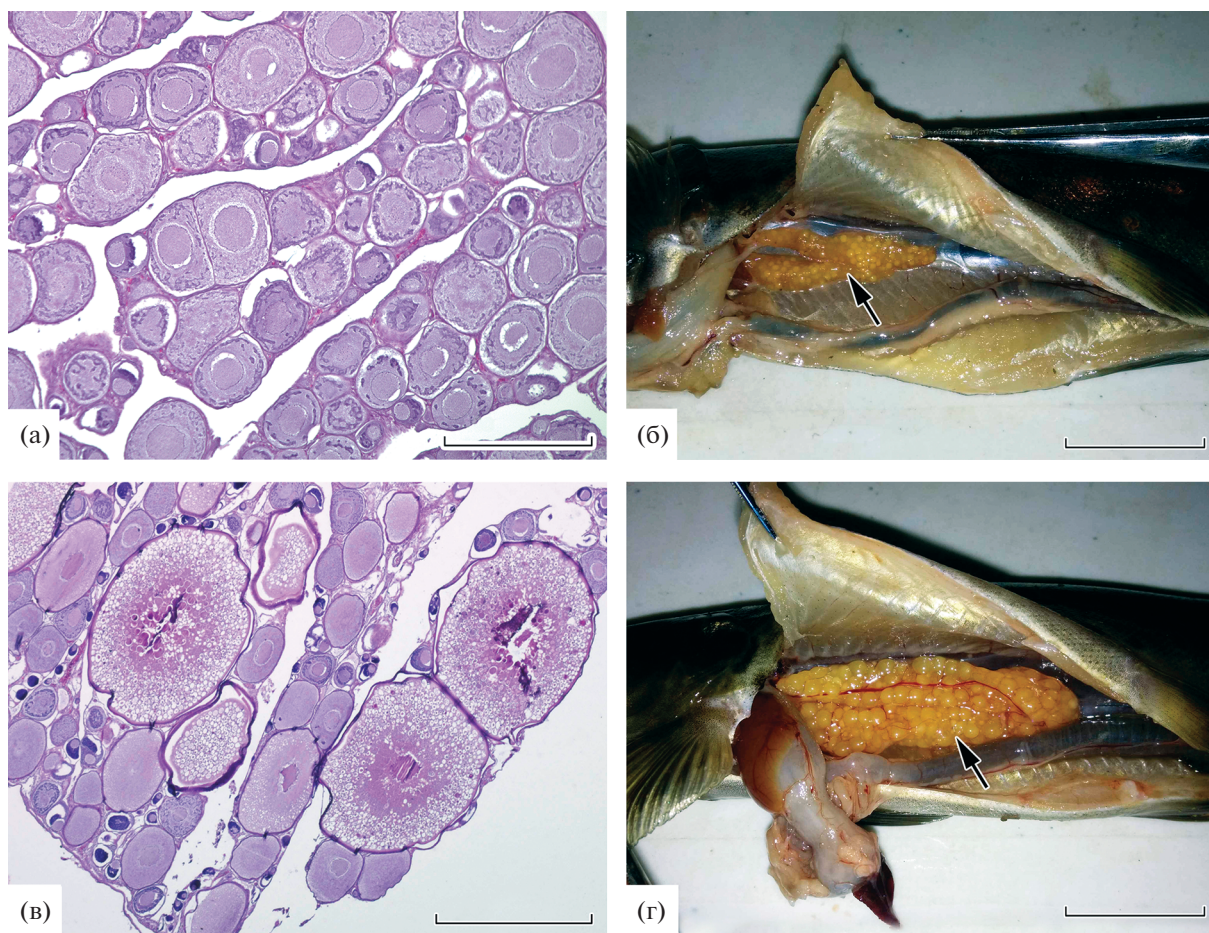
**Таблица 1.** Возрастная структура и биологические показатели кумжи р. Алатсо-я

Пол, возраст	Длина, см	Масса, г	<i>n</i> , экз.
Сеголетки			
0+	$6.1 \pm 0.15$	$2.5 \pm 0.19$	18
	5.2–7.1	1.5–4.2	
Пестрятки			
♂, 1+	$12.8 \pm 0.28$	$22.4 \pm 1.57$	21
	10.8–15.3	13.4–38.9	
♀, 1+	$12.7 \pm 0.24$	$21.9 \pm 1.21$	31
	9.8–14.8	9.9–33.5	
♀, 2+	17.9	60.3	2
	15.8, 20.0	39.8, 80.8	
Раносозревающие особи			
♂, 1+	$13.5 \pm 0.17$	$29.0 \pm 1.31$	13
	12.4–14.5	19.6–37.4	
♀, 2+	$20.5 \pm 0.5$	$91.8 \pm 3.95$	2
	20.0, 21.0	87.8, 95.7	

Примечание. Сеголетки отловлены в 2019 г., особи старшего возраста – в 2015 г. Над чертой –  $M \pm m$ , под чертой – min–max,  $n$  – число особей в группе.

**Состояние половых желез самок.** У пестряток в возрасте 1+ яичники находились на II стадии зрелости. На этой стадии зрелости гонады небольшие, имеют желтоватый цвет, представлены ооцитами периода превителлогенеза, которые характеризуются крупным ядром и цитоплазмой, имеющей гомогенную структуру (рис. 2а). Яичники одной из пестряток в возрасте 2+ также были на II стадии зрелости и по цитологическому строению не отличались от яичников пестряток в возрасте 1+. По периферии цитоплазмы превителлогенных ооцитов видны темные, часто прерывающиеся кольцевые зоны скопления РНК. В ядерном материале клеток локализованы ядрышки, в среднем  $12 \pm 1.4$  (1–33) штук на срезе. Диаметр превителлогенных ооцитов  $97 \pm 1.31$  (16–231) мкм, а ЯЦО –  $0.4 \pm 0.01$  (0.1–2.4).

Яичники одной пестрятки в возрасте 2+ находились на III стадии зрелости (рис. 2б). Они имели желто-оранжевый цвет, в таких гонадах невооруженным глазом видны крупные светло-желтые ооциты. Половые железы были массой 0.3 г и содержали ооциты диаметром  $108 \pm 6.9$  (29–255) мкм периода превителлогенеза и диаметром  $582 \pm 64.2$  (328–802) мкм периода вителлогенеза. Большая часть цитоплазмы вителлогенных ооцитов была вакуолизирована, в наиболее крупных клетках появлялись гранулы желтка (рис. 2в). Число ооцитов периода вителлогенеза в гонадах не превышало 10% всех половых клеток на срезе.



**Рис. 2.** Яичники кумжи *Salmo trutta* (показаны стрелкой). а – ооциты превителлогенеза яичников на II стадии зрелости; б, в – крупные ооциты вителлогенеза яичников на III стадии зрелости; г – крупные ооциты, целиком заполненные гомогенным желтком (IV стадия зрелости). Масштаб: а – 300 мкм, б, г – 20 мм, в – 800 мкм.

Вероятно, половой зрелости самка достигла бы в возрасте 3+.

Две раносозревающие самки в возрасте 2+ имели крупные гонады IV стадии зрелости. Яичники занимали значительную часть полости тела, имели оранжево-красный цвет и содержали крупные ооциты, целиком заполненные гомогенным желтком (рис. 2г). Вдоль половых желез хорошо виден крупный кровеносный сосуд *arteria ovarica*. Масса гонад была 2.7 г (относительная плодовитость 0.22 ооцита) и 9.0 г (относительная плодовитость 0.31 ооцит).

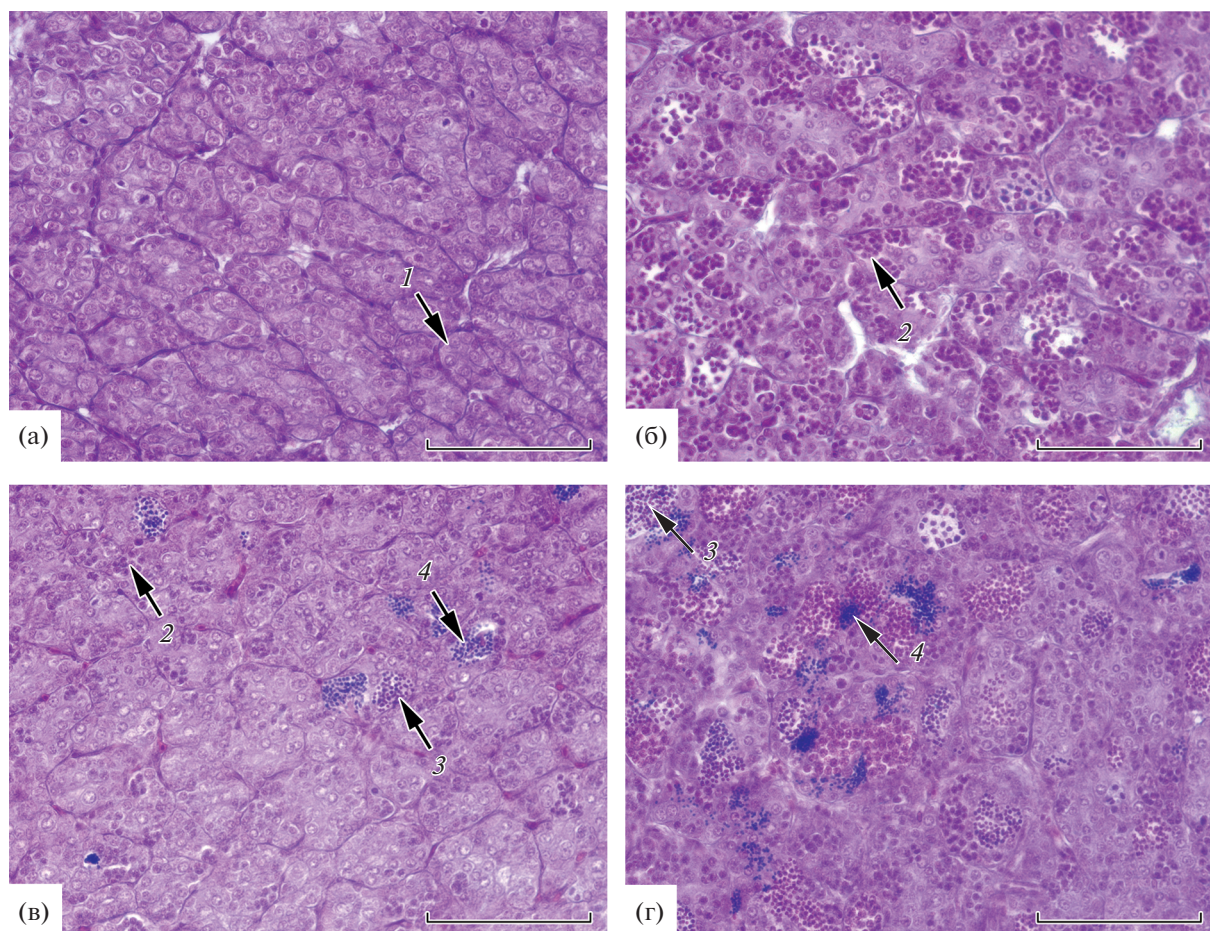
У самок не обнаружено корреляции ( $p > 0.05$ ) годовых приростов с ЯЦО и диаметром ооцитов.

**Состояние половых желез самцов.** У самцов степень созревания гонад положительно коррелирует ( $0.34, p < 0.05$ ) с величиной прироста чешуи первого года жизни, массой ( $0.47, p < 0.01$ ) и с принадлежностью к какой-либо группе (раносозревающие особи или пестрятки) ( $0.67, p < 0.001$ ).

Семенники у пестряток были на II стадии зрелости, имели вид тонких полупрозрачных тяжей. Такие гонады содержат сперматогонии, которые локализованы в цистах и находятся еще в процессе митотического деления. Клетки следующей генерации либо отсутствуют, либо единичны (рис. 3а). Гонады других пестряток-самцов были на III стадии зрелости, кроме сперматогониев в них многочисленны сперматоциты I и II порядка (рис. 3б). Сперматоциты II порядка в ~2 раза мельче сперматоцитов I порядка. В некоторых семенниках сформированы немногочисленные сперматиды и сперматозоиды (рис. 3в), в других гонадах их количество превалирует над сперматоцитами (рис. 3г).

У раносозревающих самцов половые железы находились на переходной III–IV и IV стадиях зрелости. Семенники белого цвета, занимали большую часть полости тела (рис. 4а), их масса –  $2.2 \pm 0.29$  (0.7–3.4) г. В менее развитых гонадах большую часть клеток представляли сперматоциты I и II порядка, а также единичные цисты со сперматидами и сперматозоидами (рис. 4б). На-





**Рис. 3.** Семенники пестряток кумжи *Salmo trutta* на II (а) и III (б, в, г) стадиях зрелости: 1 – сперматогонии, 2 – сперматоциты, 3 – сперматиды, 4 – сперматозоиды. Масштаб: 100 мкм.

личие в генеративной ткани сперматид свидетельствует о начале спермиогенеза. Размеры сперматид более мелкие по сравнению со сперматоцитами II порядка, окраска темнее (интенсивнее воспринимают гематоксилиновый лак). Сперматозоиды отличаются от других половых клеток самцов наименьшими размерами, продолговатой формой и наличием жгутика. Начало IV стадии зрелости гонад характеризуется увеличением в генеративной ткани числа сперматоцитов II порядка и сперматид; сперматозоиды по-прежнему единичны. В дальнейшем количество сперматозоидов увеличивается (рис. 4в). Наиболее развитые гонады содержат семенные каналца со сперматозоидами и немногочисленные клетки раннего состояния – сперматоциты и сперматиды (рис. 4г).

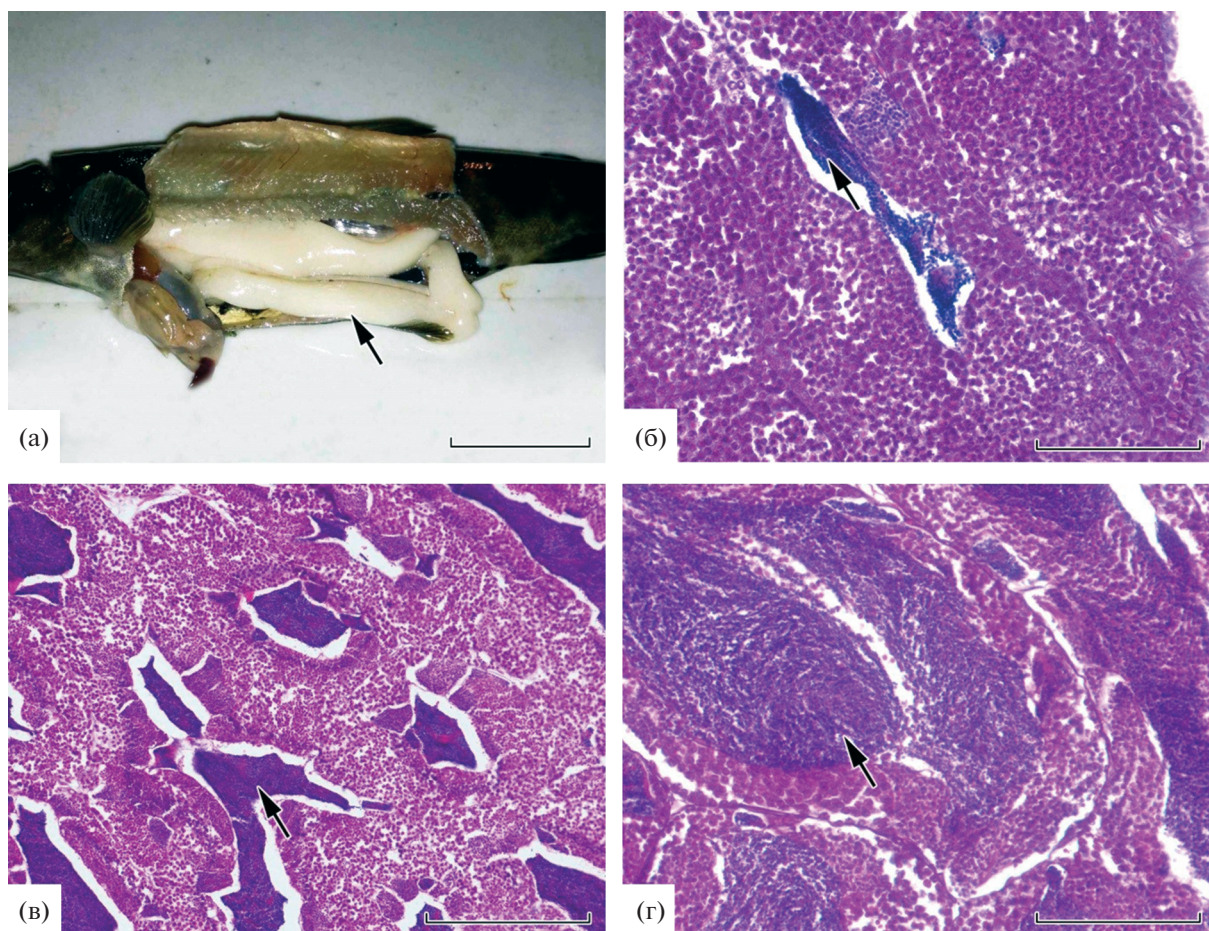
#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют, что возраст кумжи в р. Алатсоя, как правило, не превышает 2+ лет, а одна из жизненных стратегий –

образование раносозревающих особей. Отметим, что в других реках Фенноскандии (Huusko et al., 2018), в том числе в Карелии (Pavlov et al., 2019), возраст кумжи обычно достигает 3–5 лет. Вторая особенность кумжи в р. Алатсоя – высокая (38%) доля раносозревающих особей по сравнению с популяциями этого вида в других реках Карелии (Pavlov et al., 2019).

Зарегулирование стока р. Янисйоки привело к изоляции популяции кумжи из р. Алатсоя от крупных рек и озер, обеспечивающих нагул половозрелых рыб. Это обусловило уменьшение численности производителей в р. Алатсоя и, соответственно, снижение численности поколений. Увеличение доли раносозревающих самцов до 48% на фоне снижения численности популяции отмечено и в южной части ареала у черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* (Pallas, 1814) – в р. Мзымта (Pavlov et al., 2010). Снижение численности поколений, соответственно и пищевой конкуренции, привело к увеличению темпов роста и доли раносозревающих особей. Такое явление было отмечено у другого представителя сем. Salmonidae –





**Рис. 4.** Гонады раносозревающих самцов кумжи *Salmo trutta*: а – внешний вид семенника (→); б – III–IV стадии зрелости, сперматозоиды немногочисленны (→); в, г – на IV стадии зрелости, по мере созревания число сперматозоидов (→) в семенных канальцах возрастает. Масштаб: а – 20 мм, б, г – 100 мкм, в – 200 мкм.

нерке *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) (Варнавская, Варнаровский, 1988).

Период онтогенеза в первый год жизни является определяющим для раннего созревания лососевых (Jonsson B., Jonsson N., 2011). Темпы роста атлантического лосося *Salmo salar* (L., 1958) отрицательно коррелируют с возрастом достижения им половой зрелости (Hutchings, Jones 1998; Jonsson B., Jonsson N., 2011; Thorpe, 1994). У сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856), как и у кумжи, раносозревающие самцы могут достигать половой зрелости в возрасте 1+ (Груздева и др., 2013), у мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) – только в возрасте 2+ (Груздева и др., 2017). При этом темпы роста раносозревающих особей сима и мальмы в первые годы жизни выше, чем у пестряток. Следовательно, в популяциях лососевых, относящихся к разным родам (атлантический лосось, кумжа, сима, мальма), прослеживается одинаковая закономерность – у наиболее быстрорастущих особей часто формируется траектория развития, направленная на раннее созревание.

Сходные результаты получены и в нашей работе – выявлена группировка кумжи с созреванием в раннем возрасте, которое начинается на первом году жизни. К концу первого года будущие раносозревающие особи достоверно обгоняют пестряток по длине и массе тела.

Косвенные данные авторов позволяют уточнить период начала формирования указанной стратегии. Сравнение длин тела сеголетков (отловленных в конце августа) и обратно рассчитанных длин тела у кумжи в конце первого года жизни показали, что прирост длины кумжи в период интенсивного роста (в летние месяцы) достигает 89% годового прироста. То есть, кумжа в течение первого года жизни преимущественно растет в летний период, осенью и зимой прирост длины тела незначительный, что соответствует литературным данным (Шустов и др., 2012; Jonsson B., Jonsson N., 2011). Наиболее вероятно, что различия в темпах роста пестряток и будущих раносозревающих особей закладываются в период интенсивного роста – летом. Это, в свою очередь,

указывает на начало формирования у кумжи р. Алатсоя уже к концу первого лета траектории онтогенеза, направленного на раннее созревание и формирование жизненной стратегии раносозревающих самцов. Таким образом, первая особенность роста раносозревающей кумжи из р. Алатсоя – ускоренный (по сравнению с пестрятками) рост в начале первого года жизни.

Изучение состояния половых желез кумжи показало, что яичники у пестряток, как правило, развиваются с одной скоростью и, к возрасту особей 1+ находятся обычно на II–III стадиях зрелости. В связи с этим раносозревающие самки достигают половой зрелости на год позднее, чем раносозревающие самцы. Известно, что самки кумжи в отличие от самцов более склонны к миграциям (анадромии и потамодромии), которые связаны с их поздним созреванием ( $\geq 3+$ ). Самцы, напротив, чаще остаются в пресной воде (García-Vega et al., 2018; Ferguson et al., 2017, 2019; Huusko et al., 2018; Jonsson et al., 2001). Не вызывает сомнений, что сложившийся половой диморфизм в проявлении миграционных жизненных стратегий у кумжи обуславливает частое формирование раносозревающих самцов в популяции и гораздо более редкое (единичное) раносозревающих самок.

Вторая характерная черта роста у самцов кумжи тесно связана с особенностями их полового созревания. На второй год жизни различия в темпах роста между раносозревающими особями и пестрятками сглаживаются – раносозревающие самцы растут медленнее, и самцы-пестрятки начинают догонять их по этому показателю. В то же время самцы в возрасте 1+ значительно различаются по скорости созревания гонад: медленное созревание (II стадия зрелости к возрасту 1+) характерно для пестряток, а быстрое (III–IV стадии зрелости к возрасту 1+) – для раносозревающих самцов. Известно (Jonsson B., Jonsson N., 2011), что созревающие рыбы расходуют свои ресурсы на созревание, соответственно соматический рост замедляется. Авторы указанной работы отмечают, что, очевидно, у лососевых присутствует связь между зависимыми от условий обитания темпами роста и последующей жизненной стратегией рыб. Быстрое созревание гонад у кумжи следует рассматривать в качестве ингибитора роста раносозревающих самцов на втором году жизни.

**Выводы.** Кумжа в р. Алатсоя характеризуется высокой долей (38%) раносозревающих самцов, достигающих половой зрелости в возрасте 1+, и наличием раносозревающих самок. Самки созревают не раньше возраста 2+. Особенность полового созревания двухлеток кумжи (1+) – синхронное развитие гонад у самок и асинхронное у самцов. Разделение самцов пестряток кумжи из р. Алатсоя на раносозревающих самцов и недифференцированную молодь обусловлено их разли-

чиями в темпах роста в первый год жизни и скоростью созревания половых желез. По-видимому, в р. Алатсоя формирование раносозревающих самцов кумжи начинается в первое лето жизни.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность профессору К.В. Кузищину (Московский госуниверситет имени М.В. Ломоносова) за ценные замечания по тексту рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала осуществлен при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-14-01171, анализ материала и подготовка статьи – при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 19-14-00015.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варнаевская Н.В., Варнаевский В.С. 1988. О биологии карликовой формы нерки озера Дальнего (Камчатка) // Биол. моря. № 2. С. 16.
- Государственный водный реестр. <http://textual.ru/gvr>.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Павлов Е.Д. и др. 2017. Морфологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 587.
- Груздева М.А., Малютина А.М., Кузищин К.В. и др. 2013. Закономерности формирования жизненной стратегии у симы *Oncorhynchus masou* реки Коль (западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. С. 687.
- Кузищин К.В. 1997. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря: Дис. ... канд. биол. наук. Москва: МГУ.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: АН СССР. Уральское отд. Коми науч. центр.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. Москва: Наука.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. Москва: Наука.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В. и др. 2014. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 470.
- Павлов Д.С., Ганжа Е.В., Немова Н.Н. и др. 2019. Уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у кумжи *Salmo trutta* L. в реках Карелии // Биол.

- внутр. вод. Т. 12. №2, вып. 1. с. 87–92.  
<https://doi.org/10.1134/S0320965219020116>
- Чернова О.Ф., Дгебуадзе Ю.Ю. 2008. Архитектоника чешуи костистых рыб и ее диагностическое значение: теоретические основы современных методов экспертного исследования. Москва: Наука.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: Изд-во АН СССР.
- Шустов Ю.А., Тыркин И.А., Белякова Е.Н. 2012. Особенности роста молоди кумжи *Salmo trutta* L. в водоемах европейского севера России // Труды Карельск. науч. центра РАН. № 1. С. 94.
- Bohlin T., Dellefors C., Faremo U. 1994. Probability of first sexual maturation of male parr in wild sea-run brown trout (*Salmo trutta*) depends on condition factor 1 yr in advance // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 51. P. 1920. <https://doi.org/10.1111/faf.12396>
- Busaker G.P., Adelman I.K., Goolish E.M. 1990. Growth // Methods for fish biology. V. 1. Maryland: Amer. Fish. Soc. P. 363.
- Ferguson A., Reed T.E., McGinnity P., Prodöhl P.A. 2017. Anadromy in brown trout (*Salmo trutta*): A review of the relative roles of genes and environmental factors and the implications for management and conservation // Sea Trout: Science and Management – Proceedings of the 2nd International Sea Trout Symposium Publisher: Matador, Leicestershire, UK.
- Ferguson A., Reed T.E., Cross T.F. et al. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. P. 1. <https://doi.org/10.1111/jfb.14005>
- Fleming I.A. 1996. Reproductive strategies of atlantic salmon: Ecology and evolution // Rev.: Fish Biol. Fish. V. 6. P. 379.
- García-Vega A., Sanz-Ronda F.J., Fernandes Celestino L. et al. 2018. Potamodromous brown trout movements in the North of the Iberian Peninsula: Modelling past, present and future based on continuous fishway monitoring // Science of the Total Environment. V. 640–641. P. 1521. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.339>
- Hart J.L. 1973. Pacific fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. V. 180.
- Hutchings J.A., Jones M.E.B. 1998. Life history variation in growth rate thresholds for maturity in atlantic salmon // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 55. № 1. P. 22.
- Huusko A., Vainikka A., Syrjänen J.T. et al. 2018. Life-History of the adfluvial brown trout (*Salmo trutta* L.) in Eastern Fennoscandia // Brown Trout: Biology, Ecology and Management. P. 267. <https://doi.org/10.1002/9781119268352.ch12>
- Jonsson B., Jonsson N. 2011. Ecology of atlantic salmon and brown trout: habitat as a template for life histories // Fish Fisheries Ser. V. 33.
- Jonsson B., Jonsson N., Brodtkorb E., Ingebrigtsen P.-J. 2001. Life-history traits of Brown Trout vary with the size of small streams // Functional Ecology. V. 15. № 3. P. 310.
- Metcalf N.A. 1998. The interaction between behavior and physiology in determining life history patterns in atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 55. P. 93.
- Morgan I.J., Metcalfe N.B. 2001. Deferred costs of compensatory growth after autumnal food shortage in juvenile salmon // Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. V. 268. P. 295.
- Myers R.A., Hutchings J.A., Gibson R.J. 1986. Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 43. № 6. P. 1242.
- Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E., Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: The importance of food // Ecology Letters. V. 9. P. 645.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V. et al. 2010. Hormonal Status in Different Phenotypic Forms of Black Sea Trout *Salmo trutta labrax* // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 985.
- Thorpe J.E. 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Aquacult. Res. V. 25. № 1. P. 77.

## Growth and Early Maturation of the Brown Trout *Salmo trutta* in the Alatsoya River (Republic of Karelia)

E. D. Pavlov<sup>1, \*</sup>, A. G. Bush<sup>1</sup>, V. V. Kostin<sup>1</sup>, and D. S. Pavlov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

\*e-mail: p-a-v@nxt.ru

It was estimated features of the growth and early maturation of brown trout *Salmo trutta* L. in the Alatsoya river (Republic of Karelia). Generally, the age of the brown trout in this river does not exceed three years old. Precocious males reach puberty in 1+, they are realized one of the life history. Precocious males characterized bigger sizes then parr of the same age and precocious males have high growth rate in the first year of life. Females reach puberty not early then 2+. There is a hypothesis, that formation of precocious males is begun during the first summer of life in the brown trout population of Alatssoya river.

**Keywords:** brown trout *Salmo trutta*, the age of fish, growth, puberty, precocious fish, gonads, live history