

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова
Труды, вып. 58 (61)

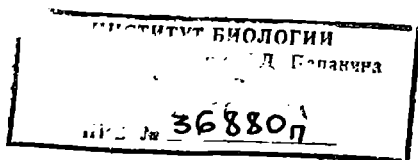
МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Рыбинск-1990

Микроэволюция пресноводных организмов, Рыбинск,
1990. 00 с.

Сборник содержит статьи по изменчивости и популяционной структуре пресноводных рыб и моллюсков. Разбираются причины и пути формирования структуры фенотипического разнообразия видов. Подробно описываются пути расселения видов в ледниковую эпоху, оценивается скорость микроэволюционных преобразований. В ряде статей обсуждается изменчивость акклиматизантов. Методическая статья посвящена оценке состояния популяций рыб по показателям стабильности морфогенеза. Рекомендуется для ихтиологов, гидробиологов, специалистов по популяционной и эволюционной биологии.

Ответственный редактор Ю. Г. Изюмов



Сдано в набор 1.04.90. Подписано в печать 19.07.90. Формат
84х108¹/₃₂. АК 06550. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9,24. Уч.-изд.
л. 10,29. Тираж 700 экз. Заказ 687.

Типография № 2 Госкомиздата РСФСР,
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.

**КОНФЕРЕНЦИЯ «МИКРОЭВОЛЮЦИЯ
ПРЕСНОВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ».**

В апреле 1988 года в Институте биологии внутренних вод АН СССР собрались специалисты по изменчивости, популяционной структуре вида и микроэволюции пресноводных животных. Основной задачей конференции была координация исследований, выработка стратегии изучения изменчивости пресноводных гидробионтов. Все участники были согласны с тем, что изменчивость пресноводных гидробионтов изучена крайне слабо по сравнению с изученностью морских или проходных видов. Однако по стратегии исследований разгорелась дискуссия. Часть ученых (В. В. Хлебович, Я. И. Старобогатов) считают, что следует максимально увеличить количество объектов, охватив при этом большинство систематических групп. Другие (Ю. С. Решетников, А. В. Яблоков, Г. И. Маркевич) говорили о необходимости изучения большего количества признаков уже изучаемых животных, особое внимание обратив на модусы микроэволюционных процессов. Спор разгорелся также и по поводу определения понятий «микроэволюция» и «элементарное эволюционное явление».

В целом можно сказать, что география полевых работ представлена была достаточно широко — от Сибири и Таймыра до западных границ СССР. Попутно выяснилось, что в ряде случаев исследования дублируются разными коллективами. В частности, доклады по структуре вида и микроэволюции карповых были представлены учеными Борка, Махачкалы, Москвы, Литвы и Элисты. Мы не считаем это особым недостатком — наоборот, появилась возможность сравнить результаты и подходы к решению сходных проблем.

Отчасти доложенные результаты вошли в данный сборник, хотя и далеко не полностью по организационным причинам в него удалось включить только работы сотрудников ИБВВ.

Участники совещания приняли решение сделать совещание по микроэволюции пресноводных животных регулярным, проводя его раз в три года и просить Академию наук СССР разрешения провести очередное совещание осенью 1991 г. в Борке.

О. Г. ВАНЮШИНА

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР***РАЗВИТИЕ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА У ЛЕША (ABRAMIS
BRAMA L.) И ПЛОТВЫ (RUTILUS RUTILUS L.).**

Описаны этапы морфогенеза у леща и плотвы, начинающегося из четырех морфогенетических центров на хорде. Начало окостенения приходится на первый личиночный этап, окончание — на четвертый.

В настоящее время в популяционных исследованиях и работах по систематике карповых широко используется изменчивость строения позвоночника [3, 6, 9]. При этом нарушения в строении позвоночника рассматриваются как фенотипические и используются для оценки состояния популяции [4]. Несмотря на столь широкое использование указанных признаков, до сих пор нет подробного описания нормального развития осевого скелета, механизм возникновения аберраций также неизвестен. Поскольку в исследованиях внутривидовой изменчивости структуры вида лещ и плотва являются модельными, было проведено исследование развития осевого скелета именно этих видов. Кроме того, дан анализ возникновения аберраций скелета.

Материал и методика.

Для исследований использовались разновозрастные личинки, у леща — начиная с 5 суток после выклева (температура 16° С) до 25 суток (температура 18° С), у плотвы — начиная с 3 суток (температура 16° С) до 32 суток (температура 18° С). Длина личинок леща 7.2—21.2 мм, плотвы — 6.7—16.5 мм. Выборки объемом 20—50 шт. отбирались в прибрежье Рыбинского водохранилища у поселка Борок ежедневно в течение первых двух недель, затем через день. Материал фиксировали и окрашивали по методике О. Ф. и Л. А. Иванченко [2]. В работе принято деление осевого скелета на отделы: Веберов аппарат, туловищный, переходный и хвостовой отделы, скелет хвостового плавника. В туловищном отделе

нижние дуги (basiventralia) представляют собой парапофизы, сочленяющиеся с телом позвонка. К парапофизам подвижно причленяются ребра. В переходном отделе нижние дуги незамкнутые, к телу позвонка причленяются посредством шва или прочно срастаются с ним. Позвонки хвостового отдела имеют нижние дуги (гемипофизы), которые, ограничивая гемальный канал, замыкаются с образованием остистых отростков. Скелет хвостового плавника образован преуральными позвонками, несущими на вентральной стороне длинные нижние дуги с гемальным каналом, и уральными редуцированными позвонками, несущими на вентральной стороне гипурале непарные элементы, не имеющие гемального канала [9]. Счет позвонков во всех отделах ведется в порядке, в каком они появились в процессе развития, т. е. в каудальном направлении, а в преуральном отделе — краниальном направлении. Развитие осевого скелета в работе привязано к этапам развития личинки [1, 5, 7].

Результаты и обсуждение.

Костистая ткань осевого скелета у обоих видов начинает развиваться на первом личиночном этапе. Все структуры осевого скелета возникают из морфогенетических центров, откуда гомодинамные процессы волнами распространяются вдоль хорды. Расположение морфогенетических центров у леща и плотвы абсолютно идентично, различно лишь абсолютное время (от вылова) их возникновения. В табл. 1 указаны локализация центров и направления гомодинамных процессов. Первый центр окостенения возникает на переднем конце хорды, служащем основанием черепа, чуть позже на заднем конце ее возникает второй. Эти центры дают начало осевому черепу и скелету хвостового плавника. В наших популяционных исследованиях изменчивость данных структур не используется, поэтому на их морфогенезе мы останавливаться не будем. На втором этапе личиночного развития появляется третий морфогенетический центр на месте будущего тела пятого позвонка (1-го туловищного). Гомодинамные процессы идут в краниальном направлении, захватывая Веберов аппарат, и в каудальном до переходного отдела позвоночника. Зачатки тел позвонков у леща образуются строго против миосепт в виде узких костных колец, охватывающих хорду. Кольцо развивается с маленького островка на дорзальной стороне — плевроцентре [8] и, охватывая хорду, замыкается в кольцо (рис. 1а).

Морфогенетические центры и их локализация у леща и плотвы.

Локализация центров	Направление распространения клеточных процессов
1. Передний конец хорды, служащий основанием осевого черепа	—
2. Область 1—2-го преурального позвонка:	
а) гипурале	поочередно каудально и краниально
б) верхняя дуга над 2-ым преуральным позвонком	каудально и краниально до последних хвостовых позвонков
в) 1-ый преуральный позвонок	краниально, включая преуральный отдел
3. Область 1(2)-го туловищных позвонков:	
а) кольцевой зачаток тела позвонка	краниально (на Веберов аппарат) и каудально до конца хвостового отдела
б) зачаток пары верхних дуг	краниально и каудально до переходного отдела
в) зачаток пары нижних дуг (парапофизов)	краниально и каудально до переходного отдела
г) зачаток ребра	каудально до переходного отдела
4. Область 3—5-го позвонков хвостового отдела:	
а) зачаток пары верхних дуг	краниально до переходного отдела
б) зачаток пары нижних дуг	и каудально до конца хвостового отдела
в) зачаток пары зигапофизов	отдела

Иногда у леща обнаруживается другой тип формирования кольца: закладывается дорзальный костный островок, постепенно он разрастается латерально, в это время закладывается вентральный костный островок — гипоцентр. Гипоцентр, развиваясь латерально, захватывает нижнюю часть хорды. Постепенно образуется кольцо, имеющее

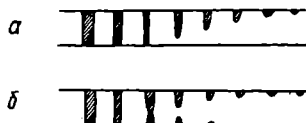


Рис. 1. Формирование кольцевых зачатков тел позвонков у леща.



Рис. 2. Формирование кольцевых зачатков тел позвонков у плотвы.

сбоку вид гантели (рис. 1б). У плотвы формирование костного кольца может начинаться с формирования гипоцентра или плевроцентра с равной вероятностью. Затем окостенение развивается так же как у леща (рис. 2). В середине третьего этапа личиночного развития появляется 4-й морфогенетический центр в области 3—5 позвонков будущего хвостового отдела, пока не оформленного. Этот центр дает начало закладкам верхних и нижних дуг хвостового отдела. Гомодинамные процессы, исходящие из 3-го и 4-го морфогенетических центров, налагаются друг на друга в области переходного отдела позвоночника, характерные особенности которого формируются в последнюю очередь. Просчет количества позвонков по отделам становится возможным с 4-го личиночного этапа. Таким образом, эти признаки в онтогенезах закладываются и формируются весьма рано.

В ряде случаев нормальное течение морфогенеза осевого скелета нарушается (рис. 3). Возможна редукция плевроцентров, в норме образующихся против миосепт. В этом случае образование костной ткани на этом участке происходит за счет соседних плевроцентров, разрастающихся спирально вокруг хорды (рис. 3 Б, В, Е: а—е). Дальнейшее развитие такого спирального зачатка приводит к образованию различных аномалий: сращения тел позвонков, редукции их, косому положению тел и т. д. (рис. 3 Б, В, Е: ж—з). Другой вариант аномалий — появление смещенного плевроцентра, т. е. возникновение костного островка против миосепты на дорзальной поверхности хорды, а на дорзо-литеральной (рис. 3 А, Г: а). Из такого зачатка у рыб, как правило, формируется дополнительный «полупозвонок» на соответствующей стороне позвоночника (рис. 3 Г: б—з). Иногда аномалии возникают из-за медленного развития плевроцентров: соседний, чуть ранее появившийся плевроцентр, стремительно развиваясь, успевает за это время «скрутить спираль» вокруг свободного участка хорды. Все закладки, имеющие вид спирали, приводят к образованию сращения тел 2-х или нескольких

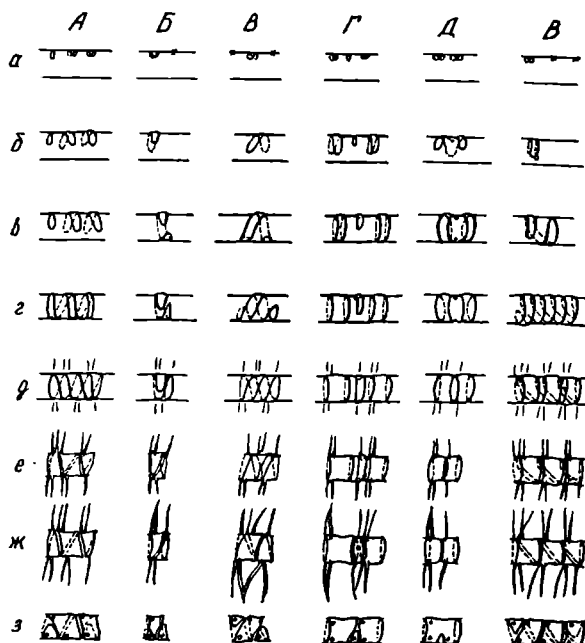


Рис. 3. Процесс формирования аномальных позвонков с момента закладки зачатка (а) до окончательно сформированной структуры (ж — вид сбоку, з — вид сверху).

А — формирование спиральных позвонков зачатка, смещенного вдоль миосепты; Б — формирование спирального позвонка из нормальной закладки при отсутствии соседнего зачатка; В — формирование двух спиральных позвонков из нормального зачатка при отсутствии двух соседних закладок; Г — формирование дополнительного (заставочного) полупозвонка из зачатка, смещенного вдоль миосепты; Д — формирование расщепленного позвонка из двух косо расположенных закладок; Е — формирование ряда спиральных позвонков из нормальной закладки при отсутствии последовательного ряда соседних зачатков.

позвонков в один комплекс. Иногда из-за нарушения симметрии расположение миосепт (напротив одного миотома на другой стороне тела расположены два миотома) возникает аномалия, получившая название «расщепленный позвонок». В этом случае на дорзальной стороне хорды образуются два плевростентра, ориентированные одной

стороной каждый к «своей» миосепте, а другой стороной — к «общей» миосепте (рис. 3 Д:а). В результате стороны, ориентированные друг к другу, растут навстречу и, сливаясь, разрастаются, охватывая хорду одной стороной кольца, при этом противоположные стороны каждого плевроцентра образуют самостоятельные полукольца (рис. 3 Д:б—з). Довольно редко возникают обширные комплексные аномалии: одна возникшая аномалия влечет за собой цепь всевозможных отклонений, и тогда довольно солидный участок хорды будет покрыт аномальными окостенениями. Но все они в конечном итоге представляют собой различные комбинации перечисленных основных видов аномалий.

Несмотря на принципиальное сходство морфогенезов осевого скелета леща и плотвы, выражающееся в идентичности локализации морфогенетических центров и направления гомодинамных процессов, имеются различия. У плотвы закладка тел позвонков происходит из гипо- и плевроцентров, у леща же в основном из плевроцентра. У леща, следовательно, произошла редукция гипоцентров, что может свидетельствовать об его более молодом филогенетическом возрасте [8]. Возможно, историческая разновозрастность этих видов лежит в основе различий их современной популяционной структуры и изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953.
2. Иванченко О. Ф., Иванченко Л. А. Методика дифференцированного окрашивания хряща и кости у личинок рыб // Морфология и систематика рыб. (Сборник научных трудов). Л., 1978.
3. Изюмов Ю. Г. Популяционная структура леща волжских водохранилищ // Биологические ресурсы волжских водохранилищ. М., 1984.
4. Кожара А. В. Оценка состояния популяций промысловых карповых рыб с помощью показателей стабильности морфогенеза: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1986.
5. Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных. М.-Л., 1949, вып. 1.
6. Мионовский А. Н., Касьянов А. Н. Многомерный анализ морфологической изменчивости плотвы из водоемов СССР // Зоол. журн., 1987, т. 66, № 3.
7. Расс Т. С. Ступени онтогенеза костистых рыб // Зоол. журн. 1946, т. 25, вып. 2.
8. Шмальгаузен Н. И. Основы сравнительной анатомии. М., 1938.
9. Яковлев В. Н.; Изюмов Ю. Г. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща // Экология водных организмов Верхне-Волжских водохранилищ. Л., 1982.

*Ю. Г. ИЗЮМОВ, А. В. КОЖАРА**Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР***ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ
ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (L.)**

Описана географическая изменчивость ряда остеологических признаков леща и пространственная генетическая структура вида. С привлечением данных зоогеографии, палеогеографии и методов филогенетической систематики воссоздана картина микрофилогенеза леща.

В данной работе мы подводим итоги 10-летних исследований изучения структуры вида у леща. Начало исследований совпало с широким введением в практику популяционных исследований феноетического метода, поэтому неудивительно, что мы также стали искать и использовать нестандартные для ихтиологии признаки. Результаты исследований отчасти можно найти в публикациях [12, 14, 20, 23, 24, 41, 42], однако целостной картины они не составят. До сего времени оставался открытым вопрос о ранге выделяемых внутривидовых группировок и тесно связанный с ним вопрос о ранжировании признаков. Недостаточно внимания, в большинстве случаев из-за фрагментарности материала, мы уделяли также вопросам происхождения современной структуры феноетического разнообразия вида. Легко поддаться соблазну связать всю изменчивость с разнообразием среды и быстрыми ее изменениями в эру всепроникающего влияния человеческой деятельности. Однако гораздо важнее вскрыть исторические причины современного разнообразия, определить его временную стабильность, чтобы затем дать оценку возможных в настоящем и будущем изменений структуры вида. Избрание леща объектом наших исследований далеко не случайно. Достаточно обратиться к последним отечественным сводкам по изменчивости и микроэволюции рыб, чтобы стало очевидным малое внимание, уделяемое карповым. По большей части изменчивость и микроэволюция исследовались на морских рыбах, а также на проходных и тузовых лососевых и сиговых [18, 19, 27]. Возможно, это связано с особой ценностью лососей и сигов, однако на большей части европейской территории СССР основу промысла составляют именно карповые, среди которых лещ занимает

одно из ведущих мест. Помимо чисто «прикладных» соображений, мы принимали во внимание также то, что лещ не был в числе первопоселенцев на акваториях, освобождавшихся от ледникового покрова [9]. Возможно, его вселение происходило уже после стабилизации биотопов, поэтому, не проходя сквозь «горлышко бутылки» отбора и заселяя привычные биотопы, популяции леща могли сохранить большее сходство с популяциями основателей.

По мере накопления материалов, характеризующих структуру фенетического разнообразия вида, стало очевидным, что сборы должны носить направленный характер. В частности, пришлось учитывать возможные пути расселения вида по современному ареалу и уделять более пристальное внимание тем его областям, где могли сходиться потоки вселенцев. Как будет видно из представленных результатов, такая практика вполне себя оправдала. Для оценки вклада антропогенного фактора специально были изучены популяции, особо подвергающиеся различного рода воздействиям.

В процессе обработки данных пришлось также решать, вопросы, связанные с классификацией и способами представления ее результатов, избавлением от информационного шума, проблемами аналогии и гомологии.

Мы сочли целесообразным специально не останавливаться на характеристиках собранного материала и описании использованных признаков. Материал описан по ходу изложения, характеристика признаков дана в специальных работах [41—43]. Отметим только, что главными требованиями, предъявляемыми к признакам, были слабая модификационная изменчивость и малая селективная значимость как отдельных признаков, так и целостных фенотипов, ассоциированных с ними. Тем самым, такие признаки выступают в качестве генетических маркеров таких субъединиц вида, которые сформировались в ходе накопления нейтральных или почти нейтральных мутаций или медленных селективных перестроек коадаптированных систем генов.

Объем выборок леща составлял, как правило, 40—70 экз., иногда до 100. Крайне немногочисленные выборки от 20 до 30 экз. рассматривались (с известной осторожностью) только в исключительных случаях. Стандартные ошибки в таблицах не указываются. Они варьируют мало и для всех количественных признаков, на которые мы опирались в своих построениях, составляют 0.05—0.1, а для качественных признаков легко могут быть вычислены, так как зависят только от объема выборки.

Таблица 1
Сходство между выборками из популяций, обитающих в различных условиях

Признак	Оз. Кара-Тег-рень	Оз. Бал-хаш	Кашагай-ское водо-хранилище	Оз. Электрени		Р. Сир-хите	Курш-ский залив	Р. Бу-зан	Волго-Каспийский канал
				доходная зона	тепловая зона				
Dent	6.06	6.22	6.11	6.00	6.06	5.66	5.71	5.07	5.16
F _r	7.06	6.93	7.18	7.01	6.96	6.50	6.47	6.21	6.28
P ^{so}	2.98	2.85	2.78	2.26	2.18	1.72	1.57	1.75	1.84
P _{co}	4.05	3.98	4.00	3.68	3.79	3.24	3.17	3.21	3.38
Op1	1.13	1.12	1.21	1.17	1.16	1.00	0.95	0.95	0.95
V _a	13.88	13.96	14.02	14.50	14.71	14.22	14.28	13.90	14.02
V _i	3.22	3.15	3.16	3.32	3.31	3.59	3.55	3.35	3.25
V _c	19.44	19.53	19.56	19.19	19.35	19.18	19.21	19.43	19.48
V	43.53	43.64	43.75	44.02	44.27	44.00	44.03	43.69	43.75
14+4	0.111	0.091	0.063	0.313	0.286	0.694	0.648	0.350	0.214
15+3	0.037	0.045	0.079	0.521	0.592	0.122	0.241	0.033	0.071
H _o	0.243	0.132	0.201	0.606	0.549	0.618	0.849	0.535	0.567
H _i	0.453	0.509	0.479	0.375	0.363	0.343	0.113	0.271	0.267
P _i	0.569	0.538	0.420	0.673	0.720	0.520	0.660	0.407	0.461
Op ₂	0.188	0.283	0.274	0.692	0.750	0.569	0.509	0.577	0.541
D	9.22	9.28	9.20	—	—	9.04	9.00	9.14	9.07
A	25.36	26.44	26.14	—	—	25.69	25.38	25.68	25.40
II	53.66	52.70	54.01	—	—	54.34	53.70	53.33	53.43
n	32	53	72	53	52	51	58	72	64

Примечание: здесь и в таблицах Dent — число отверстий преоперкуло-мандибулярного канала на зубной кости, Op1 — то же на крышечной кости, F_r — число отверстий надглазничного канала на лобной кости, P^{so} — то же на теменной кости, P_{co} — число отверстий надвисочного канала на теменной кости, V_a — число позвонков в туловищном отделе позвоночника, V_i — то же в переходном отделе, V_c — то же в хвостовом отделе, V — общее число позвонков, 14+4 — частота сочетания V_a=14, V_i=4; 15+3 — то же, V_a=15, V_i=3 (частота третьего основного варианта (14+3) находится вычитанием двух других частот из единицы); H_o, H_i — частоты двух из трех возможных типов строения гиомандибулы, P_i — частота одного из двух возможных вариантов строения парасфеноида, Op₂ — частота раздвоенного выхода оперкулярной ветви тройничного нерва на крышечной кости, D — число ветвистых лучей в спинном плавнике, A — то же в анальном плавнике, II — число чешуй в боковой линии

Решить вопрос о влиянии среды на состояние признаков можно сравнением характеристик выборок из популяций, принадлежащих к одной популяционной системе, но обитающих в разных условиях. Такого рода сравнение приведено в табл. 1. Факторами, с нашей точки зрения, могущими повлиять на состояние признаков, при этом выступают минерализация, температурный режим, течение. Как видно, вы-

Различия между выборками из популяций, обитающих в сходных условиях

Водоохранилища

Параметр	Волгоградское	Шиманское	Рыбинское Волжский плес	Рыбинское Шекснинский плес	Волжское Оса-Олань Елов-Час- тые	От. Дрин- гис	От. Дес- ний
Dent	5.78—6.04	5.60—5.92	5.67—6.00	5.85—5.98	5.93	6.56	5.94
Fr	6.77—7.05	6.72—6.82	6.54—6.63	6.77—6.94	7.06	7.34	6.41
Fr ²⁰	1.92—2.35	1.77—1.88	1.83—1.98	1.88—2.09	2.08	2.23	1.89
P ²⁰	3.42—3.83	3.50—3.72	3.08—3.42	3.15—3.32	3.73	4.04	3.47
Op ₁	1.02—1.12	1.14—1.19	0.78—0.98	0.69—0.96	0.96	1.09	1.06
V ₈	14.17—14.35	14.29—14.41	14.13—14.18	14.20—14.40	14.55	14.64	14.15
V ₁	3.08—3.31	3.32—3.52	3.69—3.86	3.43—3.67	3.38	3.42	3.75
V ₂	19.31—19.75	19.21—19.41	19.09—19.17	19.10—19.20	19.44	19.28	19.22
V ₃	43.83—44.03	44.00—44.15	43.96—44.16	44.02—44.08	44.35	44.34	44.11
14+4	0.250—0.444	0.290—0.431	0.674—0.738	0.479—0.636	0.331	0.290	0.792
15+3	0.000—0.238	0.320—0.540	0.130—0.167	0.178—0.390	0.470	0.581	0.094
H ₀	0.582—0.600	0.625—0.664	0.700—0.704	0.530—0.797	0.628	0.473	0.731
H ₁	0.336—0.360	0.173—0.292	0.240—0.296	0.178—0.390	0.278	0.459	0.269
P ₁	0.324—0.500	6.642—0.745	0.661—0.667	0.342—0.530	0.212	0.614	0.664
Op ₂	0.176—0.300	0.491—0.727	0.353—0.517	0.352—0.593	0.463	0.919	0.537
D	9.02—9.27	8.98—9.05	8.98—9.07	9.00—9.15	9.00	9.17	9.03
A	25.23—25.75	25.53—26.24	25.11—25.77	25.31—25.98	25.20	25.05	25.16
II	53.46—55.12	54.51—55.50	53.54—55.07	54.72—55.12	54.50	54.30	54.26

Примечание. Подчеркнуты достоверно различающиеся значения признаков.

борки из р. Скирвите (дельта Немана) и Куршского залива по большинству признаков абсолютно идентичны. То же можно сказать о выборках, взятых из р. Бузан (дельта Волги) и Волго-Каспийского канала, принадлежащих к другой популяционной системе. По-видимому, не оказывает существенного влияния и изменение температурного режима водоема, что видно из сравнения популяций, обитающих в оз. Электренай — охладителе Литовской ГРЭС. Доказательства, полученные на этих трех парах выборок, могут показаться неубедительными из-за географической близости и возможного обмена генами между ними. Обратимся однако к данным по аральскому лещу, который был вселен в оз. Балхаш, откуда проник в р. Или и Капчагайское водохранилище. В табл. 1 материнский водоем представлен солоноватоводным оз. Кара-Терень. В самом Арале леща сейчас нет, поэтому единственная возможность для его морфологического облика — взятие выборок из озер дельты, по своим характеристикам во многом напоминающих бывшее Аральское море. Как видно из таблицы, акклиматизация не отразилась на морфологическом своеобразии аральского леща. Все три выборки практически идентичны.

Можно привести обратные примеры, когда популяции, обитающие в сходных условиях разных водоемов, или даже одного водоема, обнаруживают между тем разительные отличия (табл. 2). Для двух сравнений приведены лимиты средневыворочных значений, так как выборки брались неоднократно. В табл. 2 подчеркнуты случаи, когда лимиты не перекрываются, или средние значения различны с вероятностью более 95%. Как видно, популяции леща из Волгоградского и Цимлянского водохранилищ, сходных по объему, длине, водообмену и трофности, а также лежащих в одной климатической зоне, тем не менее различны по 7 признакам из 18. Водохранилища принадлежат к разным бассейнам и межпопуляционный обмен генами отсутствует.

Аналогичная картина наблюдается при сравнении популяций из двух озер Литвы — Диснай и Дрингис, относящихся к одному типу и расположенных в 25 км друг от друга. Озера, так же как и упомянутые водохранилища, лежат по разные стороны водораздела. Несмотря на близость и сходство водоемов, обитающие в них популяции леща различаются по 12 признакам. Два других примера показывают возможность межпопуляционных различий при обитании популяций в одном водоеме. В Рыбинском водохранилище устойчиво отличаются друг от друга популяции леща

Волжского и Шекснинского плесов несмотря на общность участков нагула [35]. Расстояние между нерестилищами групп волжских и шекснинских стад около 200 км.

Наиболее интересен и показателен обнаруженный нами факт существенного различия выборки леща, взятых в средней части Воткинского водохранилища. Расстояние между местами лова не превышает 30 км, тем не менее не вызывает сомнения принадлежность выборок к разным генеральным совокупностям. Примечательно, что в данном случае различие выделяется даже по таким признакам, как D и II, значение которых по ареалу меняется мало.

Приведенные факты достаточно убедительно говорят о том, что среда обитания не вносит решающего вклада в формирование морфологического своеобразия популяций леща. При этом географическая связность популяций не гарантирует их сходства, хотя, как будет видно в дальнейшем, известны фенотипически однородные популяционные системы, простирающиеся на многие сотни километров. Малая селективная ценность комплексов признаков установлена сравнением их значений в ряду генераций, принадлежащих одной популяции [23].

Понятия иерархии и ранга признаков едва ли могут быть обобщены. В принципе, признаки более низкого ранга должны выделять более мелкие группы внутри совокупностей, маркируемых признаками более высокого ранга. Наши наблюдения показывают, что подобная картина нереальна. Многие признаки, вернее их состояния, свойственные одной или нескольким большим группам популяций, могут проявиться и в других группах, маркируя уже значительно более мелкие структурные единицы [14, 20]. Тем самым ранг признака безусловно связан с природой каждой фенотипически единой группы популяций. В этой ситуации при выделении внутривидовых группировок, особенно крупных, не пригоден аппарат формальной логики: всегда надо иметь в виду возможность отклонений от групповой «нормы», игнорируя такие отклонения, если они достаточно редки и не систематичны. В частных случаях, когда рассматривается не все внутривидовое разнообразие, классификация с использованием ранжированных признаков может давать хорошие результаты [12].

Очевидно, что структура фенотипического разнообразия, выявляемая на имеющемся множестве выборок, не соответствует действительности. Несмотря на большой объем сборов, в них могут оказаться совершенно не представленными до-

статочны крупные субъединицы вида. Об этом говорит наличие выборок с высокой степенью фенотипического своеобразия, которые могут приоткрывать для нас фрагменты неисследованных популяционных группировок. Более того, образцы леща собраны по ареалу неравномерно. Во-первых, такая задача нами не ставилась, а во-вторых, подобная попытка сразу бы натолкнулась на отсутствие концептуальной базы. Невозможно решить, сколькими выборками должен быть представлен каждый блок внутривидовой структуры, пока не выявлена сама структура. Но последняя, в свою очередь, определяется распределением точек сбора. Простейший пример, приводимый М. В. Миной [27], связан с так называемой ложной дискретностью фенонов, когда хаос, имевшийся между ними вначале, заполняется по мере продолжения сборов. Разорвать порочный круг таких построений, видимо, очень сложно, и выход состоит в целенаправленном выборе водоемов для исследования внутривидовой изменчивости рыб. Анализ материалов начального этапа позволяет сформулировать некоторую рабочую гипотезу (ряд гипотез), объясняющую обнаруженную структуру. Эта гипотеза помогает наметить новые точки сбора, после чего новые данные либо подтверждают ее, либо приводят к коррекции. Такой итеративный процесс продолжается до тех пор, пока все особенности структуры фенотипического разнообразия вида в ареале не получат удовлетворительного объяснения. Именно так мы старались организовать сбор материала по изменчивости леща.

Что касается методов кластеризации и анализа отношений сходства, то предпочтительнее использование широкого спектра методов, так как наши выводы должны основываться на инвариантах. В частности, популярные сейчас методы многомерного анализа не должны исключать и традиционный подход «признак за признаком». Надо учитывать, что многомерные методы основаны на сжатии информации об объектах и наглядном представлении лишь ее наиболее важной части. Потери информации при этом могут быть весьма ощутимы, что препятствует эволюционной интерпретации данных.

Другим недостатком таких методов надо считать формально-дискретное представление непрерывных многообразий. Так, построение дендрограммы сходства по матрице многомерных расстояний между выборками даст нам набор обособленных кластеров, даже если исходное облако точек в пространстве признаков не имеет разрывов. При этом отно-

Верхние и нижние пределы межпопуляционной изменчивости леща
(N — число выборок, представляющих популяционную систему)

Признаки	Водоёмы				
	1. Верхняя Волга N=14	2. Рыбинское, Горьковское, Щектинское водохранилища N=28	3. Куйбышев- ское водохранилище N=12	4. Воткинское водохранилище (кроме ниж- него участка). N=3	4б. Северо- Восток N=8
Dent	5.672—5.990	5.843—6.000	5.735—6.089	5.724—6.141	6.029—6.181
Fr	6.540—6.807	6.625—6.913	6.727—7.040	7.057—7.155	6.674—7.165
p ³⁰	1.792—1.956	1.827—2.047	1.987—2.243	2.051—2.145	1.890—2.220
p ⁶⁰	3.118—3.490	3.069—3.443	3.211—3.535	3.523—3.939	3.381—3.754
Op1	0.847—1.037	0.870—1.064	0.982—1.089	0.896—1.142	1.000—1.162
V _a	14.13—14.29	14.19—14.40	14.30—14.46	14.45—14.56	14.41—14.78
V _i	3.55—3.74	3.43—3.67	3.31—3.49	3.32—3.43	3.33—3.45
V _c	19.05—19.30	19.07—19.41	19.19—19.42	19.43—19.44	19.23—19.47
V	43.88—44.16	43.84—44.09	43.86—44.16	44.20—44.38	44.14—44.44
P(14+4)	0.547—0.738	0.408—0.636	0.315—0.456	0.292—0.353	0.263—0.524
P(15+3)	0.158—0.256	0.200—0.367	0.291—0.444	0.400—0.527	0.405—0.684
P(H ₀)	0.635—0.700	0.579—0.763	0.703—0.854	0.363—0.675	0.448—0.630
P(H ₁)	0.237—0.365	0.218—0.380	0.136—0.259	0.263—0.418	0.233—0.485
P(Psph)	0.560—0.667	0.635—0.797	0.580—0.733	0.136—0.256	0.456—0.671
P(Op2)	0.351—0.437	0.327—0.593	0.200—0.431	0.450—0.630	0.239—0.550
D	8.94—9.05	9.00—9.07	9.04—9.12	8.98—9.10	9.01—9.11
A	24.69—25.64	25.20—25.87	25.28—25.76	25.32—25.55	25.12—25.88
II	53.91—54.93	53.76—54.80	53.76—54.59	54.35—54.51	53.05—55.16

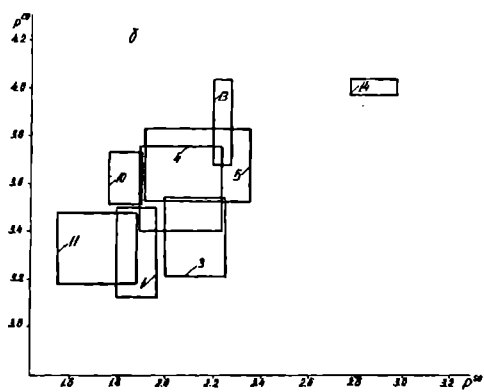
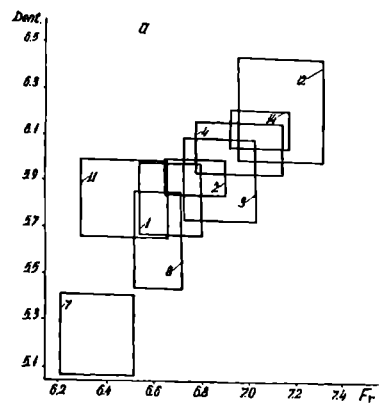
шения соподчинения (включения) между этими кластерами есть дискретная функция непрерывного аргумента — координат точек, а потому могут меняться при сколь угодно малых перемещениях последних. В связи с этим роль интуиции и опыта систематика на внутривидовом уровне несколько не меньше, чем на уровне высших таксонов.

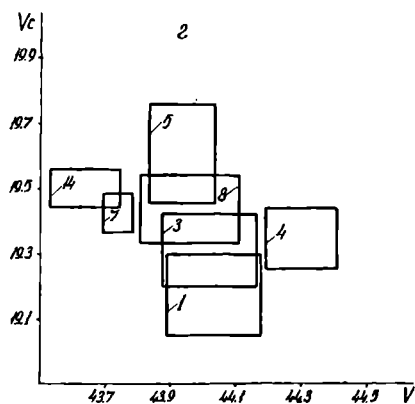
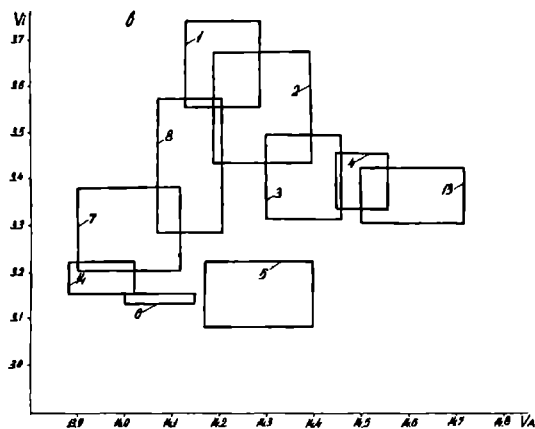
Анализ пространственной структуры и структуры фенотипического разнообразия (СФР) вида *Abramis brama* начнем с описания изменчивости отдельных признаков. В табл. 3 указаны пределы межпопуляционной изменчивости остеологических (и некоторых традиционных) признаков леща в разных географических регионах. Границы между регионами проведены не произвольно. Используя как многомерные методы, так и опыт последовательного рассмотрения признаков, мы стремились выделить фенотипически максимально однородные популяционные системы. За немногими исключениями их ареалы не имеют разрывов, однако, в некоторых случаях, обнаруживая за пределами основного ареала популя-

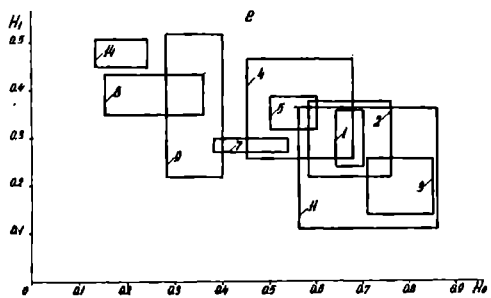
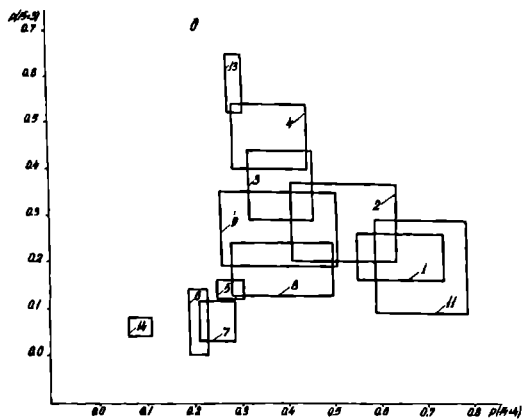
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
внутренних вод им. И.Д. Палагуца 17
АН СССР
БИБЛИОТЕКА
ИНД. № 36880п

Водоёмы				
5. Нижняя Волга и низ Вяткинского водохранилища. N=7	6. Волго-Ахтубинская пойма, N=4	7. Волго-Каспийский район, N=6	8. Сев. Каспий и эстуарии, N=5	9. Черноморские эстуарии, N=4
5.782—6.078	5.674—5.946	5.071—5.414	5.426—5.851	5.620—5.798
6.772 —6.992	6.542—7.047	6.208—6.520	6.520—6.734	6.522—6.779
1.992—2.352	1.947—2.278	1.747—2.063	1.841—2.123	1.808—1.987
3.522—3.833	3.402—3.731	3.132—3.578	3.442—3.590	3.480—3.651
1.021—1.121	1.019—1.185	0.900—0.982	0.870—0.983	0.972—1.040
14.19—14.35	14.00—14.15	13.90—14.12	14.07—14.21	14.21—14.32
3.10—3.21	3.13—3.15	3.20—3.38	3.28—3.57	3.20—3.50
19.38—19.72	19.40—19.51	19.36—19.50	19.32—19.54	19.38—19.49
43.78—44.04	43.58—43.69	43.69—43.82	43.80—44.10	43.86—44.18
0.235—0.311	0.186—0.227	0.208—0.350	0.279—0.500	0.263—0.508
0.123—0.216	0.000—0.140	0.033—0.128	0.115—0.241	0.190—0.348
0.527—0.600	0.230—0.438	0.311—0.567	0.152—0.361	0.275—0.397
0.307—0.392	0.302—0.428	0.267—0.302	0.377—0.391	0.225—0.525
0.289—0.479	0.209—0.527	0.282—0.461	0.283—0.475	0.330—0.612
0.176—0.300	0.372—0.500	0.373—0.638	0.377—0.492	0.450—0.698
9.02—9.17	9.05—9.13	9.04—9.14	8.98—9.08	9.02—9.06
24.96—25.75	25.52—26.02	25.40—25.68	25.49—26.27	25.07—26.09
53.46—54.58	53.55—54.29	52.34—53.51	53.24—54.11	52.76—53.88

10. Р. Дон, N=5	11. Прибалтика I, N=6	12. Северо-Запад, N=5	13. Прибалтика II, N=4	14. Арка, N=3
5.561—5.917	5.657—6.004	5.726—6.075	6.04 —6.558	6.063—6.219
6.600—6.818	6.299—6.659	6.534—6.795	6.959—7.343	6.932—7.185
1.773—1.919	1.554—1.887	1.685—2.097	2.175—2.255	2.778—2.981
3.495—3.718	3.170—3.472	3.068—3.497	3.679—4.035	3.976—4.050
1.044—1.189	0.950—1.125	1.015—1.163	1.089—1.173	1.125—1.211
14.23—14.43	14.15—14.30	14.26—14.47	14.50—14.72	13.88—14.02
3.28—3.52	3.55—3.78	3.49—3.74	3.30—3.42	3.15—3.22
19.21—19.40	19.13—19.26	19.08—19.31	19.19—19.35	19.44—19.56
44.00—44.15	43.98—44.18	44.04—44.28	44.02—44.38	43.53—43.75
0.280—0.431	0.587—0.792	0.466—0.729	0.286—0.313	0.063—0.111
0.261—0.540	0.094—0.293	0.231—0.418	0.521—0.647	0.037—0.079
0.531—0.664	0.564—0.849	0.331—0.469	0.473—0.606	0.132—0.243
0.173—0.292	0.113—0.391	0.493—0.629	0.363—0.459	0.453—0.509
0.604—0.735	0.520—0.811	0.592—0.820	0.614—0.756	0.420—0.569
0.491—0.727	0.500—0.718	0.692—0.899	0.512—0.919	0.188—0.283
8.96—9.05	9.00—9.04	9.02—9.07	9.00—9.36	9.20—9.28
25.53—26.24	25.16—25.69	24.23—25.74	24.98—25.05	25.36—26.44
53.83—55.50	53.70—54.37	53.74—55.44	—	52.70—54.01







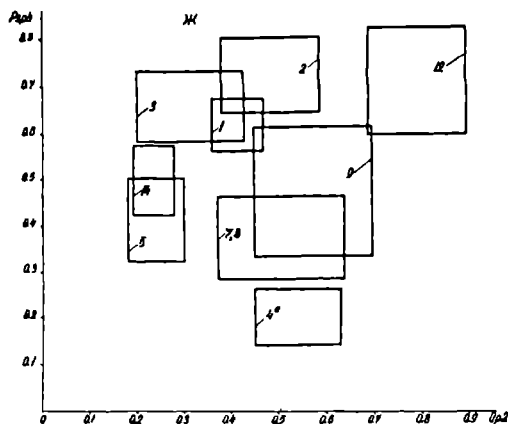


Рис. 1. Межпопуляционная изменчивость средних значений фенетических признаков и частот фенотипов у леща.
 а — D_{ent} — F_{r1} , б — P^{50} — P^{50} , в — V_a — V_{11} , г — V_c — V_{11} ; частоты: д — (14+4) — (15+3),
 е — P_{10} — H_{11} , ж — P_{11} — Op_{12} .
 Нумерация групп как в табл. 3.

цию, фенотипически идентичную остальным популяциям данной группы, мы включили ее в эту группу. Для наглядности на рис. 1 представлены внутригрупповые пределы изменчивости для 7 пар признаков. Каждая пара позволяет различать без перекрытия какие-то популяционные системы, хотя в целом облако точек, образуемое выборками леща в многомерном пространстве признаков, достаточно компактно. Как следует из табл. 3, традиционные счетные признаки D, A и II изменяются по ареалу беспорядочно, либо незначительно (D), поэтому в дальнейшем рассматриваются нами очень ограниченно. Эти признаки не включены в табл. 4, где даются фенотипические характеристики выборок леща, не вошедших ни в одну из 15 групп.

На рис. 2 изображены лимиты признаков географических рас леща (как мы иногда будем называть группы сходных популяций, выделенных по географическому принципу), обработанные по методу главных компонент [1]. Совокупность признаков (D, A, и II исключены) позволяет разделить популяции большинства регионов в координатах второй и третьей ГК уже без всякого перекрытия. Интересно,

Таблица 4.

Фенотипические характеристики выборок, не вошедших ни в одну из групп табл. 3.

Водоем	Dent	Fr	p ^{so}	p ^{co}	OpI	V _n
Ковдозеро (Сев. Карелия)	6.314	6.549	1.859	3.366	1.050	14.95
Шексинское водохранилище (верховье)	5.944	6.744	2.060	3.090	0.900	14.58
Р. Печора	5.513	6.842	2.117	3.334	0.892	15.03
Оз. Ильмень	6.295	7.010	1.926	3.504	1.050	14.25
Оз. Неро	6.137	6.895	1.655	3.145	0.951	14.44
Р. Ока (низовье)	6.160	6.806	2.160	3.690	1.043	14.42
Куйбышевское водохранилище (верховье Волжского плеса)	6.104	7.182	2.178	3.724	1.171	14.10
Устье р. Зай (нижняя Кама)	5.628	6.510	1.805	3.068	0.982	14.27
Устье р. Белая	5.558	6.488	1.806	3.170	1.046	14.19
Р. Белая (у г. Бирска)	6.029	6.798	2.064	3.543	1.052	14.33
Павловское водохранилище (р. Уфа)	5.797	6.728	2.000	3.155	1.075	14.73
Оз. Имантау (Кокчетавская обл.)	5.825	6.488	2.070	3.422	1.102	14.35
Оз. Малое Чебачье (Кокчетавская обл.)	5.471	6.173	1.885	2.968	0.968	14.33
Оз. Караколь (нижний Терек)	5.913	6.919	2.328	3.806	1.009	14.23
Пролетарское водохранилище	5.980	6.752	2.288	4.121	1.000	14.38
Мингечаурское водохранилище	5.769	6.748	2.415	3.497	1.044	14.25
Устье р. Куры	5.941	6.765	2.000	3.173	1.118	14.06
Оз. Палеостом	6.167	6.741	2.087	4.196	1.180	14.08
Буриштинское водохранилище (бассейн верхнего Днестра)	5.411	6.585	1.807	2.818	0.846	14.40
Новодинетровское водохранилище	5.509	6.494	1.702	3.094	1.121	14.17
Р. Лихоборка (бассейн р. Москвы)	6.474	7.635	2.627	4.345	1.136	14.41
Кременчугское водохранилище	5.807	6.718	1.702	3.504	1.000	14.28
Устье р. Припять	5.938	6.564	1.803	3.530	1.000	14.21
Оз. Кек-Усун (восточный Маныч)	5.943	7.023	2.070	3.453	1.058	14.30

что первая ГК, в отличие от двух следующих, связывает в основном внутригрупповую изменчивость.

Описание СФР леща начнем с крупнейшего речного бассейна Европейской части СССР — бассейна Волги. На рис. 2 географически связанные серии выборок волжского леща образуют ряд хорошо различных фенонов. Бросается в глаза резкая обособленность выборок из Волго-Каспийского района (группа № 7), включающего дельту Волги и прилегающие северо-каспийские мелководья (см. Мироновский, наст. сборник), от выборок из нижеволжских водохранилищ (№ 5). Главная особенность первых состоит в очень низких (самых низких в ареале) значениях Dent и Fr и пониженных значениях P^{so}, P^{co} OpI и II. Промежуточное положение занимает лещ Волго-Ахтубинской поймы (№ 6),

Таблица 4

V ₁	V ₂	V	14+4	15+3	H ₂	H ₁	P ₁	Op ₂	n
3.34	19.15	44.44	0.175	0.775	0.349	0.611	0.818	0.873	63
3.30	19.26	44.12	0.291	0.557	0.595	0.321	0.710	0.365	66
3.40	19.53	44.96	1.138	0.862	—	—	—	0.230	101
3.66	19.15	44.10	0.640	0.280	0.796	0.173	0.708	0.653	53
3.54	19.22	44.21	0.545	0.364	0.667	0.302	0.839	0.317	63
3.48	19.48	44.41	0.489	0.383	0.561	0.349	0.604	0.347	49
3.72	19.23	44.05	0.737	0.184	0.762	0.155	0.298	0.095	42
3.53	19.27	44.07	0.440	0.320	0.800	0.155	0.852	0.236	56
3.50	19.33	44.00	0.453	0.160	0.654	0.265	0.606	0.210	81
3.42	19.37	44.12	0.476	0.301	0.290	0.460	0.330	0.327	88
3.09	19.64	44.45	0.143	0.714	0.590	0.325	0.662	0.625	22
3.48	19.61	44.43	0.452	0.357	0.496	0.480	0.319	0.300	50
3.39	19.85	44.14	0.469	0.313	0.561	0.394	0.844	0.788	33
3.49	19.42	44.02	0.482	0.250	0.289	0.272	0.851	0.088	57
3.38	19.25	44.39	0.450	0.333	0.516	0.373	0.782	0.381	63
3.48	19.69	44.71	0.433	0.300	0.032	0.254	0.683	0.435	64
3.53	20.12	44.54	0.529	0.059	0.233	0.480	0.725	0.128	20
3.44	20.08	44.33	0.348	0.217	0.148	0.204	0.540	0.445	27
3.52	19.42	44.19	0.549	0.392	0.670	0.214	0.618	0.375	56
3.45	19.57	44.22	0.438	0.156	0.854	0.131	0.625	0.662	65
3.09	19.71	44.24	0.375	0.250	0.414	0.543	0.414	0.371	35
3.63	19.32	44.24	0.603	0.254	0.478	0.309	0.728	0.559	68
3.55	19.27	44.03	0.559	0.206	0.353	0.603	0.903	0.441	67
3.45	19.24	44.00	0.475	0.250	0.463	0.341	0.933	0.511	45

тяготея к нижеволжскому. Группа выборок из нижеволжских водохранилищ очень однородна по этим признакам, несмотря на большую географическую протяженность региона. В свою очередь, по большинству остальных признаков можно считать однородной всю систему популяций от Самарской Луки до Сев. Каспия включительно. Ее отличает малое число туловищных (V_a) и переходных позвонков (V_i), а также общее (V) число позвонков и, напротив, большое число хвостовых (V_c) позвонков. По сравнению с вышележащими водохранилищами возрастает доля «окоп» (H_1) и «зияний» (H_2) на гиомандибуле и резко снижается доля парасфеноидов с характерными выступами на задне-вентральной части (P_1) [14, 20].

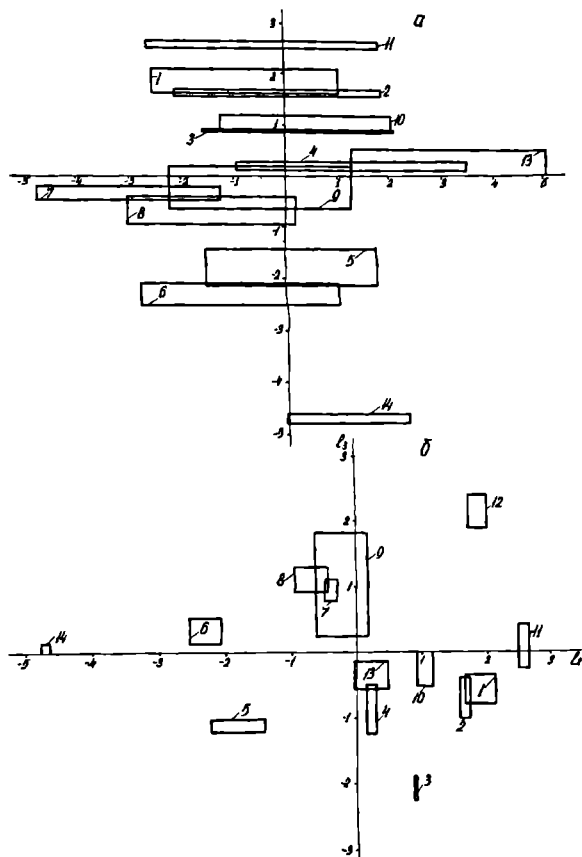


Рис. 2. Пределы варьирования комплексов признаков географических рас
 леща с обработкой по методу ГК.
 а—1-я и 2-я ГК, б—2-я и 3-я ГК.
 Нумерация групп как в табл. 3.

Выше плотины Куйбышевской ГЭС морфологический облик леща резко меняется. Группа выборки из Куйбышевского водохранилища (№ 3) образует фенон, дискретный по отношению ко всем выборкам нижней Волги и Волго-Каспийского района (ВКР). Ее специфика определяется более низкими, чем в группе № 5, значениями P^{co} , более высокими V_a , V_i , V и низкими V_e , значительно большей частотой H и P_1 . Сочетание позвонков $14+3$ уже не является доминирующим, все три основных варианта [12] представлены примерно в равной пропорции. Во всем Куйбышевском водохранилище и ниже по Волге практически неизменно малой остается частота раздвоения на выходе оперкулярной ветви тройничного нерва (Op_2). Как правило, она не превышает 0.4 и лишь в группе № 6 колеблется от 0.4 до 0.5, а в группе № 7 — от 0.4 до 0.6. Популяции участка Волги от г. Зеленодольска до Волго-Ахтубинской поймы включительно сходны также по признакам $Dent$, P^{so} , Fr и Op_1 . Еще выше, в Горьковском и Рыбинском водохранилищах, (№ 2) мы сталкиваемся с новыми морфологическими особенностями: заметно снижается число отверстий сейсмочувствительной системы (СС) в некоторых костях (Fr , P^{so} , P^{co} , Op_1). Вновь падает V_a до уровня нижней Волги, V_e снижается еще более, зато значительно возрастает V_i . Тем самым доминирующим сочетанием V_a+V_i становится $14+4$. Кроме того, заметно некоторое снижение частоты H и повышение частоты Op_2 . В целом лещ этой группы отличается от нижеволжского еще отчетливее, чем лещ Куйбышевского водохранилища. Лещ водохранилищ верхней Волги, включая и Волжский плес Рыбинского водохранилища (№ 1), отличается от Куйбышевского в ту же сторону, что и группа 2, но различия выражены сильнее. Еще более снижается число отверстий СС: $Dent$, Fr , P^{so} и Op_1 , а также V_a и V_e при дальнейшем росте V_i и частоты $14+4$. На прежнем уровне остаются P^{co} и частотные распределения H , P и Op_2 . До Куйбышевского водохранилища включительно сохраняется неизменным среднее V , варьируя, однако, в довольно широких пределах: от 43.85 до 44.15. Таким образом, популяции леща верхней Волги и ВКР связаны рядом переходных, причем степень различий в целом увеличивается по мере географического удаления, а границы популяционных систем по разным признакам часто не совпадают. Более сложная, мозаичная структура выявляется при рассмотрении леща Камы, подробно описанного нами ранее [14]. В верхней части Камского плеса Куйбышевского водохранилища (старица в устье

р. Зай) и в Нижнекамском водохранилище (устье р. Белой) взяты выборки, очень сходные по признакам СС, с весьма низкими $Dept$, Fg и P^{so} . По остальным признакам эти выборки вполне соответствуют Куйбышевскому водохранилищу. Разительный контраст составляют выборки леща Воткинского водохранилища. Лещ его нижней части от пос. Елово до пос. Частые практически по всем признакам идентичен нижеволжскому, поэтому их попадание в один кластер на рис. 2 не случайно. Выше, в районе г. Осы и г. Оханска и до плотины Камской ГЭС, высокие P^{so} и P^{co} , свойственные лещу нижней Волги, сохраняются, а $Dept$ и F даже несколько выше. Неизменны частотные распределения H и P , и только доля $Op2$ у леща верхней части водохранилища составляет 0.65 против 0.45 в остальных выборках. В противоположность этому существенно меняются признаки позвоночника. Общее число позвонков у леща из района Елово-Частых составляет 43.78, тогда как всего в 20—30 км выше, в районе Осы — уже 44.33, а возле Оханска — 44.38. Резко возрастает также V_a и модальной становится уже частота 15+3. Эти характерные признаки сохраняются также и у леща Камского водохранилища. В то же время у него выше $Dept$ (6.15—6.20), а Fg и P^{so} ниже и не превышают средней величины этих признаков у рыбинского леща. Частота P_1 , составляющая в Воткинском водохранилище 0.15—0.30, повышается в Камском водохранилище до 0.45—0.60, что сближает леща верхней Камы с лещом всей верхней и средней Волги. Отметим также, что выборки из Камского водохранилища очень сходны на всем протяжении от г. Перми до низовьев р. Вишеры, чего нельзя сказать о выборках всей средней и нижней Камы. Тем не менее, выборки Воткинского водохранилища, кроме приплотинной его части, и выборки Камского водохранилища попадают в один дискретный фенон (№ 4). В дальнейшем первые будут выделяться в особую подгруппу (4а). Несмотря на различия в строении позвоночника, лещи из групп 4, 5, 6 сходны по признакам СС, гиомандибулы. $Op2$ и, частично, парасфеноида, причем выборки средней и верхней части Воткинского водохранилища носят явно выраженный переходный характер. Группа 4, кроме того, более сходна с лещом Куйбышевского водохранилища, чем с лещом верхней Волги. Отношения сходства популяционных группировок леща бассейна Волги можно отобразить следующей схемой (рис. 3).

Перейдем к рассмотрению леща других водоемов Понто-Каспийского бассейна. Мы обратили внимание на значитель-

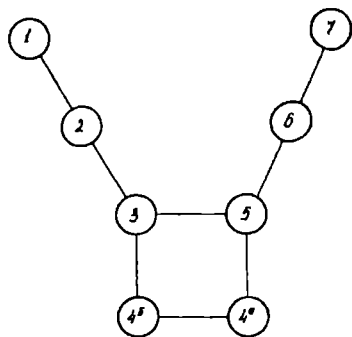


Рис. 3. Отношения-сходства между группами популяций леща бассейна Волги. Здесь и далее: в сплошных кружках — номера групп из табл. 3, в пунктирных — номера выборок из табл. 4.

ное сходство выборок, взятых в эстуариях и нижнем течении Урала, Терека, Кубани, Дона, Днестра и Дуная. Они характеризуются намного более низкими, чем у леща нижней Волги, Dent, F, Op₁, но почти столь же высокими P^{co}, не менее 3.45. Сходство с группой 5 отмечено, кроме того, по большинству признаков позвоночника, по H, в меньшей степени по P. В то же время, у леща каспийских эстуариев P^{so} достигает 2.1, Va обычно менее 14.2, а частота Op₂ не достигает 0.5, тогда как в популяциях черноморских эстуариев P^{so} всегда меньше 2.0, V_a обычно превышает 14.2, а доля Op₂ колеблется от 0.45 (устье Дона) до 0.70 (дельта Кубани). Лещ, пойманный в Каспии у о. Тюлений, т. е. в Терско-Каспийском районе, по строению позвоночника и парасфеноида мог бы быть отнесен к группе ВКР, но признаки СС сближают его с лещом устья Терека. Указанные выборки образуют фенотипически хорошо различимую совокупность, подразделимую, в свою очередь, на группу выборок черноморских (№ 9) и каспийских (№ 8) эстуариев. Впрочем, на рис. 2 оба фенона слегка перекрываются как друг с другом, так и с группой ВКР, поскольку лещ нижнего Дона по строению позвоночника, а лещ дельты Дуная еще и по частотам P очень близки к группам 5—7. Из-за отмеченных различий отношение групп 8 и 9 к волж-

ским выборкам неодинаково. Если в эстуарных каспийских выборках еще прослеживаются нижеволжские черты, то черноморские уже достаточно обособлены. В то же время, обе группы примерно одинаково сходны с лещом ВКР, причем сильнее, чем с лещом нижней Волги. Некоторое сходство лещ эстуариев обнаруживает с выборками верхней и средней Волги; группа 8 ближе к группам 2 и 3, а группа 9 — к группе 1.

К сожалению, мы располагаем лишь фрагментарными данными по лещу вышележащих участков рек Черноморского бассейна, поэтому рассмотреть его столь же подробно, как волго-камского леща, нет возможности. Пять выборок из Цимлянского водохранилища и среднего Дона образуют довольно компактную группу (№ 10), стоящую по большинству признаков в ближайшей связи с группой 9. В несколько меньшей степени с эстуарными выборками сходны выборки из верхней части Кременчугского водохранилища и Припятского плеса Киевского водохранилища на Днепре. Что же касается верхнего Днестра, то в нем, в отличие от Днепра и Дона, обитают популяции совершенно иного типа, чем в низовьях. Лещ верхнего Днестра имеет меньше всего отверстий СС, и, хотя значения $Dent$ и Fr здесь выше, чем в ВКР, снижение числа отверстий охватывает все четыре основных признака СС: $Dent$, Fr , P^{50} , P^{60} . Весьма велика также частота H_0 (0.67—0.86) против 0.28—0.40 в черноморских эстуариях. Отношения сходства между эстуарными и речными популяциями леща Понто-Каспия выглядят следующим образом (рис. 4).

Из южных групп популяций в табл. 3 нам осталось рассмотреть только аральского леща. Как видно из рис. 2, эта группа выборок (№ 14) образует в пространстве признаков резко дискретный фенон. Это связано с существенными отличиями аральской группы от популяций всего остального ареала по целому ряду признаков. Наибольшее своеобразие отмечено по P^{50} : значения этого признака колеблются от 2.8 до 3.0, тогда как у леща других бассейнов абсолютный максимум 2.4, а подавляющее большинство выборок попадает в интервал 1.7—2.2. Анализ отдельных признаков не оставляет сомнения в сходстве аральского леща с нижеволжским, особенно по строению позвоночника. Можно сказать, что отличия нижеволжских и аральских выборок от, например, выборок Верхней Волги, однонаправленны, но сильнее выражены у аральских. Уникальным, нигде более не отмеченным свойством аральского леща является

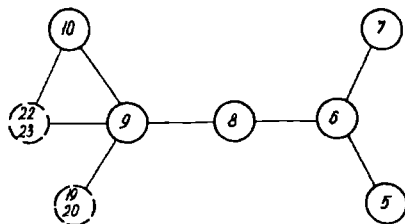


Рис. 4. Отношения сходства между группами популяций леща низовий рек Понто-Каспия.

относительно очень высокая частота глоточных зубов с формулой 6—5 (встречен даже один вариант 6—4): эта частота варьирует от 0.16 до 0.24, тогда как в остальных выборках даже большего объема вариант 6—5 чаще всего просто отсутствует. Аральский лещ — одна из наиболее своеобразных внутривидовых форм. С помощью процедуры Байеса [2] удалось отличить большинство особей из оз. Каратерень в дельте Аму-Дарьи даже от наиболее близких к ним лещей нижней Волги. Все это (явная географическая изоляция, фенотипическая дискретность, возможность узнавания единичных экземпляров) дает основания считать аральского леща хорошим подвидом.

Перейдем к рассмотрению отношений сходства между выборками из бассейнов, лежащих к северу от Главного водораздела Русской равнины. Популяции бассейна Северной Двины, как показывает табл. 3 и рис. 1, 2, достаточно однотипны и мало отличаются от популяций верхней Камы, благодаря чему соответствующие выборки попадают в хорошо обособленную группу 4. Сюда же попадает и лещ Белого озера, хотя оно принадлежит уже бассейну Волги. Эту группу популяций (расу) мы будем называть северо-восточной. Географически переход от группы 4 к группе 2 совершается на всем протяжении Шекснинского водохранилища, где имеются выборки промежуточного характера (табл. 4.). Интересно, что выборки выраженного северо-восточного типа взяты также в устьях рек Ветлуги и Вятки.

Балтийский бассейн представлен в основном лещом из Литвы, Эстонии и Карелии. Однако, популяции леща, заселяющие столь обширную территорию, далеко не однотипны. Особенно разителен контраст между выборками водоемов

Литвы. Лещ Немана и Куршского залива Балтийского моря, а также бассейна р. Даугавы и эстонского оз. Виртсъярв, близок к верхневолжскому и отличается от него лишь еще более низким F_g и P^{30} и большей частотой Op_2 . В то же время эти балтийские выборки (№ 11) вместе с верхневолжскими весьма сходны с лещом Кременчугского и Киевского водохранилищ и в меньшей степени — черноморских эстуариев. Совершенно иной фенофонд находим у леща озер бассейна Немана: оз. Дрингис и оз. Мятялис, а также Электренайского водохранилища на его правом притоке р. Стрева (№ 13). Различия столь велики, что позволяют, как и в случае с аральским лещом, идентифицировать отдельных особей, принадлежащих к «нормальным» и «аномальным» прибалтийским выборкам. При этом указанные выборки фенотипически поразительно напоминают северо-восточную группу. Они обладают всеми ее характерными признаками (слишком высока лишь частота Op_2), но отличия их от леща верхней Волги выражены сильнее, чем у собственно северо-восточного леща. Что касается популяций Карелии (Сямозера, Водлозеро, Выгозеро, Ладожское оз.), то они в целом представляют переходную форму от «нормального» прибалтийского типа к северо-восточному. В эту промежуточную группу (№ 12) следует включить и леща географически близкого оз. Воже (бассейн р. Онеги). Ближе всего к группе 4 стоит, видимо, лещ Ладожского озера, а к группам 1 и 2 — Сямозера. Особенностью леща группы 12, которую мы называем северо-западной, является очень высокая частота Op_2 колеблющаяся в интервале 0.7—0.9. Представим схему сходства северных выборок и их ближайших соседей по другую сторону Главного водораздела (рис. 5.).

Нарисуем теперь общую картину внутривидовой изменчивости леща. Итак, географически связным (за немногими исключениями) группам популяций в пространстве фенотипических признаков отвечают более или менее дискретные феноны, причем степень их обособленности коррелирует со степенью пространственной разобщенности популяций, хотя, как говорилось выше, имеются и противоположные случаи. Мы ведем следующие крупные популяционные системы: группу популяций понто-каспийских эстуариев, включающую черноморскую (№ 9) и каспийскую (№ 8) подгруппы, прибалтийскую (№ 11), северо-западную (№ 12), верхневолжскую (№ 1), средневолжскую (№№ 2, 3), северо-восточную (№№ 4а, 4б), нижневолж-

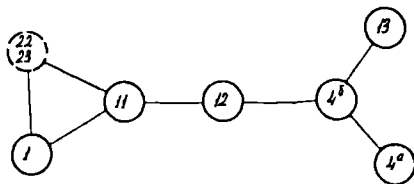


Рис. 5. Отношения сходства между группами популяций леща северных бассейнов.

скую (№№ 5—7) и аральскую (№ 14). Судя по достаточно выраженному сходству леща из Днепра и Дона с лещом черноморских эстуариев, можно говорить о большой, относительно однородной понтической системе популяций, охватывающей все реки бассейна от Южного Буга до Дона. Как будет ясно из дальнейшего изложения, в среднем течении Дуная и Кубани мы вправе ожидать нахождения каких-то иных популяций леща со своеобразными гено- и фенофондами. В генетически самостоятельные совокупности следует выделить популяции верхнего Днестра, а также устьев рек Зай и Белая (табл. 4) и, возможно, участка Камы между ними. То же относится и к лещу Закавказья, представленному в наших сборах выборками из Мингечаурского водохранилища, устья р. Куры и оз. Палеостомы. Малый объем двух последних не позволяет с уверенностью опираться на эти данные, но нельзя не обратить внимания на замечательное сходство в распределении позвонков по отделам позвоночника в указанных выборках.

Отношения сходства между основными популяционными блоками довольно сложны, и представление их в виде дерева (дендрограммы) дало бы весьма искаженное представление о реальной картине. Гораздо более соответствует этой ситуации граф сходства, допускающий замкнутые пути. Изложенные выше данные позволяют выделить внутри вида *Abgatis brama* две главные ветви, крупные географические расы: западную и восточную. В первую входит эстуарная понтическая группа, речные популяции черноморского бассейна, прибалтийская, верхне- и средневожская и северо-западная группы. Все остальные группы отходят, тем самым, к восточной ветви. Если для западной ветви характерно малое число отверстий СС, четыре позвонка в переходном отделе, тип парасфеноида P_1 , тип выхода оперкулярной ветви тройнич-

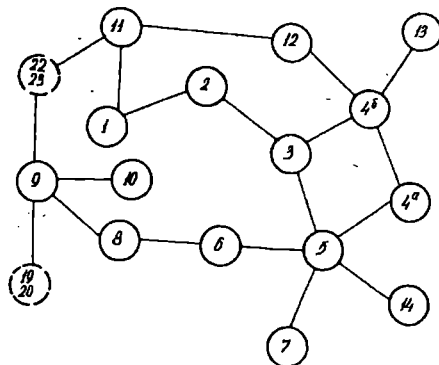


Рис. 6. Отношения сходства между группами популяций леща в исследованной части ареала.

ного нерва Op_{22} , преобладание гиомандибул без «окна» (H_0), то для восточной, напротив, большое число отверстий, три переходных позвонка, типы P_0 , H_1 и H_2 , Op_{22} . Однако, как мы видели, такое разделение нельзя провести однозначно по всей совокупности признаков. Многие популяционные системы играют роль как бы мостиков между более обособленными группами, что требует при графическом отображении использовать замкнутые пути (рис. 6). Лещ эстуариев образует такую мостиковую группу между нижеволжскими и понтийскими популяциями. Северо-западная группа «пристыковывает» леща Прибалтики к северо-восточному, к нему же осуществляют переход от вышеволжской группы популяции Горьковского и Куйбышевского водохранилищ.

Все указанные особенности, в частности, мозаичность популяционных характеристик и высокую степень связности фенонов в СФР, необходимо было учесть, приступая к решению вопроса о происхождении этой структуры. Точнее говоря, нас интересовало, в какой мере отношения сходства между популяциями являются отношениями родства, в чем причина нетождественности графов сходства и географической связности, как менялся ареал каждой расы на протяжении ее существования и как он соотносится с ареалом предковой

формы, каковы были пути фенотипического преобразования предковых популяций и пути их расселения, как соотносятся между собой автохтонные и аллохтонные группы, наконец, какова степень неравномерности, хода эволюции в пространстве и во времени, и есть ли ситуации, когда темп эволюции леща существенно повышается.

Зададимся вопросом о возможных причинах наблюдаемых сходств и различий между популяциями, в разной степени географически удаленными друг от друга. Очевидно, что для соседних популяций сходство обусловлено генетической близостью (родством) основателей и, кроме того, может поддерживаться обменом генами. При увеличении расстояния роль обмена генами слабеет, и сходство останется объяснять только близким родством. Задерживать накопление межпопуляционных различий может также близость экологических условий, обеспечивающих в определенных пределах параллелизм развития. На наш взгляд, вполне допустимо и появление конвергентного сходства по небольшому числу признаков, что связано с ограниченностью диапазона их варьирования. В то же время, вероятность конвергенции сразу по многим признакам, по-видимому, очень мала. Поэтому, наблюдая морфологически близкие популяции в водоемах разных бассейнов, зачастую характеризующихся разными комплексами условий среды, мы приходим к выводу о близком сходстве и родстве соответствующих основателей. Отсюда следует, что основной причиной несходства популяций должно служить их происхождение от разных основателей. Такой вывод очень естественен в отношении популяций разных бассейнов, где за время изоляции успели сложиться соответствующие предковые формы. В то же время, близкое соседство резко различных популяций, хотя и не допускает иного, хотя бы столь же экономного объяснения, ставит на первый план вопрос о причинах возникновения и сохранения таких различий. Другой способ возникновения несходства между популяциями — дивергентная эволюция первоначально однородной группировки, занимающей весь или известную часть ареала. Независимое накопление изменений в генофонде и фенотипе каждой популяции приводит в конце концов к существующей пространственной структуре вида. Легко заметить, что второй способ есть лишь частный случай первого, где мы исходим из уже имеющегося различия основателей, в то время как во второй модели оно возникает, так сказать, на наших глазах. Таким образом, в тех случаях, когда действием потока генов в настоящем или прошлом

можно пренебречь, расообразование естественно объяснять эволюцией *in situ*, если же статическая гипотеза маловероятна, то стоит, исходя из различий основателей, восстановить процессы миграции на данном участке ареала. Наконец, необходимо помнить, что внутривидовая эволюция допускает в значительных масштабах гибридогенное расообразование ввиду легкости скрещивания внутривидовых форм и высокой плодовитости гибридов. Таковую возможность также надо учитывать при реконструкции микрофилогенеза вида, к чему мы переходим ниже.

Попытки реконструкции микрофилогенеза отдельных популяционных систем вида *Abramis brama* уже предпринимались в наших работах [14, 24]. Исходя из известных отношений сходства между группами популяций выдвигались гипотезы о возможных основателях той или иной географической расы. Эти гипотезы подкреплялись данными палеогеографии, включающими сведения о связности речных и морских бассейнов в разное время, распространение покровных оледенений и морских трансгрессий. Хотя результаты проведенных реконструкций удовлетворительно укладывались в пространственно-временные рамки палеогеографических событий, нужно подчеркнуть их гипотетический характер, обусловленный недоказанностью предварительных допущений. Одно из таких допущений состоит в том, что территории, ставшие колыбелью группы основателей, в настоящее время заселены их мало изменившимися прямыми потомками, тогда как потомки мигрантов образовали в новых водоемах более или менее специфичные популяции.

Рассмотрим подробнее, насколько оправдана такая позиция. Очевидно, что в отсутствие притока генов степень фенотипической разобщенности популяций будет определена временем, прошедшим с момента вселения. Популяции лебша в пределах СССР имеют заведомо разный возраст. Совсем недавно происходило заселение части ареала, лежащей к северу от Главного водораздела, где вся пресноводная ихтиофауна несколько раз уничтожалась покровными оледенениями [6, 9]. Однако представители каждого вида сохранялись в южных рефугиумах, из которых впоследствии, после ухода ледников, осуществлялось повторное расселение. Последний раз такой процесс имел место 10–18 тыс. лет назад и был приурочен к деградации Валдайского ледника. Именно такой возраст имеют популяции бассейнов Балтийского, Белого и Баренцова морей. К сожалению, столь точно указать возраст популяций южных бассейнов мы не

можем, хотя бы ввиду того, что сформировались они значительно раньше. В частности, неясно, могли ли северные популяции, отступая перед фронтом ледника, преодолевать водоразделы и вторгаться в бассейны рек Понто-Каспия, оказывая тем самым влияние на сложившуюся там популяционную структуру. Тем не менее, наиболее стабильными по крайней мере, в плейстоцене, можно считать популяционные системы устьев и прилегающих участков рек Понто-Арал-Каспия, так как приток чужеродных генов сюда был минимальным. Обсуждавшееся выше большое сходство леща устьев рек от Дуная до Урала включительно (кроме Волго-Каспийского района) подтверждает это предположение. Однако интерпретировать его можно двояко: 1) популяции эти сохраняют высокую степень родства благодаря независимой, но очень медленной эволюции; 2) сходство обусловлено интенсивным обменом генами. Второе объяснение кажется вполне правдоподобным, если учесть, что и Черное и Каспийское моря не раз проходили в своем развитии через фазы опреснения. Так, воды Черного моря в последний раз опреснялись 22—16 тыс. лет назад [8], а северная часть Каспия и поныне отличается слабой соленостью и не представляет препятствия для миграций полупроходных карповых. Тем не менее, резкое отличие леща ВКР от леща устьев Урала и Терека говорит в пользу первого предположения: если сходство популяций двух последних водоемов обязано обмену генами, то непонятно, почему этот обмен в еще большей степени не сказался на их сходстве с популяциями ВКР. Несмотря на то, что имеются данные о значительном перемешивании нагульных скоплений терского, волжского и уральского леща [38, 39], размножение рыб происходит на нерестилищах материнского водоема, что обусловлено, вероятно, хорошо развитыми механизмами хоминга.

Таким образом, гипотеза о малом отличии леща эстуариев от предкового состояния выглядит обоснованной, и ее мы положим в основу дальнейших рассуждений. Как уже отмечалось ранее [24], сходство популяций черноморского и каспийского бассейнов максимально в устьях рек и снижается по мере продвижения вверх и перехода через водоразделы в смежные бассейны северных морей (см. выше). При этом, если в бассейне Каспия (Волга) резкое различие проявляется уже при переходе к низовьям реки, то популяции черноморского бассейна сходны с таковыми из Прибалтики и верхней Волги и, по-видимому, связаны

с ними набором переходных форм в верховьях рек по обе стороны водоразделов. Указанный факт послужил основанием для гипотезы о заселении водоемов Прибалтики и верхней Волги лещом днепровского происхождения [24]. При этом были представлены и палеогеографические доказательства наибольшей вероятности такого расселения. По современным представлениям [17], перед фронтом ледника, проходящим к северу от Главного водораздела (ГВ) и подпруживающим сток рек, образуются приледниковые озера (ПО), имеющие сток через наиболее низкие точки водораздела в южные бассейны. Как правило, сток проходил по речным долинам, причем все эти реки на территории СССР относятся к бассейнам Днепра и Волги (в период максимального оледенения сток шел также по долинам Днестра и Дона). Считается, что реэмиграция ихтиофауны на север осуществлялась по долинам стока и, далее, по самим ПО [9, 10]. По данным Квасова [15, 17], в валдайскую эпоху непосредственный сток в бассейн Днепра имели только ПО, располагавшиеся на территории Литвы, Белоруссии и Смоленской области. Однако сток из верхневолжских ПО шел в бассейн средней Оки, имевшей в то время связь с бассейном Днепра через восточные звенья системы днепровско-балтийских ПО. Кроме того, последние сбрасывали воды в бассейн Волги по долинам рек Мсты и Тверцы. Это позволяет считать практически бесспорным днепровское происхождение леща большей части Прибалтики, но требует дополнительных свидетельств в отношении верхней Волги. Мы располагаем зоогеографическими данными в пользу выдвинутой гипотезы. Так, Я. И. Старобогатов [37] по результатам районирования малакофауны целиком относит верхнюю Волгу к Балтийской провинции Палсартической области. Близость ихтиофауны верхней Волги с ихтиофауной Прибалтики станет очевидной, если не учитывать полупроходные виды. Только в верхнем течении Волги, помимо рек Прибалтики, водятся европейская ряпушка, снеток и ручьевая минога, только здесь отсутствует белоглазка, которой было довольно много в Шексне, средней Волге и Каме до зарегулирования их стока. Таким образом, недавняя связь верхней Волги с Балтийским бассейном, а, следовательно, и с бассейном Днепра предстает бесспорной. Интересно, что по данным Л. С. Берга [4, 5], в бассейне Балтийского моря обитает типичная форма быстрянки *Alburnoides bipunctatus*, которая в Днепре и Волге заменена подвидом *rossicus*. Эти подвиды разли

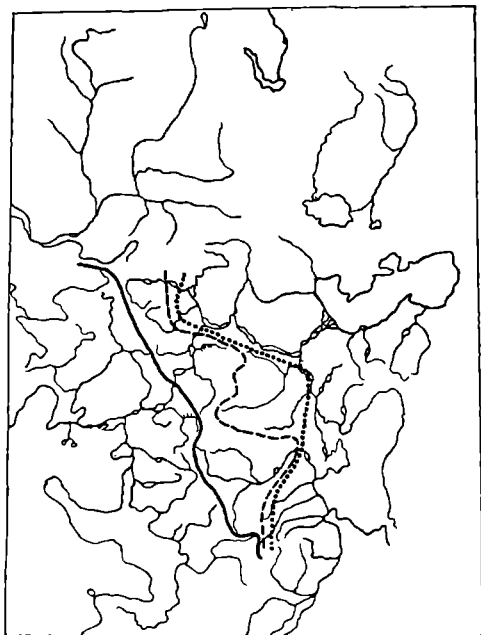


Рис. 7. Положение Главного водораздела Русской равнины перед валдайским (сплошная линия), московским (прерывистая линия) и днепровским (пунктир) оледенениями. (по: [15]).

чаются в основном формулой глоточных зубов: варианты 2.5—4.2 и 2.5—5.2 соответственно преобладают. П. И. Жуков [10] сообщает тем не менее, что в большой выборке быстринок из Западной Двины только 40% имели зубную формулу 2.5—4.2, характерную для номинативного подвида, что сближает быстринок Зап. Двины с днепровскими и волжскими.

Возникает вопрос, почему верхняя Волга не была заселена лещом из волжских рефугиумов, что должно казаться более естественным. Ответ, по-видимому, нельзя дать, не опираясь на данные палеогидрографии. К сожалению, среди специалистов по этому поводу нет единодушия. Г. В. Обедиентова [32] считает, что положение балто-каспийского водораздела в плейстоцене оставалось почти неизменным, соответственно чему не менялось и направление стока верхней Волги. Напротив, Д. Д. Квасов [15, 17] доказывает, что до серии оледенений весь ГВ располагался значительно южнее современного (рис. 7). После каждого наступления ледников водораздел сдвигался к северу за счет глубинной эрозии порогов стока из ПО. К началу поздней стадии валдайского оледенения ГВ пересекал современную Волгу в районе г. Плеса, а воды верхней Волги стекали в бассейн Балтики, приблизительно 16—18 тыс. лет назад образовалась долина прорыва, соединившая верхнюю Волгу со средней. По долине устремился сток из восточной системы ПО, в результате чего они были спущены, а на их месте сформировалась современная речная сеть. Сток в бассейн Оки, по Д. Д. Квасову, прекратился достаточно рано (15.5—17 тыс. лет назад), а сток в Тверцу, видимо, позднее. После образования долины прорыва появилась возможность продвижения волжских автохтонов на северо-запад. Однако, если к тому времени днепровские формы успели заселить ПО бассейна верхней Волги, то поток генов от верховьев к низовьям, несомненно, преобладал над обратным, осуществляясь путем миграции покатной молоди. Большая морфологическая однородность популяций леща от Ивановского водохранилища до Чебоксарского водохранилища и резкое отличие популяций Куйбышевского водохранилища от популяций нижней Волги говорит в пользу концепции Д. Д. Квасова. В противном случае, объяснение вышеизложенных фактов феногеографии и зоогеографии сталкивается с серьезными экологическими и эволюционными затруднениями.

Выраженное сходство прибалтийского и верхневолжско-

го лещей говорит о том, что за 15—18 тыс. лет, прошедших с момента вселения, популяции основателей практически не изменились. Однако, обе эти группы популяций в большей степени отличны от днепровской, чем друг от друга. Возможно, здесь мы сталкиваемся с ускоренным темпом эволюции в процессе освоения новых водоемов, к обсуждению чего нам предстоит еще вернуться.

В работе Ю. Г. Изюмова с соавторами [14] рассматривается популяционная структура камского леща и обсуждаются причины сходства популяций верхней Камы и бассейна Белого моря (а также оз. Белого). Как и в предыдущем случае, сходство объясняется здесь происхождением от очень близких групп основателей. Часть популяций верхней Камы, расселяясь по обширной системе ПО, распространилась по всему бассейну Сев. Двины и проникла в Белое озеро и верхнюю Шексну. О связи Белого озера с беломорским бассейном свидетельствует, в частности, нахождение здесь подвидов сибирской ряпушки *Coregonus sardinella vesticus* [6]. В Шексне поток камских мигрантов встретился с верхневолжским потоком, в результате чего образовалась популяционная система, именуемая нами средневолжской и протянувшаяся, по крайней мере, от Шекснинского водохранилища до устья Ветлуги. Нахождение северо-восточного леща в устьях Ветлуги и Вятки, вероятно, заставит включить бассейны этих рек в ареал северо-восточной расы, хотя и потребует для этого дополнительных сборов материала. Географическое положение Ветлуги и Вятки, отделенных, как и Кама, Северными Увалами от беломорского бассейна, делает это предсказание правдоподобным. Влияние верхневолжского потока можно распространить и на участок Волги от устья Ветлуги до г. Куйбышева, однако следует помнить, что аналогичные крупномасштабные миграции рыб должны были иметь место и при деградации московского ледника (150—200 тыс. лет назад), когда к Волге присоединился участок от Зеленодольска до Плёса [15]. Поэтому можно предполагать не одну, а по меньшей мере две волны миграции леща из Днепра. Сохраняющееся сходство леща Куйбышевского водохранилища и верхней Волги отражает, в таком случае, влияние предыдущей миграции.

Нами получено экспериментальное доказательство гибридного происхождения средневолжского леща [13]. Потомство производителей, отловленных в оз. Белом и Волжском плесе Рыбинского водохранилища, было подвергнуто фене-

Расщепление в F₁ при скрещивании рыбинских и белозерских лещей
в сравнении с характеристиками материнских популяций

Фенотип	Скрещивание		Популяционные характеристики		
	P♀ R♂	P♀ B♂	Волжский плес Рыбинского водохранилища	Главный плес Рыбинского водохранилища	Оз. Белое
14+4	0.800	0.625	0.738	0.660	0.373
15+3	0.169	0.342	0.167	0.264	0.537
14+3	0.031	0.033	0.095	0.076	0.090
V	44.14	43.85	44.16	43.85	44.40

Примечание. Фенотипы производителей: рыбинский лещ — 14+4, V_c = 19 (♀ и ♂), белозерский лещ — 15+3, V_c = 20.

тическому анализу. Данные водоемы населены типичными представителями северо-восточной и верхне-волжской рас. Как мы помним, последние наиболее четко различаются по соотношению числа позвонков в туловищном и переходном отделах. В табл. 5 даны частоты сочетаний Va + Vi в материнских популяциях и в потомстве от скрещивания ♂ (Рыбинское водохранилище) × ♀ (Рыбинское вдхр.) и ♂ (оз. Белое) × ♀ (Рыбинское водохранилище). В обоих скрещиваниях использовалась одна и та же самка. Как видно, наборы частот Va + Vi у гибридного потомства практически полностью соответствуют популяционным характеристикам леща верхней и средней Волги. Более того, несмотря на то, что в выборке из оз. Белого значение V много выше, чем в Волжском плесе (44,40 против 43,9—44,0), а конкретные значения этого признака у белозерского самца и рыбинской самки, соответственно, равны 45 и 44, общее число позвонков в гибридной выборке не является промежуточным (табл. 5). Тем самым, генотипы всего одной пары производителей хорошо отражают специфику генофонда каждой из популяций, и внутривидовые различия, видимо, создаются в основном за счет случайной изменчивости [21]. Всё сказанное приводит к выводу о поздневалдайском возрасте средневолжской популяционной системы (исключая, возможно, Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища), и об относительном постоянстве ее гено- и фенофонда за истекшее время. То же самое, очевидно, надо принять и для северо-восточной группы, имея в виду популяции северной и западной частей ее ареала.

До сих пор мы совершенно не обращались к вопросу о сосуществовании в бассейне Немана двух групп популяций подвидового ранга и рассматривали происхождение лишь «нормальной» формы (группа 11). Очевидно, объяснения требует и образование «аномальных» популяций. Поскольку в начале статьи подробно разобран ряд примеров, иллюстрирующих слабую зависимость выбранных нами популяционных характеристик от среды, в числе прочих и пример с литовскими озерами, мы не будем далее обсуждать возможность происхождения двух форм от одного близкого предка путем модификации или даже отбора в несходных условиях. Наиболее вероятно происхождение каждой из групп от разных основателей. Однако ни одна из географических рас леща в пределах Русской равнины не может рассматриваться как родственная гипотетическому предку леща примеманских озер. «Аномальные» выборки группы 13, как мы помним, ближе всего стоят к северо-восточным (группа 4а). В то же время проникновение представителей последней так далеко на запад от основного ареала и локализация на столь небольшой территории, причем, как в правобережье, так и в левобережье Немана, совершенно невероятны. Западная граница проникновения «чистой» северо-восточной расы хорошо прослеживается по нашим данным. В бассейне Волги это исток Шексны, далее граница проходит, видимо, по Ковже, Кеме и водоразделу бассейнов Онеги и Сев. Двины. Популяции, обитающие к западу от этой границы, несут явные черты сходства с прибалтийскими. Однако по большинству признаков они ближе к северо-восточным. По всей видимости, влияние северо-восточного (камского) потока генов сказывалось в бассейне Онеги, восточной части Онежского и Ладожского озер, затухая к юго-западной Карелии. Тем самым, если, как и в описанных выше случаях, потомки основателей группы 13 в основном сохранили анцестральные признаки с позднелавского времени, то искать их нужно в водоемах, до сих пор нами не исследованных. Как известно, бассейн Немана граничит с бассейнами Вислы, Припяти и Зап. Двины (Дaugавы). Бассейн последней представлен в наших сборах лещом оз. Диснай вполне верхневолжского типа. Данные по бассейнам Вислы и Припяти отсутствуют, если не считать низовье Припяти. По мнению Д. Д. Квасова [16], ПО, существовавшие в бассейне Немана, очень рано утратили сток в Припять, однако сохраняли сток в бассейн Вислы через ее притоки Нарев и Бебжу и так называемую Вильнюс-

скую прadolину, занятую сейчас отрезком Немана в районе г. Друскининкай, р. Мяркис, частично р. Вилия (Нярис) и р. Жаймяна. Думается, что искать форму, родственную лещу озер бассейна Немана надо в первую очередь в р. Нарев и Мазурском поозерье. Отсутствие такой формы в бассейне Балтики к востоку и северу от Немана, видимо, не случайно. По водоразделам Немана, Венты и Зап. Двины проходит граница между Рейнским и Невским округами Балтийской зоогеографической провинции. Ихтиофауна Рейнского округа отличается от Невского присутствием представителей средиземноморских родов *Barbus* и *Chondrostoma* [10]. При этом усач и подуст в Висле и Немане представлены типичными формами, которые в реках Понто-Каспия заменены подвидами. Это делает вполне реальным предположение о проникновении вислинского леща в бассейн Немана.

Попытаемся проследить происхождение более древних элементов пространственной генетической структуры вида *Abramis brama*. Таковыми надо считать все популяции, обитающие к югу от довалдайской линии ГВ. Это несравненно более трудная задача и не только потому, что с давностью достоверность реконструкций убывает, но и в силу отсутствия информации о леще, обитавшем к северу от доледниковых ГВ. Ненадежны также любые выводы об интрогрессии разных генофондов в этой части ареала. Оговоримся сразу, что все дальнейшие построения носят характер более или менее обоснованных предположений. Очевидно поэтому, что для выяснения степени родства популяционных групп и времени их дивергенции необходимо применение специальных методов филогенетических реконструкций в сочетании с данными зоогеографии и естественной истории ареала. Попытаемся приложить к нашему материалу методы филогенетической систематики, разработанные Хеннигом [40]. Вероятно, данный подход, получивший название кладистического, вполне уместен на внутривидовом уровне, поскольку при малом времени дивергенции внутривидовых форм вероятность накопления серьезных изменений в средней скорости эволюции должна быть низкой. Это необходимое условие корректности оценки. Центральным в методологии кладизма является метод внегруппового сравнения, основанный на анализе встречаемости таксономических признаков внутри и вне данного таксона. При этом вводятся понятия апоморфного признака (новообразование, характеризующее группу родственных таксонов и унаследованное ими от общего предка) и плезиоморфного признака (также унаследованного

от общего предка, но встречающегося и за пределами указанной группы). Задача анализа состоит в том, чтобы выделить в составе некоторого таксона группы таксонов низшего ранга (синапоморфии) по возможно большему числу апоморфных признаков. Если таксон монофилетический, то характер отношений включения между группами, выделенными по разным признакам, даст порядок их иерархического соподчинения. Анализ начинается с выдвижения гипотез синапоморфии, т. е. поиска предположительно апоморфных признаков. Пусть для простоты каждый признак (свойство) имеет всего два состояния (модальности), что очень удобно в нашем случае. Если обнаружены состояния, уникальные для данного таксона, можно предположить их апоморфию. Альтернативные состояния будут в этом случае, очевидно, плезиоморфными. Если внутри данного таксона два или несколько гипотетически апоморфных состояния выделяют одну и ту же группу, т. е. являются конгруэнтными, то это подтверждает сразу все гипотезы синапоморфии, так как обратное утверждение требует принятия очень сложных эволюционных гипотез. Надо, однако, иметь в виду, что на внутривидовом уровне вероятность реверсии эволюционно продвинутых признаков к исходному состоянию не столь мала, как это обычно допускается в построениях кладистов.

Применим данный подход к расшифровке микрофлоры неса рас, обитающих к югу от доледникового ГВ (рис. 7). Исходя из отношений сходства, естественно разбить их на две группы: Днепр, Дон, черноморские и каспийские эстуарии (2) и средняя Кама (Воткинское водохранилище), нижняя Волга, ВКР, Арал (1), что соответствует и их географическому положению. Разобьем область варьирования каждого признака на два интервала (высокие и низкие значения), обозначив их, соответственно, «+» и «-». Знаком «++» в виде исключения отмечены очень высокие P^{so} и V . По данным табл 6, где даны преобразованные значения признаков, можно выделить предположительно апоморфные для каждой группы состояния: для группы 1—D. ph. +, P^{co} — P^{so} ++, Fr+, P—, D+, Vi—, V—, V++; для группы 2—V+, Vc—, P+. Как видим, группы разделяются без перекрывания по одному из этих признаков — P+ — P—. Наибольшее число конгруэнтных предположительно апоморфных признаков отделяет нижнюю Волгу с ВКР и Арал от популяций Средней Камы: Vi—, V—, D+ и конгруэнтный им плезиоморфный Va+.

Таблица 6

Преобразованные значения признаков в группах популяций леща,
обитающих к югу от Главного водораздела.
Пояснения в тексте

Группы	Признаки											
	D. ph	Dent	F _r	p ³⁰	p ⁶⁰	V _в	VI	Vc	V	P	Op2	D
1 Арал	+	+	+	++	+	—	—	+	—	—	—	+
2 Нижняя Волга	—	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+
3 Воткинские в-ше	—	+	+	+	+	+	+	+	++	—	—	—
4 ВКР	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+
5 Черноморские эстуарии	—	—	—	—	+	—	+	+	+	+	+	—
6 Дон	—	—	—	—	+	+	+	—	+	+	+	—
7 Днепр	—	+	—	—	+	+	+	—	+	+	+	—
8 Каспийские эстуарии	—	—	—	+	+	—	+	+	+	+	—	—

Примечание. D. ph — число глоточных зубов.

Конгруэнтная пара D.ph.+, P³⁰++ выделяет из этой совокупности аральского леща. Наконец, нижнюю Волгу и ВКР можно выделить всего по одному предположительно апоморфному состоянию: F_r+, и P⁶⁰—, соответственно, причем каждому из них конгруэнтно еще четыре плезиоморфных состояния. Все это позволяет предположить, что именно в такой последовательности происходило отделение групп популяций от общего предкового ствола. Лещ ВКР эволюционно молод, несмотря на значительную морфологическую специфику. В подтверждение сказанного можно сослаться на работы А. Н. Мироновского [28, 29], подробно исследовавшего популяционную структуру карповых рыб ВКР. Им обнаружено, что популяции рыб, имеющих морской нагульный ареал (плотва, лещ, синец) в пределах ВКР резко отличаются фенотипически от популяций, обитающих выше по течению, в то время как популяции чисто жилых видов (белоглазка, густера, красноперка) очень однородны во всем нижнем течении Волги. Эту закономерность А. Н. Миронов-

ский связал с быстрыми процессами экологической дивергенции, приводящими к обособлению полупроходных популяций за счет воздействия морских условий Сев. Каспия на покатную молодь. Он также объяснил, исходя из экологии размножения и геоморфологии дельты Волги, почему этого не происходит с жилыми видами. Уникальность леща ВКР обусловлена, вероятнее всего, огромной протяженностью волго-каспийского экотона и разнообразием условий обитания в нем.

Во второй группе удалось выделить всего три предположительно апоморфных признака, из которых только два ($V+$ и $P+$) конгруэнтны, отличая всю группу 2 от группы 1. Проследить внутрigrupповую дивергенцию на этом уровне не удастся. Однако, молодой возраст волго-каспийских популяций, обоснованный выше, позволяет считать измененные по сравнению с нижней Волгой и Аралом значения $Dent$, F , P^{so} и Op_2 2 конвергентными таковым в группе 2 и исключить леща ВКР из анализа. В этом случае можно выдвинуть уже 7 гипотез синапоморфии в отношении состояний $P^{so}-$, $Dent-$, $F-$, $Vc-$, $Vi+$, $P+$, Op_2 2+. Пара конгруэнтных состояний $P^{so}-$, Op_2 2+ выделяет популяции черноморского бассейна. Из числа последних популяции Днепра и Дона обособляются только по одной синапоморфии $Vc-$, подкрепленной лишь одним конгруэнтным ей плезиоморфным состоянием $Va+$. Наконец, лещ Днепра отличается от донского всего по одному плезиоморфному (по отношению к группе 1) состоянию $Dent+$. Все вышеизложенное позволяет изобразить предполагаемые филогенетические отношения групп популяций на древней части ареала в виде кладограммы (рис. 8).

Необходимо выяснить, насколько полученный результат совместим с данными палеогеографии и зоогеографии. Известно, что на протяжении плейстоцена черноморский и каспийский бассейны неоднократно соединялись Манычским проливом (рис. 9). Соединение происходило в бакинскую трансгрессию Каспия 400—600 тыс. лет назад, в раннехазарскую и раннехвалынскую трансгрессии 250—300 и 50—70 тыс. лет назад [7, 11]. Трудно допустить, что эти контакты заметно повлияли на генофонд автохтонного леща понто-каспийских эстуариев, так как в этом случае наибольшего сходства следовало бы ожидать между выборками Западного Маныча (Пролетарское водохранилище, табл. 4), нижнего Дона и Терека. Однако различия последних ничуть не меньше, чем различия, скажем, выборки из дельт

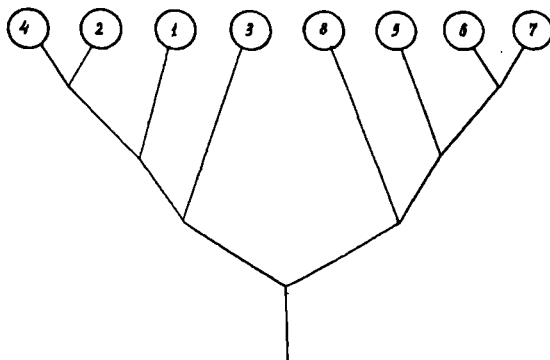


Рис. 8. Кладограма родственных связей между группами популяций леща, обитающих к югу от Главного водораздела. Нумерация групп, как в табл. 6.

Дуная и Урала, а лещ Зап. Маныча совершенно выпадает фенотипически из популяционной системы эстуариев. Более того, как мы видели, популяции каспийских эстуариев имеют некоторые регулярные отличия от черноморских. Литературные данные исключают тесные контакты Понта и Каспия в апшеронское (поздний плиоцен) и акчагыльское время [7, 13]. Лишь в раннем (3.5—3 млн. лет назад) и позднем (2—1.5 млн. лет назад) акчагыле на короткое время морские воды проникали по Предкавказскому проливу до района Азовского моря. Еще раньше, в киммерийском веке плиоцена также существовала лишь ограниченная связь бассейнов, полностью утратившаяся затем с образованием замкнутого Балаханского водоема в южнокаспийской впадине. Единое целое эвксинский (черноморский) и каспийский бассейны составляли последний раз в самом начале плиоцена, в раннем понтическом веке, когда существовал обширный солоноватый водоем, простиравшийся от Устюрта до Альп. Тем самым время возникновения эстуарной группы отодвигается уже на 5—6 млн. лет назад, и маловероятно, чтобы за такой огромный срок популяции не приобрели более серьезных различий. Кроме того, обнаружено, что и популяции густеры дельт Волги, Дуная и Кубани очень сходны между собой по тем же признакам, что и популяции леща (см. Ми-

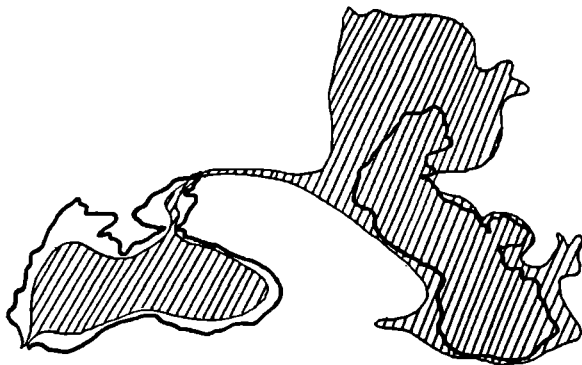


Рис. 9. Раннехвалынский (1) и Новозвксинский (2) бассейны (по: [8]).
роновский, наст. сб.). То же подмечено и для плотвы дельты
Волги, Днестровского и азовских лиманов [29].

Вряд ли можно допустить, что эти рыбы относительно недавно впервые заселили черноморский бассейн, так как в этом случае непонятна гетерогенность леща Прибалтики, предки которого, так или иначе, имеют понтическое происхождение. Трудно объяснить также, почему лещ, как и другие представители рода *Abramis*, не расселился широко в понтическом веке или еще раньше. Палеонтологические данные свидетельствуют о широком распространении третиных рыб подсемейства *Leuciscinae* во всей Европе и одновременно в Сибири [34]. Известны ископаемые находки родов *Leuciscus*, *Aspius*, *Tinca*, *Chondrostoma*, *Gobio*, *Abramis*, *Blicca*, *Rhodeus*, *Cyprinus*, *Alburnus* преимущественно из неогена, но частично и из олигоцена Европы. Обнаружено 4 вида рода *Abramis* с однорядными глоточными зубами, 48—50 позвонками, 18—47 лучами в А, 50—75 чешуями в II и 10—13 лучами в D. За исключением числа позвонков, все эти признаки соответствуют современному *Abramis* sp.

В поисках выхода из противоречия мы обратились к истории малакофауны Понто-Каспия [30]. В средне-верхнем миоцене рассматриваемая территория была занята изолированным от мирового океана Сарматским бассейном с обедненной морской фауной, напоминающей современную

черноморскую. Сарматское море в середине верхнего миоцена сменилось Мэотическим, фауна которого сложилась за счет иммигрантов из открытых морей, восстановивших в то время связь с Паратетисом. В понтийском веке, на рубеже миоцена и плиоцена связь с океаном вновь прервалась, что сопровождалось сильным опреснением бассейна. Возникший мезогаалинный водоем имеет уже фауну, весьма близкую к каспийской по родовому составу. Однако видовой состав фаун различается очень сильно: из 48 видов кардинид и дрейссенид в понтийском море известно не более двух современных видов. Распадение Понтического бассейна на Эвксинский и Каспийский с очень разной и насыщенной катаклизмами судьбой неизбежно должно было привести к возрастанию эндемизма их фаун. Этого, однако, не произошло: каспийская фауна современного Понтоазова представляет собой сильно обедненную фауну Каспия с незначительным эндемизмом на уровне подвидов и редко — видов. Ф. Д. Мордухай-Болтовской [30] столкнулся здесь с тем же затруднением, перед которым остановились мы. Разница заключается в том, что объяснение, предложенное им (см. ниже), нельзя механически распространить и на наш случай. После распада Понтического озера-моря его западный фрагмент — Эвксинский бассейн — неоднократно переживал фазы осолонения и опреснения. Во время среднеплейстоценовой трансгрессии Эвксина возобновилось его сообщение со Средиземным морем. В образовавшемся полигаалинном водоеме, просуществовавшем до начала вюрма (валдайское время), солоноватоводные каспийские виды были уничтожены. Однако вслед за этим воды раннехвалынской трансгрессии Каспия вторглись через Маныч в Эвксинский бассейн, приведя к его значительному опреснению и способствовав тем самым широкому распространению каспийской фауны современного типа. Очевидно, что мы не можем допустить, что осолонение моря могло привести к гибели пресноводной фауны карповых, так как это коснулось бы лишь полупроходных форм каждого вида, вынудив их стать туводными, либо уничтожив.

Обратимся к зоогеографическим сводкам. Г. У. Линдберг [26], сопоставляя видовые списки ихтиофауны рек Европы, обращает внимание на высокое сходство фаун рек, текущих с севера в Черное и Каспийское моря. Это сходство, а также почти полное отсутствие локальных эндемиков, указывает на молодость ихтиофауны региона. То же самое справедливо и для рек северного склона Европы: при большом общем

сходстве видового состава наблюдается еще и его обедненность по сравнению с понто-каспийским бассейном. Однако если молодость и обедненность ихтиофауны северных рек естественно объяснить ее гибелью в периоды оледенений и последующей реэмиграцией из южных рефугиумов, то что стало причиной очень низкого эндемизма понто-каспийской фауны? Г. У. Линдберг полагает, что пресноводные рыбы равнинных участков, лежащих ниже изогипс 180—200 м, были уничтожены грандиозной плейстоценовой трансгрессией мирового океана, затопившей речные долины. Расселение же понто-каспийской фауны по водоемам Европы происходило из дунайского рефугиума, располагавшегося на Верхне-Дунайской низменности и отделенного от нижнего течения Дуная узким коридором Железных Ворот. В настоящее время большинство географов и ихтиологов отвергают гипотезу Г. У. Линдберга [9], что делает поставленный вопрос очень актуальным.

Из рек Понто-Каспия Дунай действительно имеет наиболее богатый видовой состав генеративно пресноводных рыб [26]. Среди карповых в Дунае насчитывается 32 вида, в Днестре и Днепре — 29, в Доне — 27, в Кубани — 30, в Волге — 28, в Урале — 22. Фауна Кубани обогащена реофилами кавказского генезиса: *Leuciscus aphipsi*, *Gobio ciscaucasicus*, *Barbus tauricus*, в целом же закономерность отчетлива. В Днестре, Днепре и Дону только калинка *Leuciscus borysthenicus* и елец Данилевского *L. danilewskii* являются региональными эндемиками, причем калинка известна еще из Кубани и западного Закавказья. В реках, текущих с гор, эндемизм выше согласно правилу вертикального распределения эндемичных форм [26]. И все же видовое разнообразие в реках северного побережья Понто-Каспия уступает таковому в реках южного склона Западной Европы. Эта типично средиземноморская ихтиофауна включает пять эндемичных родов (14 видов) и, кроме того, еще 34 вида понто-каспийских родов, не встречающихся даже в Дунае. Мы полагаем, что столь обедненной и однообразной ихтиофауна Понто-Каспия могла стать только под действие серии плейстоценовых покровных оледенений. На первый взгляд, такое утверждение кажется произвольным, так как даже в максимальную (днепровскую) стадию ледник не достигал тогдашнего ГВ (рис. 6). Предположение станет вполне естественным, если вспомнить о приледниковых подпрудных озерах, огромная роль которых в расселении рыб признается

многими исследователями [1, 9, 10, 25, 44]. Талые ледниковые воды, переливаясь через водоразделы и стекая по долинам рек, должны были в корне менять гидрологическую и экологическую обстановку, приводя к убыстрению течения, взмучиванию и охлаждению воды. Естественно предположить, что наиболее стенобионтные виды при этом гибли. Обогатив фауну Понто-Каспия северными элементами, оледенения обеднили видовой состав ее автохтонов. К такому же эффекту должно было привести и таяние горных ледников. На обедненность ихтиофауны рек, чьи верховья лежали в зоне плейстоценовых горных оледенений, указывал и Г. У. Линдберг [26]. Ф. Д. Мордухай-Болтовский [30], отвечая на вопрос, почему каспийские плиоценовые реликты не смогли пережить осолонение Эвксина в эстуариях рек, также пришел к выводу, что причиной была крайне неблагоприятная экологическая обстановка в самих реках.

Наличие в ихтиофауне рек от Дуная до Кубани одного и того же ядра из видов понто-каспийского комплекса как будто говорит о едином источнике расселения. Ситуация представляется нам более сложной. Палеонтологические данные делают маловероятной локализацию предшественников современных видов в каких-то обособленных центрах, откуда затем происходило широкое расселение. Вероятнее всего, представители всех современных родов обитали в реках Русской равнины и в понтийском веке. Трансгрессии Эвксинского бассейна, сопровождавшиеся его осолонением, исключали обмен фауной между реками и приводили к нарастанию эндемизма. Однако последующие опреснения, связанные с переливом через Предкавказский прогиб вод трансгрессирующего Каспия, делали возможным обмен автохтонными формами полупроходных и эстуарных видов: леща, плотвы, вырезуба, шеман, белоглазки, густеры, рыба, жерева и др., причем поток генов по направлению стока из Каспия в Азов должен был преобладать над обратным. Параллельно шел обмен фаунами и между участками рек через ПО, а также непосредственно путем перехвата стока [32]. Известно, также, что в периоды особенно глубоких регрессий уровень Черного и Каспийского морей снижался на десятки метров, что делало возможным объединение низовий Дуная, Днестра и Днепра, Дона и Кубани, Терека, Волги и Урала [8, 26]. Так, раннехазарской трансгрессии Каспия предшествовало понижение его уровня на 40—50 м ниже современного. Еще одну глубокую

регрессии водоем испытал в конце позднезакавказского времени. В конце плейстоцена (около 20 тыс. лет назад) гляциозватическая регрессия мирового океана привела к снижению уровня Эвксина на 70—80 м. Соединения рек, несомненно, приводили к нивелированию фаунистических различий и тормозили процессы видообразования вследствие обмена генами между внутривидовыми формами. Напрашивается вывод, что расселение карповых по рекам Понто-Азова происходило неоднократно и независимо из разных источников. Не менее важным источником, чем Дунай, вероятно, был и бассейн Каспия, в меньшей степени затронутый оледенениями, чем территории к западу от него. Из 20 видов карповых, общих для бассейнов рек от Дуная до Кубани, все без исключения присутствуют и в Волге, а региональные и локальные эндемики в основном являются автохтонами Дуная, Кубани и Терека. Интересно, что большинство (17) из указанных 20 видов отличается способностью образовывать полупроходные формы либо эврибионтностью и широким распространением (кроме Понто-Каспия, как минимум в бассейне Балтики). Ни один из таких видов, кроме верховки *Leucaspis delineatus*, не представлен в бассейнах Кубани и Дуная каким-то особым подвидом или племенем. Однако три вида не обладают вышеперечисленными свойствами: быстрянка *Alburnoides bipunctatus*, голавль *Leuciscus cephalus* и пескарь *Gobio gobio*. Это типичные реофилы, обитатели верхнего и среднего течения рек. Из них *Alburnoides bipunctatus* в Дунае представлена номинативным подвидом, а в Кубани — *patio kubanicus*, подвида *rossicus*, известного из бассейнов Днестра-Дона и Волги выше Камы, а *Leuciscus cephalus* в Кубани заменен подвидом *orientalis*; Л. С. Берг [4] указывает, что и пескарь в Кубани заменен подвидом, хотя и не уточняет, каким; в Дунае же, кроме *Gobio gobio gobio* известен еще подвид *G. gobio carpathicus*. Приведенные факты указывают на возможность прямого обмена ихтиофаунами не только через верховья рек и ПО, но и через Манычский пролив и литораль опресненного Эвксинского бассейна.

Вернемся теперь к вопросу о времени возникновения понтической эстуарной группы популяций леща. В плейстоценовой истории Черноморского бассейна выделяются три основных этапа опреснения: древнеэвксинский, синхронный раннезакавказской трансгрессии Каспия и лихвинскому межледниковью, гирканский, синхронный раннехвалынской

трансгрессии (рис. 9) и концу ранневалдайского оледенения, и новозвксинский, соответствующий позднихвалынской трансгрессии и поздневалдайскому оледенению [30]. Однако, считается, что новозвксинский бассейн не имел соединения с позднихвалыньским, а недавняя связь по Манычу обусловлена уже вторжением в Каспий соленых вод древнечерноморской трансгрессии, принесших туда средиземноморские формы *Cardium edule*, иглу, атерину и др. (30). Время существования древнезвксинского бассейна (600—500 тыс. лет назад) уже плохо соответствует малым фенотипическим дистанциям между популяциями черноморских и каспийских эстуариев. Вероятнее всего поэтому проникновение леща из почти пресного Хвалынского моря через Маныч в Понто-Азов. В настоящее время мы не имеем четкой стратиграфической привязки отложений наших внутренних морей к древнеледниковьям. Однако большинство географов согласны с тем, что карангатская трансгрессия черноморского бассейна, предшествовавшая гирканской стадии опреснения, была следствием гляциоэвстатической трансгрессии мирового океана, начавшейся после таяния днепровских ледников. Таким образом, гидрофауна эстуариев Понто-Азова, унаследованная от древнезвксинского бассейна, в карангатскую эпоху испытала наступление полигалинных морских вод и крайне неблагоприятный гидрологический режим, в том числе и резкое увеличение твердого стока. Очевидно, что полупроходные формы рыб в таких условиях не могли сохраниться. Вторжение таких форм из Хвалынского бассейна протекало поэтому очень легко. Вселенцы быстро освоили опреснившиеся эстуарии, а автохтоны (если таковые вообще сохранились среди карповых Днестра, Днепра и Дона) закрепили за собой среднее и верхнее течение рек. Отчетливость границы между популяциями ВКР и Волго-Ахтубинской поймы (см. выше) указывает на то, что механизмы репродуктивной изоляции при этом должны были действовать достаточно эффективно.

Судя по большому сходству популяций среднего Днепра и Дона с популяциями эстуариев, автохтонный лещ здесь либо не сохранился, либо нами пока не найден. Данные по лещу верхнего Днестра интерпретировать пока трудно, однако ясно, что аномально низкое число отверстий СС — его устойчивая особенность, поскольку оно практически не изменилось при вселении леща из реки в водоем-охладитель Бурштынской ГРЭС [24]. Материал из Среднего Дуная и Кубани пока отсутствует, хотя можно предположить, что реликтовые популяции леща будут там обнаружены.

Можно заключить, что возраст исследованных популяций леща в бассейне Черного моря не превышает 70 тыс. лет — возраста раннехвалынских отложений [11]. Однако, из кладограммы на рис. 7 следует, что предковая, как мы считаем, группа популяций в бассейне Каспия сформировалась намного раньше, до обособления леща верхней Камы и Арала. Рассмотрим подробно историю вида в восточной части ареала.

Согласно Д. Д. Квасову [15], в плиоцене и верхнем плейстоцене ГВ располагался значительно южнее современного (рис. 8). Наиболее древней речной системой с современным направлением стока была система палео-Камы (р. Белая с нижней Камой и нижней Волгой). Направление стока на участках Волги выше г. Казани и Камы выше Нижнекамского водохранилища было противоположным современному. В киммерийском веке плиоцена палео-Кама несла свои воды в замкнутый Балаханский водоем, занимавший южную часть современного Каспия (рис. 10). На юге она принимала притоки: Терек, Урал и др. В Балаханское озеро на юго-западе впадала также Кура, а на юго-востоке — Амударья, повернувшая в Арал совсем недавно, около 18 тыс. лет назад [16]. Вероятнее всего, этот водоем был гипергалинным (37), что исключает всякий обмен ихтиофаунами его притоков. Балаханское озеро, существовавшее примерно 5—3,5 млн. лет назад, сменилось Акчагыльским морем с соленостью на ранних этапах 5—9‰, а на более поздних — до 18—19‰ [31], существовавшим 3,5—1,6 млн. лет назад. Море трансгрессировало в Заволжский прогиб, дойдя по Волге до Казанской седловины, по Каме — несколько выше устья р. Белой, по Белой — до конца меридионального участка (32). До начала плейстоцена Каспий пережил, по меньшей мере, три фазы акчагыльской трансгрессии и две фазы апшеронской (позднеплиоценовой) трансгрессии. При этом его соленость и уровень оставались достаточно высокими, чтобы препятствовать расселению даже полупроходных рыб. Опреснение бассейна, сопровождавшееся 100—150-метровой тюркянской регрессией, произошло лишь в самом конце апшерона (ок. 600 тыс. лет назад). Если предположить, что лещ вместе с другими видами понто-каспийского комплекса проник в Амударью именно тогда, то разделение арало-нижеволжской и северо-восточной групп популяций отодвинется уже в плиоцен (см. рис. 7). Примерное совпадение границы между ареалами групп с границей позднеакчагыльской трансгрессии

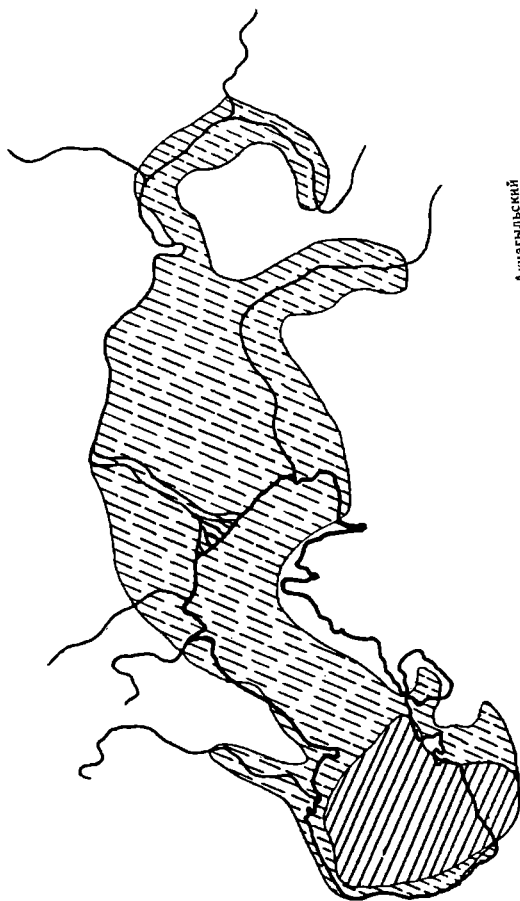


Рис. 10. Балаханский (косая штриховка) и позднее — Акчагыльский (прерывистая штриховка) бассейны (по: [33, 37]).

как будто указывает на связь между вторжением морских вод и формированием ареалов. Однако, как считает Д. Д. Квасов [15], немногим выше проходил плиоценовый ГВ, и тогда граница распространения нижневолжской расы и граница выклинивания акчагыльских отложений просто отмечают конфигурацию неогенового русла палео-Камы. Важную информацию для решения вопроса о происхождении нижневолжского и северо-восточного леща дает небольшая, но очень своеобразная выборка из Павловского водохранилища на притоке Белой р. Уфе (табл. 4). По признакам позвоночника она имеет резко выраженный северо-восточный облик. В то же время лещ из р. Белой в р-не г. Бирска по большинству признаков сходен с лещом средней и верхней части Воткинского водохранилища, а по признакам позвоночника ближе к нему, чем лещ из устья Белой (табл. 4). Создается впечатление, что верховья рек системы палео-Камы в акчагыле действительно были заселены северо-восточным лещом. Естественно считать, что таким был тогда и весь лещ палео-Камы, исключая район дельты. По мере продвижения морских вод к северу ареал этой группы сокращался, причем репродуктивная изоляция, обусловленная экологическими различиями эстуарной и речной формы препятствовала поглощающему скрещиванию. Подпор наступающих акчагыльских вод привел к образованию в северной части бассейна огромного опресненного эстуария [31]. Вероятно, в связи с опреснением репродуктивная изоляция между северо-восточными и нижневолжскими популяциями постепенно нарушилась, и возникли генетически промежуточные популяции, подобные тем, которые, отмечены нами в Воткинском водохранилище и р. Белой. Регрессировавшее море вновь отодвинуло естественную границу ареала нижневолжской расы далеко на юг, а впоследствии, в начале плейстоцена, ее представители стали родоначальниками аральской расы. Возникновение нижневолжской расы, по-видимому, связано со становлением полупроходного образа жизни и соответствующими экологическими адаптациями, подобно тому, как впоследствии из нижневолжской выделилась волго-каспийская группа популяций. После почти 2 млн. лет существования гипергалинного Балаханского озера появление возможности ската и нагула в море могло вызвать серьезные фенотипические изменения, в частности, «утрату» почти целого позвонка в туловищном отделе. Заметим, что даже теперь волго-каспийский лещ характеризуется меньшим значе-

нием V_a , чем нижеволжский. Кроме того, сравнение леща с другими видами рода *Aburpnis* свидетельствует о том, что скорее нижеволжская раса произошла от древней северо-восточной, а не наоборот, так как в пределах рода инновацией является уменьшение V : и белоглазка, и синец имеют больше позвонков, чем лещ (по нашим данным 45.98—46.73 и 46.74—47.60 соответственно). Большое количество позвонков у лещей Закавказья, образующих, безусловно, очень древнюю группу, тоже подтверждает это предположение. Время образования закавказской расы можно оценить. Сходство леща западного и восточного Закавказья при значительном его морфологическом своеобразии говорит о единстве происхождения. Считается, что водная связь между западным и восточным Закавказьем была окончательно утрачена в бабаджанское время, до образования Балаханского озера, около 5 млн. лет назад [3]. Следовательно, возраст этой группы раннеплиоценовый (киммерий), или даже позднемiocеновый (понт.). Центром формирования эстуарной каспийской группы, видимо, было Предкавказье. В течение Балаханского этапа развития Каспия популяции основателей были надежно изолированы от популяций соседних бассейнов, а в акчагыльское время рефугиумами для них служили реки бассейна палео-Дона, раннеплиоценовое русло которого прослеживается у северо-восточных берегов оз. Маныч-Гудило [33]. Возраст этой группы популяций, таким образом, можно оценить как ранне-среднеплиоценовый (4.5—3.5 млн. лет). Сейчас трудно объяснить нахождение эстуарного каспийского леща в р. Урал, устье которой лежит к востоку от дельты Волги. Возможно, такой разрыв ареала обусловлен проникновением леща из Терека в Урал через Волгу при воссоединении трех рек, вызванным одной из плейстоценовых регрессий Каспия. Тогда же в Урал проникла и северокавказская укля Alburnus charusini, обитающая только в низовьях реки и Сары-Кушумских озерах [4]. К сожалению, мы не имеем остеологического материала по лещу среднего и верхнего течения р. Урал. Однако подсчет числа позвонков на рентгенограммах у 35 экз. леща, пойманных в 1950 г. в 100 км выше г. Уральска, показывает такое соотношение основных фенотипов: $14+4=0.182$, $15+3=0.455$, $14+3=0.364$; $V_a=14.46$, $V_i=3.20$, $V_c=19.46$, $V=44.11$. Материал был любезно предоставлен лабораторией ихтиологии ЗИН АН СССР. Как видно из этих данных, леща среднего Урала трудно спутать с лещом из устья. Такое

строение позвоночника скорее напоминает признаки северо-восточного типа и может рассматриваться как подтверждение его волжского происхождения. Так как в доакчатильское время Урал еще был притоком палео-Камы, следует считать, что его ихтиофауна более родственна ихтиофауне Волги, чем Терека. Действительно, из пяти уральских видов, отсутствующих в Тереке, все известны из бассейна Волги, в то время как из семи терских видов, не найденных в Урале, в Волге обитает только два (*Leucaspius delineatus* и *Alburnoides bipunctatus*), а остальные суть эндемики Терека, Пред- и Закавказья. Вполне возможно, что полупроходной образ жизни повлиял и на морфологию эстуарных каспийских лещей, подобно тому, как это случилось с лещом Волго-Каспийского района. Сравнивая речные и полупроходные популяции Волги и Терека, видим, что в обоих случаях переходу река — эстуарий соответствует снижение числа отверстий СС, Va, V и повышение частоты фена OP_2 . Причины сходства выборки из Западного Маныча и оз. Караколь (ниже течения Терека) неясны, однако это подтверждает, что столь резкие различия между жилым и полупроходным лещом Терека не случайны (см. также (29)).

Вопрос о причинах разрыва ареала нижневолжской группы популяций рассмотрен в работе Ю. Г. Изюмова с соавторами [14]. Вероятнее всего, причиной разрыва явилось отеснение популяций палео-Камы на юг при наступлении ледников. Талые ледниковые воды, несущие большое количество минеральных взвесей, резко меняли экологическую обстановку, вызывая обеднение гидрофауны. В дальнейшем заселение территорий, примыкавших к леднику, могло происходить уже не только из южных частей материнского бассейна, но и из бассейнов, присоединенных к нему после гляциогенной перестройки гидрографической сети. Во время последнего оледенения, как показывают наши данные, поток днепровских вселенцев даже опередил поток автохтонов, в результате чего Волга на огромном протяжении от истоков до г. Горького оказалась заселенной очень сходными популяциями леща. Аналогичный процесс, вероятно, имел место и в предыдущие ледниковые эпохи, так как бассейны крупных рек Русской равнины объединялись за счет ПЮ и ранее [15]. В результате многократного повторения процесса эмиграции-реэмиграции на участке Волги, примыкающем к Каме и нижней Каме, сформировались популяции смешанного происхождения,

часто очень несходные между собой, как это наблюдается, например, в Куйбышевском водохранилище.

Зная историю формирования структуры фенетического разнообразия вида, можно оценить скорость эволюции в разные периоды его существования. Для этого нужно подобрать пары популяций или популяционных систем с известным временем изоляции и сопоставить это время с морфологическими дистанциями. Морфологические дистанции можно выразить расстояниями Евклида. Результаты сопоставления приводятся на рис. 11. Как видно, зависимость морфологических дистанций от времени изоляции имеет параболический характер. Экстремум параболы приходится примерно на 200 тыс. лет назад, т. е. соответствует днепровскому оледенению. Правая часть параболы отражает скорость эволюции популяций леща в нижнем плейстоцене и плиоцене, левая — в среднем и верхнем плейстоцене и голоцене. Популяции, возникшие и обособившиеся в плиоцене и нижнем плейстоцене, в настоящее время занимают ареал, близкий, вероятно, к исходному ареалу вида. Примечательно, что величина морфологических дистанций между ними зависит от времени линейно. Можно с большой степенью уверенности сказать, что эволюция этих популяций носила в основном нейтральный характер, т. е. решающим фактором дифференциации было время.

Совершенно иной характер приобрел ход эволюции в среднем плейстоцене и голоцене в популяциях, обитающих ныне севернее ГВ днепровского времени. На первый взгляд кажется парадоксальным отрицательная зависимость морфологических дистанций от времени. Очевидно, что не время определяло накопление различий между средне-плейстоценовыми и голоценовыми популяциями леща, а вмешательство иных, причем весьма мощных факторов. Вновь обратимся к геологической истории территории, занятой сравниваемыми популяциями. Со времени, совпадающего с экстремумом параболы, эта территория, а, следовательно, и популяции леща пережили по крайней мере четыре мощных оледенения — днепровское, московское, калининское и осташковское. Как уже говорилось, наступление ледников оттесняло популяции на юг, таяние и отступление сопровождалось реэмиграцией и расселением через ПО. Популяции, обитавшие южнее днепровского водораздела, влиянию покровных оледенений не подвергались. Очевидно, что наступление ледников резко меняло условия обитания

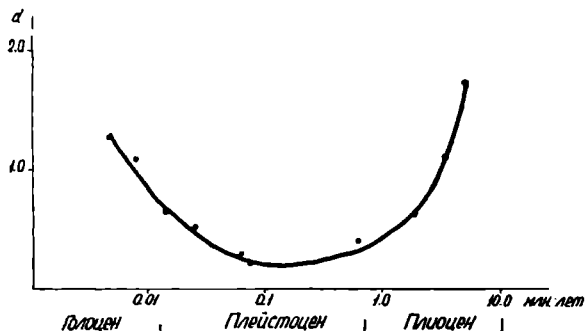


Рис. 11. Зависимость величины межпопуляционной дивергенции от времени изоляции.

По абсциссе — время, lg; по ординате — евклидово расстояние.

популяций и могло привести к изменениям их гено и фенотипов. Кроме того, трудно себе представить, что, при реэмиграции и расселении на новые территории устремлялись значительные количества особей. Вероятнее всего, это были небольшие группы основателей, в формирование морфологического своеобразия которых немалый вклад внесли генетико-автоматические процессы. Таким образом, на протяжении последних 200 тыс. лет эволюция популяций постоянно подхлестывалась чередованием актов эмиграции — реэмиграции — расселение. Именно поэтому наибольшие морфологические различия от всех остальных обнаруживали самые молодые популяции, предки которых прошли максимальное количество эволюционных шагов. Добавим также, что наименьший возраст имеют популяции северной периферии ареала, поскольку заселение этих территорий стало возможным только после отступления ледника еще дальше к северу. Очевидно, что условия обитания таких крайних популяций редко выходили на экологический оптимум, что приводило к большим колебаниям их численности и повышало роль генетико-автоматических процессов. Известный вклад в перестройку генетической структуры крайних популяций, вероятно, внес и отбор фенотипов в экстремальных условиях, эффективность которого могла быть выше, чем в условиях оптимума.

В заключение остановимся на причинах узости и стабильности межпопуляционных границ. Казалось бы, за длительное время межпопуляционных контактов должны были образоваться морфологически и генетически промежуточные популяции с большими ареалами, а межпопуляционная изменчивость приобрести в основном клональный характер. Однако, в большинстве случаев группировки, которые мы считали очень древними, связаны с соседними лишь очень узкими переходными зонами. А. С. Розанов (36) построил имитационную модель формирования гибридных зон исходя из параметров индивидуальной активности, репродуктивного потенциала и свободного скрещивания особей. Модель описывает зависимость глубины проникновения гена, свойственного одной группировке, в ареал другой от времени. Убедительно показано, что скорость проникновения гена на чужую территорию уменьшается со временем, что приводит к стабилизации границ. Как замечает А. С. Розанов, именно стабильная и узкая граница между генетически разнородными популяциями является естественной и не требует специального объяснения. Наоборот, специального изучения и объяснения требуют случаи отклонения от этого правила. Известные факты пониженной стабильности морфологических процессов и жизнеспособности межпопуляционных гибридов [12, 21] дают дополнительные объяснения узости гибридных зон.

Вопреки высказываемому мнению о понижении надежности исторических реконструкций при их детализации [27], мы полагаем, что надежность реконструкции можно повысить параллельным изучением структуры фенотипического разнообразия нескольких видов, различающихся по экологии и принадлежащих к разным систематическим группам. Тем самым можно ожидать, что будут подтверждены или опровергнуты не только выводы о характере эволюции леща, сделанные в настоящей работе, но и данные по истории ареала, с помощью которых проводились реконструкции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев Н. К., Пробатов А. Н. Зоогеографический очерк пресноводной ихтиофауны Калининградской области//Тр. Калининград. техн. ин-та рыб. промышленности и хоз-ва. 1969. Вып. 24.
2. Андреев В. Л. Классификационные построения в биологии и систематике. М., 1980.

3. Андрусов Н. И. Избранные труды. М., 1984. Т. 3.
4. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран//Избранные труды. М., Л., 1949. Т. 2.
5. Берг Л. С. О причинах сходства в фауне рыб Волги, Дона и Днепра//Тр. бассейнового филиала ВНИРО. 1950. Т. 2.
6. Берг Л. С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основе распространения пресноводных рыб//Избранные труды. М., 1962. Т. 5.
7. Васильев Ю. М. Плиокальские трансгрессии Каспия в плейстоцене и реконструкция высотного положения их уровней//Тр. IV Всес. симп. по истории озер. Л., 1975. Т. 4.
8. Далуханов П. М. История средиземных морей. М., 1988.
9. Жаков Л. А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М., 1984.
10. Жуков П. И. Рыбы Белоруссии. Минск, 1965.
11. Зубаков В. А. Хронология трансгрессий Каспия//Тр. IV Всес. симп. по истории озер. Л., 1975. Т. 4.
12. Изюмов Ю. Г. Популяционная структура леща волжских водохранилищ. М., 1984.
13. Изюмов Ю. Г., Герасименко О. Г. Экспериментальное доказательство гибридного происхождения популяций леща Главного плеса Рыбинского водохранилища//Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 4.
14. Изюмов Ю. Г., Кожара А. В., Касьянов А. Н. Популяционная структура леща и плотвы камских водохранилищ//Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 11.
15. Квасов Д. Д. Влияние оледенений на развитие гидрографической сети Русской равнины//Тр. Лаб. озеровед. АН СССР. 1963. Т. 15.
16. Квасов Д. Д. О позднечетвертичной истории Арала//Тр. IV Всес. симп. по истории озер. Л., 1975. Т. 4.
17. Квасов Д. Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1975.
18. Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л., 1979.
19. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л., 1987.
20. Кожара А. В. Изменчивость парасфеноида и внутривидовая структура леща//Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 1.
21. Кожара А. В. Оценка состояния популяций промысловых карповых рыб с помощью показателей стабильности морфогенеза: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 1987.
22. Кожара А. В., Изюмов Ю. Г. К вопросу о внутривидовой систематике леща//Зоол. журн. В печати.
23. Кожара А. В., Мироновский А. Н. Зависимость фенетических характеристик леща и густеры от возрастного и полового состава выборки//Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 6.
24. Кожара А. В., Мироновский А. Н. Структура вида, изменчивость и некоторые аспекты микрофилогенеза леща//Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 3.
25. Кудерский Л. А. Роль приледниковых водоемов в формировании пресноводной ихтиофауны Северо-Запада европейской части СССР//Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии: Тез. докл. Петрозаводск, 1969.

26. Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., 1972.
27. Мина М. В. Микроэволюция рыб. М., 1986.
28. Мироновский А. Н. К вопросу о популяционной структуре леща Каспийско-Волжского района//Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 2.
29. Мироновский А. Н. Популяционная структура карповых рыб Волго-Каспийского района: Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1986.
30. Мордухай-Болатовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л., 1960.
31. Невеская Л. А., Гончарова Н. А., Ильина Л. Б. и др. История неогеновых моллюсков Паратетиса. М., 1986.
32. Обедиентова Г. В. Эрозионные циклы и формирование долины Волги. М., 1977.
33. Обедиентова Г. В. Века и реки. М., 1983.
34. Основы палеонтологии. М., 1964. Т. 2: Бесчелюстные. Рыбы.
35. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971.
36. Розанов А. С. Механизмы формирования пространственной генетической структуры вида//Усп. соврем. генетики. М., 1983. Вып. 2.
37. Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л., 1970.
38. Танасийчук Н. П. Лещ Северного Каспия (распределение, изменение возрастного состава, влияние промысла на состав популяций)//Тр. КаспНИРО. 1959. Т. 15.
39. Терещенко К. К. Лещ Каспийско-Волжского района, его промысел и биология//Тр. Астрахан. иктиол. лаб. 1917. Т. 4, вып. 2.
40. Шаталкин А. И. Биологическая систематика. М., 1988.
41. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща//Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.
42. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб//Биол. науки. 1981. № 2.
43. Яковлев В. Н., Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Зеленецкий Н. М. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня//М., 1988.
44. Thienemann A. Die Verbreitungsgeschichte der Susswassertierwelt Europas//Binnengewasser. 1950. Bd 18.

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И НЕКОТОРЫЕ
ВОПРОСЫ МИКРОФИЛОГЕНЕЗА ПЛОТВЫ
(RUTILUS RUTILUS L.).**

Приводятся многолетние результаты изучения популяционной структуры и географической изменчивости плотвы в ареале. Обсуждаются две альтернативные гипотезы становления ее современной популяционной структуры. Первая связана с прямым воздействием среды, вторая — с историей происхождения.

Плотва обитает практически во всех водоемах СССР, за исключением Дальнего Востока. Благодаря столь широкому распространению, этот вид представляет удобную модель для изучения морфологической изменчивости и популяционной структуры. Поэтому неудивительно, что плотва с начала 20-го столетия была одним из излюбленных объектов для изучения вопросов микросистематики и географической изменчивости (4, 18, 23, 29, 33—36). Однако, внимательный анализ работ перечисленных авторов позволил выяснить, что сравниваемые данные по некоторым подвидам — серушке, номинативному и каспийской вобле — имел только И. Ф. Правдин (29). Выделение других подвигов, как правило, проводилось путем сравнения признаков плотвы из одного участка ареала с литературными данными по другим подвидам. При обнаружении различий плотва из исследуемого района описывалась как новый подвид. Однако некоторыми авторами (32, 40) показана неэффективность сравнения данных, полученных разными операторами из-за случайных ошибок, возникающих у них при измерении и подсчете счетных признаков.

Учитывая эти негативные моменты предшествующих работ, мы планировали свои популяционные исследования таким образом, чтобы материал равномерно представлял весь ареал, при этом обязательно охватывал бассейны крупных рек и морей, расположенных на территории СССР. Для снижения ошибок, получаемых при «смене оператора»

счет элементов проводился в основном одним и тем же оператором (автором) в течение 10 лет.

В последние годы в ИБВВ АН СССР наряду с общепринятыми счетными признаками (31) для изучения популяционной морфологии карповых рыб (лещ, плотва, густера, синец, белоглазка, красноперка) успешно используются число позвонков по отделам (V_a , V_i , V_c) и число отверстий каналов сейсмосенсорной системы на покрывных костях черепа (39).

В данной работе приведены многолетние результаты изучения популяционной структуры, географической изменчивости и реконструкция микрофилогенеза плотвы.

Материалом послужили 76 выборок плотвы общей численностью свыше 6 тыс. экз. из водоемов Европейской и частично Азиатской частей СССР. Плотва была собрана из озер Карелии и рек Печоры, Камы, Волги, Немана, Дона, Днепра, Сев. Двины, Оби.

Для изучения морфологической изменчивости были привлечены следующие признаки: число ветвистых лучей в спинном (D) и анальном (A) плавниках, чешуй в боковой линии (II), общее число позвонков ($V_{\text{общ.}}$), число позвонков в туловищном (V_a) и переходном (V_i) отделах, и «позвонковые фенотипы» ($V_{\text{ф.п.}}$). Выделение групп популяций осуществляли по МГК (1).

Для анализа дифференциации популяций плотвы из разных частей ареала использовали 6 признаков (число лучей в A, D, II, $V_{\text{общ.}}$, V_a , V_i). Первые две главные компоненты в сумме связывали 84% от всех дисперсий исследуемых признаков. Основной вес в первую компоненту внесли число лучей в A (0.49), D (0.51) и V_a (0.53), во вторую — $V_{\text{общ.}}$ (0.49), V_i (0.50) и II (0.59). В пространстве главных компонент выделяются 5 групп выборок: 1-ю образуют выборки из озер Карелии, р. Печоры, оз. Кубенского, Шекснинского водохранилища, оз. Б. Лебяжье (р-н р. Онеги), оз. Выртъярв и 2 выборки из рр. Оби и Иртыша; 2-ю — выборки из водоемов, относящихся к бассейнам Верхней и Средней Волги, р. Немана, р. Сысолы, оз. Белого, Череповецкого и Камского водохранилищ, и р. Колутон (бассейн р. Иртыш); 3-ю — выборки из водоемов, относящихся к Нижней Волге и Нижней Каме и из бассейнов Черного и Азовского морей; 4-ю — выборки воблы; 5-ю — выборка аральской плотвы (рис. 1). Видно, что, как правило, в 1, 2, 3, 5-ю группы входят выборки из популяций, прива-

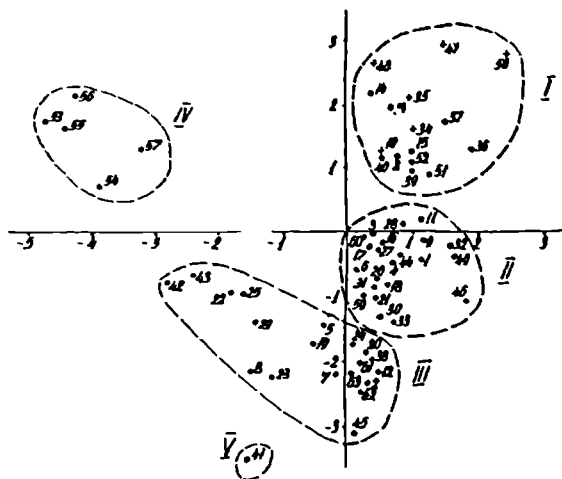


Рис. 1. Дифференциация популяций плотности методом главных компонент по шести признакам.

1 — СПС, 2 — Шенский водохранилище, 10 — оз. Плещеево, 13 — Семозеро, 14 — оз. Кереть, 15 — оз. Кубенское, 34 — оз. Морозное, 35 — оз. Метелей, 36, 37 — р. Печора, 39 — р. Иртыш, 40 — р. Обь, 47 — оз. Вышетенское, 48 — оз. Дуса, 50 — оз. Хуторское (Соловецкие острова), 51 — оз. Б. Лебизь, 52 — оз. Виртевара; II — СРПС: 1 — оз. Беюк, 3 — Рыбинское, 4 — Горьковское, 6 — Куйбышевское водохранилище, 9 — оз. Неро, 11 — Череповецкое водохранилище, 16 — р. Сысола, 17 — Угличское, 21 — Камское водохранилище, 26 — Куршский залив, 27 — р. Схирвите, 28 — оз. Диснай, 30 — р. Жайинна, 31 — р. Миркс, 32 — р. Манна, 44 — оз. Иламень, 46 — Качагайское водохранилище, 49 — оз. Камышовое, 59 — р. Колугон, 60 — р. Сутта (Рыбинское водохранилище); III — ПКПС: 5 — р. Вятка, 7 — Волгоградское водохранилище, 8 — р. Волга ниже г. Волгограда, 12 — Саратовское, 19 — Нижнекамское, 20 — Вотанское водохранилище, 22 — дельта р. Волга у г. Астрахани, 23 — Днестровское, 24 — Бурштинское водохранилище, 25 — Днестровский лиман, 29 — Пролетарское водохранилище, 38 — р. Белая, 42, 43 — Бекусский залив и Ораный лиман (Азовское море), 45 — Волгоградское водохранилище (1979, 1985), 61 — оз. Палеостомы, 62 — верховья часть Киевского водохранилища, 63 — р. Припять (г. Мозырь); IV — СК (вола): 53 — р. Бузая, 54 — Эйдевский бань, 55 — оз. Тюлений, 56 — оз. Жемчужный, 57 — устье р. Урал; V — Аральская плотва: 41 — оз. Кара-Терень. По оси: x и y — первые две компоненты

занных к определенным широтам, но не к определенным бассейнам. Разрывы (хиатусы) между ними незначительны, особенно между первыми тремя группами выборов. Необходимо отметить, что третья группа популяций характеризуется большей межпопуляционной изменчивостью. Первая группа занимает территорию, расположенную от 66° с. ш. до 58° с. ш., 2-ая — от 62° до 52° и 3-я — от 57° до 44°.

Исходя из того, что популяции 1-ой группы занимают в основном северную часть ареала плотвы, популяции 2-ой расположены на средней части русской равнины, а популяции 3-ей представлены выборками из Понто-Каспия, условно назовем их: 1-ю — северной группой популяций (СПС), 2-ю — средне-русской (СРПС), 3-ю — понто-каспийской (ПКПС). Морфологическое обособление воблы (В) от плотвы из дельты Волги вызвано, вероятно, ее репродуктивной изоляцией [25], хотя нельзя отрицать роль условий обитания (соленость) в поддержании морфологического облика этой группы [15]. Не исключено, что своеобразие аральской плотвы (АП) формировалось под действием тех же факторов, что и своеобразие воблы, а также и за счет аллопатрической изоляции.

Возвращаясь к анализу выборок, расположившихся в ПГК, следует признать, что отклонением от принципа географической связности водоемов явилось нахождение выборок из озер Морожское (№ 34), Плещеево (№ 10), Мстесляй (№ 35), Дуся (№ 48), Выштынецкое (№ 47) в группе северных популяций, и тем самым далеко отстоящих в ПГК от связанных с ними или близко расположенных популяций Рыбинского, Угличского водохранилищ и рек, впадающих в р. Неман. К анализу этих популяций мы вернемся ниже.

Другая процедура дифференциации популяций плотвы заключалась в использовании частот встречаемости «позвоноковых фенотипов» с целью выявления устойчивых маркеров обнаруженных выше групп популяций. Оказалось, что северные и сибирские популяции маркируются двумя фенотипами (17—3—15 и 16—3—16) с частотами от 0.1 до 0.2 и отличаются частотой встречаемости 1-го фенотипа от популяций среднерусской популяционной системы (табл. 1). Следует отметить, что территориально разобщенные популяции внутри первых двух групп популяций обнаруживают сходство. Для понто-каспийской популяции характерно 4 фенотипа (16—2—16, 16—2—15, 16—3—14, 15—3—15) с частотами от 0.1 до 0.2. Причем, нижеволжские, камские и популяции Азово-Черноморского бассейна маркируются определенными для них частотами этих фенотипов (табл. 1).

Таким образом, границы выявленных нами 3 популяционных систем на Европейской части СССР располагаются в широтном направлении. Поскольку ранее некоторыми исследователями [23, 29, 35] была показана географическая изменчивость, т. е. уменьшение числа чешуй, позво-

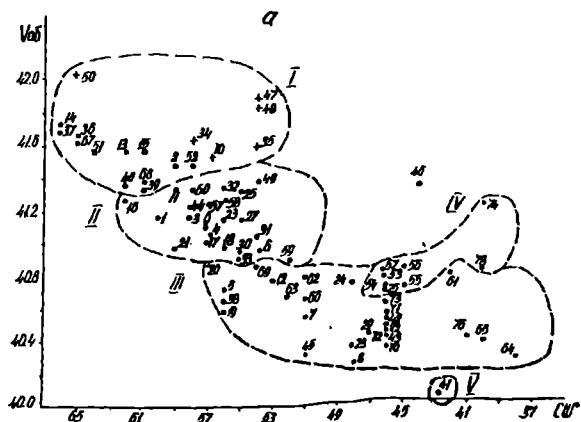
Таблица 1

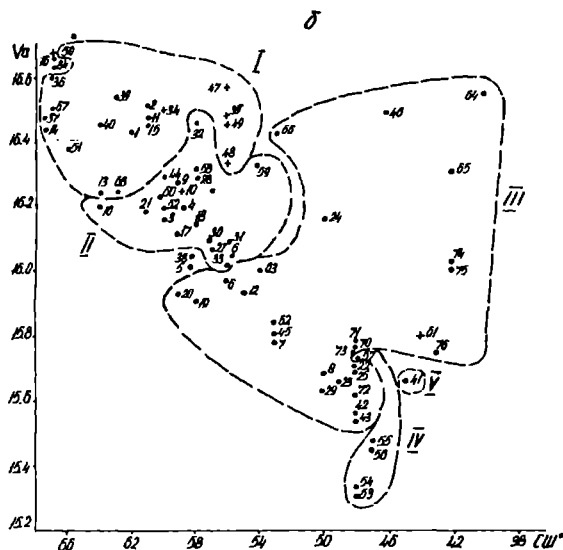
Частоты 6 позвонковых фенотипов у плотвы разных регионов Европейской части СССР

Фенотип	Общее число полю- сов	Популяционная система					Подпопуляционная система					Ареал (область)	Сред. Каспий (область)
		северная		среднерусская			юго-каспийская						
		Евр. ч. СССР (из Карелии, о. Печора)	Сибирь (р. Обь)	Бассейн р. Неман	Верхняя и Средняя Волга	Камское водохрани- лище	Азово- Черномор- ский бассейн	Нижняя Волга	Нижняя Кавказ				
16+2+16	41	0.194	0.016—0.036	0.112	—	0.061	0.043	0.105	0.118	0.020	0.037	0.003	
17+3+15	42	0.121	0.203	0.089	0.108	0.038	0.172	0.002—0.013	—	—	0.003	0.026	
16+3+16	42	0.121	0.043	0.089	0.108	0.092	0.068	0.003—0.044	—	—	0.198	0.051	
16+3+14	40	—	0.019—0.059	—	—	—	0.176	0.129	0.090	0.160	0.297	0.026	
16+2+15	40	—	0.010—0.035	—	—	—	0.068	0.191	0.090	0.228	0.193	0.113	
15+3+15	40	—	0.010—0.038	—	—	—	0.176	0.145	0.090	0.228	0.193	0.113	
15+3+16	41	0.009	—	0.020	0.014	—	0.028	0.032	0.028	0.010	0.113	0.131	
15+4+15	41	0.007	0.027	0.010	0.019	—	0.054	0.013	0.018	—	—	—	
Число выборов		10	3	7	9	1	6	7	4	1	5	5	
Суммарный объем выбо- рок		724	204	1131	1261	131	298	518	354	101	351	351	

ков, лучей в D и A с севера на юг, то может сложиться впечатление, что эти группы популяций выявляются благодаря существованию широтной изменчивости 6 признаков, используемых нами в ГК. В связи с этим мы проанализировали средние значения этих 6 признаков в широтном разрезе и обнаружили, что только число позвонков (общее и в туловищном отделе) и, не столь четко, число чешуй в боковой линии подвергаются закономерной изменчивости с севера на юг (рис. 2, а—е). Вместе с тем, выявленную клину по числу позвонков можно по терминологии Гексли классифицировать как прерывистую «горизонтально-ступенчатую», при которой облегчается выделение групп популяций или подвидов, так как в анализируемом ряду популяций имеет место изменение оценок признака с переходом от одной совокупности к другой, пространственно обособленной от первой, и при отсутствии изменений внутри каждой совокупности [24].

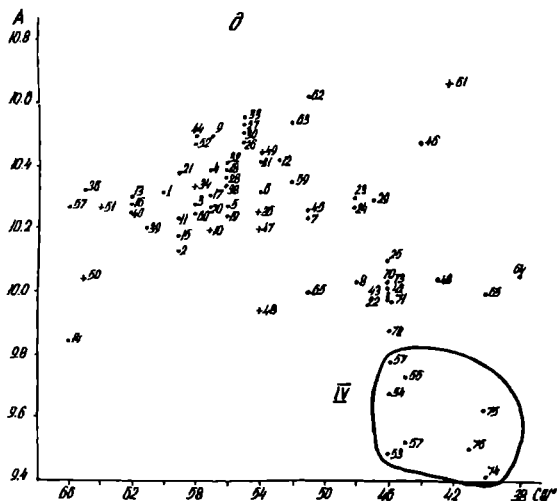
Обращает на себя внимание тот факт, что если рассматривать изменчивость общего числа позвонков только у популяций плотвы из водоемов Волжского бассейна, то также выявляется клина (рис. 2, а). В этом случае мы вправе связать эти изменения с генными потоками соприкасающихся популяций в системе стока Волжского бассейна [16].





В большинстве случаев клинальную изменчивость по какому-либо признаку связывают с постепенным изменением факторов среды или с обменом генов между исторически сложившимися разобщенными популяционными системами. В пределах рассмотренного ареала наиболее существенно изменяется температурный фактор. Тем не менее, часто трудно определить, в какой степени клина является результатом обмена генами, а в какой — результат градиента условий среды. Для вычленения этих факторов, как нам кажется, имеются два подхода. Первый — сопоставление выборок плотвы из теплых вод ГРЭС или водоемов-охладителей с выборками из участков с естественным температурным режимом. При этом желательно, чтобы эти водоемы находились в ареалах как минимум двух выделенных групп популяций. Здесь уместно упомянуть, что в Электростанском водохранилище нерест плотвы на участках с повышенным температурным режимом проходит при темпера-





турах на 3—4° выше, чем в контрольных участках [2].

Второй путь — сравнение признаков изолированных, но близко расположенных популяций, находящихся в одинаковых климатических условиях.

Средние значения 2-х признаков ($V_{\text{обш. II}}$) и частоты $V_{\text{ф. n. 5}}$ выборок из участков с повышенным температурным режимом не различаются от выборок из контрольных участков (табл. 2). Причем, они относятся к среднерусской и понто-каспийской группам популяций.

Противоположная картина наблюдалась при изучении «изолированных» разобщенных популяций (именно тех, которые уклонились в ПГК в сторону северных), расположенных вблизи контактирующих популяций плотвы Угличского, Рыбинского, Горьковского водохранилищ, рек Маркис и Швянтон. В этом случае изолированные популяции достоверно отличаются по значениям $V_{\text{обш. II}}$ и частотам «позвоночных фенотипов» от рядом с ними расположенных (табл. 3). После последнего сравнения можно предположить, что сходное морфологическое своеобразие

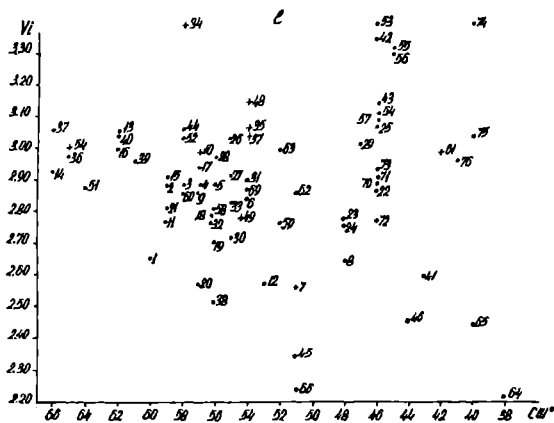


Рис. 2. Изменчивость шести счетных признаков у популяций плотвы из водоемов разных широт.

а — общее число позвонков (Vобщ.), б — число позвонков в туловищном отделе позвоночника (Va), в — число чешуи в боковой линии (II), г — число ветвистых лучей в спинном (D) и в анальном (A) плавниках, е — число позвонков в переходном отделе позвоночника (Vi). Популяции: 1 — оз. Белое, 2 — Шенскийское, 3 — Рыбинское, 4 — Горьковское водохранилище, 5 — р. Вятка, 6 — Куйбышевское, 7 — Волгоградское (1979 г.) водохранилище, 8 — р. Волга ниже г. Волгограда, 9 — оз. Неро, 10 — оз. Плещеево, 11 — Череповецкое, 12 — Саратовское водохранилище, 13 — Сямозеро, 14 — оз. Кереть, 15 — оз. Кубенское, 16 — р. Сисола, 17 — Угличское, 18 — Ивановское, 19 — Нижнекамское, 20 — Воткинское, 21 — Камское водохранилище, 22 — дельта Волги у г. Астрахани, 23 — Днестровское, 24 — Буштынское водохранилище, 25 — Днестровский лиман, 26 — Куршский залив, 27 — р. Скирвите, 28 — оз. Диснай + Друшай, 29 — Прометарское водохранилище, 30 — р. Жаймяна, 31 — р. Миркис, 32 — р. Миния, 33 — р. Швантой, 34 — оз. Морозовское, 35 — оз. Метелья, 36, 37 — р. Печора, 38 — р. Белая, 39, 40 — бассейны р. Обь, 41 — оз. Кара-Терен, 42, 43 — бассейн Азовского моря, 44 — оз. Ильмень, 45 — Волгоградское водохранилище (1979+1985 гг.), 46 — Калчагайское водохранилище, 47 — оз. Выштенское, 48 — оз. Дуса, 49 — оз. Камышовое, 50 — оз. Хуторское (Соловецкие острова), 51 — оз. Б. Лебизь, 52 — оз. Виртъярв, 53 — р. Бузан (вобла), 54 — тоня Мартышка (вобла), 55 — о. Тяденый (СК — вобла), 56 — о. Жемчужный (СК — вобла), 57 — устье р. Урал (вобла), 58 — оз. Дрингис, 59 — р. Комуго (бассейн р. Иртыш), 60 — р. Сутя (Рыбинское водохранилище), 61 — оз. Палестоми, 62 — Кинское водохранилище, 63 — р. Припять у г. Мозыря, 64 — р. Вахш, 65 — бассейн р. Узбой, 66 — бассейн р. Урал, 67 — р. Онда (Карелан), 68 — Онежское оз., 69 — оз. Жувицкас, дельта Волги: 70 — р. Мошкерица, 71 — р. Б. Ильмень, 72 — ериш Бабинский, 73 — р. Дарма, 74 — Сев. Каспий у г. Красноводска (вобла), 75 — Сев. Каспий у г. Баку (вобла), 76 — Минтечуаурское водохранилище.

По оси ординат — признаки.

Счетные признаки ($V_{обш. II}$) и частоты $U_{\phi. n.}$ у плотвы из участков с повышенным температурным режимом в сравнении с контрольными участками

Признаки	Среднерусская ПС					Полтавская ПС				
	Горьковское водохранилище		Иваньковское водохранилище			Электростанское водохранилище		бассейн Днепра		
	темные воды		темные воды			темные воды		темные воды		
$V_{обш. II}$	41.11	41.21	40.95	40.93	41.04	41.11	40.74	40.31	40.75	40.79
17+3+15	42.95	42.66	42.63	42.54	—	—	42.56	42.17	42.60	42.48
16+3+16	0.100	0.070	0.071	0.033	0.093	0.080	0.057	—	0.013	—
16+3+14	0.075	0.110	0.214	0.067	0.062	0.103	—	0.019	0.062	0.020
16+3+15	0.050	0.050	0.142	0.093	0.047	0.080	0.171	0.154	0.053	0.070
16+2+15	0.100	0.010	0.071	0.073	0.038	0.024	0.087	0.178	0.053	0.060
n	81	100	14	44	129	126	35	52	76	100

Счетные признаки ($V_{\text{общ. II}}$) и частоты двух «позвонковых фенотипов» у «изолированных» и рядом с ними расположенных популяций плотвы

Признак	СПС (изоляты)		СРПС					З СПС (нояты)	
	Оз. Пле-щевое	Оз. Мороз-ское	Рыбн-ское водо-храни-лище	Угли-ское водо-храни-лище	Оз. Неро	Горь-ковское водо-храни-лище	Оз. Дуса	Оз. Вышты-нецкое	Оз. Ме-телия
$V_{\text{общ. II}}$	41.43	41.61	41.17	41.06	41.23	41.13	41.73	41.85	41.56
II	43.49	42.68	42.90	42.87	43.08	42.67	43.82	44.24	43.75
17+3+15	0.098	0.159	0.061	0.017	0.080	0.099	0.200	0.322	0.068
16+3+16	0.132	0.121	0.114	0.150	0.107	0.075	0.168	0.085	0.096
n	386	107	246	80	225	161	95	105	93

Признак	СРПС		СПС		ПКПС	
	р. Мяркис	р. Швантон	оз. Б. Ле-бжье	Соловки (изолят)	Оз. Пале-стоми (изолят)	Азово-мор-ский бас-сейн
$V_{\text{общ. II}}$	41.04	40.90	41.55	42.04	40.76	40.51
II	42.42	42.26	43.15	43.70	42.09	42.50
17+3+15	0.068	0.049	0.133	0.250	—	—
16+3+16	0.068	0.039	0.186	0.174	—	—
16+3+14	—	—	—	—	0.094	0.172
16+2+15	—	—	—	—	0.078	0.068
n	307	203	113	69	64	302

разобщенных популяций определяется одинаковым генезисом и слабым обменом генов с соседними популяциями.

Время образования водохранилищ и озер, в которых изучались популяции плотвы, существенно различается. Так, данные водохранилища появились от 10 до 40 лет назад [8], а озера — в четвертичном периоде (голоцен) [17].

Итак, выявленные популяционные системы плотвы не согласуются с факторами среды в водоемах, относящихся к разным климатическим зонам. Хотя нельзя отрицать, что при разных условиях размножения у плотвы может наблюдаться сдвиг нормы реакции по какому-либо признаку. Однако в целом их значения у плотвы варьируют в пределах

размаха изменчивости, характерного для водоема, расположенного в определенной климатической зоне, например, Рыбинского водохранилища [3]. Кроме того, надо учесть, что мы использовали и анализировали высоконаследуемые признаки, мало подверженные модификационным изменениям, морфогенез которых заканчивается на первом году жизни.

Для того, чтобы уточнить границы между популяционными системами, мы рассмотрели общее число позвонков и число чешуй в боковой линии у выборки плотвы в трех широтных географических разрезах (I — оз. Выртсъярв — Бейсукский залив Азовского моря, 25—30° в. д.; II — оз. Кереть — дельта Волги, 35—48° в. д. и III — р. Печора — р. Белая, 47—53° в. д.). Обнаружилось, что резкие перепады значений этих признаков между группами популяций наблюдаются в I-ом широтном разрезе: оз. Выртсъярв (СПС) — оз. Ильмень (СРПС) и р. Мяркис (СРПС) — р. Припять (ПКПС); во II-ом — Шекснинское (СПС) — Рыбинское (СРПС), Куйбышевское (СРПС) и Саратовское (ПКПС) водохранилища; в III-ем — р. Печора (СПС) — р. Сысола (СРПС) и Камское водохранилище (СРПС) — нижняя часть Воткинского (ПКПС) водохранилища (табл. 4). Ранее проведенный в тех же географических разрезах анализ показателей внутривидового разнообразия (M), вычисленных по частотам числа отверстий каналов в *praeperculum, dentale* и «позвонковых фенотипов», выявил существенные изменения между популяциями тех же водоемов [16]. Эти перепады можно связать с прохождением границ в этих местах между группами популяций, которые хорошо совпадают с границами распространения физико-географических комплексов [9]. Более того, некоторые границы хорошо согласуются с границами зоогеографического районирования СССР. Так, например, по Череповецкому водохранилищу проходит граница двух подобластей (средиземноморской и циркумполярной) и трех провинций: Понто-Арало-Каспийской (Каспийский округ), Балтийской (Невский округ) и ледовитоморской (Европейский округ). В качестве подтверждения можно привести такой факт, что состав ихтиофауны и паразитофауны рыб данного водоема носит переходный характер [4, 11]. В другом месте, приблизительно по р. Мяркис — р. Припять проходит граница между Рейнским округом Балтийской провинции и Черноморским округом Понто-Арало-Каспийской провинции. Обнаруженные совпадения между границами зоогеографических округов с границами между популяционными система-

Таблица 4

Счетные признаки (Vобщ., II) у пограничных популяций, относящихся к разным популяционным системам (ПС) в трех широтных размерах

СПС				СРПС				ПКПС								
Оз. Виртсъяра — Бейсукский залив								Оз. Кереть — дельта Волги								
	Оз. Виртсъяра		оз. Иль-р-мевь		Мяр-р. Прж-ия		Шекнин-ское водо-хранилище		Рыбинское водо-храни-лище		Куйбышев-ское водо-хранилище		Саратов-ское водо-хранилище			
V общ	41.47		41.22		41.04		40.69		41.48		41.17		41.08		40.76	
II	43.52		42.95		42.42		41.86		43.14		42.84		43.08		42.53	
° в. д.	25		32		25		31		36		35		47		45	
° с. ш.	58		58		54		52		59		58		54		53	

СПС		СРПС		ПКПС		
р. Печора — р. Белая						
Признак	р. Печора	р. Сысола	Камское водохранилище	Воткинское		Нижне-Камское водохранилище
				(Ося+ Оханск)	Пытва	
Vобщ.	41.65	41.27	41.03	40.98	40.75	40.57
II	43.16	42.51	42.37	42.60	42.30	42.34
° в. д.	53	47	55	55	55	53
° с. ш.	65	62	59	57	57	56

ми плотвы свидетельствуют о реальности последних.

Поскольку мы показали, что существующая популяционная структура плотвы не отчетливо связана с изменчивостью абиотических факторов, то можно предположить, что она отражает историю ее происхождения. Для этого необходимо рассмотреть события, приведшие к ее становлению, установить причины миграций и их взаимодействий в период глобальных изменений среды. К основным событиям, сыгравшим огромную роль в расселении рыб и других животных, следует отнести четвертичные оледенения на Русской равнине и трансгрессии Понто-Каспия [4, 21].

Анализ палеогеографических данных позволяет придать отношениям сходства между некоторыми популяциями достаточно логичное обоснование. Нахождение выборки плотвы из р. Сысола в СРПС и ее сходство с плотвой из Камского водохранилища (рис. 1, табл. 4) объясняется тем, что р. Вычегда (р. Сысола ее приток) имеет прямую связь с Верхней Камой по сквозной долине рек Северная Кельта и Южная

Кельтма [4], из которых первая впадает в Вычегду, а вторая в Каму.

Популяции из бассейна р. Неман входят в одну группу с популяциями из верхней и средней Волги и оз. Ильмень. Не исключено, что обмен между этими группами популяций наиболее интенсивно проходил через обширное позднеледниковое озеро, образованное после отступления Валдайского ледника. В то время это озеро соединялось с водами Онежского озера, Ладожского, Ильменя, Псковского водоема и Балтийского моря. В настоящее время остатком позднеледникового озера является Белое озеро, из которого вытекает Шексна, впадающая в Волгу. Таким же путем могли из бассейна Балтийского моря в бассейн Верхней Волги (озера Белое, Плещеево) проникнуть ряпушка и снеток [5].

На первый взгляд нахождение сибирских (р. Обь) выборов в одной группе с северными кажется случайным, так как данные реки разделены территориально-механической изоляцией (Уральскими горами). Однако если учесть, что р. Сев. Сосьва, впадающая в Обь, берет начало примерно из того же места, что и р. Печора, то можно предположить, что в прошлом обмен между печорскими и обскими популяциями происходил в верховьях этих рек. Можно также допустить, что раньше из-за тектонической деятельности горообразовательных процессов водораздел между этими реками был гораздо ниже, чем в настоящее время. Возможно также, что сходство обских и северо-европейских популяций есть результат параллельной изменчивости.

Морфологическую однородность популяций, входящих в ПКПС, можно объяснить тем, что обмен популяциями и видами между Каспийским и Азово-Черноморским бассейнами происходил не только в прошлом за счет трансгрессий Понто-Каспия (Хвалынской, Акчагыльской и Гирканской) [26, 27], но осуществляется и в настоящее время по Волго-Донскому каналу. Доказательством может служить совпадение состава их ихтиофауны, малакофауны и ракообразных [4, 6, 26]. Тем не менее, некоторое обособление популяций Нижней Камы и Нижней Волги от популяций Азово-Черноморского бассейна по позвонковым фенотипам (16+2+16, 16+2+15, 15+3+15) вполне понятно, поскольку водная связь между Азовским и Черноморским бассейнами выражена значительно слабее, нежели связь между Каспийским и Азово-Черноморским бассейнами.

Рассматривая изменчивость популяционных систем

плотвы в целом, необходимо признать, что СПС и ПКПС между собой имеют наибольшее отличие, а СРПС занимает между ними промежуточное положение (рис. 1). На русской равнине в прошлом происходило три наиболее мощных оледенения (Днепровское, Московское, Валдайское) [28].

Сопоставляя границы между популяционными системами плотвы с границами распространения оледенений, нетрудно заметить, что граница между СПС и СРПС неплохо совпадает с границей распространения Валдайского ледника (рис. 3), который простирался по линии, соединяющей гг. Архангельск, Вологду и Минск [12]. А граница между СРПС и ПКПС совпадает, но только с границей восточного крыла Днепровского ледника. Судя по распространению трех последних оледенений в Европейской части СССР [28], как раз территория, занятая современной понто-каспийской группой популяций, не подвергалась их воздействию, и, вероятно, здесь плотва выживала в период максимума Днепровского оледенения, т. е. этот регион служил для нее убежищем. Можно допустить, что до оледенений на

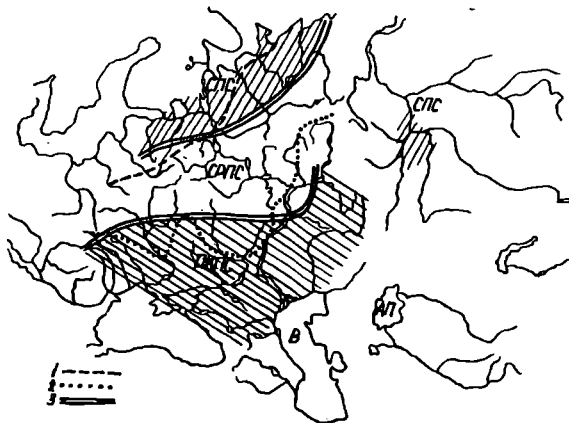


Рис. 3. Схема популяционной структуры плотвы Европейской части СССР и границ распространения Днепровского и Валдайского ледников.

1 — граница Валдайского ледника, 2 — граница Днепровского ледника, 3 — границы популяционных систем.

всей территории Евразии обитала плотва, сходная с современной понто-каспийской, поэтому, описывая эволюцию вида *Rutilus rutilus*, исходным предком всех групп популяций следует считать понто-каспийскую популяционную систему. В подтверждение этого можно привести мнение Ж. Леме [22], который полагает, что центром расселения вида является тот регион, где в настоящее время определенная группа животных образует большинство видов и подвидов. Действительно, плотва в этом районе представлена двумя видами — *Rutilus rutilus* (собственно плотвой с подвидами воблой и аральской плотвой), и *Rutilus frizii* (вырезубом с подвидом кутумом) [4].

По мере наступления ледников наблюдалось похолодание климата в умеренных и высоких широтах. Плотва в этих областях или вымирала или отступала в более южные области, где и сохранялась. Наоборот, при отступлении ледников, и, соответственно, потеплении климата в этих районах начинался процесс реэмиграции, т. е. вторичного заселения плотвой водоемов умеренных и высоких широт. Успешному ее расселению, видимо, способствовало то обстоятельство, что гидрографическая сеть Европейской части СССР занимает большое пространство по широте и важнейшие реки (Зап. Двина, Днепр, Дон, Кама, Волга, Печора) на Русской равнине в верховьях соединяются [21]. Причем, в послеледниковый период (Валдайское время) связь между бассейнами Черного, Каспийского, Азовского, Балтийского и Белого морей была значительно сильнее.

Воздействие трех оледенений на популяции плотвы, относящихся к разным популяционным системам, было неравнозначно. Так, например, популяции северных водоемов (СПС), за исключением плотвы р. Печоры (Валдайский ледник был сильно скошен в северо-восточном направлении), подвергались трехкратному наступлению ледников на этот регион; популяции понто-каспия вообще не попадали в зону их влияния, а плотва СРПС подвергалась полностью при днепровском оледенении и частично при Московском оледенении (граница этого ледника проходила по р. Оке) [28].

Вторичное расселение плотвы после отступления ледников происходило из разных регионов. После деградации Днепровского ледника, вероятно, заселение плотвой водоемов умеренных и высоких широт шло с Понто-Каспия. При отступлении Московского ледника зона, откуда наблюдалось распространение плотвы в водоемы высоких широт, расширилась до р. Оки. Последнее Валдайское оледенение

не захватывало на севере районы рек Печоры и Вычегды, поэтому после его окончания плотва в северные водоемы проникла не только из водоемов, расположенных на Русской равнине, но и из водоемов Северо-Востока. Исходя из вышесказанного, разумно предположить, что многократные миграции и адаптации к меняющимся условиям среды способствовали появлению различий в морфологических признаках между популяционными системами плотвы.

Исключительную роль в расселении рыб в последнеледниковый период играли пресноводные приледниковые озера, особенно после отступления Валдайского ледника. Подобные водоемы в это время широкое распространение получили в области современных Балтийско-Черноморского, Балтийско-Каспийского и Беломорско-Каспийского водоразделов [20]. Этот же автор придает большое значение приледниковым озерам в формировании в них реликтовых сиговых рыб на Северо-Западе СССР. Основываясь на этом, вполне можно допустить, что рассмотренные в нашей работе популяции плотвы из озер, уклонившихся по морфологическим признакам в сторону северных, представляют те же реликтовые популяции. Эти озера являются остатками двух больших приледниковых озер, образовавшихся в четвертичном периоде (голоцене) [17]. Так, озера Выштинское, Дуся, Метелей и Камышовое — остатки большого Южно-Балтийского озера, а озера Плещеево и Морозское — Молого-Шекснинского озера [12].

Первыми вселенцами в приледниковые озера были окунь, плотва, ерш и карась. Заселение происходило в соответствии с биологическими особенностями расселяющихся рыб и условиями среды, необходимыми для них. При освоении нового водоема пришельцы (акклиматизанты) занимают биотопы, сходные с теми, в которых ранее формировался их комплекс. Впоследствии связь озер ледникового происхождения с реками или полностью утрачивалась, или сохранялась слабая. Поэтому реликтовые популяции плотвы формировались в специфических условиях изоляции, что не могло не отразиться на их морфологическом облике, в данном случае, сходном с обликом северных популяций. Аналогичные реликтовые популяции в бассейне верхней Волги обнаружены у хариуса [14] и окуня [13].

Анализируя морфологические признаки плотвы из озер ледникового происхождения и степень их изоляции, выявляется следующая тенденция. Из перечисленных озер к группе наиболее изолированных условно можно отнести озера

Выштынецкое, Дуся и Метеляй, которые являются малопроточными, глубоководными и имеют слабую связь с другими водоемами (реками Неман и Мяркис). Это, вероятно, отразилось на полярном расположении выборок в ПГК по отношению друг к другу (рис. 1, табл. 4). У озер Плещеево и Морозское связь соответственно с Угличскими и Рыбинскими водохранилищами прослеживается отчетливее [37], что согласуется с их морфологическими различиями (на рис. 1 в ПГК эти популяции расположены гораздо ближе, чем в предыдущем случае). И, наконец, оз. Неро, тоже ледникового происхождения, соединено с Горьковским водохранилищем через Ростовскую Нерль. При этом связь настолько существенная, что во время заморозов зимой плотва из этого озера мигрирует в Горьковское водохранилище, смешиваясь там с местной популяцией, что, возможно, сказывается на их морфологическом сходстве (табл. 4, на рис. 1 в ПГК эти выборки расположены рядом). Приведенные примеры показали, каким образом степень изоляции сказывается на морфологическом своеобразии популяции в изученных озерах.

Вместе с тем, следует признать, что рассмотренные озера в той или иной степени связаны с бассейнами других водоемов. Исходя из этого, мы попытались выявить роль островной изоляции в формировании морфологической специфичности популяций плотвы. Для этого дополнительно исследовали популяции плотвы из двух озер. Первое — из Хуторское расположено на Соловецких островах. Оно является остатком пресноводного приледникового озера, которое было образовано в позднеледниковый период (Валдайское время — около 16 тыс. лет назад) [10]. Озера Соловецких островов окружены морскими водами Белого моря. Минимальное расстояние от островов до коренного берега в районе пос. Кемь составляет 20—25 км.

Сопоставление плотвы из этого озера с ближайшей материковой популяцией из оз. Б. Лебяжье (р-н г. Онеги), относящейся к СПС, выявило различие между ними, особенно по общему числу позвонков и позвонковым фенотипам (табл. 4). Вместе с тем И. Ф. Правдин [30] предполагал, что именно из этого региона плотва заселила озера Соловецких островов. Проведенный выше многомерный анализ (МГК) показал, что островная популяция по совокупности признаков также существенно отличается от всех входящих в СПС популяций (рис. 1), что свидетельствует о влиянии этой изоляции на формирование ее морфологического облика.

Вторым было оз. Палеостомы, расположенное в Грузии и образованное очень давно. Несмотря на изоляцию (в оз. впадает только р. Пичора и оно соединяется с морем небольшой протокой) [38], плотва из этого озера не отличается от плотвы других популяций, принадлежащих к понто-каспийской ПС (рис. 1, табл. 4). На наш взгляд, такое сходство вызвано формированием их в одинаковых климатических условиях. Выше было сказано, что в этот регион ледники не проникали. Поэтому все перемены, связанные с условиями их существования и формирования, в основном, по-видимому, определялись трансгрессией и регрессией моря, а не катастрофическими изменениями климата.

Поразительный параллелизм, выражающийся в сходстве с популяционной дифференциацией плотвы, обнаружен у окуня [13]. При этом у него обнаружены реликтовые популяции в тех же озерах Мороцкое, Дуся, Метеляй, Выштинское и озерах Соловецкого острова. Так же, как в случае с плотвой, для окуня вполне справедлива гипотеза наступления и отступления ледников на формирование современной популяционной структуры этого вида. Не исключено, что микрофилогенезы этих видов сходны, так как расселение их происходило одновременно [13].

Резюмируя вышеизложенное, можно сказать, что окончательное становление популяционной структуры плотвы произошло после Валдайского оледенения (10—15 тыс. лет назад). Однако морфологическая стабильность этого вида прослеживается со времен Днепровско-Московского межледниковья (Лихвинский водоем около г. Калуги) до наших дней [21]. Рассмотренные здесь морфологические данные и ретроспективный анализ событий с определенной степенью достоверности позволяют трактовать современную популяционную структуру как результат ее исторического происхождения, обусловленного наступлением и отступлением ледников, а не прямым воздействием среды. Границы, прослеженные по морфологическим признакам между популяционными системами, хорошо совпадают с границами распространения третьего (Валдайского) ледника и с зоогеографическими провинциями.

Итак, микрофилогенез или историю происхождения отдельных частей видового населения плотвы можно представить следующим образом. Исходным предком (или «прапопуляцией») всех форм (групп популяций) плотвы следует признать ПКПС. В плейстоцене, по-видимому, в рефугиях (в свободных от ледников убежищах) от нее ответви-

лись две группы популяций (или подвиды). Первая группа — это аральская плотва. Ведущую роль в ее формировании сыграла географическая изоляция и, возможно, специфические условия обитания. Вторая группа — популяции воблы. В условиях симпатического обитания морфологическое обособление воблы от плотвы дельты Волги произошло в основном за счет репродуктивной изоляции. После отступления Днепровского ледника от расселившейся части ПКПС в водоемах умеренных широт образовалась СРПС, а затем из последней после деградации Валдайского ледника сформировалась СПС (рис. 4).

Понятно, что предложенная нами схема микрофилогенеза плотвы на Европейской части СССР условна. Необходимы дополнительные данные для ее уточнения. Тем не менее, мы уверены — она послужит отправной точкой для последующих популяционных исследований плотвы.

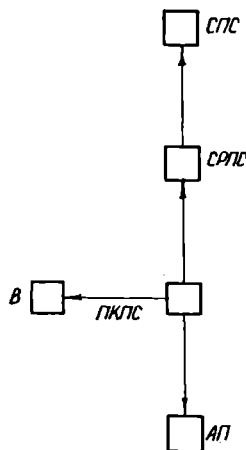


Рис. 4. Схема микрофилогенеза групп популяций плотвы на территории СССР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980.
2. Астраускас А. С. Сроки и продолжительность нереста массовых видов рыб в водохранилище-охладителе Литовской ГРЭС//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971.
3. Бабкина Н. Л. Фенетический анализ выборок плотвы из удаленных плесов Рыбинского водохранилища в связи с проблемой выделения локальных популяций//Наст. кн.
4. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1949. Т. 2.
5. Берг Л. С. О причинах сходства в фауне рыб Волги, Дона и Днепра//Тр. Касп. фил. ВНИРО. Астрахань, 1950. Т. 11.

6. Бириштейн Я. А. Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фауны. М., 1985.
7. Ванюшица О. Г. Развитие осевого скелета у леща (*Abramis brama* Z.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.)//Наст. кн.
8. Водохранилища мира. М., 1979.
9. Волга и ее жизнь. Л., 1978.
10. Грицевская Г. Л., Кябелева Г. К., Николаева Л. А., Семенов В. Н. Гидрология и гидрохимия Соловецких озер//Тр. Сев. НИОРХ. 1972. Т. 6.
11. Донец Э. С., Колесникова И. Я., Нестерова О. Е. К зоогеографическому анализу паразитофауны рыб Белого озера//Биоценология рек и озер Волжского бассейна. Ярославль, 1985.
12. Жаков Л. А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М., 1984.
13. Зеленецкий Н. М. Кликальная изменчивость меристических признаков в популяциях окуня (*Perca fluviatilis* L.). Исследование возможных механизмов ее становления и развития//Наст. кн.
14. Зинovieв Е. А. О реликтовой популяции хариусов в бассейне Верхней Волги//Биология водоемов Западного Урала. Проблемы воспроизводства и использования ресурсов. Пермь, 1985.
15. Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Мироновский А. Н., Ванюшина (Герасименко) О. Г. Формирование структуры фенетического разнообразия вида *Rutilus rutilus* (L.) в дельте Волги//Наст. кн.
16. Касьянов А. Н. Популяционная структура плотвы *Rutilus rutilus* (L.) водоемов Европейской части СССР//Вопросы ихтиологии. 1989. Т. 29. Вып. 5.
17. Квасов Д. Д., Краснов И. Н. Основные вопросы истории приледниковых озер Северо-Запада//История озер Северо-Запада. Л., 1967.
18. Кириллов Ф. Н. Ихтиофауна бассейна реки Вилюя//Тр. ин-та биол. Якутск. фил. Сиб. отд. АН СССР. 1962. Вып. 8.
19. Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л., 1979.
20. Кудерский Л. А. О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-Запада Европейской части СССР//Изв. ГОСНИОРХ. 1971. Т. 76.
21. Лебедев В. Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М., 1960.
22. Леме Ж. Основы биогеографии. М., 1976.
23. Меньшиков М. И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб//Тр. Карело-Финского отд. ВНИИ озер. и речн. рыби. хоз-ва. 1951. Т. 3.
24. Мина М. В. Микроэволюция рыб (эволюционные аспекты фенетического разнообразия). М., 1986.
25. Мироновский А. Н., Касьянов А. Н. Структура вида *Rutilus rutilus* (L.) в бассейне Каспийского моря//Зоол. журн. 1986. Т. 45.
26. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л., 1960.
27. Обедиентова Г. В. Эрозионные циклы и формирование долины Волги. М., 1977.
28. Обедиентова Г. В. Века и реки. М., 1983.
29. Правдин И. Ф. Описание некоторых форм русской плотвы. Плотва типичная (*Rutilus rutilus* L. typ.), серушка астраханская (*Rutilus rutilus*

- fluviatilis* Jak.) и волга каспийская (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.)// Матер. к познанию русского рыболовства. 1915. Т. 4, вып. 9.
30. *Правдин И. Ф.* Плотва словенская *Rutilus rutilus* (L.) varietas nova. Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3.
31. *Правдин И. Ф.* Руководство по изучению рыб. М., 1966.
32. *Решетников Ю. С.* Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980.
33. *Гитова К. Н.* Материалы к биологии плотвы из южных и северных водоемов СССР /Научн. докл. Высш. шк. Биол. Н. 1965. № 2.
34. *Туранова М. Н.* Морфологическая характеристика плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Невской и Лужской губ Финского залива//Изв. ГОСНИОХР. 1977. Т. 123.
35. *Феклистова М. В.* Географическая и экологическая изменчивость плотвы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 1949.
36. *Филон В. В.* Морфометрические особенности плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зоне воздействия сбросных теплых вод Ивановского водохранилища. Вopr. иктнологии. 1980. Т. 20, вып. 3 (122).
37. *Фортунатов М. А., Московский Б. Д.* Озера Ярославской области. Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
38. *Эланидзе Р. Ф.* Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси, 1983.
39. *Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н.* Фенетический метод исследования популяций карповых рыб//Научн. докл. Высш. шк. Биол. н. 1981. № 2.
40. *Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г.* Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща//Экология водных организмов верховьеволжских водохранилищ. Л., 1982.

**К ВОПРОСУ О ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЕ
НЕКОТОРЫХ КАРПОВЫХ РЫБ ВОЛГО-КАСПИЙСКОГО
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РАЙОНОВ**

Оценено соотношение результатов изучения фенетического разнообразия 6 видов карповых рыб в Волго-Каспийском и сопредельных районах с известными в настоящее время гипотезами о популяционной подразделенности ихтиофауны региона.

Волго-Каспийским называют район, включающий дельту Волги и прилегающую акваторию Северного Каспия. Это традиционный район внутреннего рыболовства, где добывается значительная часть общесоюзного улова рыбы. Издавна здесь ведутся постоянные ихтиологические наблюдения, подчиненные, преимущественно интересам промысла. Основательно изучены питание, размножение, воспроизводство, распределение, миграции обитающих здесь рыб. Вопросам же внутривидовой дифференциации до настоящего времени внимания уделялось явно недостаточно. За исключением воблы, структура вида у рыб Волго-Каспийского района практически не изучалась. В связи с этим нами были проведены специальные исследования, некоторые результаты которых отражены в настоящей работе.

Всего проанализирована изменчивость 66 выборок 6 видов карповых рыб: плотвы (16), леща (19), синца (7), густеры (12), белоглазки (6) и красноперки (6). Численность каждой выборки не менее 50 экз. Фенетические отношения выборок оценивались по 17 счетным признакам внешнего строения и скелета [21, 48]. В настоящем сообщении приводятся данные многомерного анализа сходства и различия выборок одновременно по всему комплексу рассмотренных признаков, для чего был использован метод главных компонент (ГК) [3].

Возраст определяли по cleitrum путем подсчета годовых колец под бинокуляром. В качестве контрольной регистрирующей структуры использовали жаберную крышку —

operculum [46]. Кости предварительно просветляли в 90%-ном спирте.

Наиболее адекватным и эффективным методом разграничения внутривидовых группировок следует, видимо, признать прямое слежение за особями, осуществляемое непосредственно или при помощи того или иного способа мечения. Действительно, если в результате наблюдений окажется, что некоторое множество особей N подразделяется на подмножества p_1 и p_2 таким образом, что особи каждого подмножества свободно скрещиваются между собой, но не скрещиваются с особями другого подмножества, то из этого однозначно будет следовать популяционный статус группировок p_1 и p_2 . На практике прямое слежение, как правило, весьма и весьма затруднено. В силу этого популяционная структура обычно исследуется косвенными методами, в частности, путем анализа сходства особей или выборок особей по тем или иным признакам фенотипа. Принято считать, что обязательным условием выбора признаков является их жесткая генетическая детерминация. Признаки со слабой или с неизвестной степенью наследуемости для выделения популяционных группировок полагают слабопригодными. Нам кажется, что это не вполне верно. Представляется, что принципиальным обстоятельством является не степень генетической детерминации признака, а степень его изменчивости в онтогенезе. Если признак, будучи раз сформированным у данной особи, в дальнейшем своего значения не меняет, то при соблюдении определенных условий он вполне может быть использован для изучения популяционной структуры вида.

Рассмотрим следующий пример. Пусть в ареале вида имеется некая область S , которую населяет множество особей N . Допустим, в силу каких-то соображений возникает гипотеза о подразделенности данного множества особей на подмножества p_1 и p_2 , распределенные, соответственно, в подобластях S_1 и S_2 . Предполагается, что эти подмножества не смешиваются (или почти не смешиваются), т. е. обмен особями между ними отсутствует (либо незначителен). Это должно повлечь за собой определенный уровень репродуктивной изоляции p_1 и p_2 , следовательно — определенную степень обособленности генофондов данных совокупностей особей, следовательно их популяционную самостоятельность. Другими словами, исходная гипотеза предполагает популяционный статус группировок p_1 и p_2 .

Доказать эту гипотезу можно, показав отсутствие миграций особей $S_1 \rightleftharpoons S_2$. Известны примеры ситуаций, когда

населяющие один и тот же район и активно перемешивающиеся совокупности особей тем не менее подразделены на репродуктивно обособленные популяции, но, согласно определению, в принципе невозможна ситуация, чтобы пространственно разобщенные совокупности, между которыми отсутствует обмен особями, являлись бы все же одной популяцией. Речь, разумеется, идет о популяциях подвижных животных. Заметим, что популяционная концепция вида не предполагает абсолютной репродуктивной изоляции отдельных популяций, поэтому для вывода о популяционном статусе тех или иных группировок достаточно установить, что степень их смешения незначительна, т. е. вероятность того, что особи останутся в составе «своих» группировок существенно выше вероятности их перехода в «чужие».

Возьмем серию выборок из разных точек S и проанализируем их сходство по признакам фенотипа. Для повышения надежности выводов сбор материала следует организовать так, чтобы выборки брались как из S_1 , так и из S_2 многократно, спустя длительные промежутки времени, для долгоживущих — через годы. Желательно, чтобы как на S_1 , так и на S_2 выборками были представлены и нагульные и нерестовые скопления.

Сравнение выборок следует производить по тем признакам, варианты выражения которых не могут изменяться вследствие перехода особи $S_1 \rightleftharpoons S_2$. Желательно также, чтобы выборочные оценки признаков не зависели от полового и возрастного состава выборок.

На практике, т. е. при исследовании реально существующих совокупностей особей, необходимым и достаточным условием для вывода об отсутствии существенных миграций особей $S_1 \rightleftharpoons S_2$ будет упорядоченность взаиморасположения выборок в пространстве признаков (ПП) таким образом, что область пространства признаков, занимаемая выборками из участка S_1 , не перекрывается с областью, занимаемой выборками из S_2 . Из такой упорядоченности взаиморасположения выборок в ПП следует упорядоченность распределения особей в области S , объективная подразделенность множества N и на различающиеся по рассматриваемым характеристикам (признакам) структурные компоненты — несмешивающиеся подмножества p_1 и p_2 . Различия характеристик подмножеств p_1 и p_2 не могли бы сохраниться, имея место существенная миграция особей $S_1 \rightleftharpoons S_2$. Действительно, если бы любую особь из N примерно с равными вероятностями можно было бы встретить

в любой точке как S_1 , так и спустя некоторое время — S_2 , и наоборот, то множество N представляло бы собой постоянно перемешивающуюся смесь, возникновение какой-либо фенетической структурированности было бы невозможным и репрезентативные выборки, взятые в разных точках S , имея примерно равные оценки любых признаков, располагались бы в $ПП$ хаотично.

При таком подходе к выделению популяций признаки фенотипа выступают не как маркеры генетического состава совокупностей, а как естественные метки отдельных особей, при помощи которых мы можем следить за их перемещениями в обследуемом регионе. По сути дела, единственное принципиальное отличие между работами с использованием искусственных меток, и работами, основанными на анализе фенотипического сходства серий выборок, состоит в том, что в первом случае вначале тем или иным способом осуществляется массовое мечение особей интересующих нас совокупностей, а во втором — на первом этапе необходимо найти признаки, которые могли бы выступать в качестве естественных меток этих совокупностей. Логика же рассуждений и в том и в другом случае одна — пространственно разобщенные, несмешивающиеся совокупности в принципе не могут быть одной популяцией.

Из факта несмешиваемости (или низкого уровня смешения) аллопатрических совокупностей особей следует некая степень их репродуктивной изоляции, некая степень обособленности генофондов и, в конечном итоге, неизбежность генетических различий, ибо трудно себе представить, чтобы пространственно разобщенные, репродуктивно изолированные совокупности были бы генетически идентичными. Интересно, что рассуждая таким образом, мы приходим к логически обоснованному выводу о неизбежности генетических различий изучаемых совокупностей, несмотря на то, что используемые признаки сами по себе могут и не иметь жесткой генетической детерминации. Важно только, чтобы они не изменялись после завершения морфогенеза, причем, чем на более ранних стадиях заканчивается их морфогенез, тем лучше; и чтобы интересующие нас совокупности были представлены не единичными выборками, а сериями выборок, собранными с учетом определенных требований. В свою очередь, устойчивость различий пространственно разобщенных совокупностей, констатируемая на основании анализа выборок, берущихся из года в год, будет косвенно свидетельствовать о высокой вероятности наследственной обус-

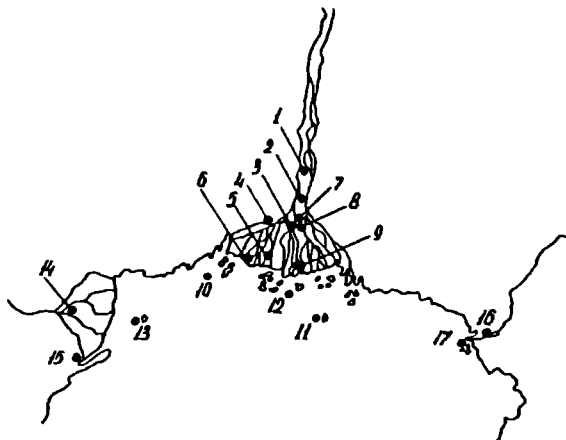


Рис. 1. Схема станций сбора материалов в Волго-Каспийском и сопредельных районах.

1 — Волго-Лутубинская пойма (у с. Замышки). Дельта и авандельта Волги: 2 — р. Буян, 3 — ерик Вабинский, 4 — р. Дарма, 5 — Кировский баян, 6 — Гандураиский баян, 7 — р. Большой Ильмень, 8 — р. Мошарыла, 9 — Божинский баян. Северный Каспий: 10 — у Волго-Каспийского канала, 11 — о. Улитный, 12 — у устья Белого моря, 13 — у о. Тюлений, 14 — оз. Караколь, 15 — устье р. Терек, 16 — р. Урал (точка взятия выборки белоглазки), 17 — устье р. Урал.

ловленности этих различий, хотя бы в результате эффекта Болдуина [45, 47].

Изучая структуру вида в каком-либо, пусть даже относительно небольшом регионе, в ПП целесообразно поместить выборки, представляющие население не только этого региона, но и других участков ареала. Эти «дополнительные» выборки, взятые из удаленных участков той же водной системы, из других водоемов, расположенных в других климатических зонах и т. д., представляя заведомо разные, в различной степени изолированные друг от друга популяции, вводятся в рассмотрение в качестве своеобразных реперов для оценки уровня межпопуляционной изменчивости признаков, характерных для данного вида, т. е. градуировки шкалы фенотипических различий между популяциями. В нашем случае такими «реперами» послужили выборки из нижневолжских (Вологодского и Саратовского),

верневатских (Рыбинского, Горьковского) водохранилищ и некоторых других водоемов. Схема станций взятия рыболок в Волго-Каспийском и сопредельных районах киведена на рис. 1.

Выборки нижеватского леща образуют в пространстве рассматриваемых признаков 3 очень четко разделенные группы: выборки водохранилищ, выборки Волго-Ахтубинской поймы и выборки Волго-Каспийского района (рис. 2, а). Разумеется, популяционная самостоятельность населения Саратовского, Волгоградского водохранилищ и Волго-Ахтубинской поймы была достаточно очевидна и без специальных исследований: плотины водохранилищ представляют собой очень серьезные преграды для миграций рыб и обмен генами здесь, несомненно, затруднен [26]. Так что рис. 2, а лишь подтверждает то, что можно было предположить и априори. Но вот четкие различия между выборками из Волго-Ахтубинской поймы и Волго-Каспийского района, определенно доказывающие популяционную обособленность населения этих районов, явились неожиданными и очень интересными. Выборки брали в разные годы; ими представлены и нерестовые и нагульные скопления. Очевидно, что наблюдаемые устойчивые морфологические различия могут иметь место лишь в том случае, если обмен особями между Волго-Ахтубинской поймой и Волго-Каспийским районом отсутствует или невелик. Особенно интересен тот факт, что видимых изоляционных барьеров между этими районами нет, а расстояние между наиболее близкими точками взятия выборок всего около 30 км. Таким образом, можно сделать вывод, что ниже волгоградской плотины существуют две популяции леща, фенотипически различающиеся между собой и отличающиеся от популяции Волгоградского водохранилища.

Приуроченность скоплений леща к опресненным приустьевым пространствам, разделенным более солеными участками моря, куда лещ заходит редко, дала основание для заключения о существовании в Сев. Каспии локальных стад: волжского, уральского и терского [2, 9, 19, 37]. Вместе с тем известно мнение о значительном перемешивании стад [41, 43]. Работы по идентификации стад, насколько нам известно, не проводились.

Взаиморасположение выборок на рис. 2, б доказывает гипотезу о популяционной самостоятельности терского, волжского и уральского леща. Отметим, что некоторая фенетическая близость выборок терского и уральского леща

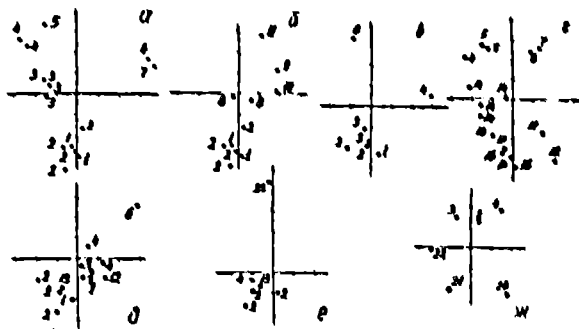


Рис. 2 Дифференциация выборки карповых рыб методом главных компонент в фенетическом отношении: выборки из Волгоградского леса (10%), 6 - то же, лес из Терского, Волгоградского и Уральского края (10%), 7 - то же, лес из Терского (10%), 8 - то же, густера (10%), 9 - то же, карасики (10%), 10 - то же, бычки (10%), 11 - то же, карасики (10%), 12 - то же, карасики (10%), 13 - то же, карасики (10%), 14 - то же, карасики (10%), 15 - то же, карасики (10%), 16 - то же, карасики (10%), 17 - то же, карасики (10%), 18 - то же, карасики (10%), 19 - то же, карасики (10%), 20 - то же, карасики (10%), 21 - то же, карасики (10%), 22 - то же, карасики (10%), 23 - то же, карасики (10%).

никак не может свидетельствовать об их популяционной близости. Данные участки пространственно разобщены и их население в принципе не может быть единой популяцией. Решающим обстоятельством для вывода о популяционной обособленности стал именно положение наборов волжского леса, который будучи территориально смежным и с терским и с уральским, фенетически отличается и от того и от другого. Как и в предыдущем случае, подобная картина фенетического разнообразия не могла бы иметь место при наличии существенного обмена особями.

На рис. 2, в приведены результаты дифференциации методом ГК выборки сища. Как и лес, сищец, обитавший ниже волгоградской плотины, резко отличается от сища Волгоградского водохранилища. Однако в отличие от леса, выборки сища, взятые на Волге Ахтубинской пойме и в Волго-Каспийском районе, не различаются.

В литературе весьма широко распространено мнение о сосуществовании в Волго-Каспийском районе обособленных

¹ В скобках указан процент общей дисперсии, приходящийся на 1 и 11 главных компонент.

жилых и полупроходных популяций (форм) леща и синца [8, 12, 25, 31, 44]. Согласно нашим данным, ни у леща, ни у синца выборки, взятые в дельте Волги и в Сев. Каспии, между собой не различаются (рис. 2, а — в). Можно, конечно, предположить, что используемый набор признаков просто не позволяет идентифицировать жилые и полупроходные формы. Настораживает, однако, следующее. Все авторы, писавшие о наличии «жилых» и «полупроходных» форм в Волго-Каспийском районе, говорят об этом как о чем-то очевидном и общеизвестном, не приводя никаких конкретных фактических данных. В доступной литературе сведений о попытках идентифицировать формы при помощи фенетическим (морфологическим) методов или посредством мечения нам обнаружить не удалось. Создается впечатление, что идея о существовании обособленных форм возникла единственно на основании того обстоятельства, что лещей и синцов в нагульный период можно встретить как в дельте, так и в Каспии. По-видимому, первые были квалифицированы как жилые, вторые — как полупроходные.

В то же время сведения об экологии карповых рыб Волго-Каспийского района, содержащиеся в довольно обширной литературе по этому вопросу, позволяют дать наблюдаемой картине распределения особей в дельте и в море совсем другую и, на наш взгляд, более адекватную интерпретацию. Дело в том, что в море нагуливаются прежде всего младшие возрастные группы леща и синца [11, 12, 40]. Тот факт, что Сев. Каспий является гигантским выростным водоемом именно для молоди, подтверждается и нашими данными по возрастному составу уловов, выраженному в процентах:

Вид	1+	2+	Возраст 3+	4+	5+	Число особей
Лещ	15.79	65.41	13.50	1.5	0.75	133
Синец	4.60	63.77	20.93	4.6	—	43

Более старые особи нагуливаются в дельте и авандельте, а в море, практически, не выходят. Следовательно, можно предположить, что в Волго-Каспийском районе обитают все же единые популяции леща и синца, в которых имеет место пространственная дифференциация разных возрастных групп. Такое объяснение согласуется со всеми известными фактами, и, в отличие от гипотезы о существовании разных «форм», не требует недоказанных предположений.

Аналогичную картину мы наблюдаем у терского леща. Выборки, взятые в нагульный период в море и в приустьевом участке р. Терек, принадлежат к единой фенетической совокупности. Вкупе же они резко отличаются от выборки жилого леща из оз. Караколь (полузамкнутый водоем системы низовой Терека) (рис. 2, б).

Следующий момент, на котором хотелось остановиться, это существование фенетически обособленных популяций леща на Волго-Ахтубинской пойме и в Волго-Каспийском районе и отсутствие такого разделения у синца. Мы полагаем, что это различие популяционной подразделенности объясняется различиями в расположении главных нерестилищ этих видов в регионе. У леща нерестилища имеются как в авандельте и дельте, так и на полях Волго-Ахтубинской поймы [15, 16, 36, 38, 39]. Следовательно, каждая популяция имеет собственные нерестилища. Примем во внимание также данные о наличии у карповых рыб «хоминга» [27, 28].

У синца положение иное. У него нерестилища в авандельте и нижней дельте отсутствуют. Все его воспроизводство идет в верхней дельте и Волго-Ахтубинской пойме [15, 16, 38, 39]. Поэтому картина фенетического единства синца, обитающего ниже волгоградской плотины, видимо, отражает его биологическое единство: отсутствие популяционной подразделенности. Здесь обитает единая популяция, нерест которой идет на нерестилищах верхней дельты и Волго-Ахтубинской поймы. Взрослые особи распределены и в дельте и в пойме, а нагул молоди, как и леща, происходит в Сев. Каспии.

Единственным видом, изучению структуры которого в бассейне Каспия уделялось большое внимание, является плотва (вобла). Соответствующие работы интенсивно велись в первых десятилетиях века [10, 13, 24, 29, 30, 42]. Затем некоторое время этим вопросом никто, вроде бы, не занимался, а в последние десятилетия наблюдается новое возрастание интереса к изучению структуры вида *Rutilus rutilus* (L.) в данном регионе [4, 5, 17, 32, 35]. Не была плотва обделена и нашим вниманием [20, 22, 23]. Поэтому в настоящем сообщении мы лишь кратко напомним основные положения предыдущих публикаций.

1. В Волго-Каспийском районе обитают две обособленные популяции плотвы: жилая «астраханская серушка» и проходная «северокаспийская вобла». Уровень морфологических различий между ними соответствует подвидовому. Нерестовые ареалы популяций перекрываются или, возмож-

но, даже полностью совпадают. К числу механизмов, обеспечивающих репродуктивную изоляцию, относятся пространственная разобщенность нерестилищ и разновременность созревания [12, 22, 28].

2. Популяция «астраханской серушки» имеет заметные морфологические отличия от популяций Волгоградского и других волжских водохранилищ. Однако, говорить о подвидовом обособлении оснований нет.

3. Выборки, которыми представлена северокаспийская, туркменская, куринская вобла, четко различаются в пространстве используемых признаков, что подтверждает обособленность соответствующих «племен».

4. Каких-либо закономерных, устойчивых и воспроизводимых различий между выборками воблы из Терского, Волжского и Уральского районов выявить не удалось. Вопрос о самостоятельности соответствующих «стад» остается открытым.

Все перечисленные выводы хорошо иллюстрируются рисунком 2, г.

Следующим видом, структуру фенетического разнообразия которого мы рассмотрели, была густера. Результаты дифференциации ее выборок методом ГК представлены на рис. 2, д. В отличие от выборок ранее рассмотренных видов, нижеволжские выборки густеры не разбиваются в ПП на отдельно стоящие группы. На плоскости главных компонент мы видим общий эллипс рассеивания. Однако взаиморасположение выборок внутри эллипса не хаотично — определенная упорядоченность все же имеется. В правой верхней его части находятся выборки Волгоградского водохранилища, в левой — Волго-Каспийского района. Следовательно, некоторая тенденция к направленному изменению признаков присутствует, хотя и не столь ярко выраженная, как у леща, синца и плотвы. Как и у них, у густеры не выявляются различия между Волго-Каспийскими выборками из моря и из дельты. Отметим, что «морские», выборки густеры брали в предустьевом пространстве, практически в пределах прямой видимости зарослей авандельты. Дальше в море густера не выходит. Выборка густеры из Орлиного лимана — водоема системы дельты р. Кубань, где экологические условия обитания во многом сходны с условиями дельты Волги, попадает в середину области ПП, занимаемой выборками Волго-каспийского района. Близка к нижеволжским и выборка Цимлянского водохранилища.

У выборки красноперки и белоглазки фенетические различия между популяциями Волгоградского водохранилища и Волго-Каспийского района еще менее заметны, чем у густеры (рис. 2, е, ж.). Как и густера, красноперка Орлиного лимана фенетически идентична красноперке низовьев Волги. У белоглазки обращает на себя внимание положение выборки № 17. Судя по нему, популяции низовьев Волги и Урала различаются сильнее, чем популяции низовьев Волги и Днестра.

Наиболее примечательным в наблюдаемой картине изменчивости карповых рыб в низовьях Волги является резкое фенетическое обособление волгоградских и волго-каспийских популяций леща, синца и плотвы при отсутствии существенных различий между соответствующими популяциями густеры, красноперки и белоглазки. Вопрос этот был подробно рассмотрен нами в другой работе, где мы пришли к выводу об определяющей роли экологических особенностей в формировании межпопуляционной изменчивости карповых рыб изучаемого региона [22].

Лещ, синец, плотва (вобла) Волго-Каспийского района нагуливаются в Сев. Каспии, где подвергаются воздействию морских условий (так называемого «морского фактора»), что и обусловило развитие фенетической специфичности соответствующих популяций. Густера, красноперка и белоглазка в море практически не выходят. Условия же обитания в Волгоградском водохранилище и в дельте Волги отличаются недостаточно сильно, чтобы вызвать существенную фенетическую дивергенцию популяций.

Остановимся теперь на вопросе о совместном обитании в Волго-Каспийской районе двух популяций плотвы, дивергировавших до степени, позволившей присвоить им ранг подвидов. Нам представляется, что изначально популяция была единой. Ее биологический цикл был аналогичен наблюдаемому сейчас у леща и синца — в Каспии происходил нагул, главным образом, неполовозрелых особей. Затем наступило одно из частых понижений уровня Каспия. Известно, что понижение уровня моря влечет за собой смещение нерестилищ воблы и леща в нижнюю зону дельты и в авандельту [15, 16, 38—40]. Происходит это в результате действия многих причин, одна из которых — все возрастающая чисто механическая трудность достижения производителями нерестилищ в средней и верхней дельте из-за обмеления и зарастания волжских протоков (в наше время в связи с этим в дельте ведутся соответствующие мели-

оративные работы) наряду с опять-таки чисто механическим затруднением ската молоди из высокорасположенных нерестилищ в море [40]. Если уровень Каспия понижался значительно сильнее, чем сейчас, (а такие понижения известны как в историческое, так и в геологическое время), впервые созревающие производители воблы (или тогда еще «правоблы») могли постепенно вообще утратить возможность достигать нерестилищ в средней и верхней дельте [6, 7]. Постепенно нерест стал проходить только на нерестилищах аванделыты. В море теперь уходили не только мальки, но и отнерестовавшие производители.

С другой стороны, молодь из нерестилищ средней и нижней дельты утратила возможность достигать Сев. Каспия. Произошло разделение единой популяции на две. Вряд ли изоляция между ними была абсолютной, тем не менее ее давление было достаточным для того, чтобы возникающие различия могли закрепиться. А различия, несомненно, возникали. Часть популяции, оставшаяся в море, теперь постоянно подвергалась действию «морского фактора», причем жесткость последнего в связи с повышением солености вследствие снижения уровня должна была возрасти. Соленость, видимо, повысилась и на нерестилищах аванделыты и нижней дельты, что повлекло за собой соответствующие изменения векторов отбора и модификаций на ранних стадиях. Весьма вероятно, имел место катастрофический отбор и «морская» часть популяции приобрела свои уникальные черты, «пройдя сквозь бутылочное горлышко». Часть популяции, оставшаяся в дельте, вышла из-под действия «морского фактора». В принципе, достаточно интенсивный дизруптивный отбор может привести к разделению на две даже панмиксной популяции, здесь же явно имела место некоторая степень изоляции. Известно, что между куринской воблой, оставшейся в Мингечаурском водохранилище, и особями низовий, сохранившими возможность выходить в море, за считанные годы возникли заметные различия [1].

Ко времени очередного повышения уровня Каспия «морская» и «дельтовая» популяции дивергировали до уровня, обеспечивающего необходимую степень репродуктивной изоляции. Затем вобла (теперь уже «вобла») частично восстановила нерестилища средней и нижней дельты, но слияния популяций не произошло. Примеры сосуществования подвидов, несмотря на отсутствие видимых изоляционных барьеров, известны [18, 49, 50]. Наряду с фенотипи-

ческими особенностями, вобла приобрела и экологическую — активные катодромные миграции отнерестовавших производителей.

Возникает вопрос — почему ничего подобного не произошло с популяциями леща и синца? Относительно синца ответ прост и однозначен — у него отсутствуют нерестилища как в авандельте, так и в нижней зоне дельты [39] и могла возникнуть лишь жилая популяция. Сложнее дело с лещом, у которого относительное значение нижне- и авандельтовских нерестилищ не меньше, чем у плотвы. Видимо, часть его популяции, оставшаяся в море, прекратила свое существование вследствие повышения солености. Лещ, как известно, менее эвригалинен, чем вобла [14].

Следующий вопрос, на котором мы остановимся, касается «астраханской серушки». Ведя, как принято считать, жилой образ жизни и, следовательно, не подвергаясь воздействию «морского фактора», она, подобно густере, красноперке и белоглазке, казалось бы не должна особо отличаться от плотвы нижеволжских водохранилищ. Однако различия есть, хотя и не столь значительные, как у воблы. Мы видим два объяснения. Во-первых, если полупроходной образ жизни воблы сомнению подвергнут быть не может, то о жилом образе жизни серушки этого сказать нельзя. Не исключена возможность, что ее нынешний биологический цикл аналогичен таковому у леща и синца. Никто, насколько нам известно, не выяснял — скатывается ли в море молодь серушки? Да и, откровенно говоря, мы не представляем, как это практически можно осуществить. На уровне особи серушку от воблы не отличишь, поэтому идентифицировать ее в составе морских скоплений последней невозможно. К тому же на одну особь молоди серушки в море приходилось бы много сотен (или тысяч) особей молоди воблы. Следовательно, часть молоди популяции «астраханской серушки» все же может подвергаться действию «морского фактора» со всеми вытекающими последствиями. Альтернативная (а может — дополняющая) гипотеза учитывает возможную гибридизацию и интрогрессию генов воблы. О том, что некоторая степень гибридизации воблы и серушки в дельте Волги имеет место, свидетельствуют повышенные значения показателей внутрипопуляционного разнообразия Животовского по некоторым признакам в их выборках. В выборках из районов, где гибридизация исключена (плотва — водохранилища, вобла — Красноводский залив), оценки этого показателя заметно ниже [22].

Таким образом, в низовьях Волги у леща обитают 3 фенотипически идентифицируемые популяции: Волгоградского водохранилища, Волго-Ахтубинской поймы и Волго-Каспийского района.

Обособленность терской, волжской и уральской популяций леща подтверждается закономерными фенетическими различиями между соответствующими выборками.

Популяция синца, населяющего Волго-Ахтубинскую пойму и Волго-Каспийский район, на исследованном уровне одина и фенетически отличается от популяции Волгоградского водохранилища.

Не подтверждается гипотеза о сосуществовании в Волго-Каспийском районе двух популяций — «жилой» и «полу-проходной» — у леща и синца. Гораздо более вероятным представляется, что здесь обитают единые популяции этих видов, особи которых в разном возрасте используют для нагула как море, так и дельту.

Популяции густеры, красноперки и белоглазки Волго-Ахтубинской поймы и Волго-Каспийского района едины на исследованном уровне. Существенных фенетических отличий от населения Волгоградского водохранилища они не имеют.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абдурахманов Ю. А. Экологические особенности воблы (*R. rutilus caspicus* и *kurensis*) Мингечаурского водохранилища//Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 5.
2. Александров А. И. Лещ//Частиковые рыбы Северного Каспия. Астрахань, 1936.
3. Андреев В. А. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980.
4. Андрианова С. Б. Сравнительная характеристика воблы мелководной зоны дельты и русла Волги нерестового периода//Всес. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб: Тез. докл. Киев, 1982. Ч. 4.
5. Андрианова С. Б., Седов С. И. Популяционная биологическая структура северокаспийской воблы нерестового хода в условиях зарегулированного весеннего стока Волги//Всес. совещ. по генетике, селекции, гибридизации рыб: Тез. докл. Ростов-на-Дону, 1981.
6. Берг Л. С. Уровень Каспийского моря за историческое время//Очерки по физической географии. М.; Л., 1949.
7. Березина Н. А. Гидробиология. М., 1987.
8. Гераскин П. П., Карнаухов Г. И. Внутривидовая изменчивость фрак-

- ционного состава гемоглобина у трех видов рода *Abramis*//Экологическая физиология и биохимия рыб. Астрахань, 1973. Т. 1.
9. Дементьева Т. Ф. Биологический цикл северо-каспийского леща//ВНИРО. 1952. Т. 21.
 10. Дементьева Т. Ф., Монастырский Г. Н. Систематическое положение и биологические группы каспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus* L.) //Тр. ВНИРО. 1939. Т. 10. ч. 1.
 11. Казанчев Е. Н. О полупроходных рыбах Северного Каспия//Тр. ВНИРО. 1972. Т. 89.
 12. Казанчев Е. Н. Рыбы Каспийского моря. М., 1981.
 13. Каравая Г. А. Миграция воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) в Северном Каспии//Тр. ВНИРО. 1939. Т. 10, ч. 1.
 14. Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М., 1975.
 15. Коблицкая А. Ф. Значение низовьев дельты Волги при нересте рыб//Вопр. ихтиологии. 1957. Вып. 9.
 16. Коблицкая А. Ф. Влияние изменения различных факторов среды на характер и эффективность нереста полупроходных рыб в низовьях дельты Волги//Тр. совещ. по динамике численности рыб. М., 1961. Вып. 13.
 17. Кулиев З. М. Об изменчивости морфометрических признаков каспийской воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Jak) Cyprinidae//Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 20, вып. 6.
 18. Маркун М. И. Возраст и рост уральского леща//Изв. отд. приклад. ихтиол. 1927. Т. 6, вып. 2.
 19. Мина М. В. Микроэволюция рыб. М., 1986.
 20. Мироновский А. Н. К изучению морфологических различий плотвы и воблы//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 64.
 21. Мироновский А. Н. К вопросу о географической изменчивости карповых рыб — особенности микроэволюции популяций дельто-эстуарных участков//Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 7.
 22. Мироновский А. Н., Касьянов А. Н. Структура вида *Rutilus rutilus* (L.) в бассейне Каспийского моря//Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 7.
 23. Мироновский А. Н., Касьянов А. Н. Многомерный анализ морфологической изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* L. (Cyprinidae) водоемов СССР//Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 3.
 24. Морозов А. В. К вопросу о расах воблы Северного Каспия//Тр. Астрах. науч. рыбохоз. ст. 1930. Т. 7, вып. 3.
 25. Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., 1971.
 26. Павлов Д. С., Нездоль В. К., Ходоревская Р. П., Островский М. П., Попова И. К. Покатная миграция молоди рыб в реках Волги и Или. М., 1981.
 27. Поддубный А. Г. Экологическая топография рыб в водохранилищах. Л., 1971.
 28. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М., 1987.
 29. Правдин Н. Ф. Описание некоторых форм русской плотвы//Матер. к познанию русского рыбоводства. 1915. Т. 4, вып. 9.
 30. Правдин Н. Ф. *Rutilus rutilus caspicus natio* Knipovitschi. Вобла из Астрабадского залива//Сборник в честь Киповича. М., 1927.

31. Расс Т. С. Жизнь животных//Рыбы. М., 1971. Т. 4, ч. 1.
32. Седов С. И., Андрианова С. Б. Проблема стабильности популяционной структуры рыб в изменяющихся условиях современного Каспия//Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1973.
33. Седов С. И., Андрианова С. Б. Физиолого-биохимическая характеристика и генетическая структура северокаспийской воблы и проблемы регуляции ее воспроизводства//IV Всес. конф. по экол. физиологии и биохим. рыб: Тез. докл. Вильнюс, 1985.
34. Седов С. И., Кривасова С. Ю., Камарова С. В. Генетическая и эколого-физиологическая характеристика воблы Каспийского бассейна//III Всес. конф. «Экологическая физиология рыб»: Тез. докл. Киев, 1976.
35. Сергеева А. Н. Качественная характеристика воблы *R. rutilus caspicus* (Лак.) в западной и восточной частях Сев. Каспия//Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 1.
36. Сидорова М. А. Биология и формирование запасов леща Волго-Каспийского района в условиях зарегулирования стока реки Волги: Дис... канд. биол. наук. М., 1980.
37. Тамбовцев Б. М. Лещ Дагестанского района//Бюл. Всекасп. научн. рыбохоз. экспедиции. 1932. № 5—6.
38. Танасийчук В. С. К вопросу о причинах колебания численности леща и воблы в Сев. Каспии//Тр. ВНИРО. 1952. Т. 21.
39. Танасийчук В. С. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб//Тр. Касп. НИРО. 1957. Т. 13.
40. Танасийчук Н. П. Изменение состава и распределения ихтиофауны Сев. Каспия в связи с уменьшением речного стока и понижением уровня моря//Вопросы экологии. Киев, 1957.
41. Танасийчук Н. П. Лещ Северного Каспия (Распределение, изменение возрастного состава, влияние промысла на состав популяции)//Тр. Касп. НИРО. 1959. Т. 15.
42. Терещенко К. К. Вобла (*Rutilus rutilus caspicus*), ее рост и плодовитость//Тр. Астрахан. ихтиол. лаб. 1913. Т. 3, вып. 2.
43. Терещенко К. К. Лещ Каспийско-Волжского района, его промысел и биология//Тр. Астрахан. ихтиол. лаб. 1917. Т. 4, вып. 2.
44. Тряпицына Л. Н. Особенности распределения и биологии рыб в авандельте Волги//Тр. Астрахан. запoved. 1965. Вып. 2.
45. Хлебович В. В. Акклиматизация животных организмов. Л., 1981.
46. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., 1959.
47. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.
48. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб//Биол. науки. 1981. № 2.
49. (Ehrlich P., Halm R.) Эрих П., Холм Р. Процесс эволюции. М., 1966.
50. (Mayr E.) Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.

А. Н. КАСЬЯНОВ

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР*

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
СЕВЕРОКАСПИЙСКОЙ ВОБЛЫ (*Rutilus rutilus*
caspicus JAK.), АККЛИМАТИЗИРОВАННОЙ
В ВОДОЕМАХ КАЗАХСТАНА НА ФОНЕ ОБЩЕЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* L.
В АРЕАЛЕ**

Показано, что степень морфологической специфичности трех популяций акклиматизантов в сравнении с материнской возрастает в ряду бийликульская — балхашская — капчагайская вобла. Обнаружено, что последняя уклонилась в сторону плотвы из водоемов умеренных и высоких широт. Обсуждаются возможные причины изменений у акклиматизантов.

Из практики акклиматизационных работ известно, что плотва, в отличие от других видов рыб, как объект интродукции используется чрезвычайно редко (5, 12). Можно назвать лишь один известный нам случай, когда воблу из устья Урала вселили в оз. Бийликуль [2]. Этот факт любопытен еще тем, что впоследствии из этого озера акклиматизированную воблу переселили в оз. Балхаш, т. е. здесь мы сталкиваемся с двойной интродукцией. Изучение последствий этой акклиматизации несомненно представляет значительный интерес в плане познания микроэволюционных процессов, протекающих у плотвы в целом, так как имеются сведения о том, что она, обладая большой пластичностью, способна быстро приспосабливаться к новым условиям среды и образовывать экологические морфы [8, 13, 19].

Ранее сотрудники КазНИИРХа [24] обнаружили морфологическую изменчивость северокаспийской воблы при ее акклиматизации. Тем не менее, мы сочли необходимым еще раз изучить этот вопрос по двум причинам. Первая — нами накоплен собственный большой материал по изучению географической изменчивости 76 популяций из водоемов СССР не только по традиционным счетным признакам [26], но и фенетическим методом [28].

Располагая такими данными по морфологической изменчивости плотвы в ареале [15], мы на этом фоне хотели четче проследить те изменения, которые произошли с акклиматизированной воблй. Более того, эти исследования в конечном счете могли помочь нам ответить на вопрос — в какой степени морфологически устойчивы выявленные нами ранее внутривидовые группы, в частности вобла, при резкой смене условий обитания.

Вторая — предыдущие исследователи проводили сборы плотвы в этих водоемах в начале 70-х годов, мы же — в 1985, 1988 гг. Исходя из этого, мы пытались установить, произошла ли дальнейшая морфологическая дивергенция. Кроме того, объем выборок, взятых предыдущими авторами, невелик, и в основном колебался от 25 до 45 экз. [24], что, на наш взгляд, явно недостаточно для того, чтобы на их основе выявлять какие-либо закономерности.

Все вышесказанное и определило цель настоящей работы: изучение морфологической изменчивости воблы, акклиматизированной в озерах Бийликуль, Балхаш и Капчагайском водохранилище в сравнении с материнской популяцией и популяциями из других частей ареала плотвы.

Интродукция 180 экз. взрослых особей воблы в оз. Бийликуль была осуществлена в 1958 г. из устья р. Урал [25]. Впоследствии в 1964—1965 гг. из оз. Бийликуль в количестве 140 тыс. экз. разновозрастных особей вобла была выпущена в оз. Балхаш в р-не Мын-Арала [4]. После того, как вобла размножилась в оз. Балхаш (молодь впервые стала попадаться в уловах 1969 г.), она проникла в озерные системы дельты р. Или [2], заселив впоследствии и Капчагайское водохранилище после его образования в 1970 г. В настоящее время акклиматизированная вобла достигла достаточно высокой численности и используется промыслом в перечисленных водоемах.

Исходным материалом послужили сборы воблы из устья Урала (64 экз.), оз. Бийликуль (108 экз.), оз. Балхаш (100 экз.) и Капчагайского водохранилища (86 экз.). Для сравнения были привлечены данные по морфологии северокаспийской воблы, аральской и сибирской плотвы, тарани, а также данные по плотве номинативного подвида из крайних частей его ареала. Выборки анализировались с помощью традиционных морфометрических показателей и феноетическим методом [28]. Оценку достоверности результатов проводили, используя критерии Стьюдента и идентичности Л. А. Животовского [9]. Для дифференциации популяций

плотвы привлекался метод главных компонентов [1].

Сравнение шести экстерьерных индексов акклиматизированной воблы с исходной формой из устья Урала показало, что у первой достоверно уменьшилась длина головы (С) и хвостового стебля (Р1), увеличилась наибольшая высота тела (Н), длина анального (1А) и грудного (1Р) плавников, а также длина спинного плавника (1D) (только у капчагайской воблы) (табл. 1). Вместе с тем, анализ тех же признаков по литературным данным не подтвердил выявленную нами тенденцию в изменении этих же индексов у акклиматизированной воблы (табл. 1).

На наш взгляд, полученные расхождения между нашими и литературными источниками обусловлены индивидуальными погрешностями, возникающими при измерении у разных операторов исходных параметров. Помимо этого, эффективность использования пластических признаков в популяционных исследованиях низка из-за их зависимости от возраста, размеров, темпа роста, условий обитания и даже от года сбора [13, 17]. А поскольку при сборе материала учесть перечисленные условия часто физически невозможно, то вполне закономерно возникает вопрос вообще о целесообразности использования их для обнаружения закономерностей изменчивости у плотвы.

В нашем случае надежнее использовать счетные и фенетические признаки, по которым ранее была описана популяционная структура плотвы в ареале. В водоемах СССР мы выявили пять групп популяций: северную (СПС), среднерусскую (СРПС) и понто-каспийскую (ПКПС), воблу, аральскую плотву [16, 22]. Анализ счетных признаков (число ветвистых лучей в спинном (D) и анальном (A) плавниках, число чешуй в боковой линии (II), общее число позвонков ($V_{\text{общ}}$), число позвонков в туловищном (V_*), переходном (V_i), хвостовом (V_c) отделах у трех популяций акклиматизированной воблы и из устья Урала показал, что по всем этим признакам, кроме $V_{\text{общ}}$, V_* и V_c , вселенная в оз. Бийликуль вобла за 26-летний период не изменилась. Интродукция бийликульской воблы в оз. Балхаш повлекла, в сравнении с исходной формой, достоверное увеличение у нее общего числа позвонков и числа лучей в А. И, наконец, у капчагайской воблы произошло существенное смещение всех признаков в сторону плотвы, за исключением числа позвонков в V_c .

Аналогичная тенденция в динамике изменчивости признаков у акклиматизантов прослеживается и по литературным сведениям (табл. 1). Наши данные с данными пре-

Пластические и счетные признаки ($M \pm m$, n) акклиматизированной волкам и материнской формы по машинам и литературным данным

Таблица 1

Волки	C	H	ID	IA	IP	PI	n
Устье р. Урал	22.20 ± 0.120	30.96 ± 0.221	14.40 ± 0.164	12.58 ± 0.110	17.52 ± 0.157	21.41 ± 0.146	47
	0.68	2.29	1.25	0.57	1.15	1.00	
Оз. Бидликуль	20.04 ± 0.140	32.54 ± 0.210	14.84 ± 0.160	13.03 ± 0.130	18.83 ± 0.160	20.21 ± 0.280	35
	0.69	1.54	0.90	0.55	0.94	2.74	
Оз. Балхаш	19.93 ± 0.180	33.68 ± 0.180	14.88 ± 0.130	13.56 ± 0.160	19.35 ± 0.170	20.24 ± 0.230	34
	1.10	1.12	0.58	0.83	0.98	1.74	
Капчагайское водохранилище	20.35 ± 0.181	32.43 ± 0.281	16.94 ± 0.214	15.11 ± 0.159	18.13 ± 0.146	19.15 ± 0.193	43
	1.42	3.40	2.01	1.09	0.92	1.60	
Оз. Бидликуль	20.0	29.9	13.6	12.4	16.9	18.6	28
	21.60 ± 0.190	30.93 ± 0.320	14.46 ± 0.210	11.87 ± 0.280	19.86 ± 0.27	—	
Зап. Балхаш	1.08	1.81	1.15	1.58	1.52	—	100
	21.17 ± 0.120	30.74 ± 0.270	14.60 ± 0.120	12.15 ± 0.110	19.46 ± 0.130	—	
Капчагайское водохранилище	1.20	2.70	1.20	1.10	1.30	—	45
	20.90 ± 0.11	31.66 ± 0.310	15.20 ± 0.140	12.95 ± 0.160	17.93 ± 0.170	18.15 ± 0.220	
Капчагайское водохранилище	0.74	2.08	0.94	1.07	1.14	1.48	25
	22.26 ± 0.180	34.38 ± 0.260	16.58 ± 0.170	14.25 ± 0.190	17.75 ± 0.150	—	
Р. Урал/устье/	0.90	1.30	0.85	0.95	0.75	—	—
	23.20 ± 0.05	30.15 ± 0.150	15.80 ± 0.110	12.39 ± 0.110	19.30 ± 0.110	—	

Примечание. Над чертой — $M \pm m$, под чертой — среднеквадратичное отклонение (σ).

Таблица 1 (продолжение)

A	D	II	V _{доп.}	V _а	V _l	V _c	n	Литературный источник
9.77±0.080	9.23±0.60	43.29±0.140	40.77±0.080	15.70±0.076	3.05±0.061	15.07±0.060	64	Наша данные
0.27	0.18	0.79	0.41	0.35	0.24	0.23		
9.76±0.066	9.27±0.052	43.50±0.011	41.09±0.059	16.02±0.060	3.27±0.046	14.80±0.056	108	—
0.44	0.29	1.30	0.38	0.39	0.23	0.35		—
10.02±0.054	9.33±0.047	43.50±0.109	41.45±0.063	16.11±0.051	3.02±0.051	15.32±0.062	100	—
0.28	0.22	1.17	0.39	0.26	0.26	0.38		—
10.46±0.054	9.92±0.037	42.53±0.120	41.26±0.061	16.51±0.061	2.45±0.059	15.29±0.060	86	—
0.25	0.12	1.13	0.32	0.32	0.30	0.31		—
10.40	9.60	43.20	38.20			—	28	[6]
10.00±0.030	9.21±0.011	43.67±0.029	39.93±0.33	—	—	—	32	[4]
—	—	—	—			—	100	[4]
10.00±0.010	9.16±0.020	43.27±0.160	40.21±0.015			—	45	[7]
—	—	—	—			—	25	[23]
10.60±0.095	10.24±0.060	43.00±0.170	38.60±0.200			—		
—	—	—	—			—		
10.56 ±0.110	10.44 ±0.070	41.98 ±0.270	39.12 ±0.070			—		
—	—	—	—			—		
—	—	43.36 ±0.220	—	—	—	—	—	[4]

дыдущих авторов совпадают по значениям числа лучей в А, D и числа чешуй в боковой линии, в то время как по $V_{\text{общ}}$ наблюдаются большие расхождения.

Поскольку по этому признаку мы выявили клинальную изменчивость у популяций плотвы в ареале [15], а определенные популяционные системы маркировали частотами позвонковых фенотипов, мы считаем необходимым подробнее остановиться на причинах этих расхождений. Любопытно, что в выборках воблы, в которых число позвонков считали В. С. Башунов и И. В. Митрофанов с соавт. [4, 24], несовпадение с нашими данными составляет примерно один позвонок, а в выборках, где счет вели Г. М. Дукравец и А. А. Баимбетов [6, 7], несовпадение увеличивается до двух позвонков.

Расхождения между результатами названных операторов вызваны, вероятно, их систематическими ошибками. Здесь также стоит сказать, что число позвонков, посчитанное ими, в основном принимает нереальные значения. На данный момент мы проанализировали 81 популяцию из водоемов СССР общей численностью свыше 6 тыс. экз., и только у выборки плотвы из оз. Кара-Терень (бассейн Арала) обнаружили число позвонков ниже 40 — 39.97. Все остальные выборки характеризуются значениями числа позвонков в интервале 39.97—42.04. Причина таких существенных разногласий кроется, по-видимому, в методике подсчета позвонков. Так, мы вывариваем скелеты рыб и затем считаем позвонки по каждому отделу отдельно ($V_1 + V_2 + V_3$), в дальнейшем к этой сумме прибавляем 7 позвонков, четыре из которых позвонки веберова аппарата и три — преуральные [28, 29]. Другие исследователи, как правило, срезают мясо с позвоночника и только затем ведут подсчет позвонков. В таких условиях из-за неверной их интерпретации, особенно в веберовом аппарате, правильный подсчет позвонков затруднен, и в результате чего неизбежно возникают ошибки.

По-видимому, этот недостаток присущ работам многих ихтиологов, занимающихся морфометрией рыб и не вываривающих их скелетов. Ранее мы обнаружили большое несовпадение в числе позвонков между данными В. И. Бандуры [3] и нашими по плотве Горьковского водохранилища: 39.1 и 41.12 соответственно. Подобные поразительные расхождения по тому признаку выявили наши сотрудники между своими и литературными данными для леща [18].

Проведенное сравнение числа позвонков у акклимати-

зантов с естественными популяциями показало, что все-
ленцы, находясь приблизительно на одной широте с по-
пуляциями из оз. Кара-Терень и рек Сыр-Дарья и Узбой,
по этому признаку существенно различаются. И, наоборот,
акклиматизанты сходны по числу позвонков с популяциями
из водоемов, расположенных в умеренных широтах: $V_{\text{одд}}$ —
с. ш.° соответственно: устье Урала — 40.77—46°; оз. Бий-
ликуль — 41.09 — 42°; оз. Балхаш — 41.45 — 44°; Кап-
чагайское водохранилище — 41.26 — 44°; верхнее течение
Сыр-Дарьи — 40.10 — 42°; р. Колутон — 40.86 — 52°;
оз. Кара-Терень — 39.97 — 43°; Шекснинское водохранили-
ще — 41.48 — 59°; дельта Волги — 40.45 — 46°; р. Сысола —
41.27 — 62°; оз. Ильмень — 41.22 — 58°; Угличское водохра-
нилище — 41.06 — 57°; р. Мякис — 41.04 — 54°; р. Ир-
тыш — 41.34 — 61°; р. Узбой — 40.39 — 40°; р. Вахш —
40.24 — 38°. Другими словами, в нашем случае, в отличие
от литературных данных (табл. 1), акклиматизированные
популяции резко выпадают из клины, которую образуют
в широтном направлении естественные популяции плотвы
по данному признаку [15].

Вместе с тем, изменения общего числа позвонков у этих
популяций наблюдались за счет постепенного увеличения
позвонков в туловищном отделе, а их уменьшение проис-
ходило в переходном отделе только у капчагайской воблы,
а в хвостовом — только у бийликульской (табл. 1). В этой
связи интересно было сравнение распределений частот по-
звонковых фенотипов у них по показателю сходства
Л. А. Животовского [9]. Расчеты по частотам встреча-
емости $V_{\text{фл.}}$, $V_{\text{н}}$, $V_{\text{т}}$ и $V_{\text{с}}$ выявили, что по всем признакам,
за исключением числа позвонков в $V_{\text{с}}$, сходство, в сравнении
с материнской формой, уменьшалось в ряду популяций из
оз. Бийликуль-Капчагайское водохранилище: оз. Бийли-
куль — 0.760, 0.965, 0.972, 0.959; оз. Балхаш — 0.763, 0.929,
0.896, 0.960; Капчагайское водохранилище — 0.662, 0.775,
0.853, 0.974 соответственно. Последний признак из дальней-
шего анализа был исключен из-за его устойчивости.

Итак, проведенный морфологический анализ акклимати-
зированных популяций показал, что по мере натурализа-
ции воблы в новых условиях она сильно уклонилась от ма-
теринской формы. Особенно заметно это смещение наблю-
дается у капчагайской воблы. Эта закономерность под-
тверждается литературными сведениями [23, 24], согласно
которым илийская популяция существенно отличается
от других.

Надо отметить, что у водохранилишной воibly, наряду с изменением средних значений, произошел и сдвиг распределений частот вариантов этих же признаков, в отличие от трех первых популяций, у которых характер кривых распределений пяти признаков одинаковый (рис. 1).

Оценка уровня морфологической дивергенции, проведенная по посчитанным значениям коэффициента «подвидового различия СД» для числа лучей в А, D, 11 и V_{общ.},

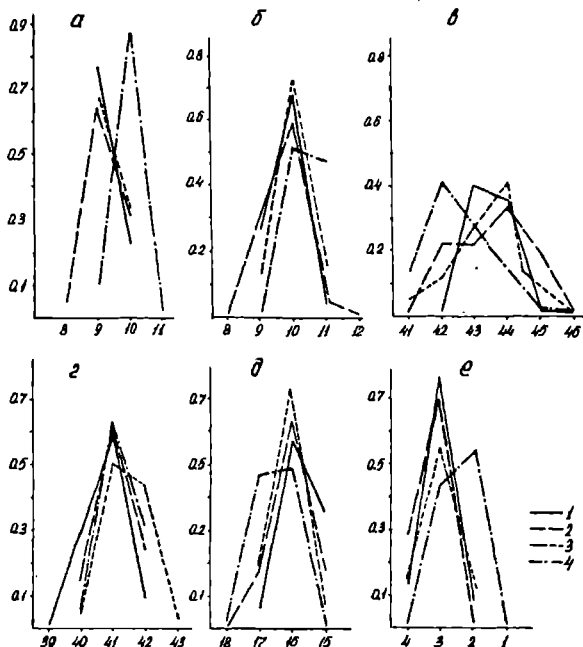


Рис. 1. Распределения частот вариантов шести признаков у трех выборок акклиматизированной воibly и материнской популяции.

а — число лучей в D, б — число лучей в А, в — число чешуи в 11, г — общее число позвонков, д — число позвонков в Va, е — число позвонков в Vi; 1 — устье Урала, 2 — оз. Быканкуль, 3 — оз. Бялхаш, 4 — Калчатайское водохранилище. По оси абсцисс — варианты признака, по оси ординат — частота встречаемости (Р).

между исходной и капчагайской популяциями обнаружила, что по числу лучей в А и D СД равны 1.32 и 2.3 соответственно и они выше критерия подвидового различия $СД = 1.28$ [20]. Несмотря на указанные изменения у капчагайской воibly по числу лучей в А и D, мы считаем преждевременным возводить ее в ранг подвида. Краткость срока (26 лет) вызывает сомнение, что эти изменения приняли характер устойчивых систематических признаков.

Следующим этапом наших исследований было установление морфологического сходства акклиматизантов с популяциями из естественных водоемов. Для этой цели мы использовали метод главных компонент, позволивший по совокупности 6 признаков (I1, A, D, V_{общ.}, V_{ж.} и V₁) расположить выборки, представленные акклиматизантами, в разных координатах первых двух компонент (рис. 2). В этом анализе первые две компоненты связывают 86% от всех дисперсий. Так, выборка из оз. Бийликуль (№ 17) в пространстве ГК расположилась рядом с выборками северокаспийской воibly, капчагайская (№ 1) отделилась от всех представленных здесь выборок, оказавшись ближе всего к выборкам средне-русской популяционной системы. Балхашская воibly (№ 16) в пространстве ГК заняла между выборками северной популяционной системы и северокаспийской воibly промежуточное положение. Такая же тенденция прослеживается и по значениям $g_{ж.}$ вычисленным для частот позвонковых фенотипов, числа позвонков в V_{ж.} и V₁ — капчагайская плотва обнаруживает наибольшее сходство с популяциями из водоемов умеренных и высоких широт (табл. 2) [14].

Вышеприведенные результаты сопоставлений акклиматизантов с нативными популяциями свидетельствуют о том, что по всем признакам утрата морфологической специфичности, свойственной воibly, более всего выражена у капчагайской воibly, и при этом она обнаруживает сходство с популяциями плотвы средне-русской популяционной системы.

В данном случае смена фенофона у акклиматизантов в сравнении с материнской популяцией, по-видимому, может вызываться тремя причинами. Первая обусловлена действием «принципа основателя», означающий возникновение новой популяции от нескольких первоначальных основателей (180 экз. уральской воibly), которые всегда несут лишь малую часть общей генетической изменчивости родительской популяции [20]. Вторая — связана с отбором

при смене условий обитания. Третья — дрейфом генов. Проанализируем эти причины применительно к нашей ситуации.

1. Для проверки действия «принципа основателя» мы генетическую изменчивость в нашем случае могли изучать

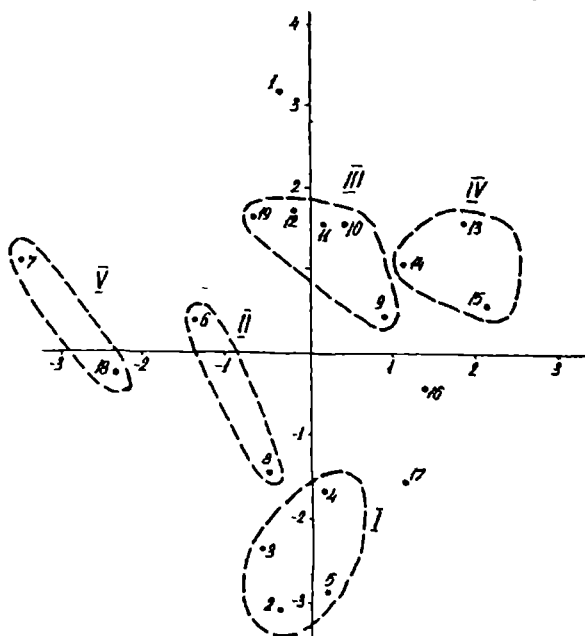


Рис. 2. Дифференциация выборок акклиматизированной воблы и выборок из естественных водоемов методом главных компонент по шести счетным признакам.

1 — северокаспийская вобла; 2 — р. Бузан (дельта Волги), 3 — топа Мартышка (дельта Волги), 4 — устье Урала, 5 — о. Тюлений (Сев. Каспий); II — понто-каспийская популяционная система; 6 — р. Дария (дельта Волги), 7 — Бейсунский залив Азовского моря; III — среднерусская популяционная система; 8 — Кубовское водохранилище, 9 — Рыбинское водохранилище, 10 — р. Сквира, 11 — р. Вишер (бассейн Камы), 12 — р. Колутон (бассейн Иртыша); IV — северная популяционная система; 13 — р. Печора, 14 — р. Обь, 15 — оз. Кереть (Карелия); V — аральская плотва; 16 — оз. Кара-Терен, 17 — вернее течение р. Сир-Дария, Акклиматизанты: 18 — Калчагайское водохранилище, 19 — оз. Балхаш, 20 — оз. Байкал. По осям — первые две компоненты.

Таблица 2

Показатели сходства популяций (г_м) по V_ф, V_а и V_п между
видимитизантами и популяциями из естественных водоемов

Водоем	Популяция	С. ш.	Число попуга ей	Число не- бей	V _ф и	V _а	V _п	Среднее из 3 признаков
Устье Урала	Северокас- пийская вобла	45	4	289	0.857	0.956	0.984	0.932
	Аральская плотва	42	2	139	0.630	1.00	0.935	0.855
	ПКПС	48	3	227	0.789	0.976	0.935	0.900
	СРПС	56	3	328	0.813	0.911	0.971	0.898
	СПС	66	2	168	0.620	0.799	1.00	0.806
	Сибирская плотва	57	2	155	0.617	0.932	0.973	0.841
Оз. Бийли- куль	Северокаспий- ская вобла	45	4	289	0.727	0.850	0.992	0.856
	Аральская плотва	42	2	139	0.450	0.941	0.819	0.736
	ПКПС	48	3	227	0.716	0.957	0.878	0.850
	СРПС	56	3	328	0.836	0.979	0.884	0.906
	СПС	66	2	168	0.733	0.923	0.952	0.869
	Сибирская плотва	57	2	155	0.777	0.928	0.916	0.877
Оз. Бал- лаш	Северокаспий- ская вобла	45	4	289	0.634	0.782	0.881	0.766
	Аральская плотва	42	2	139	0.359	0.901	0.840	0.700
	ПКПС	48	3	227	0.630	0.934	0.847	0.804
	СРПС	56	3	328	0.859	0.984	0.875	0.906
	СПС	66	2	168	0.847	0.939	0.898	0.896
	Сибирская плотва	57	2	155	0.775	0.958	0.885	0.873
Калчагай- ское водо- хранилище	Северокас- пийская вобла	45	4	289	0.469	0.570	0.768	0.602
	Аральская плотва	42	2	139	0.438	0.726	0.957	0.707
	ПКПС	48	3	227	0.588	0.772	0.875	0.745
	СРПС	56	3	328	0.843	0.928	0.928	0.896
	СПС	66	2	168	0.722	1.00	0.885	0.869
	Сибирская плотва	57	2	155	0.766	1.00	0.909	0.892

Примечание. Здесь и далее: ПКПС — понто-каспийская попу-
ляционная система, СРПС — среднерусская популяционная система, СПС —
северная популяционная система.

Таблица 3

Показатели внутривидового разнообразия (μ) позвоночных фенотипов ($V_{ф.п.}$) у акклиматизантов и естественных популяций

Популяции		$V_{ф.п.}$	Число популяций	Число особей
Акклиматизанты	Уральская (материнская)	10.23	1	64
	Бийликульская	10.91	1	108
	Балхашская	10.76	1	100
	Калчагайская	9.34	1	85
Естественные	Северокаспийская вобла	10.84	4	289
	Аральская	8.82	2	139
	Сибирская плотва	11.09	3	195
	ПКПС	10.18	17	1127
	СРПС	12.48	18	3351
	СПС	10.86	3	673

только по показателю внутривидового разнообразия [10], вычисленному по частотам встречаемости позвоночных фенотипов. Видно, что данные по фенотипической изменчивости (табл. 3) не согласуются с тем уровнем изменчивости, который должен быть характерен для группы основателей новых популяций.

Значения μ по $V_{ф.п.}$ в сравнении с исходной формой, у бийликульской и балхашской популяций остаются на том же уровне. Вместе с тем, внутривидовое разнообразие у калчагайской воблы несколько уменьшилось (табл. 3). Что касается другого показателя изменчивости — среднеквадратического отклонения (σ), вычисленного по счетным признакам для этих же популяций, то по нему вообще нет различий, кроме числа чешуй в боковой линии, где, наоборот, изменчивость у акклиматизантов возросла (табл. 1).

Однако «эффект основателя» проявляется еще в том, что селективная ценность определенных фенотипов увеличивается в дочерних популяциях в сравнении с малочисленной материнской. Кроме того, описываемая нами ситуация представляет собой переход от открытой материнской популяции на закрытую популяцию акклиматизантов, что также влечет значительное изменение селективной ценности конкретного гена [20].

Селективную ценность (W') фенотипов в нашем случае можно представить в виде отношений эмпирических и теоретических распределений позвоночных фенотипов [11]. Так, анализ селективной ценности пяти позвоночных фенотипов, состоящих из сочетаний числа позвонков в ту-

ловищном и переходном отделах, у акклиматизантов как раз подтвердил вышеприведенное положение. Видно, что значение фенотипа 16—3 у капчагайской популяции в сравнении с исходной увеличивается до 1.00 (табл. 4). Более того, мы наблюдаем смену одного селективно значимого фенотипа (15—4) у материнской популяции другим (17—2) у балхашской и (16—4) у капчагайской выборок. При этом значения W^1 двух фенотипов у акклиматизантов сходны с селективной значимостью их СПС и верхневолжских популяций (табл. 4). Существует мнение [20], согласно которому замена одного селективно ценного генотипа у популяций основателей другим у дочерней популяции способствует быстрой эволюции малочисленных популяций в процессе формообразования (видообразования).

Несмотря на приведенный факт о возрастании и смене селективно ценного фенотипа у популяций акклиматизантов в сравнении с исходным, вряд ли можно объяснить обнаруженную у них морфологическую дивергенцию только «принципом основателя». В противном случае он сработал бы еще раньше — в оз. Бийликуль, так как первоначальная материнская группа основателей (180 экз.) была гораздо малочисленней второй группы основателей (140 тыс. экз.) балхашской популяции воблы.

II. В процессе натурализации северокаспийская вобла испытала влияние постоянно меняющихся условий среды. Известно, что условия среды могут непосредственно сдвигать значения морфологических признаков, модифицируя ранние этапы морфогенеза, или же выступать как факторы отбора. В первом случае изменения могут происходить в пределах нормы реакции, во втором — норма реакции меняется — изменяется генофонд. Не исключено, что действие условий среды на популяции акклиматизантов осуществлялось как тем, так и другим путем.

По-видимому, причина изменений морфологических признаков у водохранилищной воблы кроется в утрате «морского фактора», т. е. в отсутствии условий обитания, характерных для Сев. Каспия [21]. Механизм таких преобразований заключается, по-видимому, в том, что в море популяции подвержены действию векторов отбора, отличных от тех, которые имеют место в пресноводных водоемах, что в конечном счете сказывается на формировании у них разных генофондов [21]. Интересно отметить, что с изменением морфологического облика у капчагайской воблы изменились и некоторые стороны биологии [24].

Таблица 4

Селективная ценность W' позвоночных фенотипов у акклиматизантов и у популяции из естественных водоемов

Фенотип	Устье Араха	Оз. Бн.- Ануа	Оз. Бал- хаш	Капчагай- ское водо- хранилище	Севорос- сийская яблоня	СПС	Верхняя и Средняя Волга	Азово-Чер- номорский бассейн	Нижняя Волга	Аральская плотина
17-3	—	0.54	—	—	—	—	—	—	—	—
17-2	—	—	1.00	0.92	—	0.97	1.00	—	—	—
16-4	—	—	0.40	—	—	0.88	—	—	—	—
16-3	—	—	—	1.00	0.58	—	0.83	0.52	—	—
16-2	0.56	—	—	—	—	—	—	0.86	0.94	—
15-2	—	—	—	—	0.92	—	—	0.67	0.81	1.00
15-4	1.00	1.00	—	—	—	—	—	—	—	—
15-3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Количество попу- ляций	1	1	1	1	4	10	9	6	7	1
Число особей	64	108	100	85	289	724	2751	293	491	101

Примечание. Значения селективной ценности варьируют от 0 до 1, при $W' = 1$ селективная ценность максимальная.

Немаловажное значение для преобразования уральской воблы в плотву в Капчагайском водохранилище, по-видимому, имело также действие разнонаправленных векторов отбора при многократном изменении у нее условий обитания, в которых происходило формирование новых поколений.

За время существования (26 лет) у всех популяций-акклиматизантов с начала процесса вселения сменилось одинаковое число поколений, равное 10—11 (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Возрастной состав, время созревания и число сменившихся поколений у популяций акклиматизированной воблы

Водоём	Год вселения	Год лова	Возрастной состав лет	Время созревания, лет	Число поколений
Оз. Бийликуль	1958	1988	3—4	2—3 [по:6]	10
Оз. Балхаш	1964—1965	1988	5—10	2—3 [по:4]	11
Капчагайское	1970	1984	3—5	2—3 [по:24]	10

Однако их смена в разных водоемах происходила в отличающихся условиях среды. Так, в оз. Бийликуль все 10 поколений нарождались в стабильных условиях обитания. В оз. Балхаш сменилось 8 поколений уже в условиях солености и надо учитывать 3 поколения, сменившихся в оз. Бийликуль до 1965 г. Наконец, у капчагайской воблы за этот период сменилось 10 поколений, слагающихся из трех, народившихся в оз. Бийликуль, двух речных илийских и, пяти водохранилищных после 1970 г. Отсюда можно предположить, что процесс изменения морфогенеза с типа воблы на тип плотвы, в конечном счете, полностью завершился только в Капчагайском водохранилище из-за отбора, последовательно менявшего свое направление при 3 кратной смене условий обитания материнской популяции.

Так, в оз. Бийликуль у вселенной воблы изменились условия обитания (отсутствие солености) и некоторые стороны биологии (оседлый образ жизни), тем не менее, как было показано выше, морфологические признаки в сравнении с материнской популяцией, кроме числа позвонков, у нее не изменились. Вероятно, это связано с тем, что эффект отбора на данный момент у нее еще полностью не проявился.

Следующая интродукция (уже бийликульской воблы в оз. Балхаш) также изменила у балхашской воблы условия среды и ее биологию. В Зап. Балхаше, откуда была взята

наша выборка, уровень солености колеблется от 0.5 до 2‰, и вобла здесь совершает протяженные нагульные и нерестовые миграции, напоминающие по своему поведению полупроходной образ жизни северокаспийской воблы [4]. Все эти изменения в экологии и биологии у материнской бийликульской группы основателей, казалось, должны были бы способствовать закреплению ее морфологического облика, сходного с обликом северокаспийской воблы. Однако мы этого не наблюдаем. По морфологическим признакам балхашская популяция стала уклоняться от северокаспийской воблы, т. е., по-видимому, в этом случае мы имеем дело со смещением направления отбора, что позволило сформировать популяцию в этом озере по морфологическим признакам, занимающую промежуточное положение между плотвой и воблой (рис. 2, табл. 1, 2). И, наконец, в третий раз, уже потомки балхашской воблы и основатели капчагайской популяции попали в другие условия среды (отсутствие минерализации). Помимо этого, наша выборка воблы из этого водохранилища была представлена левобережным стадом, которое характеризуется оседлым образом жизни [24]. Наряду с изменением в экологии и биологии, мы у нее наблюдаем смещение всех признаков в сторону плотвы, т. е. в данной ситуации произошла смена векторов отбора, и он был направлен против особей с признаками воблы.

Если попытаться представить механизм морфологического преобразования акклиматизированной уральской воблы в плотву, то он упрощенно может выглядеть следующим образом. В оз. Бийликуль отбор у воблы лишь начал «расшатывать» сбалансированную коадаптированную систему генотипов исходной популяции (изменение средних числа позвонков). В оз. Балхаш у нее этот процесс усилился — свидетельством служит изменение числа позвонков и числа лучей в анальном плавнике (табл. 1), и в капчагайском водохранилище вероятно, произошло разрушение этой системы. Судя по морфологическим признакам, у последней популяции, вероятно, сформировалась новая коадаптированная система генотипов, уже характерная для плотвы.

Есть и другие ситуации, как в случае с бийликульской воблой, когда изменение экологии не способствует четкому морфологическому изменению популяций. Например, в Рыбинском водохранилище моллюскоядная плотва, совершающая значительные миграции и характеризующаяся

Таблица 6

Средние значения ($M \pm m$, п) шести признаков у плотвы из 3 районов обитания

Видовая группа	Число лучей в		II	V _{сн.}	Число позвонков в		
	A	D			V _{в.}	V _{п.}	V _{с.}
Рыбинское водохранилище	Жилая 9 0 4	10.28 \pm 0.013 9 0 9	42.92 \pm 0.039 756	41.19 \pm 0.022 836	16.26 \pm 0.059 80	2.78 \pm 0.056 80	15.19 \pm 0.061 80
	Холодная 294	10.01 \pm 0.022 293	42.80 \pm 0.079 185	41.09 \pm 0.057 129	16.0 \pm 0.047 120	2.89 \pm 0.049 120	15.13 \pm 0.051 120
Байсусский залив Азовского моря	Холодная 5 6	9.83 \pm 0.065 56	43.05 \pm 0.136 54	40.46 \pm 0.092 56	15.57 \pm 0.080 56	3.30 \pm 0.072 56	14.59 \pm 0.080 56
	Жилая 5 2	9.92 \pm 0.067 5 2	42.54 \pm 0.151 52	40.42 \pm 0.084 52	15.57 \pm 0.084 52	3.10 \pm 0.074 52	14.76 \pm 0.092 52

высоким темпом роста, морфологическими особенностями глоточного аппарата, тем не менее за 26 лет своего существования не приобрела сходства с воблой по этим признакам [13]. Не имеется также различий по ним между ходовой моллюскоядной таранью из Азовского моря и жилой плотвой из пресноводного Орлиного лимана (табл. 6). В обоих случаях сравниваемые выборки не отличаются и по спектру частот позвонковых фенотипов. Приведенные примеры позволяют убедиться в том, что, по-видимому, не всегда с изменением экологии и биологии некоторой части популяции у нее могут меняться векторы отбора в сравнении с исходной популяцией. Вместе с тем, не исключено, что дальнейшее формирование бийликульской воблы может пойти по типу развития плотвы, так как для этого необходимо, может быть, более длительное время.

III. Третьей возможной причиной, вызвавшей морфологическую дивергенцию у акклиматизантов, может быть дрейф генов. Однако нам представляется маловероятным действие этого фактора, так как его проявление возможно исключительно в малочисленных и изолированных популяциях, как, например, в бийликульской, в которой, наоборот, изменений почти не произошло.

Таким образом, проведенный анализ морфологической изменчивости акклиматизантов показал, что исходная материнская популяция уральской воблы, пройдя сквозь «горлышко бутылки» малочисленной группы основателей, в конечном итоге в Капчагайском водохранилище превратилась в типичную плотву, сходную с плотвой из водоемов умеренных широт. Большая скорость этих превращений, по-видимому, вызвана разными векторами отбора при трехкратной смене условий обитания материнской популяции и «принципом основателя», что вполне согласуется с утверждением о том, что малочисленные популяции дивергируют сильнее и быстрее, нежели многочисленные [20].

В заключение отметим связь процесса акклиматизации с микроэволюцией. Принято выделять два основных этапа акклиматизации: фенотипический — этап реализации приспособлений, уже имеющихся у акклиматизантов за счет их адаптивного фонда, и генетический — этап формирования новых приспособительных признаков у популяций, создаваемых в новых условиях. Поскольку акклиматизация на втором этапе включается в процесс микроэволюции, т. е. внутривидовых эволюционных изменений [27], мы можем квалифицировать рассмотренную нами ситуа-

цию, связанную с превращением северокаспийской воблы в плотву Капчагайского водохранилища, как пример элементарного эволюционного акта. Он заключается в минимально возможной величине эволюционного действия, основой для чего, по-видимому, в нашем случае, послужили формирование и отбор в объеме капчагайской популяции новых адаптивных признаков.

Таким образом, степень морфологического обособления акклиматизированных популяций в сравнении с материнской возрастает в ряду популяций воблы оз. Байликуль оз. Балхаш - Капчагайское водохранилище.

Морфологическая дивергенция у капчагайской воблы зашла столь далеко, что она по морфологическим признакам сблизилась с плотвой из водоемов умеренных и высоких широт. Байликульская вобла обнаруживает сходство с северокаспийской воблой, а балхашская занимает промежуточное положение: по одним признакам ($V_{\text{общ}}$, A и G , по $V_{\text{фн}}$) она ближе к плотве северной популяционной системы, по другим (D и I) - к вобле.

Морфологические изменения, произошедшие с байликульской и балхашской воблой, в сравнении с исходной, вероятно, укладываются в рамках нормы реакции генотипа, а у капчагайской воблы связано с изменением генотипа. Основной причиной превращения уральской воблы в плотву в Капчагайском водохранилище был, вероятно, отбор при трехкратной смене условий обитания, и малочисленность группы основателей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980.
2. Анциферова Т. Н., Язева Н. С. О процессе акклиматизации воблы в Балхаш-Илийском бассейне//Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма Ата, 1974.
3. Бандура В. И. Морфологическая характеристика плотвы *Rutilus rutilus* L. Горьковского водохранилища//Сб. научн. тр. ГосНИОРХ, 1984, № 210.
4. Башуков В. С. Биология и рыбохозяйственное значение воблы акклиматизированной в озере Балхаш: Автореф. дис...канд. биол. наук Л., 1974.
5. Бурмакин Е. В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР//Изв. ГосНИОРХ. Л., 1973. Т. 53.
6. Дукравец Г. М. Результаты акклиматизации рыб в озерах бассейна реки Талас: Автореф. дис...канд. биол. наук. Алма Ата, 1965.
7. Дукравец Г. М., Баимбетов А. А. Систематика и биология плотвы Капчагайского водохранилища//Биол. науки. Алма Ата, 1975. Вып. 9.
8. Желтенкова М. В. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.).//Зоол. журн. 1949. Т. 28, вып. 3.

9. Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам//Журн. общ. биол. 1979. Т. 10. № 4.
10. Животовский Л. А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия//Журн. об. биол. 1980. Т. 41. № 6
11. Изюмов Ю. Г. Отбор по полигенным признакам и популяционная структура у леща//Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 261.
12. Карлевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М., 1975.
13. Касьянов А. Н. Популяционная морфология плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в водоемах верхней и средней Волги: Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1984.
14. Касьянов А. Н. К изучению изменчивости воблы *Rutilus rutilus caspicus*, акклиматизированной в Капчагайском водохранилище//Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 6.
15. Касьянов А. Н. Популяционная структура плотвы *Rutilus rutilus* (L.) водоемов Европейской части СССР//Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 5.
16. Касьянов А. Н. Популяционная структура и некоторые вопросы микрофлогенеза плотвы (*Rutilus rutilus* L.)//Наст. кн.
17. Касьянов А. Н., Изюмов Ю. Г., Яковлев В. Н. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура плотвы *Rutilus rutilus* L. (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов Волжского бассейна//Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 12.
18. Кожара А. В., Изюмов Ю. Г. К вопросу о внутривидовой систематике леща//Зоол. журн. 1990. Вып. 12.
19. Лягина Т. Н. Морфо-экологические особенности плотвы при разной обеспеченности пищей: Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1976.
20. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974
21. Мироновский А. Н. Изменчивость и популяционная структура карповых рыб Волго-Каспийского района: Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1986.
22. Мироновский А. Н., Касьянов А. Н. Многомерный анализ морфологической изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) водоемов СССР//Зоол. журн. 1987. Т. 46, вып. 3.
23. Митрофанов И. В. Морфогенетическая дивергенция карповых (Cypriniformes, Osteichthyes) на примере подсемейства ельцепоподобных (Leuciscinae): Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1987.
24. Митрофанов В. П., Дукравец Г. М., Сидорова А. Ф., Солонина Л. Н. и др. Рыбы Казахстана. Алма-Ата, 1987. Т. 2.
25. Пивнев И. А. Акклиматизационная изменчивость воблы//Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. 1972. Вып. 7.
26. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966.
27. Шкорбатов Г. Л. Акклиматизация водных животных и некоторые вопросы теории адаптации и микроэволюции//Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т.103.
28. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб//Биол. Науки. 1981. № 2.
29. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща//Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.

Н. Л. БАБКИНА

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР*

**ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЫБОРОК ПЛОТВЫ ИЗ
УДАЛЕННЫХ ПЛЕСОВ РЫБИНСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ
ВЫДЕЛЕНИЯ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ**

На основании анализа показателей сходства Л. А. Животовского показана фенетическая разнокачественность нерестовых стад плотвы из удаленных плесов Рыбинского водохранилища, обусловленная репродуктивной изоляцией.

В данной работе по ряду меристических признаков сравниваются выборки плотвы из Волжского, Моложского, Шекснинского плесов и устья р. Согожи Рыбинского водохранилища с целью оценки вероятности их принадлежности к разным популяциям, или «локальным стадам», понимая под этим термином достаточно изолированные самовоспроизводящиеся группировки.

Популяционный анализ, вычленивая потенциально способные к самостоятельной эволюции когорты организмов, является необходимым звеном полевых биологических исследований. Представления о популяционной структуре плотвы Рыбинского водохранилища к настоящему времени еще окончательно не сложились, так как большинство работ данного направления были посвящены лещу. Методами мечения в Рыбинском водохранилище выделен ряд обособленных группировок леща, приуроченных к определенным районам, имеющих свои места нереста, зимовки и нагула и не смешивающихся между собой. Таких группировок, или локальных стад, насчитывается по крайней мере четыре: волжская, моложская, шекснинская и юго-восточная [12]. Результаты мечения подтверждены паразитологическими исследованиями [11].

Задача выделения популяций плотвы осложнена тем, что данный вид в Рыбинском водохранилище представлен двумя экологическими морфами — прибрежной, растительной, и ходовой, моллюсковоядной, которые различаются

по темпам роста, коэффициентам упитанности и плодовитости [3, 13], срокам нереста [8], а также по ряду пластических признаков и частотам встречаемости различных формул глоточных зубов [8]. Анализ частот фенотипов Dent 5—5, Рор 9—9, Раг_ю 1—1, Front 6—6 (описание признаков приведено ниже) и структуры переходного отдела позвоночника, проведенный А. Н. Касьяновым [9], не выявил достоверных различий между выборками ходовой плотвы из трех плесов водохранилища, тогда как фенетическая разнокачественность выборок прибрежной плотвы позволяет сделать вывод о наличии изолированных субпопуляций.

Автором настоящей статьи сделана попытка вовлечь в анализ более широкий спектр признаков, сравнивая при этом полные частотные распределения. Поскольку нас интересовал вопрос о фенетической разнокачественности плотвы из удаленных плесов, специальное исследование принадлежности обработанной рыбы к ходовой или прибрежной экоформе не проводилось, однако по таким характеристикам как длина, масса, возраст и время подхода на нерест можно предположить, что проанализирована преимущественно ходовая плотва, что в большинстве случаев подтверждено обнаружением в кишечнике дрейссены. Исключение составляет выборка 1979 г. из Волжского плеса, в которой представлена и ходовая и прибрежная формы [8].

Выбор признаков определялся тем, что в морфолого-генетических исследованиях популяционной структуры и закономерностей изменчивости карповых рыб интересные данные получены при анализе структуры позвоночника и особенностей строения каналов сейсмочувствительной системы [7, 10, 15 и др.]. С помощью данного метода анализа, названного фенетическим в противовес морфологическому (морфометрическому), имеющему дело с пластическими и традиционными счетными признаками, выделены популяции плотвы в бассейне р. Нямунас [2].

По устному сообщению О. Г. Ванюшиной, исследованные в работе признаки строения позвоночника и каналов сейсмочувствительной системы рано закладываются в онтогенезе, формирование каналов полностью заканчивается на втором году жизни рыб. В качестве самостоятельных характеристик также использованы показатели флуктуирующей асимметрии, отражающей популяционный уровень гомеостаза развития [5].

В общий анализ вовлечено 2640 экз. плотвы: 550 экз. выловлено в Моложском плесе у г. Весьегонска (1987 г., нерестовый ход); 380 экз. — в Шекснинском плесе у пос. Любец ниже г. Череповца (1987 г., подледный лов); 280 экз. — в устье р. Согожи (1988 г., нерестовый ход); 1430 экз. — в Волжском плесе в Красном ручье, р. Шуморовке и устье р. Сутки (1979, 1980, 1986 и 1988 гг., преимущественно в нерестовый ход). Лов рыбы производили в основном ставными сетями и неводом при массовом подходе на нерестилища. Весь материал, за исключением выборок 1979 и 1980 гг. из Волжского плеса (750 экз.), обрабатывали по единой методике вываривания скелетов с последующим определением возраста по *cleitrum* и подсчетом меристических признаков. Данные по указанным выборкам из Волжского плеса любезно предоставлены А. Н. Касьяновым. Статистическую обработку данных проводили на ЭВМ МЭРА-КАМАК и персональном компьютере БК 0010.

Для анализа использовали: общее число позвонков ($V_{\text{общ}}$), их распределение — в туловищном (V_t), переходном (V_p), хвостовом (V_c) отделах, а также особенности строения сейсмодатчикной системы, описываемые числом отверстий каналов на парных покровных костях черепа и висцерального скелета. Подсчитывалось число отверстий надглазничного канала на *frontale* (Front) и *parietale* (Par_{го}), канала затылочной комиссуры на *parietale* (Par_{го}), подглазничного канала на *ptericulum* (Pt), число отверстий преоперкуломандибулярного канала на *dentale* (Dent), *articulare* (Art), *praepreoperculum* (Pop) и *operculum* (Op) по ранее разработанной методике подсчета [15]. Значения билатеральных признаков учитывали отдельно на правой и левой сторонах тела рыбы, что вдвое увеличило объем выборок, так как внутрипопуляционная изменчивость значений данных признаков на двух сторонах тела рыб носит независимый характер [1]. Независимое варьирование подтверждается также низкими недоверенными коэффициентами корреляции значений признаков справа и слева, рассчитанными на материале выборок из Волжского плеса.

Для оценки уровня асимметрии рассчитывали дисперсию асимметрии (σ_a^2) и среднюю абсолютную разность (M) значений признаков на двух сторонах тела [5]. Направленность асимметрии определялась также по методике В. М. Захарова [5].

Для анализа внутри- и межвыборочного разнообразия использовали следующие алгоритмы:

1 — однофакторный дисперсионный анализ влияния возраста;
2 — оценку различий средних уровней и параллельности процессов, которые представлены в данном случае рядами значений признаков в последовательных возрастных группах разных выборок (анализ проводился на материале выборок из Шекснинского и Моложского плесов);
3 — попарные сравнения частотных распределений значений признаков между возрастными группами, полами и выборками по критерию Колмогорова-Смирнова (λ) и критерию идентичности (I) показателя сходства Л. А. Животовского (r) [4].

Наличие тенденций направленного изменения значений признаков в ряду поколений исследовали с помощью регрессионного анализа на плотве из Волжского плеса (1986 г.). Для выяснения влияния пола и возраста по критерию Пирсона (χ^2) сравнивали эмпирические и теоретические распределения, рассчитанные на основе предположения о независимости значений признаков от пола и возраста.

Попытка многомерного сравнения возрастных групп выборки из Волжского плеса (1986 г.) по критерию Хотеллинга достоверности дистанции Махаланобиса показала специфичность и достоверность отличия при попарном сравнении многих возрастных групп, но корректное использование данного критерия, как и критерия Стьюдента, возможно при нормальном распределении значений каждого признака. В данной работе распределения значений признаков далеки от нормального при дискретном характере варьирования с малым числом классов.

По ряду исследованных признаков для каждой пары выборок рассчитывали суммарный критерий идентичности I Животовского, и на основании полученной матрицы сходства строили дендрограмму взвешенным парно-групповым методом.

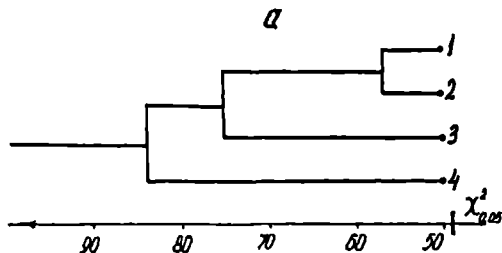
Необходимо отметить, что под «влиянием возраста» в данной работе подразумевается воздействие специфических локальных условий развития, смещающих значения признаков данного поколения в пределах популяционной нормы реакции. Прямого изменения значений с увеличением возраста не происходит, так как формирование данных признаков, как уже отмечалось, заканчивается на втором году жизни. Проблема влияния отбора на исследуемую группу признаков до сих пор остается открытой, на наш взгляд, для анализа изменчивости в данной

работе привлечение гипотезы селективной ценности фенотипов не является необходимым.

На основе суммарных критериев идентичности, рассчитанных по 10 признакам ($Dent$, $Flont$, Par_{sm} , Par_{cm} , Por , $Dermor$, $V_{a'}$, V_b , $V_{c'}$, $V_{обш}$) построена дендрограмма сходства плотвы Моложского, Шекснинского, Волжского плесов и устья р. Согожи (рис. 1, а).

Полученная схема отношений не противоречит представлениям о возможной структуре крупных локальных стад (популяций) плотвы Рыбинского водохранилища. Данные локальные стада в соответствующих плесах обеспечены нерестилищами, что позволяет поддерживать уровень изоляции, необходимый для накопления морфологических различий. Отношения сходства выборок, рассчитанные на основании четырех признаков строения позвоночника, несколько отличаются от таковых, полученных по всем признакам (рис. 1, б). Достоверно от остальных отличаются выборки из Моложского и Шекснинского плесов; различия между выборками из Волжского плеса и устья р. Согожи недостоверны ($I = 17.7 < \chi^2_{0.05} = 19.7$, $df = 11$). При расчете отношений сходства по 6 признакам строения каналов сейсмочувствительной системы головы выборки на дендрограмме (рис. 1, в) образуют две совокупности, при этом рыбы из Волжского и Моложского плесов достоверно отличаются друг от друга и от выборок из Шекснинского плеса и устья р. Согожи, различия между которыми недостоверны ($I = 34.9 < \chi^2_{0.05} = 35.2$, $df = 23$).

Таким образом, в двух исследованных системах признаков выборки обладают определенной специфичностью, причем наиболее уклоняющиеся значения имеет плотва из Моложского плеса. Труднее установить отношения сход-



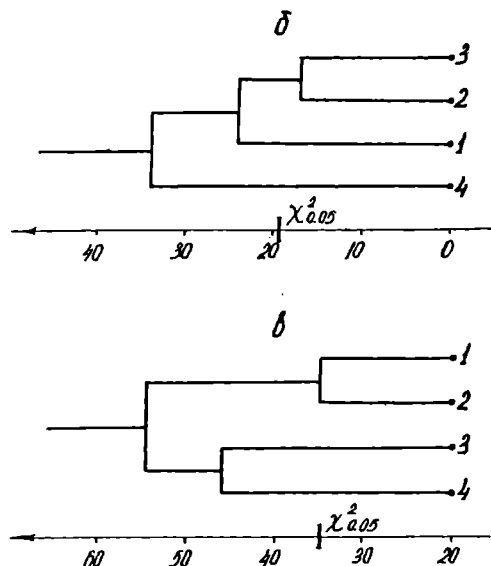


Рис. 1. Дендрограммы сходства выборок плотвы из плесов Рыбинского водохранилища и устья р. Согожи.

а — по 10 признакам, б — по 4 признакам строения позвоночника, в — по 6 признакам строения каналов сейсмическoй системы головы. 1 — Шекснинский плес, 2 — устье р. Согожи, 3 — Волжский плес, 4 — Моложский плес. По оси абсцисс — суммарный критерий идентичности; отмечено значение критерия $\chi^2_{0.05}$ для соответствующего числа степеней свободы.

ства между выборками из ближе расположенных Волжского плеса, устья р. Согожи, а также из Шекснинского плеса. Как уже отмечалось, последняя выборка была поймана в зимовальный период, когда высока вероятность смешения рыб из разных популяций. Сравнение распределений значений признаков разных выборок по критерию χ^2 показало достоверную неоднородность соответствующих матриц по всем признакам строения позвоночника, а также по $Dent$ и Par_{50} .

К признакам, используемым для межпопуляционных сравнений, обычно предъявляют требования высокой стабильности значений в ряду возрастных групп и у разных полов, т. е. отсутствия влияния возраста и пола. Хотя выполнение данного условия позволяет оперировать случайными выборками без учета их возрастного и полового состава, на наш взгляд оно не является необходимым, т. е. при колебательном характере изменчивости значений признаков в ряду поколений популяционная специфичность может выражаться в различии средних значений или других параметров. Для корректности вывода о наличии популяционной специфики требуется, чтобы выраженные в каких-либо индексах сходства морфологические дистанции между внутривидовыми группировками были достоверно меньше соответствующих межпопуляционных расстояний.

Как показал анализ, изменчивость всех рассмотренных признаков носит колебательный характер, тенденций направленного изменения значений в ряду возрастных групп не выявлено. Характерные особенности поколения в течение его жизни можно считать достаточно устойчивыми, учитывая лишь уменьшение разнообразия за счет селектирующего эффекта неселективной гибели.

В данной работе для оценки внутривидовой разнокачественности по каждой сравниваемой паре возрастных групп рассчитывали суммарный критерий идентичности Животовского по 10 признакам, а также отдельно по признакам строения позвоночника и сейсмочувствительной системы головы. Наиболее разнокачественной при сравнении возрастных групп оказалась выборка из Шекснинского плеса, что подтверждает ее смешанный характер. Для выяснения специфичности шекснинской плотвы требуется анализ нерестовой группировки. Парное сравнение возрастных групп позволило выявить поколения с наиболее уклоняющимися значениями признаков. Плотва поколения 1976 г., отличавшегося жарким летом и низким уровнем наполнения водохранилища, практически во всех выборках обладает значительной фенетической специфичностью. Конечно же, точное определение абсолютного возраста рыб по *cleitrum* затруднено в силу возможности образования дополнительных колец, разрушения уже заложившихся и других подобных причин, однако можно предположить, что данная специфичность связана с аномальными условиями развития этого поколения. В целом по строению позвоночника выборки плотвы более однородны, хотя при сравнении млад-

ших возрастных групп со старшими критерии идентичности часто превышают пороговые значения. Анализ полученных критериев идентичности показал, что оценка разнокачественности возрастных групп у плотвы из Волжского плеса (1979 г.) не позволяет выявить гетерогенность нерестового стада, состоящего из ходовой и прибрежной плотвы. По-видимому, различия младших и старших возрастных групп могут быть связаны с отбором по данным признакам и с сокращением разнообразия за счет неселективной гибели.

Однофакторный дисперсионный анализ возрастной изменчивости, проведенный на плотве из Моложского и Шекснинского плесов, показал достоверную специфичность поколений практически по всем признакам. Источником такой разнокачественности являются, по всей видимости, как модифицирующие влияния конкретных условий развития поколения, так и особенности нерестового стада соответствующего года.

При сопоставлении возрастных рядов изменчивости выборок Моложского и Шекснинского плесов обнаружены достоверные различия средних значений признаков $Dent$, Pt , $V_{\text{с}}$, $V_{\text{п}}$, а также достаточно высокая параллельность этих условных процессов (критерий непараллельности не достигает пороговой величины). Это означает, что колебания значений признаков плотвы данных выборок относительно согласованы и связаны, вероятно, с колебаниями внешних факторов. Изменения числа позвонков и других признаков в ответ на смещения условий развития отмечены для многих рыб, в том числе и для карповых [14]. Сравнительный анализ повторных выборок плотвы из Волжского плеса показал большую устойчивость признаков строения позвоночника — $V_{\text{п}}$, $V_{\text{с}}$, $V_{\text{общ}}$ (рис. 2, а). В отличие от них, по строению сейсмочувствительной системы головы ($Dent$, $Front$, $Par_{\text{с}}$, $Par_{\text{п}}$, $Par_{\text{с}}$, $Par_{\text{п}}$) обнаруживаются достоверные различия между повторными выборками (рис. 2, б). Источником различий может являться отмеченный ранее ряд морфолого-генетических особенностей ходовой и прибрежной морф и различная их представленность в выборках разных лет из Волжского плеса.

Попарные сравнения частотных распределений признаков по критерию Колмогорова-Смирнова (λ) позволяют выявить лишь наиболее контрастные случаи. В нашей работе достоверно по критерию λ различаются выборки из Шекснинского и Моложского плесов (по признакам $Dent$, $V_{\text{с}}$, Pt), Моложского плеса и устья р. Согожи ($V_{\text{с}}$),

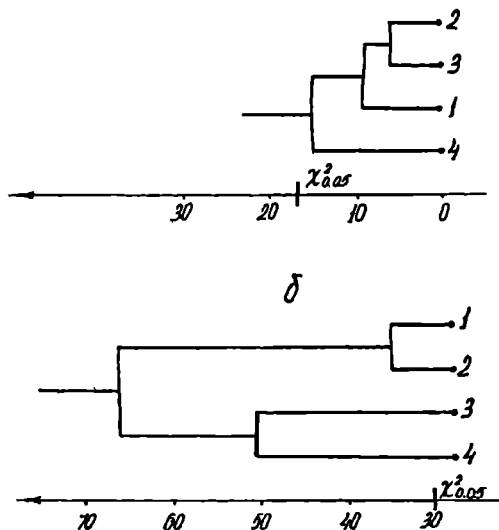


Рис. 2. Дендрограммы сходства повторных выборок плотвы из Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

а — по 3 признакам строения позвоночника, б — по 5 признакам строения каналов сейсмоэсваторной системы головы. 1 — 1980 г., 2 — 1986 г., 3 — 1988 г., 4 — 1979 г. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Моложского и Волжского плесов (V_4). Надо отметить, что отношения сходства, полученные при использовании всех 10 и только двух признаков — $Dent$ и V_4 полностью совпадают, т. е. в данном случае они являются наиболее информативными. По этим двум признакам достоверно отличается от других выборка из Моложского плеса.

Сравнительный анализ частотных распределений и средних значений признаков у разных полов позволяет утверждать, что некоторое относительное преобладание в выборках из разных плесов самцов или самок не может существенно сказываться на результатах в силу недостоверности раз-

личий между полами по большинству признаков, в частности, по таким как $Dent$, V_a , V_l , V_e , $V_{общ}$, Pt .

В ряде случаев сравнение частотных распределений не дает достоверных различий, тогда как средние значения по Стьюденту различаются достоверно. Как уже отмечалось, использование критерия Стьюдента для анализа различий по дискретным признакам с малым числом классов варьирования представляется нам не вполне корректным, однако различные тенденции смещения значений некоторых признаков у самцов и самок являются вполне реальными и заслуживают специального рассмотрения в дальнейшем.

Так, в выборке 1979 г. из Волжского плеса самцы и самки достоверно по критерию Стьюдента различаются по числу отверстий на *praeorbiculum* и на *frontale*, причем самцы имеют большие значения признаков, чем самки. Сравнение эмпирических и теоретических частотных распределений, рассчитанных на основании независимости значений от пола, не выявило достоверных отличий.

В выборке из Шекснинского плеса достоверны по критериям I и λ различия частотных распределений у самцов и самок по признаку $Pa_{\text{сов}}$ из Моложского плеса — по критерию I по признаку $Pa_{\text{св}}$. Как и в случае с анализом изменчивости поколений, для популяционного анализа важно сохранение среднего уровня, характерного для данной группировки. Сравнение выборок по уровню флуктуирующей асимметрии (ФА) показало довольно высокое сходство этой характеристики у плотвы разных плесов, хотя в отдельных случаях различия дисперсий статистически достоверны (табл. 1).

Как известно, дисперсия ФА отражает популяционный уровень гомеостаза развития и позволяет делать выводы о результатах антропогенного воздействия на данную группировку. В данном случае приблизительная оценка антропогенного воздействия возможна лишь при включении в анализ выборки нерестового стада из Шекснинского плеса.

По уровню ФА, подсчитанному для числа отверстий на *articulare*, достоверно различаются выборки Моложского ($\sigma_a^2 = 0.183$) и Шекснинского ($\sigma_a^2 = 0.137$) плесов ($F = 1.34 > F_{0.01}$).

Итак, проведенный анализ показал, что по значениям суммарных критериев идентичности Л. А. Животовского [4], рассчитанных по 10 признакам, достоверно отличается от остальных выборка из Моложского плеса ($I = 83.9 > \chi^2_{0.05} = 48.6$; $df = 34$); объединенная выборка из Волж-

Уровень флуктуирующей асимметрии (σ_F^2) в выборках плотвы из разных плесов водохранилища

Признак	Шекснинский плес	Моложский плес	Устье р. Согожи	Волжский плес, по годам			
				1988	1986	1979	1980
Dent	0.62	0.61	0.61	0.68	0.56	0.68	0.58
Front	0.65	0.70	0.64	0.65	0.59	0.74	0.52
Pat ₁₀₀	0.18	0.18	0.26	0.30	0.20	0.38	0.21
Pat ₆₀	0.58	0.57	0.55	0.62	0.57	0.57	0.50
Pop	1.01	0.96	1.05	1.11	0.94	0.92	1.00
По 5 признакам	3.04	3.02	3.11	3.36	2.86	3.29	2.81
Pt	0.58	0.65	0.56	0.69	—	—	—
По 6 признакам	3.62	3.67	3.67	4.05	—	—	—
n	350	500	280	300	360	350	400

ского — от выборок из Шекснинского плеса и устья р. Согожи ($I = 75.5$). Две последние выборки также различаются достоверно ($I = 57.0$), а их большее сходство, как уже отмечалось, может быть связано с тем, что выборка из Шекснинского плеса не является частью нерестового стада. Сравнение возрастных групп и разных полов в каждой выборке с использованием тех же критериев идентичности показало значительно более высокую внутривыборочную однородность по отношению к межвыборочной. На основании полученных данных следует заключить, что нерестовые стада плотвы из удаленных плесов водохранилища обладают определенной специфичностью, связанной с репродуктивной изоляцией. Различия нерестовых стад лучше выражены по признакам строения позвоночника, более устойчивым к модифицирующим воздействиям условий развития поколений по сравнению со структурой каналов сейсмосенсорной системы головы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астауров Б. Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма // Наследственность и развитие. М., 1974.

2. Буклякис Э. В., Кясминас В. А. Структура популяций плотвы в бассейне реки Нямунас//Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря: Матер. 22 научн. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1987.
3. Володин В. М. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* L. в Рыбинском водохранилище//Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 2 (27).
4. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам//Фенетика популяций. М., 1982.
5. Захаров В. М. Асимметрия животных. М., 1987.
6. Изюмов Ю. Г. Экологические морфы плотвы *Rutilus rutilus* L. в Рыбинском водохранилище//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 50.
7. Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Яковлев В. Н. Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus* L.) водоемов Верхней Волги//Фенетика популяций. М., 1982.
8. Касьянов А. Н. О морфологической разнокачественности нерестового стада плотвы *Rutilus rutilus* L. Волжского плеса Рыбинского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1982. № 55.
9. Касьянов А. Н. Популяционная морфология плотвы *Rutilus rutilus* L. в водоемах Верхней и Средней Волги: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1984.
10. Касьянов А. Н. Симпатрическая дивергенция экологических рас плотвы в бассейне реки Волги//Фенетика популяций. М., 1985.
11. Поддубный А. Г. О локальных стадах леща в Рыбинском водохранилище//Тр. Ин-та биол. водохр. М.; Л., 1960. Вып. 3 (6).
12. Поддубный А. Г. Первые результаты мечения рыб в Рыбинском водохранилище//Бюлл. Ин-та водохр. М.; Л., 1960. № 6.
13. Поддубный А. Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания//Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.
14. Татарко К. И. Влияние температуры на меристические признаки рыб//Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, вып. 3.
15. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб//Научн. докл. Высш. школы. Биол. науки. 1981. № 2.

КЛИНАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕРИСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* L.). ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗМОЖНЫХ МЕХАНИЗМОВ ЕЕ СТАНОВЛЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

Исследована изменчивость числа позвонков и лучей в спинных плавниках в популяциях окуня. Выделены западная и восточная группы популяции. Проанализированы причины широтной изменчивости признаков. Делается вывод о решающей роли обмена генов в формировании клин.

Меристические признаки широко используются для решения задач систематики, географической и экологической изменчивости окуня.

Наиболее информативны 5 признаков: число позвонков, число лучей в спинном и анальном плавниках, число чешуй в боковой линии и число тычинок на первой жаберной дуге. Использование трех последних в популяционных исследованиях сопряжено с рядом недостатков: мелкочешуйностью, асимметрией, наличием возрастной изменчивости и т. д., что приводит к ряду как объективных, так и субъективных ошибок. Поэтому, пытаясь получить строго объективные данные и максимально исключить возможные ошибки, мы использовали для анализа популяционной структуры окуня два признака: число позвонков (*Vert.*) и сумму лучей в спинных плавниках (ΣD). Эти признаки обладают рядом преимуществ: высокой наследуемостью, обусловленной влиянием на формирование признака сложных генетических комплексов, наличием взаимосвязи между числом позвонков и уровнем обмена веществ, вхождением в сложные генетические системы «плавниковых генов» [6]. Простота подсчета исключает ошибки в определении количественных значений признака, что имеет немаловажное значение при анализе близкорасположенных популяций. Их проявление можно рассматривать как пороговое.

Для работы использованы выборки окуня, собранные автором на водоемах Европейской части СССР в

1983—1988 гг., результаты обработки рентгеновских снимков коллекционных материалов ЗИН АН СССР (выборки из бассейна Дуная, оз. Сергуль — бассейн Сырдарьи, р. Чаган, оз. Среднее Куйто), а также данные Н. В. Воронины [2] по трем озерам Белорусии.

Обработку проводил один оператор по единой методике, подсчет лучей производили на свежем материале, подсчет позвонков — на вываренном скелете. Коллекции осевых скелетов хранятся в Дарвинском заповеднике.

По литературным данным на довольно узком ареале разность минимального и максимального индивидуальных значений составляет 10 позвонков: от 37 в водоемах Белоруссии [4] до 46 в Финском заливе [3]. По нашим данным, на материале 22 выборки общей численность более 1.9 тыс. экз., окунь с 39 позвонками отмечен только в бассейне Дуная (см. таблицу). В том числе из 5 экземпляров, выловленных из р. Тиссы (Закарпатская обл.) 4 имеют 39 позвонков и один — 40. На остальной рассматриваемой нами территории ареала экземпляры с 40 позвонками встречаются исключительно редко, а варианта 43 становится обычной за 63-й параллелью. При детальном рассмотрении данных таблицы можно отметить следующие особенности:

окунь с 39 позвонками встречается только в бассейне Дуная, причем с довольно высокой частотой, но уже в Южном Буге единично встречается даже окунь с 40 позвонками; выборка из бассейна Сырдарьи состоит в основном из окуней с 41 и 42 позвонками. Ю. А. Абдурахманов [1] дает описание 10 окуней из оз. Ольховского — все с 41 позвонком, что говорит о слабой вероятности встречи 39-позвонковых окуней также в водоемах Азербайджана и Средней Азии.

Средние значения числа позвонков в изолированных озерных популяциях Молого-Судской низменности (№№ 13—19) достоверно выше таковых в Рыбинском водохранилище, хотя максимальное удаление озер от водохранилища не превышает 10 км.

Сходные результаты дает анализ признака, который мы назвали «сумма лучей в спинных плавниках» или «ΣD». Для популяционных исследований, проводимых на небольшой части ареала, наиболее информативным является признак «сумма колючих лучей первого и второго спинных плавников» или «ID+IID». Анализ по частотам этого признака в популяциях озер Молого-Судской низмен-

Т а б л и ц а

Распределение по числу позвонков, их средние (М) и
средние значения признака ΣD в популяциях омуля

Но- мер вы- бо- рки	Водоем	Число позвонков					М	ΣD	широта (град.)	n
		39	40	41	42	43				
1	Р. Дунай	0.40	0.53	0.07	—	—	39.67	29.51	46.0	15
2	Р. Южный Буг	—	0.03	0.84	0.13	—	41.09	30.19	48.5	64
3	Кременчуг- ское водо- охранилище	—	0.05	0.73	0.22	—	41.17	30.78	49.2	77
4	Каневское водохрани- лище	—	—	0.81	0.19	—	41.19	30.31	49.9	36
5	Устье Дес- ны (р. Днепр)	—	0.01	0.86	0.13	—	41.12	30.46	50.6	102
6	Киевское водохрани- лище	—	0.01	0.75	0.24	—	41.22	30.42	51.0	73
7	Оз. Дуся (Литва)	—	0.03	0.53	0.43	—	41.42	30.59	54.3	100
8	Оз. Вышти- нецкое (Калинин- градская обл.)	—	—	0.59	0.40	0.01	41.43	30.38	54.4	87
9	Оз. Сергуль (бассейн Сырдарьи)	—	—	0.78	0.22	—	41.22	30.92	43.0	23
10	Р. Чаган (приток р. Урала)	—	0.09	0.73	0.18	—	41.09	31.28	51.8	45
11	Р. Кама	—	—	0.45	0.53	0.02	41.56	—	58.6	133
12	Рыбинское водохрани- лище	—	0.01	0.63	0.35	0.01	41.33	31.12	58.5	262
13	Оз. Хотавец	—	—	0.50	0.50	—	41.50	31.14	58.5	100
14	Оз. Доро- жив	—	—	0.67	0.33	—	41.33	31.33	58.5	98
15	Оз. Темное	—	—	0.35	0.65	—	41.65	31.78	58.5	88
16	Оз. Моты- кино	—	0.01	0.36	0.63	—	41.62	31.89	58.5	100
17	Оз. Дубров- ское	—	—	0.30	0.70	—	41.70	31.51	58.5	100
18	Оз. Утешково	—	—	0.21	0.77	0.02	41.81	32.08	58.5	100
19	Оз. Ветрен- ное	—	—	0.33	0.67	—	41.67	—	58.5	87
20	Оз. Б. Лебя- жье (бас- сейн Онеги)	—	—	0.12	0.80	0.08	41.96	31.78	63.8	100

Но- мер вы- бор- ки	Водоем	Число позвонков					M	ΣD	широта (град.)	п
		39	40	41	42	43				
21	Оз. Хутор- ское (Соловец- кие остро- ва)	—	—	0.02	0.65	0.33	42.30	31.44	65.0	84
22	Оз. Среднее Куйто (Карелия)	—	—	—	0.66	0.34	42.34	31.87	65.1	55
23	Оз. Погост- ское	—	—	—	—	—	42.34	31.87	65.1	100
24	Оз. Луково	—	—	—	—	—	41.36	30.17	52.0	100
25	Оз. Лу- комль	—	—	—	—	—	41.37	31.10	51.0	100

Примечание. Выборки 23—25 [по 2]; 1, 9, 10, 22 — данные обработки рентгеновских снимков из коллекции ЗИН АН СССР; остальные выборки из собственных сборов автора в 1989—1988 гг.

ности и Рыбинского водохранилища показал, что выборки на дендрограмме располагаются строго в соответствии с их географической связанностью и степенью изоляции.

Для популяционных исследований на всем ареале наибольшее значение имеет признак «ΣD». Он положительно коррелирует с признаком «число позвонков» ($r = 0.8$), что свидетельствует о тесной взаимосвязи в онтогенетическом развитии.

Представление данных таблицы по средним значениям «числа позвонков» и «ΣD» в виде графика (рис. 1) показывает, что выборки располагаются в виде двух совокупностей: западной «а» и восточной «б». К первой относятся выборки из бассейна Дуная, водоемов Украины, Белоруссии и Прибалтики, ко второй — выборки из водоемов севера Европейской части СССР, рек Волги, Урала, Сырдарьи. Четкой границы между этими совокупностями нет, что, учитывая периодические объединения в ледниковые эпохи бассейнов Днепра и Волги, вполне объяснимо. Но очевидно и то, что популяции группы «а» при одинаковых с группой «б» средних значениях «числа позвонков» имеют меньшие значения по «ΣD».

Наличие явно выраженного hiatus по обоим признакам в популяции бассейна Дуная указывает на особое место дунайского окуня в структуре вида *Perca fluviatilis* L.

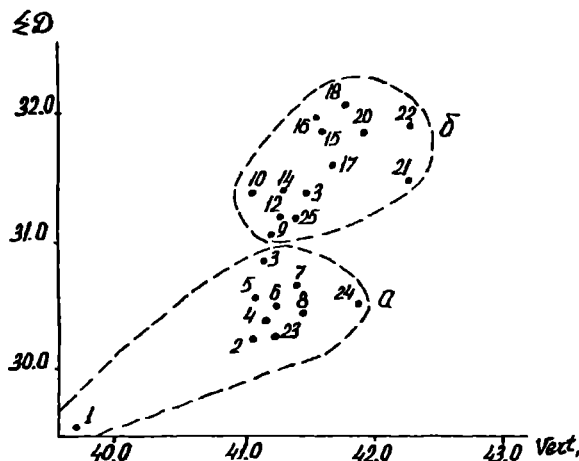


Рис. 1. Дифференциация выборки окуня по числу позвонков (Vert) и лучей в спинных плавниках (ΣD).
«а» — западная, «б» — восточная совокупности популяций. Обозначение точек в таблице.

Признаки «число позвонков» и « ΣD » проявляют клинальную изменчивость, выраженную в увеличении средних значений в северном направлении (рис. 2, А, Б). Более четко клинальная изменчивость выражена для «числа позвонков», нежели для « ΣD ». При анализе клин видно, что выборка № 1, представляющая дунайский бассейн, в обоих случаях занимает обособленное положение, как и на рис. 1. Кроме того, явно не вписывается в обе клины точка № 9, соответствующая оз. Сергуль из бассейна Сырдарьи. Возможно, окунь из этого бассейна относится к иной популяционной системе, хотя единичность выборки и ее малочисленность пока не позволяют утверждать это. Остальные точки образуют вытянутое сгущение без видимых изломов.

Существование клин может быть объяснено разными причинами.

Единством генофонда популяционной системы и, как следствие, однозначной направленностью фенотипических

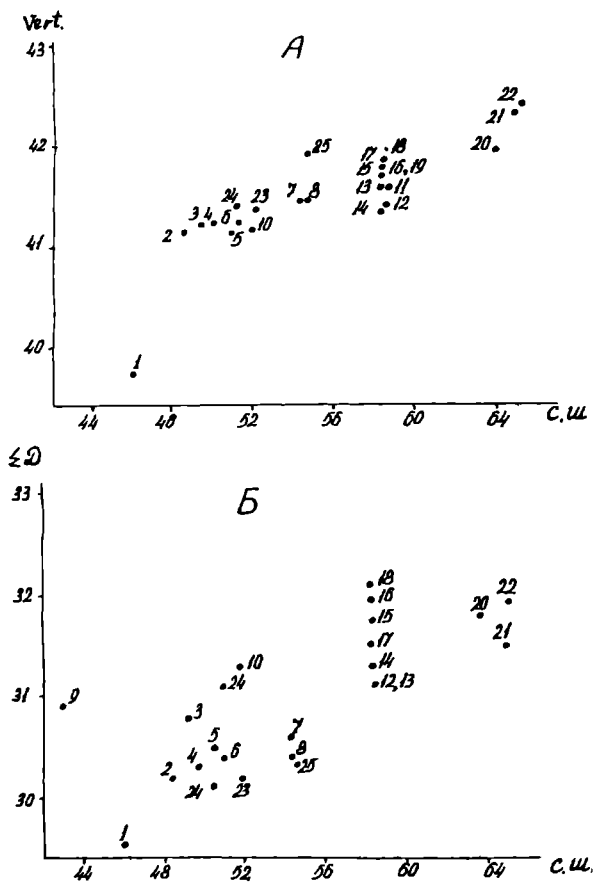


Рис. 2. Зависимость числа позвонков (А) и числа лучей в спинных плавниках (Б) от широты местности. Обозначение точек в таблице.

изменений в ответ на изменение средовых воздействий, например, температуры в критические периоды формирования признаков. Изменение состояний признаков в данном случае имеет модификационный характер.

Изначальным, при заселении больших территорий, единством гено- и фенофондов основателей с последующим отбором на оптимальное состояние признака под воздействием градиента среды на данной территории. При этом единство гено- и фенофондов утрачивается, различия поддерживаются при разобщении на изолированные популяции; в единой системе стока генотипические и фенотипические различия поддерживаются изоляцией расстоянием.

Причиной существования клин как в первом, так и во втором случаях, служит повторяющееся на протяжении жизни многих поколений действие градиента средовых условий. Клин в этом случае имеет ступенчатый характер.

Заселением противоположных краев ареала популяциями с различными гено- и фенофондами, последующим их встречным расселением и интрогрессией. Различия гено- и фенофондов краевых популяций в этом случае также поддерживаются изоляцией расстоянием.

Так как клины, изображенные на рис. 2, не имеют изломов, можно считать, что в нашем случае они обусловлены первой или второй из описанных причин. Попробуем выделить главную. В том случае, когда изменение состояния признака носит модификационный характер, мы должны получить значительную разницу между его состояниями, сравнивая генерации, родившиеся в годы с различными условиями. Наблюдения за изменением средних значений «числа позвонков» в популяции окуня Рыбинского водохранилища в ряду поколений показали, что при разнице средних температур воды в первые две декады после нереста в 5,5° С разница в средних значениях составила 0.02 позвонка. Аналогичный результат дало и сравнение по «числу лучей». Вероятно, на данном этапе исследования можно считать, что температурный фактор не влияет на состояние признаков. Косвенным подтверждением этому является тот факт, что в ряде озер Молого-Судской низменности (выборки №№ 15—19) окуни отличаются повышенным, по сравнению с рыбинскими, значениями «Vert.» и «ΣD». Соотнести значения признаков с лимнологическими характеристиками озер не удастся. Обратим внимание на тот факт, что окуни из оз. Дорожив и Моложского плеса Рыбинского водохранилища по «числу позвонков» и «лучей в плав-

никах» абсолютно идентичны. Это, вероятно, объясняется тем, что озеро и водохранилище до недавнего времени были связаны протокой. Остальные озера с Рыбинским водохранилищем связи не имеют.

Сопоставив перечисленные факты, мы приходим к выводу, что признаки, используемые нами, практически не зависят от условий обитания популяций, а сходство выборочных значений их можно связать с общностью генофонда. Придерживаясь этой точки зрения, мы должны признать, что обнаруженные клины фенотипов являются следствием клин генотипов. Если принять эту гипотезу в качестве рабочей, можно попытаться объяснить «выпадение» из клин популяций изолированных озер Молого-Судской низменности. Данные водоемы являются остатками Молого-Шекснинского приледникового озера. Вполне возможно допустить, что обитавшие в нем окуни представляли собой единую популяционную систему. После спуска озера возникли разобщенные популяции озер и рек, первое время сохранявшие генетическое и морфологическое единство. Впоследствии, однако, приток мигрантов по речным системам изменил генофонд речных популяций. Те же популяции, которые остались в изолированных озерах и этого притока лишились, в большей степени сохранили сходство с популяцией-основателем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абдурахманов Ю. А. Рыбы пресных вод Азербайджана, Баку, 1962.
2. Воронин Н. Ф. Изменчивость окуня некоторых озер Белоруссии. Уч. зап. Бел. ун-та, Сер. биол. 1957. Вып. 33.
3. Гома Э. Б. Морфологическая характеристика окуневых рыб (судак, окунь, ерш) Невской губы Финского залива. Изв. Гос. НИОРХ. 1972. Т. 82.
4. Жуков П. И. Рыбы Белоруссии. Минск, 1965.
5. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л., 1987.

**ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ *DREISSENA POLYMORPHA*
(PALLAS)**

Приводятся многолетние данные по исследованию дрейссены полиморфы. Выделены признаки — фены окраски и рисунка раковины. Анализ частот встречаемости позволил на протяжении всего ареала дрейссены выделить группы популяций: Арало-Каспийскую, Понто-Каспийскую, Волжскую, Северо-Восточную и Балтийскую.

Полиморфизм — одно из наиболее универсальных явлений жизни: среди всех организмов как растительного, так и животного мира мы встречаем большое разнообразие форм одного и того же вида.

Чаще всего описывают полиморфизм по окраске, так как этот признак наиболее заметен: это различие в окраске оперения у птиц, различный рисунок на надкрыльничках жуков, разнообразие в окраске прыткой ящерицы [3, 16, 19, 20]. Полиморфизму как наземных, так и водных моллюсков посвящен ряд работ, где в качестве полиморфных признаков наряду с мерными принимается цвет раковины, наличие полос, их ширина [8, 12, 26, 28, 30, 33, 38, 40].

Дрейссена впервые была найдена на р. Урал и описана в 1769 г. Палласом, получив название «многовидной ракушки» (*Mytulus polymorphus*). Изменявшаяся ракушка ввела в заблуждение многих систематиков, которые в течение 10-летий присваивали ей новые родовые и видовые названия. В 1836 г. Дегэ свел синонимику всех видов к *Dreissena polymorpha* (Pallas) [1, с. 340]. Дрейссене до сих пор посвящается огромное количество публикаций. Достаточно сказать, что на период до 1978 г. этот список охватил около 2000 работ отечественных и зарубежных авторов [15]. Однако этот моллюск как объект для изучения полиморфизма естественных популяций подробно не исследовался. Об окраске раковины дрейссены упоминалось лишь в морфологических описаниях, где отмечались зигзагообразные,

концентрические полосы на светлокоричневом, оливковом, желтом фоне, темные или светлые ракушки без рисунка [1, 10, 23, 24, 28]. Были сделаны попытки использовать эти признаки для изучения морфологических групп дрейссены из 6 точек волжского бассейна [2, 36].

Настоящее исследование является результатом многолетних наблюдений разнообразия окраски и рисунка раковины при изучении внутривидовой и географической изменчивости дрейссены. Материал собирали с 1982 по 1987 гг. в 20-ти водоемах, расположенных на разных географических широтах (от 45 до 60° с. ш.), относящихся к бассейнам Дона, Волги и Камы (рис. 1). Объем каждой выборки составлял 100 экз. Дрейссену отбирали драгой, дночерпателем, тралом. Материал фиксировали 70%-ным спиртом. При обработке перед подсчетом и регистрацией признаков окраски и рисунка раковины проводили легкую механическую очистку поверхности раковины от инородных органических наложений и обрастаний глицериново-спиртовой смесью. Регистрировали следующие параметры и характер-

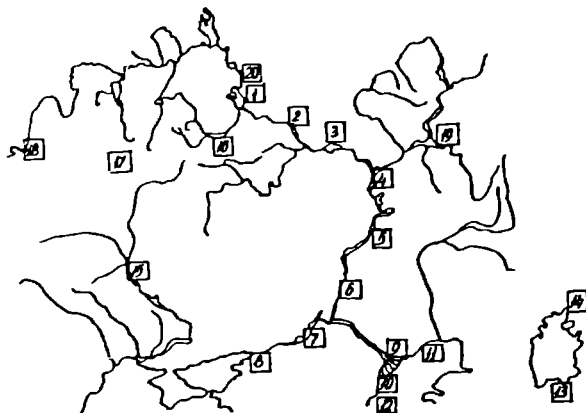


Рис. 1. Место отбора проб *Dreissena polymorpha* (P) в ареале.

1 — Рыбновское, 2 — Горьковское, 3 — Чебоксарское, 4 — Куйбышевское, 5 — Саратовское, 6 — Волгоградское, 7 — Цимлянское, 15 — Кременчугское, 16 — Ивановское, 19 — Нижнекамское водохранилище, 8 — Нижний Дон, 10 — Волго-Каспийский канал, 11 — Северо-Восточный Каспий, 12 — Завальевский, 13 — ст. Кара-Терек, 14 — ст. Камышлыбаш, 17 — ст. Луговое, 18 — Куршский залив, 20 — ст. Славянское

ные черты: общий фон окраски (темный или светлый), тип рисунка, т. е. общий вид полос, точек и линий, количество и направление изгибов и зубцов на полосах, ширину наиболее ярко выраженной полосы (как правило, третьей от конуса). Все накопленные данные детально описывали и систематизировали.

Нами выделено 5 признаков-морф, которые были обозначены заглавными буквами соответствующих латинских названий (рис. 2): DD — раковины со светлым фоном, без рисунка (*dilutus* — светлый), OO — раковины с темно-коричневым фоном, без рисунка (*obscurus* — темный), AA — раковины с дугообразными полосами (*arcuatus* — дугообразный), RR — раковины с радиальным рисунком (*radialis*), CC — «смешанный» тип — раковины с зигзагообразным рисунком (*sommixtus*). Первые 4 вариации (DD, OO, AA, RR) мы называли условно «общими», последнюю — «смешанным» типами.

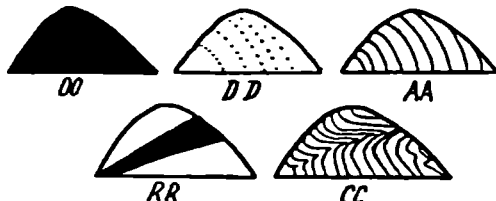


Рис. 2. Схема вариаций (фенов) рисунка на створках раковины дрейссены. Обозначения в тексте.

«Смешанный» тип — раковины с зигзагообразным рисунком (рис. 3) — имеет свои особенности. Среди них можно выделить рисунок с наличием крупного или мелко одного зубца, пильчатый рисунок. Зубец может быть направлен к вершине раковины или от нее. Имеются сдвоенные зубцы и т. д. Весь рисунок нами закодирован в виде формулы «CC±», где CC — «смешанный» тип рисунка, «+» — направленность зубца от вершины раковины, «-» — направленность зубца к вершине раковины, «х» — конфигурация рисунка полосы: «х» — узкая полоса, «х» — широкая полоса, «х» — полоса промежуточной ширины; de — наличие малого зубца (*dentatus*), De — наличие большого зубца, se — пильчатый рисунок (*serrulatus*), f — слабоизвилистый рисунок (*flexuosus*), F — сильноиз-

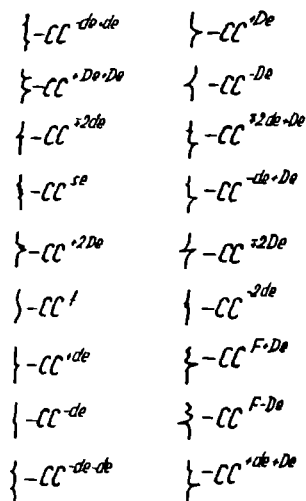


Рис. 3. Схема вариаций (фенов) рисунка «смешанного» типа на створках раковины дрейссены. Обозначения в тексте.

вилистый рисунок, 2de — двоянный зубец, de+ +de — зубцы, расположенные на расстоянии друг от друга.

Любая группа особей характеризуется определенным набором морф (фенов) и различие или сходство групп между собой будет означать изменение в частоте встречаемости того или иного фена. Признаки, используемые для изучения популяционной структуры вида, можно разделить на две группы по степени изученности их ген-детерминации. К группе признаков с малоизученной ген-детерминацией относятся большинство морфологических, традиционно считающихся полигенными. Другую группу составляют олиго- и моногенные, с хорошо известной ген-детерминацией, например,

полиморфные белки, идентифицируемые электрофорезом. Между тем, среди морфологических признаков возможно выделить моногенные, наследование которых подчиняется менделевским законам. На моллюске *Littorina squallida* показано, что ширина полосы на раковине относится к этим признакам [13]. Мы проверили это положение на характере полиморфизма дрейссены по ширине полосы на раковине. Можно выделить моллюсков с узкой (менее 0,5 мм), промежуточной (от 0,6 до 1 мм) и широкой (более 1 мм) полосами. Принималось, что моллюски с узкой полосой гомозиготны по аллелю «aa» гена, определяющего ширину полосы; моллюски с широкой полосой гомозиготны по аллелю «AA», а моллюски с промежуточной шириной полосы гетерозиготны — «Aa». Проверка по критерию χ^2 показала, что практически во всех изученных выборках имеется соответствие эмпирических и теоретических частот фенотипов (табл. 1).

Таблица I

Фактическое (над чертой) и теоретическое (под чертой)
ожидаемое распределение фенотипов по ширине полос
у дрейссены из разных водоемов

Водоем	Фенотипы			χ^2	Водоем	Фенотипы			χ^2
	AA	Aa	aa			AA	Aa	aa	
Рыбинское водохранилище	0.20	0.60	0.20	4.0	Сев.-Вост. Каспий	—	0.10	0.90	0.0
	0.25	0.50	0.25				0.10	0.90	
Горьковское водохранилище	0.27	0.56	0.17	1.5	Зап. Каспий	—	0.05	0.95	0.6
	0.30	0.50	0.20			0.01	0.09	0.90	
Чебоксарское водохранилище	0.20	0.45	0.35	0.7	Оз. Кара-Терень	0.03	0.29	0.68	0.0
	0.18	0.49	0.33			0.03	0.29	0.68	
Куйбышевское водохранилище	0.10	0.43	0.47	0.0	Иваньковское водохранилище	0.32	0.64	0.04	3.8
	0.10	0.43	0.47			0.41	0.54	0.05	
Саратовское водохранилище	0.25	0.55	0.20	1.0	Оз. Лукомское	0.16	0.35	0.49	5.0
	0.27	0.50	0.23			0.11	0.45	0.44	
Волгоградское водохранилище	0.20	0.54	0.26	0.6	Куршский залив	—	0.22	0.78	1.2
	0.22	0.50	0.28			0.01	0.20	0.79	
Цимлянское водохранилище	0.23	0.68	0.09	3.5	Нижнекасское водохранилище	0.35	0.45	0.28	0.7
	0.32	0.50	0.18			0.33	0.49	0.18	
Устье р. Дон	—	0.12	0.88	1.1	Оз. Сиверское	0.40	0.46	0.12	0.8
	0.01	0.11	0.88			0.42	0.46	0.12	
Дельта Волги	0.19	0.69	0.12	4.4					
	0.29	0.50	0.21						
Волго-Каспийский канал	0.15	0.34	0.51	5.3					
	0.10	0.44	0.46						

Примечание. Стандартное значение χ^2 (6.0—9.2—13.8).

Таким образом, ширина полосы на раковине является просто определяемым признаком, частоты вариаций которого в популяциях могут свидетельствовать об их генетическом сходстве или различии. Кроме того, известность генетической детерминации может позволить судить о динамических внутрипопуляционных процессах.

Используя выделенные нами признаки «общего» и «смешанного» типов, мы провели анализ выборки дрейссены из Рыбинского водохранилища с целью выяснения — существует ли какая-либо дифференциация отдельных групп дрейссены внутри одного водоема при отсутствии четких изоляционных барьеров? Просмотрено по 100 экз. с каждой станции (рис. 4). Было выделено 35 морф «смешанного» типа. По частоте встречаемости вычислены критерий идентичности, показатель сходства и показатель внутрипопуляционного разнообразия Л. А. Животовского [11], определена достоверность сходства и различия между выборками по критерию χ^2 (табл. 2).

Результаты показали, что по фенам «общего» типа

Таблица 2

Критерий идентичности (верхний угол) и показатели сходства (нижний угол) для выборки дрейссены из Рыбинского водохранилища

По 35 вариациям рисунка «смешанного» типа

Станция	I	II	III	IV	I	II	III	IV
I Горькая соль	X	116.8	70.8	95.6	X	34.6	42.2	0.8
II Р. Сутка (среднее течение)	0.530	X	122.4	75.0	0.891	X	0.8	34.6
III Р. Сутка (устье)	0.492	0.648	X	60.0	0.872	0.998	X	0.0
IV Переборы	0.770	0.725	0.666	X	0.998	0.891	1.0	X

По 3 вариациям рисунка «общего» типа

Примечание. Стандартное значение χ^2 в первой матрице (32—53—85) во второй — (6.0—9.2—13.8).

разница между выборками недостоверна. Выборки дрейссены по 35 фенам «смешанного» типа рисунка достоверно отличаются между собой по второму и третьему порогу. По всей вероятности, такое различие связано с тем, что долго живущие велигеры дрейссены обеспечивают существование интенсивных генных потоков, в результате чего даже на сплошном участке ареала могут формироваться достаточно устойчивые популяции и их группировки, причем они могут быть определены как биотопическими границами, так и специфическими для них соотношениями частот генов [5]. Показатели внутрипопуляционного разнообразия также неодинаковы (рис. 4). Большое внутрипопуляционное разнообразие на ст. Горькая Соль и ст. Переборы связано, очевидно, с тем, что эти участки более открыты для обмена генами, нежели станции на р. Сутке (рис. 4).

Dreissena polymorpha — один из немногих видов, которые и в настоящее время находятся на стадии расселения. Этот моллюск, являясь автохтоном Понтокаспия [1, 24], за 150—200 лет заполнил водоемы Европы, включая Британские острова (р. Темза и др.).

Возникновение в начале нашего века генетической теории естественного отбора и концепции популяционной биологии несколько изменило представление о географической изменчивости [5, 26, 32, 34, 36, 39, 41, 42]. Единицей измерения и отбора стала рассматриваться не особь, а группа особей — популяция со специфическим набором фенотипов. Однако не фенотипы подвержены географической изменчивости, а популяции с разным набором фенотипов. В ранних исследованиях при изучении географической изменчивости мы использовали пластические признаки с применением методов многомерной статистики: главных компонент, дивергенции по Кульбаку [6]. Как отмечалось и другими авторами [1, 2, 27], раковины из северо-востока Каспия наиболее узкие и сжатые с боков, по мере продвижения к северу в пресные воды становятся толстостенными и широкими. Популяция дрейссены Северо-Восточного Каспия, по мнению Б. М. Логвиненко [17], имеет много переходных форм между речной и северо-каспийской. Крайние формы в настоящее время рассматриваются как подвиды *Dr. polymorpha polymorpha* и *Dr. p. andrusovi* [27] подвид *Dr. p. andrusovi* обитает в водах Сев. Каспия при широком диапазоне солености от 3 до 13‰. По мере приближения к устью Волги *Dr. p. andrusovi* постепенно замещается другим подвидом *Dr. p. polymorpha*.

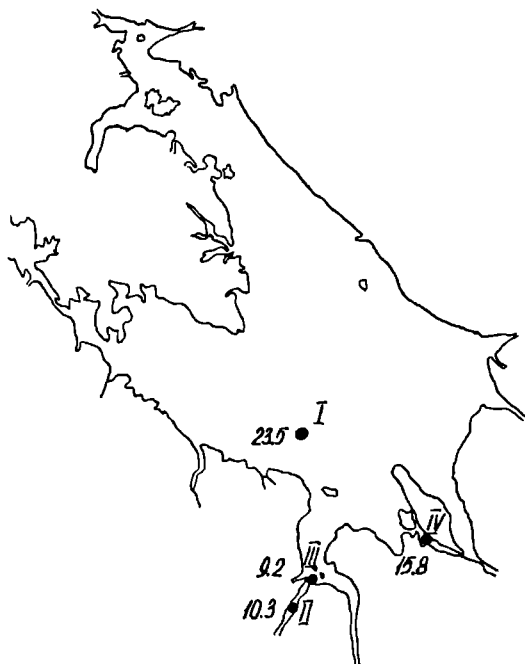


Рис. 4. Место отбора проб дрейссены в Рыбинском водохранилище. I — ст. Горькая соль (Главный плес), II, III — р. Сутка (среднее течение и устье), IV — ст. Переборы (Волжский плес); арабские цифры — показатель внутрипопуляционного разнообразия [по: 11].

Кроме морфометрического, мы провели анализ изменчивости дрейссены в ареале по ширине полосы и цветности раковины. Дендрограммы, построенные по показателям сходства Л. А. Животовского [11] (рис. 5, 6), показывают идентичные картины: все популяции делятся на две ветви — южную и северную. Для дрейссены южных водоемов присуща светлая окраска раковины и узкие полосы, по мере

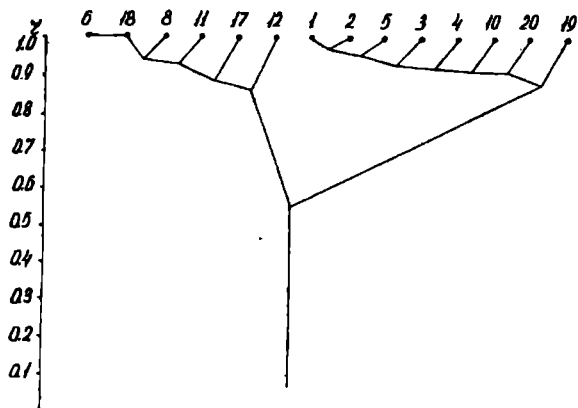


Рис. 5. Дендрограмма сходства по окраске раковины дрейсены [по: 11].
По оси ординат — показатель Л. А. Животовского [γ], остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

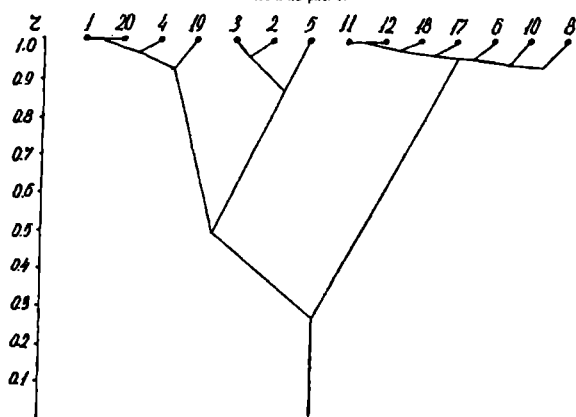


Рис. 6. Дендрограмма сходства по ширине полосы на раковине дрейсены.
Обозначения те же, что и на рис. 1, 5.

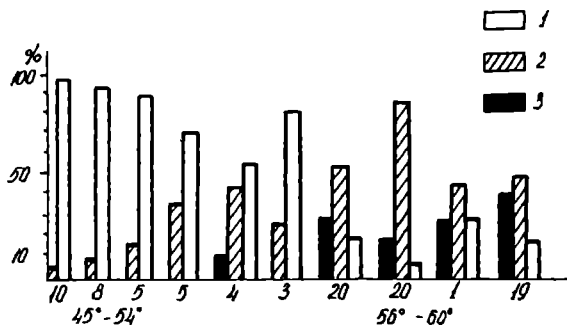


Рис. 7. Изменение частот встречаемости морф окраски раковины в популяциях *Dreissena polymorpha*.

1 — светлый фон с рисунком, 2 — темный фон с рисунком, 3 — черный фон. По оси ординат — частота встречаемости, по оси абсцисс: сверху — №№ водоемов см. рис. 1, снизу — градусы с. ш.

расселения в северные водоемы окраска приобретает темные тона и более широкую полосу (рис. 7). Дрейссена из Белоруссии и Куршского залива тоже попала в плеяду популяций южных водоемов. Такое сходство связано, по-видимому, с историей расселения этого моллюска.

Последним этапом исследования географической изменчивости дрейссены было использование пяти основных вариаций рисунка и цветности раковины, всецело удовлетворяющих требованиям к оперативным признакам (феном) — несомненность индивидуальных различий, простота, доступность и отсутствие дальнейших вариаций при увеличении объема выборки [14, 31, 37]. Во всех выборках подсчитывались частоты фенотипов «общего» и «смешанного» типов (табл. 3). Совершенно очевидно, что в выборках из Каспийского моря и Приаралья встречаются все фены «общего» типа: раковины светлые без рисунка, темнокоричневые без рисунка, светлые, с дугообразной полосой, раковины с радиальным лучом, и их суммарная частота преобладает над частотой ракушек с зигзагообразным рисунком.

Еще Н. И. Андрусов [1] писал, что отличие каспийских форм от речных состоит главным образом в окраске раковины. У каспийских форм *Dreissena polymorpha* (по

Таблица 3

Частоты встречаемости фенов окраски раковин дрейсены по ареалу

Водоем	DD	ОО	АА	RR	СС
Водохранилища					
Рыбинское	—	0.09	—	—	0.91
Горьковское	—	—	0.31	—	0.69
Чебоксарское	—	0.15	0.11	—	0.74
Куйбышевское	—	0.27	0.12	—	0.61
Саратовское	—	0.09	0.06	—	0.85
Волгоградское	—	0.02	0.21	—	0.77
Цимлянское	—	—	0.12	—	0.88
Кременчугское	—	—	0.12	—	0.88
Иваньковское	—	—	0.03	—	0.97
Нижекамское	—	0.43	0.02	—	0.55
Устье р. Дон	0.01	0.05	0.18	—	0.76
Дельта Волги	—	—	0.24	—	0.76
Волго-Каспийский канал	0.04	0.05	0.11	—	0.80
Сев.-Вост. Каспий	0.09	0.06	0.38	0.19	0.28
Зап. Каспий	0.06	0.01	0.63	0.10	0.20
Оз. Кара-Терень	0.04	0.07	0.36	0.21	0.42
Оз. Камышлыбаш	0.03	0.08	0.55	0.17	0.17
Оз. Лукомское	—	—	0.01	—	0.99
Куршский залив	—	—	0.04	—	0.96
Оз. Сиверское	—	0.26	0.13	—	0.61

его описаниям) зигзагообразный рисунок почти никогда не наблюдается, лишь на 1-ом году жизни этот рисунок иногда встречается у молодых особей. Обычно экземпляры из Каспия однообразного желтого цвета или чаще с концентрическими параллельными следами нарастания, бурыми полосами. Во всех остальных выборках по ареалу в основном встречаются раковины с зигзагообразным рисунком. Более того, все фены «общего» типа (хотя и с крайне низкой частотой) встречаются только в прилежащих к Каспию районах дельты Волги и Нижнего Дона. Во всех остальных районах ареала происходит не только снижение частот фенов «общего» типа, но и установлено полное отсутствие некоторых из них, в частности, светлых раковин без рисунка и раковин с радиальным лучом.

Анализ распределения частот фенов по индексу сходства Нэя [22] позволяет достаточно четко выделить 5 групп популяции (рис. 8): Арало-Каспийскую (А-К), включающую выборки из озер Камышлыбаш и Кара-Терень, Западного и Восточного Каспия; Понто-Каспийскую (ПК) — выборки из Нижней Волги, Цимлянского и Кременчугского водохранилищ, устья р. Дон; Волжскую (В) — выборки из Куйбы-

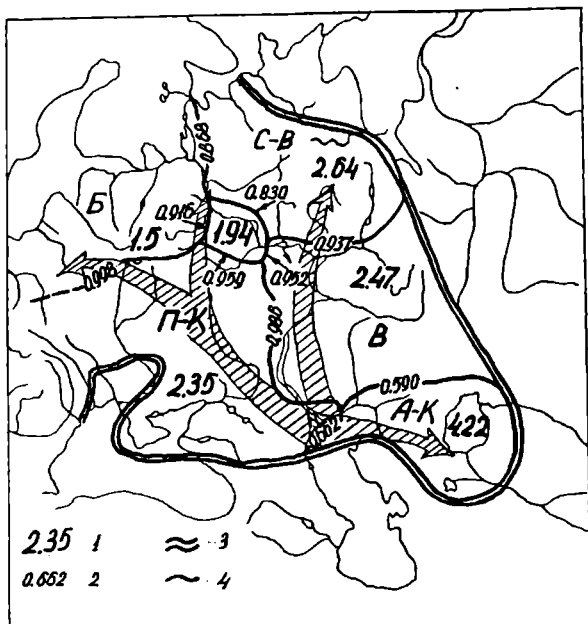


Рис. 8. Карта-схема географического районирования *Dreissena polymorpha* по изменчивости рисунка раковины на пути ее расселения.

1 — показатель внутривидового разнообразия Л. А. Животовского [11], 2 — показатель сводства М. Нэй [22], 3 — граница ареала, 4 — граница между группами популяций. Стрелки — распространение дрейссены. Остальные обозначения в тексте.

шевского, Чебоксарского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ; Северовосточную (СВ) — выборки из Нижнекамского водохранилища и оз. Сиверского;

Балтийскую (Б) — выборки из Рыбинского и Ивановского водохранилищ, оз. Лукомского (Белоруссия) и Куршского залива. Популяция Горьковского водохранилища занимает промежуточное положение среди выделенных групп.

Показатели сходства Нэя на границах между выделенными нами группами показывают, что дрейсена из Волжского и Понто-Каспийского регионов резко отличается от аборигенной арало-каспийской формы ($r=0.530$ и $r=0.688$ соответственно). Однако Понто-Каспийская группа стоит ближе к Арало-Каспийской, что лишний раз подтверждает историческую общность Черноморского, Азовского и Каспийского бассейнов [29]. Заселение Балтийского бассейна дрейсеной до сих пор вызывает споры. По А. С. Скоринову [27] географический путь этого «странствующего» моллюска шел через Мариинскую систему от бассейна Шексны к Онежскому озеру или через Тихвинский канал (от бассейна Мологи к Ладожскому озеру). Однако в Ладожском и Онежском озерах дрейсена отсутствует. И. Ф. Овчинников [23] и Н. К. Дексбах [7] указывает на возможность переселения дрейсены в Западную Европу из бассейна Днепра по каналу Огинского, соединяющему приток р. Припять с притоком р. Неман, по которым шли плоты и барки. В бассейн Балтийского моря дрейсена проникла не раньше прорытия системы каналов, соединяющих главные реки Черного, Балтийского и Каспийского морей [7, 9, 23]. Если следовать этому объяснению, то вполне разъяснимо сходство дрейсены Балтийского и Понто-Каспийского бассейнов ($r=0.998$).

Однако антропогенное вмешательство не является единственным средством распространения дрейсены. Палеонтологические данные неопровержимо доказывают, что дрейсена еще в доисторическое время была в Средней и Верхней Волге и даже в водоемах Западной Европы. Раковины были найдены в отложениях последней ледниковой и межледниковой эпох в Волге у г. Рыбинска [21], в Белоруссии близ истоков р. Березины [23], и, наконец, в районе г. Клайпеды, т. е. в бассейне Балтийского моря, где дрейсена появилась интерглатциально, но впоследствии исчезла, затем была вторично занесена после 1800 г. судами из русских рек [18].

Присутствие *D. polymorpha* в ископаемом состоянии во всех перечисленных районах служит доказательством тому, что распространение этого моллюска по рекам происходило еще в доисторическое время. После нашествия ледника и последующего его таяния в голоцене верховья рек соединились и началось новое движение дрейсены по заселению утраченных ареалов. Л. Г. Берг [4], подробно рассматривая и перечисляя ныне существующие связи бассейнов (Западной Двины и Днепра, Зап. Двины и Волги, Волги и Дона, Сев. Двины и рек Балтийского моря), указывает, что не-

посредственно после конца оледенения такие связи были развиты гораздо сильнее [4].

Опираясь на исторические процессы, мы можем объяснить существующие ныне взаимосвязи между выделенными нами группами популяций. Ареалы этих групп во многом совпадают с зоогеографическим делением данной территории, установленным Я. И. Старобогатовым [29] для малакофауны.

Учитывая представления о Каспии как центре возникновения данного вида, становится понятным богатство фенотипов в этом районе, о чем свидетельствует показатель популяционного разнообразия Л. А. Животовского [11] (рис. 7). По мере удаления от центра радиации дрейссены этот показатель уменьшается.

Из всего вышеизложенного по географической изменчивости дрейссены следует, что: рассмотренные нами выборки отличаются от группы аборигенной дрейссены Арало-Каспийского района, соседние группы обычно имеют сходный фенотип, все группы практически имеют набор одних и тех же фенотипов, встречающихся с различной частотой. Исключением является Арало-Каспийская группа, маркированная фенотипом RR, не найденным в других группах. Полиморфизм убывает по мере приближения к границе ареала [41]. Вопрос о степени полиморфности популяции или групп популяций непосредственно связан с выяснением роли популяционных различий в процессе видовой дифференциации. Выделенные нами группы соответствуют положению о внутривидовой дифференциации в рамках популяционной концепции вида: отдельные популяции и субпопуляции объединены в макропопуляционные группы, характеризующиеся единством тенденций изменчивости; такие макрогруппы приурочены к конкретному зоогеографическому подразделению, обусловленному неоднородностью территорий вида в колеблющихся условиях среды и согласованы с историей расселения вида [41].

Все перечисленные положения позволяют сделать вывод, что дифференцированные нами группы популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas): Арало-Каспийская, Понто-Каспийская, Волжская, Северо-Восточная и Балтийская, могут быть представлены как географические расы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрусов Н. Н. Ископаемые и живущие *Dreissenidae* Евразии // Тр. Спб. общ. естествоисп. От. геол. и минерал. 1897. Т. 25.

2. Антонов П. И., Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологическая и эколого-морфологическая изменчивость волжских популяций *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas)//Вид и его продуктивность в ареале. М., 1983.
3. Баранов А. С. Выделение фенотипов по окраске у рептилий (на примере прыткой ящерицы)//Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978.
4. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1949. Ч. 3.
5. Береговой В. Е., Новожилов Ю. И. Элементарные популяции у полиморфных видов и их границы//Экологические адаптации животных. М., 1967.
6. Биочино Г. И. Применение методов многомерной статистики и фенетики для изучения географической изменчивости *Dreissena polymorpha* (Pallas)//ИЗВВ АН СССР. 1984. 12 с. Деп. в ВИНТИ. 28. 05. 1984. № 3494-84 деп.
7. Дексбах Н. К. Распространение *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca) в Европейской части СССР и факторы, обуславливающие ее распространение//Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. М., 1935. Т. 44, вып. 4.
8. Жадин В. И. Изменчивость *Limnaea stagnalis* в водоемах окрестностей г. Мурома//Русск. гидробиол. журн. 1923. Т. 2 № 5.
9. Жадин В. И. Странствующая ракушка дрейссена//Природа. 1946. № 5.
10. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л., 1952.
11. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам//Фенетика популяций. М., 1982.
12. Иванькова А. Ф. Сравнение популяций кустарниковой улитки *Gradybaena fruticosa* по полиморфным признакам//Фенетика популяций: Матер. III Всес. совещ. по фенетике. М., 1985.
13. Калабушкин Б. А. Генетическая изменчивость в современной и среднеголоценовой популяции *Littorina squalida*//Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. № 3.
14. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978.
15. Лиманова Н. А. Дрейссена (*Dreissenidae*, *Lamellibranchiata*)//Библ. указатель отечественной и зарубежной литературы. М., 1978.
16. Лихацкий Ю. П. Использование фенетического подхода в биомониторинге природных популяций воробьиных птиц (на примере родов *Parus*, *Muscicapa*, *Sturnus*): Автореф. дисс. канд. биол. наук. М., 1986.
17. Логвиненко Б. М. Об изменениях в фауне каспийских моллюсков рода *Dreissena* после вселения *Mytilaster lineatus* (Gmelin)// Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1965. № 4.
18. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л., 1960.
19. Новожилов Ю. И. Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма//Исследование продуктивности вида в ареале. Вильнюс. 1975.
20. Новожилов Ю. И. Полиморфизм и его эволюционное значение//Природа. 1983. № 3.
21. Новский В. А. Находка *Dreissena polymorpha* (Pallas) в четвер-

тичных слоях Рыбинского района Ярославской области//Бюл. Ин-та биол. водохр. М.: Л., 1960. № 8—9.

22. Нэй М. Генетические расстояния и молекулярная таксономия//Тр. 14 Междунар. генетич. конгр. Вопросы общ. генетики. М., 1981.

23. Овчинников Н. Ф. Современное распространение *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca) в БССР//Тр. ЗИН АН СССР. 1933. Т. 1, вып. 3—4.

24. Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. Спб., 1770—1773. Ч. 1—3.

25. Сергеевский С. О. Фенотипическая структура континуальных популяций//Фенетика популяций. М., 1982.

26. Сергеевский С. О. Популяционная фенетика полиморфного литорального моллюска *Littorina obtusa* (L.) (Gastropoda Prosobranchia) в Белом море: Автореф. дис....канд. биол. наук. Л., 1984.

27. Скориков А. С. Современное распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas) в России: Зоогеографический очерк. Саратов, 1903.

28. Сласский Н. Н. Изменчивость *Dreissena polymorpha* в Северном Каспии и кормовое значение ее вариантов для рыбы//Тр. Волго-Касп. науч. рыбохоз. ст. 1948. Т. 10.

29. Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л., 1970.

30. Терентьев П. В. Изменчивость раковины *Limnaea* (Limnaea) stagnalis L. из окрестностей Г. Чердыни//Русск. гидробиол. журн. 1928.

31. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология//Природа. 1973. № 5.

32. Турутина Л. В., Подмарев В. И. Территориальное распределение фенотипов и выделение генетико-пространственных группировок в популяции прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.)//Физиологическая и популяционная экология животных. Л., 1978. Вып. 517.

33. Хохуткин И. М. Внутрипопуляционная изменчивость полиморфной структуры наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Mull.)//Экология. 1983. № 1.

34. Хохуткин И. М. Структура видов и высших таксонов как единая система (опыт фенетического анализа у наземных моллюсков)//Усп. совр. биол. 1983. Т. 96. № 2.

35. Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Полиморфизм и маркирующая окраска популяций наземных моллюсков//Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 6.

36. Шкорбатов Г. Л. Внутривидовая дифференциация и целостность вида как системы//Система интеграции вида. Вильнюс, 1986.

37. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М., 1985.

38. Berry R. J. Polymorphic shell banding in dog-whelk *Nucella lapillus* (Mollusca)//J. Zool. 1983. Vol. 100. N 4.

39. Cain A. I., Sheppard P. M. Selection in the polymorphic landsnail of *Cepaea nemoralis*//Heredity. 50. Vol. 40.

40. (Mayer E.) Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974.

41. Lanotte M. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*//Biol. 1960. Vol. 24.

42. Sheppard P. M. Natural selection in two colonies of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*//Heredity. 1952. Vol. 7. № 6.

А. В. КОЖАРА

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова
АН СССР***ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГОМОЛОГИЧНЫХ СТРУКТУР
ЖИВОТНЫХ И ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ
ДЛЯ ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА
ПОПУЛЯЦИЙ**

Предлагается методика одновременной оценки стабильности морфогенеза и генетической гетерогенности в популяциях животных по изменчивости гомологичных структур фенотипа. Особое внимание обращается на сопоставимость данных по разным популяциям и на объединение данных, полученных по разным признакам.

Иерархическая организация вида как надорганизменной системы дает возможность изучать внутривидовую изменчивость на нескольких уровнях [15]. Важнейшими из них являются межпопуляционный, межиндивидуальный и внутрииндивидуальный. На каждом уровне реализуются специфические закономерности изменчивости, отражающие как историю эволюции вида и его субъединиц, так и различные аспекты их нынешнего состояния. Исходным для понимания системы интеграции вида и ее становления является целостный анализ онтогенезов в каждой популяции: их разнокачественности, устойчивости и преемственности. В этой связи нас будут интересовать прежде всего два последних уровня изменчивости: уровень различий между особями и различий между гомологичными структурами в пределах каждого организма. К гомологичным структурам относятся части тела, связанные между собой различными отношениями симметрии (зеркальной у насекомых, хордовых и т. д., поворотной у иглокожих), либо многократно повторяющиеся (гомодинамные), как, например, позвонки и ребра у позвоночных, или сегменты у полных, многоножек и насекомых [6].

С помощью несложной процедуры изменчивость таких структур может быть разложена на два независимых компонента, знание которых чрезвычайно важно для оценки и прогнозирования состояния популяций: случайную и факториальную дисперсию [8]. Общеизвестно, что измен-

чивость в целом, выражаемая общей фенотипической дисперсией или коэффициентом вариации, связана с историей популяции и ее состоянием в данный момент, однако эта связь не поддается содержательной интерпретации ввиду наличия независимых (априорно) источников изменчивости: различий генотипов, условий развития и всевозможных неучтенных факторов, обычно объединяемых под общим названием «онтогенетического шума» [13]. В дисперсионном анализе, где градациями дисперсионного комплекса являются особи, а повторностями — гомологичные структуры каждой из них, случайная дисперсия (σ^2) представляет остаточный член, выражающий величину онтогенетического шума. В настоящее время принято считать [5, 15], что случайная дисперсия является обобщенной мерой гомеореа — стабильности индивидуального развития группы организмов, т. е. способности каждого из них придерживаться траектории развития, определяемой генотипом и условиями среды. Установлено, что величина σ^2 зависит как от генетической сбалансированности популяций, так и от близости условий развития особей (и даже их родителей) к оптимуму. Соответственно, можно назвать целый ряд стандартных эколого-генетических ситуаций, в которых происходит возрастание случайной изменчивости: нарушение генетической коадаптации при межпопуляционных контактах, инбредная депрессия при сокращении численности популяций, резкий сдвиг частот генотипов в результате катстрофического отбора, интродукция в новые места обитания, нахождение популяций на географической и экологической периферии ареала, разнообразные формы антропогенных воздействий: загрязнение среды, зарегулирование стока рек, рекреация и т. д. [4, 5, 11, 16]. Факториальная дисперсия (см. ниже) отражает разнокачественность онтогенезов, т. е. совместный вклад генотипических и модификационных различий между особями [2]. Хотя разделить последние и не представляется возможным на материале природных популяций, удаление случайного компонента приближает нас к оценке генетического разнообразия. Наиболее интересны случаи, когда влияние условий развития на исследуемые признаки незначительно, т. е. факториальная дисперсия отражает почти целиком различия генотипов. Тестом на выявление таких признаков может служить сравнение их средних значений в ряду генераций, составляющих единовременно взятую выборку (для рыб желательна нерестовую). Если дисперсия этих средних ($D_{\text{факт.}}$) не пре-

вышает значимо по критерию Фишера дисперсии средних в наугад взятых фрагментах разновозрастной выборки ($D_{\text{теор.}}$), то такие признаки можно считать слабо модифицируемыми. $D_{\text{теор.}}$ определяется так: $D_{\text{теор.}} \approx \frac{\sigma^2}{n}$, где σ^2 — дисперсия признака в разновозрастной выборке, n — среднее число особей в генерации при условии, что численности особей в разных генерациях близки. Данный тест основан на несхождении условий развития в разные годы и применением главным образом к тем группам животных, у которых отсутствуют приспособления для частичной изоляции потомства от среды.

Перейдем к оценке компонентов общей фенотипической дисперсии. Отметим сразу, что дисперсионный анализ по схеме, описанной выше, дает возможность адекватно оценить лишь случайную, но не факториальную дисперсию. Докажем это. Пусть имеется группа изогенных организмов, выращенных в одинаковых условиях. Факториальная дисперсия (S_A^2) билатерального признака представляет собой дисперсию полусуммы его значений у каждой особи. В силу принципа автономности случайной изменчивости сторон тела [1] каждая из таких полусумм не обязательно совпадает с групповым средним, так как совпадение требует полной согласованности случайных отклонений справа и слева. Это означает, что $S_A^2 \neq 0$, хотя по условию генотипическая и модификационная изменчивость отсутствуют. Тем самым в реальной выборке S_A^2 отражала бы, помимо различий генотипов и условий развития, еще и часть онтогенетического шума, присущего данной популяции. Как показано нами [8, 10], этого недостатка лишена факториальная дисперсия (σ_f^2), находящаяся простым вычитанием случайной дисперсии σ_s^2 из общей (σ^2): $\sigma_f^2 = \frac{\sum (a_s - a_l)^2}{2(n-1)}$ (1).

где a_s , a_l — значения признака слева и справа;

$$\sigma_f^2 = \sigma^2 - \sigma_s^2 \quad (2),$$

где σ^2 рассчитывается по всем $2n$ билатеральным структурам.

Таким образом, отличие S_A^2 от σ_f^2 состоит в том, что первая рассчитывается по фактору «особь как целое», а вторая — по фактору «генотип и среда», что, как мы видели, отнюдь не одно и то же.

Подход, близкий к изложенному, описан нами в более ранней работе [7], однако несмотря на сходство математических приемов, вышесказанная интерпретация компонентов фенотипической изменчивости представляется более объективной и содержательной.

Приведенные формулы основаны на допущении ненаправленности асимметрии. Это означает, что

$$M_{as} = \frac{\sum (a_s - a_d)}{n} \approx 0,$$

причем значимость отличий M_{as} от нуля оценивается по t-критерию Стьюдента. В противном случае формула (1) принимает вид

$$\sigma_s^2 = \frac{\sum (a_s - a_d - M_{as})^2}{2(n-1)} \quad (3),$$

а формула (2):

$$\sigma_f^2 = \frac{(n-1)\sigma^2(s) + (n-1)\sigma^2(d)}{2n-1} - \sigma_s^2 \quad (4),$$

где $\sigma^2(d)$ и $\sigma^2(s)$ — общие фенотипические дисперсии, вычисленные отдельно для правой и левой сторон.

Итак, мы располагаем данными по структуре изменчивости некоторого набора признаков. Для каждого признака известна общая дисперсия σ^2 и ее компоненты σ_s^2 и σ_f^2 . Однако прежде чем эти данные могут быть использованы в целях мониторинга популяций, необходимо исключить естественную связь, существующую между дисперсиями и величиной признаков, т. е. их средними значениями. В большинстве случаев эта связь нелинейна [15], поэтому устранить ее введением полного и частных коэффициентов вариации $cV = \frac{\sigma}{M}$, $cV_s = \frac{\sigma_s}{M}$, $cV_f = \frac{\sigma_f}{M}$ невозможно.

Если сравниваемые выборки мало различаются по средним значениям признаков, то сопоставление их дисперсий будет состоятельным. В противном случае, когда средние различаются значительно, следует прибегнуть к специальной коррекции. Если регрессию σ^2 , σ_s^2 , σ_f^2 по M можно считать линейной, то коррекция достигается поворотом осей координат в положительном направлении на угол $\theta = \arctg b$, где b — коэффициент регрессии (рис. 1). Переход от старых координат (x, y) к новым (x_1, y_1) осуществляется по известным формулам:

$$\begin{aligned} M_1 &= M \cos \theta + \sigma^2 \sin \theta \\ \sigma_1^2 &= M \sin \theta + \sigma^2 \cos \theta \end{aligned} \quad (5).$$

Очевидно, что если регрессионная зависимость удовлетворительно аппроксимируется степенным многочленом или экспонентой, то мы всегда можем прийти к линейному случаю, прологарифмировав значения «х» и «у», а затем после преобразования координат перейдя от логарифмов к исходным величинам. Надо учесть, что достоверность

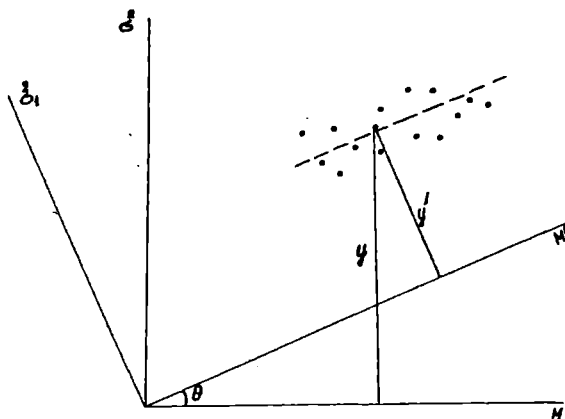


Схема коррекции влияния выборочных средних на дисперсии признаков.

аппроксимации зависит от числа изученных выборок. Как правило, при сравнении популяций одного вида аллометрический сигнал (направленные различия дисперсии, связанные с различиями средних) оказывается относительно слабым на фоне ненаправленных различий, обусловленных иными причинами, поэтому для исключения первых требуется анализ достаточно большого числа выборок. Ввиду того, что коэффициенты регрессии σ^2 , σ_1^2 и σ_1^2 по M могут различаться, равенство $\sigma^2 = \sigma_1^2 + \sigma_1^2$ после коррекции в общем случае не выполняется, хотя оба компонента полностью сохраняют свой биологический смысл. Для удобства сохраним за скорректированными дисперсиями прежние обозначения.

Следующим (и самым важным) вопросом, который необходимо рассмотреть, является вопрос о согласованности значений случайной и факториальной дисперсии разных признаков, по наличию которой можно судить об общеорганизменном уровне гомеостаза. Уместно заметить, что, если таковая отсутствует, то все исследование вообще лишено смысла, так как а priori мы не в состоянии отдать предпочтение какому-то одному признаку из имеющихся в наличии. Поэтому, если различия средних на

предыдущем этапе не слишком велики, лучше провести проверку согласованности изменчивости признаков до коррекции дисперсий, чтобы не тратить впустую время.

Для проверки согласованности признаков в ряду m выборок используется W -статистика Кендалла [14]:

$$W = \frac{12 \sum (R - R_i)}{n^2(m^2 - m)} \quad (6),$$

где R_i — сумма рангов i -й выборки по всем признакам,

$$R = \frac{\sum R_i}{m}.$$

Если средние значения признаков скоррелированы между собой, то, в общем случае, W до устранения влияния средних будет выше, чем W после него. Достоверность коэффициента согласия W оценивается по статистике χ^2 , с которой он связан простым соотношением:

$$\chi^2 = n(m-1)W, \quad v = n-1 \quad (7).$$

Если установлено удовлетворительное согласие признаков по σ_a^2 и σ_b^2 , то обобщенный показатель изменчивости имеет смысл. Таким показателем может служить, в частности, обобщенная дисперсия Животовского: [3]

$$S^2 = \sqrt{\text{Det}(\sigma_{ij}^2)} \quad (8),$$

где n — число признаков, а $\text{Det}(\sigma_{ij}^2)$ — определитель матрицы вариации-ковариации в данной выборке [3]. Для оценки обобщенной случайной дисперсии подставим в (8) вместо ковариаций пар признаков ковариации их различий между сторонами тела $\Delta = a_s - a_d$. Очевидно, что для любых пар билатеральных признаков $\text{cov}(\Delta_1, \Delta_2) = 0$ так как Δ_1 и Δ_2 с разными знаками сочетаются случайным образом. Матрица вариации-ковариации Δ_{ij} является поэтому диагональной, следовательно,

$$S_s^2 = \sqrt{\prod_{i=1}^n (\sigma_i^2)},$$

т. е. обобщенная случайная дисперсия равна среднему геометрическому частных случайных дисперсий. Отсюда

$$S_i^2 = S^2 - S_s^2 \quad (10).$$

Преимущество S^2 состоит в том, что этот показатель учитывает скоррелированность признаков и тем самым позволяет избежать завышения общей дисперсии, а, следовательно, и факториальной дисперсии. Однако расчет этого показателя трудоемок, и, если исследуемые признаки слабо скоррелированы на внутрипопуляционном уровне, удобнее обратиться

ся к другим обобщенным показателям, например, к сумме дисперсий или их среднему арифметическому. Очевидно, что суммы дисперсий нескольких признаков также можно сравнивать по критерию Фишера, однако если уровни изменчивости признаков различны, число степеней свободы v при этом будет меньше $\sum v_i = pv_i$ (v_i — число степеней свободы по каждому признаку, p — число признаков). Чтобы v равнялось pv , необходимо, чтобы распределения признаков в генеральной совокупности не слишком отличались от нормального и имели одинаковую дисперсию. Для этого вновь придется обратиться к данным выборки выборок. Для каждого признака в ряду выборок вычисляется средняя дисперсия σ_i^2 , после чего все средние дисперсии приводятся к одному значению, например, наибольшей из них, путем домножения на коэффициенты $k_i = \frac{\sigma_{\max}^2}{\sigma_i^2}$. Далее на эти же коэффициенты следует умножить дисперсии i -го признака в каждой выборке, после чего исправленные дисперсии можно суммировать.

В качестве обобщенного показателя изменчивости может быть использована также сумма рангов выборки по дисперсиям всех признаков, что требует, опять-таки, достаточного количества выборок для ранжирования. Этот показатель удобен тем, что используется уже при вычислении коэффициента Кендалла (R_k в формуле (6)). Статистический аппарат для оценивания различий рангов описывается во многих пособиях, например, [12].

Известно, что фенотипы, в разной мере удаленные от среднего, селективно неравноценны: особи с необычными значениями признаков имеют меньше шансов дожить до старости, чем «нормальные» особи. Следствием этого должно являться, в общем случае, снижение одного или обоих компонентов общей дисперсии в старших возрастных группах по сравнению с младшими [9]. Дисперсии могут иногда снижаться значительно, и это требует от исследователя учета возрастного состава сравниваемых выборок. Наиболее желательно сравнивать возрастную динамику дисперсий признаков в разных популяциях, т. е. каждую генерацию в одной популяции сравнивать по величине дисперсий с такой же генерацией в другой популяции. Если имеющегося материала для этого недостаточно, надо обеспечить хотя бы сходный возрастной состав выборок.

Интерпретация данных по структуре изменчивости гомодинамных или билатеральных признаков составляет отдельную весьма сложную задачу. Приведем, тем не менее, не-

сколько примеров такой интерпретации, выбрав в качестве объектов рыб и других гидробионтов [8].

1. σ_1^2 и σ_2^2 низкие. Популяция, слабо генетически гетерогенная, обитающая в благоприятных условиях. Пример — небольшая озеро севера Европейской части СССР.

2. σ_1^2 низка, σ_2^2 высока. Популяция, вероятнее всего, сильно генетически гетерогенная, обитающая в благоприятных условиях. Пример — большинство экологически чистых рек.

3. σ_1^2 высока, σ_2^2 низка. Слабо генетически гетерогенная популяция. Возможно, что высокая случайная изменчивость связана со снижением эффективной численности и последующей инбредной депрессией. Не исключено также изначально низкое генетическое разнообразие при неблагоприятных условиях обитания. Пример — вселение группы основателей в водоем с непривычными условиями обитания.

4. σ_1^2 и σ_2^2 высоки. Высоко генетически гетерогенная популяция. Снижение стабильности развития происходит либо в результате нарушения генетической коадаптации (зоны интерградации внутривидовых группировок), либо в результате неблагоприятных воздействий (загрязнение среды и др.).

Необходимо подчеркнуть, что приведенные примеры интерпретации не исключают альтернативных объяснений, например, снижения факторальной дисперсии в результате селективной элиминации. Правильно истолковать морфологические данные можно только с привлечением дополнительных популяционных характеристик: показателей популяционной динамики, физиологических и экологических данных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астауров Б. Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма//Наследственность и развитие. М., 1974.
2. Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций по количественным признакам//Экология. 1983. № 1.
3. Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М., 1984.
4. Захаров В. М. Ассиметрия морфологических структур животных как показатель незначительных изменений состояний среды//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1981. Т. 4.
5. Захаров В. М. Ассиметрия животных. М., 1987.

6. Касинов В. Б. Биологическая изомерия. Л., 1973.
7. Кожара А. В. Структура показателя флуктуирующей асимметрии и его пригодность для популяционных исследований//Биол. науки. 1985. № 6.
8. Кожара А. В. Оценка состояния популяций промысловых карповых рыб с помощью показателей стабильности морфогенеза: Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1987.
9. Кожара А. В. Адаптивная стратегия изменчивости и возрастная обусловленность гомеореа развития у некоторых карповых рыб//Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 1.
10. Кожара А. В., Мироновский А. Н. Структура вида, изменчивость и некоторые аспекты микрофилогенеза леща *Abramis brama* (L.)//Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 3.
11. Graham J. H., Felley J. D. Genomic coadaptation and developmental stability within introgressed populations of *Enneacanthus gloriosus* and *E. obesus* (Pisces, Centrarchidae)//*Evolution*, 1985.
12. (Kendall M.) Кендалл М., Стюарт А. Статистические выводы и связи., М., 1973. Т. 2.
13. Mather K. Genetical control of stability in development//*Heredity*. 1953. Vol. 7, N. 3.
14. Siegel S. Nonparametric statistics for the behavioral sciences McGraw-Hill Publications. N. Y., 1956.
15. (Soule M.) Суле М. Аллометрическая изменчивость — теория и следствие//Ж. общ. биол. 1984. Т. 45. № 1.
16. Valentine D. W., Soule M., Samallov P. Asymmetry analysis in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress//*Fish. Bull.* 1972. Vol. 71.

Ю. Г. ИЗЮМОВ, А. Н. КАСЬЯНОВ, А. Н. МИРОНОВСКИЙ,
О. Г. ВАНЮШИНА (ГЕРАСИМЕНКО)

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР

ФОРМИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ФЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВИДА *RUTILUS RUTILUS* (L.) В ДЕЛЬТЕ ВОЛГИ

Выборки из нагульных стад воблы и плотвы хорошо различаются по числу лучей в спинном плавнике и позвонков. При нересте происходит смешение стад и гибридизация. В реке происходит отбор против гибридов, сходных с воблой, в море — против гибридов, сходных с плотвой.

В Волго-Каспийском районе, охватывающем Сев. Каспий и дельту Волги, обитают жилая и проходная формы вида *Rutilus rutilus* (L.) — плотва и вобла, относимые систематиками к разным подвидам [1,6—8]. Ареалы подвидов разобщены в нагульный и зимовальный периоды, однако нерест происходит на одних и тех же нерестилищах. Ранее мы установили, что пики нереста воблы и плотвы приходятся на разное время [6]. Вместе с тем, нерест обеих форм растянут на несколько недель [4, 5], поэтому не исключено, что в какой-то момент часть воблы и плотвы будут нереститься одновременно и на одном нерестилище. Теоретически при этом в данный момент возможна как полная панмиксия, так и строгая ассортативность. Прямых наблюдений данной ситуации мы не имеем, в доступной литературе свидетельств также не обнаружили. Поэтому было предпринято изучение изменчивости и морфологического своеобразие молодки, выловленной в дельте Волги, как и в Сев. Каспии, в сравнении с изменчивостью половозрелой плотвы и воблы.

Материал собран в дельте Волги и Сев. Каспии в 1983—1985 гг. Расположение мест сбора и даты лова приведены на рис. 1. Изменчивость изучалась по числу ветвистых лучей в спинном (D) и анальном (A) плавниках, а также по общему числу позвонков ($V_{\text{общ}}$), так как именно по этим признакам имеются наибольшие различия между плотвой и воблой [2, 6].

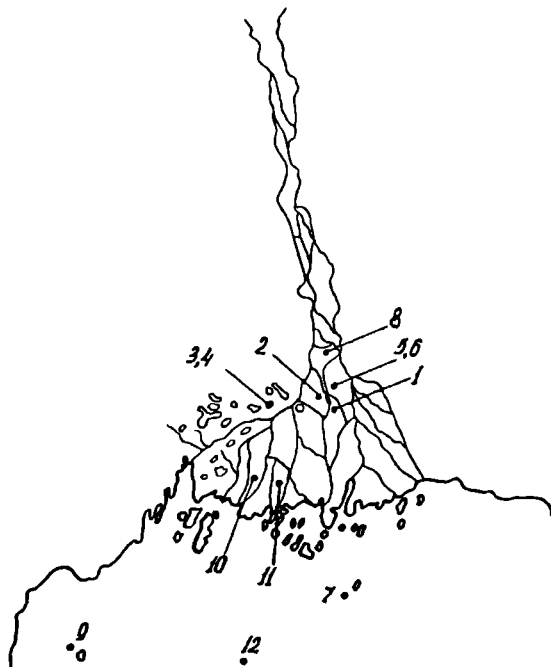


Рис. 1. Расположение мест сбора материала и даты лова.

1 — р. Мошкарка, 7.VII.1984 г., плотва, взрослые; 2 — ерик Бабинский, 17.IV.1984 г., плотва взрослые; 3, 4 — р. Дарма, 2.VIII.1984 г., плотва и сеголетки; 5, 6 — р. Б. Ильмень, 9.VIII.1984 г., плотва, взрослые, сеголетки; 7 — остров Жемчужный, 20.VII.1984 г., вобля, взрослые; 8 — р. Бузан, 15.IV.1983 г., вобля (нерестовый ход); 9 — остров Тумелный, 15.VII.1984 г., вобля, взрослые; 10 — тона Мартышка, 18.IV.1984 г., вобля (нерестовый ход); 11 — с. Помдневное, 30.VI.1983 г., сеголетки*; 12 — Сев. Каспий, сеголетки*.

* — здесь и далее возраст подвид не известен.

На рис. 2а, б представлено расположение точек, соответствующих взятым выборкам, в координатах D — Vert. и D — A. Видно, что в обоих случаях точки образуют 3 сгущения: в первое входят выборки половозрелой плотвы,

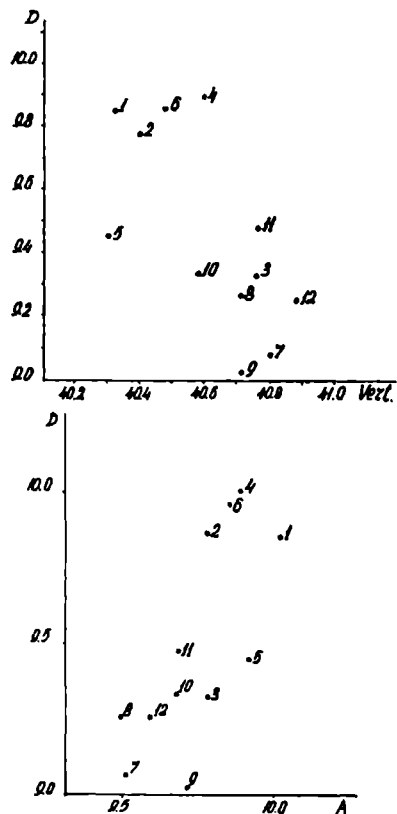


Рис. 2. Разброс выборки плотвы в разных координатных плоскостях (а, б).

D — среднее количество лучей в спинном и A — анальном плавниках, Vert — среднее количество позвонков. Цифрами обозначены выборки: 1 — р. Мошвариха, 2 — г-ня Бабинская, 3 — р. Дарма (сеголетки), 4 — р. Дарма (взрослые), 5 — р. Б. Ильмень (сеголетки), 6 — р. Б. Ильмень (взрослые), 7 — остров Жемчужный, 8 — р. Бузан, 9 — остров Тюлений, 10 — тоня Мартышка, 11 — с. Поддьево, 12 — Сев. Каспий (сеголетки).

во второе — выборки воблы, взятой в Сев. Каспии, в третье — все выборки сеголетков, а также выборки половозрелых особей, взятые во время нерестового хода воблы (№№ 8, 10). Расположение точек, образующих сгущение III в промежутке между первым и вторым, говорит о смещении средних значений признаков у сеголетков по сравнению с таковыми для плотвы и воблы. Нахождение в этой же области точек, соответствующих выборкам, взятым из нерестовых стад, возможно, свидетельствует об их неоднородности, возникающей из-за смешения воблы и плотвы.

Вместе с тем, никаких выводов о причине (гибридизация или смешение) смешения средних значений признаков в выборках сеголетков сделать нельзя. Очевидно, требуется оценить степень сходства каждой особи, входящей в выборку сеголетков, с половозрелой плотвой и воблой. Возможность такой оценки дает процедура Байеса, позволяющая отнести особей из тестируемой выборки к «обучающим» с той или иной вероятностью [1].

Для решения нашей задачи были составлены две обучающие выборки: в первую вошли плотва из р. Мошкарехи, ерика Бабинского и р. Б. Ильмень, во вторую — вобла из Сев. Каспия. Затем было проведено тестирование особей из обучающей выборки воблы по обучающей выборке плотвы, т. е. определены условные вероятности отнесения их к вобле (V_0). Вероятность отнесения особи с данным набором состояний признаков к вобле будет равна:

$$V_0 = \frac{P_0}{P_0 + P_1}, \text{ где}$$

P_0 и P_1 — произведения частот состояний признаков в обучающих выборках воблы и плотвы соответственно. Вероятность отнесения этих особей к плотве в данном случае равна $1 - V_0$. В выборках половозрелой плотвы и воблы, как и в выборках сеголетков, присутствуют особи с одними теми же наборами состояний признаков, межвыборочные же различия складываются из разностей частот встречаемости этих наборов. Поэтому, зная условную вероятность (V) отнесения особей с данным набором состояний признаков к вобле (по результатам тестирования обучающих выборок друг с другом) и частоты встречаемости таких особей в тестируемой выборке (p), можно составить распределение условных вероятностей (рис. 3). Средняя условная вероятность при этом будет равна V_1 . Р. Строя распределения условных вероятностей, мы ожидали, что в

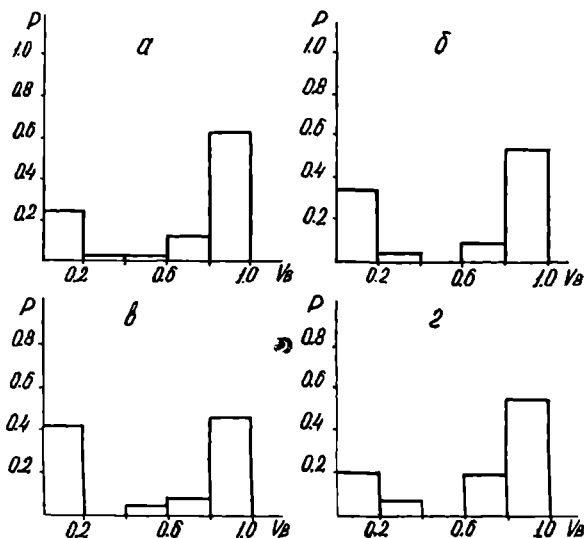
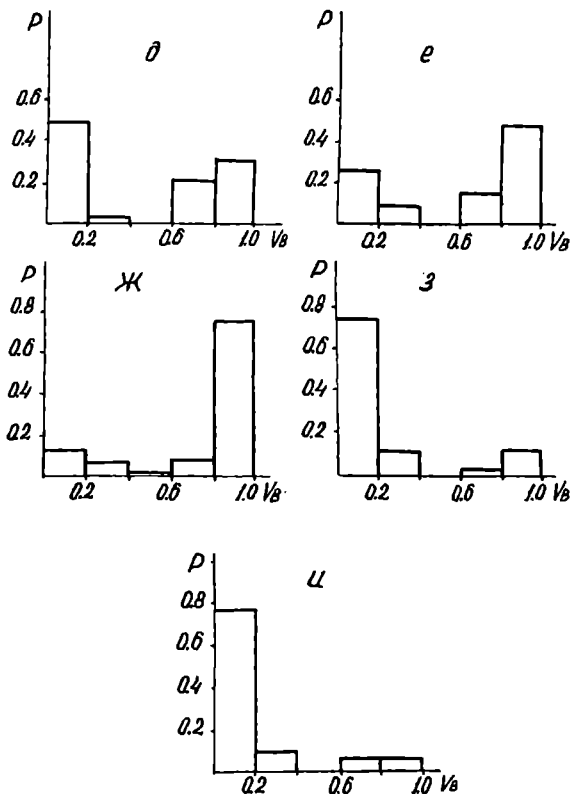


Рис. 3. Распределение условных вероятностей отнесения особей к вобле.
а — р. Бузан (нерестовый ход), б — тоня Мартышка (нерестовый ход), в — с. Подпальное (сеголетки), г — Сев. Каспий (сеголетки).

том случае, когда тестируемые выборки состоят из гибридов между воблой и плотвой, распределения будут иметь колоколообразный характер с модой около 0.5. Если же тестируемые выборки состоят из смеси воблы и плотвы, предполагалось, что условные вероятности разнесутся по краям ряда. Судя по рис. 3, оправдалось второе предположение. Середина ряда, соответствующая условным вероятностям 0.4—0.6, оказалась практически незаполненной. В выборках, взятых во время нерестового хода воблы (рис. 3 а, б) 54—62% рыб с вероятностью более 0.8 могут быть отнесены к вобле. С такой же вероятностью к плотве относятся 24—33% рыб. Отметим, что в выборке плотвы, взятой в нагульный период, доля «своих» рыб, т. е. относящихся к плотве с вероятностью 0.8, составляет 74%, а



а — р. Б. Ильмень (сеголетки), б — р. Дарва (сеголетки), в — «обучающая» выборка волей, г — р. Дарва (взрослые), д — р. Дарва (неповзрослые). V_b — условная вероятность отнесения особи к воле, P — частота встречаемости особей.

«чужих», т. е. сходных с той же вероятностью с воблой — 12% (рис. 3 з), т. е. разделение более четкое. Такое же разделение характерно для выборок воблы «80%-ной» воблы в них 74% (рис. 3 ж). Вероятно, в нерестовые стада воблы примешивается также плотва. Присутствие производителей плотвы и воблы в одном нерестовом стаде еще не свидетельствует об одновременном нересте и о гибридизации. Обратимся к распределению условных вероятностей в выборках сеголетков (рис. 3 в—е). В выборке, взятой в нижней части дельты в середине лета, т. е. до окончания ската молоди воблы (рис. 3 в), рыб, морфологически сходных с плотвой или воблой, примерно поровну. Среди скатившейся молоди, пойманной в Сев. Каспии, явно преобладает вобла (рис. 3 г), в водоемах верхней дельты после ската воблы можно встретить как преобладание сеголетков плотвы, так и преобладание сеголетков воблы (рис. 3 д—е). Общим для всех четырех распределений, характеризующих выборки сеголетков, является меньшая асимметрия частот краевых классов по сравнению с распределениями, взятыми во время нагула (рис. 3 ж, з).

К сожалению, признаки, используемые нами, обладают малым числом состояний и не позволяют уверенно идентифицировать гибридов. У воблы в основном 9 лучей в D, у плотвы — 10. Вероятно, у гибридов может быть и 9 и 10 лучей, но отличить их на уровне особи от воблы и плотвы невозможно. То же относится и к числу лучей в A, общему числу позвонков. Вероятно, именно с этим, а не с отсутствием гибридов, связано малое количество особей, вероятность отнесения которых к вобле или плотве находится в интервале 0.4—0.6. Поэтому приходится пользоваться анализом распределений. Как и любые, распределения, приведенные на рис. 3, можно охарактеризовать средними значениями и дисперсиями. Используя в качестве характеристики выборки условную вероятность отнесения особи к вобле, можно сделать вывод, что по данному признаку наиболее разнообразны сеголетки, второе место занимают выборки из нерестовых стад, в нагульных стадах разнообразие наименьшее. Повышенное разнообразие рыб в нерестовых стадах можно достаточно уверенно связать со смешением плотвы и воблы. Сложнее объяснить повышенное разнообразие сеголетков. Возможны, по меньшей мере, две гипотезы.

Если в смешанном нерестовом стаде существует полная панмиксия, то сеголетки будут представлены плотвой, воблой

и гибридами. Можно предположить, что большая часть сеголетков воблы скатится в Сев. Каспий, так же как и часть гибридов, большая часть плотвы с другой частью гибридов останется для нагула в дельте вблизи мест нереста. Все это повлечет повышение разнообразия сеголетков, встреченных как в дельте, так и в Сев. Каспии.

В случае строгой ассортативности при одновременном нересте (представить механизм ее, правда, трудно) также среди сеголетков должны присутствовать плотва, вобла и особи, с комбинациями признаков воблы и плотвы. Последнее вытекает из того факта, что в выборках воблы, взятых во время нагула, присутствуют особи, сходные с плотвой, а в выборках плотвы — с воблой. На данный момент, не имея детальных наблюдений за поведением рыб во время нереста, мы должны признать обе гипотезы равноценными.

В заключение попытаемся объяснить редукцию разнообразия (в сравнении с таковым в выборках сеголетков) в нагульных стадах половозрелой плотвы и воблы. Очевидно, она проходит достаточно быстро, по крайней мере в дельте — распределение условных вероятностей отнесения к плотве в выборке неполовозрелой плотвы 2—3-летнего возраста такое же, как в выборке половозрелой, и резко отлочно от распределения в выборке сеголетков (рис. 3 е, з, и). Сравнение распределений показывает, что доля рыб, сходных с воблой, снижается, одновременно возрастает доля рыб, сходных с плотвой. Аналогичный, но направленный в противоположную сторону, процесс происходит в Сев. Каспии. Для объяснения редукции разнообразия можно привлечь гипотезы прямого и косвенного (через отбор) действия факторов среды. Сеголетки в дельте и Сев. Каспии существуют в различных условиях, причем определяющим фактором различий является соленость. Влияние солености на морфогенетические процессы общеизвестно [9]. Однако, в нашем случае этот фактор начинает действовать тогда, когда морфогенез использованных нами признаков уже закончен [3]. Следовательно, гипотезу прямого воздействия среды можно отбросить.

Нам кажется, что наиболее вероятный механизм редукции разнообразия и поддержания морфологического разнообразия плотвы дельты Волги и воблы следующий. В дельте Волги происходит селективная элиминация сеголетков, морфологически и физиологически сходных с воблой, в Сев. Каспии элиминируются в основном сеголетки,

сходные с плотвой. Вероятно, связь между морфологическими и физиологическим своеобразием воблы и плотвы не абсолютная. В противном случае мы не обнаруживали бы в выборках половозрелой воблы Каспия рыб, морфологически сходных с плотвой, а в выборках половозрелой плотвы — сходных с воблой.

Таким образом, выборки половозрелой воблы и плотвы, взятые в нагульный период, образуют непрекрывающиеся плеяды в поле использованных признаков — D, A, Vert. Выборки половозрелых рыб, взятые во время нереста, и выборки сеголетков характеризуются промежуточными, по сравнению с плотвой и воблой, значениями признаков вследствие смешения обеих форм во время нерестового хода и нереста. Разнообразие по признаку «условная вероятность отнесения» убывает в ряду сеголетки-нерестовые стада — нагульные стада.

Авторы выражают благодарность А. В. Кожаре за предложения и замечания, сделанные по ходу написания настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980.
2. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М., Л., 1949.
3. Ванюшина О. Г. Развитие осевого скелета плотвы *Rutilus rutilus* L. Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1991. Вып. 3.
4. Делицин В. В. Состав нерестовых стад и размножение рыб на Волго-Ахтубинской пойме // Тр. Волгоградск. отд. ГосНИОРХ. 1971. Т. 5.
5. Коблицкая А. Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М., 1981.
6. Мироновский А. Н., Касьянов А. Н. Структура вида *Rutilus rutilus* L. в бассейне Каспийского моря // Зоол. журн. 1986. Т. 45, вып. 7.
7. Мироновский А. Н., Касьянов А. Н. Многомерный анализ морфологической изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) водоемов СССР // Зоол. журн. 1987. Т. 46, вып. 3.
8. Правдин И. Ф. Описание некоторых форм русской плотвы. Плотва типичная (*Rutilus rutilus* L.). Серушка астраханская (*Rutilus rutilus fluviatilis* Yak.) и вобла каспийская (*Rutilus rutilus caspicus* Yak.) // Матер. русск. рыболовства. 1915. Т. 4, вып. 9.
9. Хлебович В. В. Акклимация животных организмов. Л., 1981.