

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М. В. ЛОМОНОСОВА

---

Биологический факультет

На правах рукописи

УДК 597.556.3

ГРУЗДЕВА МАРИНА АЛЕКСАНДРОВНА

ФЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЩУК (СЕМ. ESOCIDAE) ЕВРАЗИИ

(03.00.10 - Ихтиология)

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва, 1996

Работа выполнена на Биологическом факультете  
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Научный руководитель:  
доктор биологических наук,  
профессор

**К. А. Саввантова**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,

**М. В. Мина**

кандидат биологических наук

**Ю. Ю. Дгебуадзе**

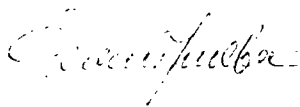
Будущее учреждение - Всероссийский научно-исследовательский  
институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва

Защита состоится "27" декабря в 15 час. 30 мин. в аудитории *СН-1*  
на заседании специализированного совета Д 053.05.71 по защите  
диссертаций при Московском государственном университете  
им. М. В. Ломоносова  
по адресу: 119899 Москва, Ленинские горы, МГУ,  
Биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического  
факультета МГУ.

Автореферат разослан "26" ноября 1996 г.

Ученый секретарь  
специализированного совета,  
кандидат биологических наук  
А. Г. Дмитриева



## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Фенетическая структура видов рыб бывает весьма различной. Выделяют географически комплексные виды, фенетическое разнообразие которых создается за счет различий между географически удаленными группировками; у локально комплексных видов фенетическое разнообразие создается за счет различий между симпатрическими группировками и у полнокомплексных видов - за счет аллопатрических и симпатрических компонент.

В последнее время интерес исследователей был больше направлен на изучение широкораспространенных видов рыб на ареале. Это, как выяснилось, полнокомплексные виды (гольцы р. *Salvelinus*, сига *Coregonus*, колюшки р. *Gasterosteus*, ленки р. *Brachymystax* и др.) с высоким уровнем фенетического разнообразия (Савваитова, 1969, 1976, 1983, 1985, 1989; Зюганов, 1979, 1983; Мина, Васильева, 1979; Ретников, 1980; Мина, Алексеев, 1985; Алексеев и др., 1986; Мина, 1986; Савваитова и др., 1989; Пичугин и др., 1995).

Щуки рода *Esox* - обыкновенная *Esox lucius* и амурская *reicherti* - со столь же широким распространением в Евразии, в том плане подробно не изучались. Характер их изменчивости до сих пор остается невыясненным.

Изучение наблюдаемого фенетического разнообразия на ареале щук важно, так как оно может помочь объяснить его возникновение, выявить структуру видов, обосновать эволюционные гипотезы.

**Целью** настоящей работы явилось изучение степени и характера фенетического разнообразия обыкновенной *Esox lucius* L. и амурской *E. reicherti* Dub. щук в Евразии.

**Задачи** работы включают:

- ) изучение морфобиологических особенностей локальных популяций щук;
- ) изучение размерной изменчивости внешнеморфологических и остеологических (краниологических) признаков;
- ) изучение полового диморфизма;
- ) изучение экологической изменчивости;
- ) изучение географической изменчивости;
- ) оценку структуры фенетического разнообразия обыкновенной и амурской щук и возможные объяснения причин ее формирования, определение таксономического статуса щук Евразии.

**Научная новизна работы.** Впервые по единой схеме на внешнеморфологических и остеологических показателях с использованием одномерных и многомерных статистических методов изучены популяции обыкновенной

венной и амурской щук - видов рыб высоких широт, оценена степень полового диморфизма, изучена размерная, экологическая и географическая изменчивость. Впервые проведена оценка фенетического разнообразия щук в Евразии, определен их таксономический статус.

**Практическое значение.** Выявленное фенетическое разнообразие обыкновенной и амурской щук в Евразии дает возможность понять причины мономорфизма видов, вносит вклад в изучение микроэволюционных процессов и разработку проблемы структуры видов у рыб. Результаты работы позволяют нам дать рекомендацию о необходимости дифференцированного подхода к изучению и промысловому использованию локальных популяций щук.

**Апробация работы.** Результаты работы докладывались и обсуждались на семинарах лаборатории экологии и систематики рыб и научных коллоквиумах кафедры ихтиологии МГУ, совещании "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (Кандалакша, 1995).

**Публикации.** По теме диссертации опубликованы 1 тезисы и 5 статей, 1 статья находится в печати.

**Объем и структура работы.** Диссертация изложена в двух томах. Первый том состоит из 192 страниц машинописного текста, включающего введение, пять глав, выводы и список литературы - 269 источников, иллюстрирован 72 рисунками и 4 таблицами. Второй том состоит из 26 приложений и изложен на 318 страницах машинописного текста.

## **ГЛАВА 1. ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РОДА *ESOX* В ПРОШЛОМ И НАСТОЯЩЕМ (Обзор литературы)**

Согласно палеонтологическим данным, щуковидные (*Esocoides*) более широко были распространены в прошлом, не достигая большого родового и видового разнообразия (Сычевская, 1976). В диссертации по литературным данным на палеонтологическом материале обсуждаются происхождение и расселение щук (Никольский, 1954, 1971; Яковлев, 1962; Crossman, Harington, 1970; Сычевская, 1974, 1976, 1986; Wilson, 1980 и др.). Прослеживается их эволюция по морфологическим признакам (Сычевская, 1976, 1986). Показывается характер распространения современных видов щук. Щуки рода *Esox* являются одной из древних групп рыб. Они имеют большой ареал, однако их фенетическое разнообразие за весь период существования с третичного периода было невелико. Взгляды на структуру широко распространенного *E. lucius*

эодинаковы: по мнению одних авторов он мономорфен, по мнению других - образует ряд подвидов. Более сложная структура вида отмечена у зколокального *E. americanus*, в рамках которого описаны два подвида - *E. americanus americanus* и *E. a. vermiculatus* (Crossman, 1966, 1978 и др.; Scott, Crossman, 1974).

Из обзора литературы делается вывод о слабой географической подразделенности современных представителей рода *Esox*.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал представлен 25 выборками обыкновенной щуки и 5 - мурской щуки, собранными с 1981 по 1990 г.г. в разных по типу водоемах Евразии (реки, озера, водохранилища, солоноватые заливы морей) (рис. 1). Материал собирался по единой схеме, включающей изучение окраски, возраста и роста, определение пола и стадии зрелости, снад, питания, морфометрии и остеологии (Правдин, 1966; Мина, Кле-езаль, 1976; Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов, 1976; Груздева, Васильева, 1988).

Для морфометрического анализа в выборках изучали 38 пластических и 12 меристических признаков, для остеологического (краниологического) анализа - 24 и 12 соответственно. Пластические признаки выражались в относительных величинах. Материал обработан одномерными (Лакин, 1990) и многомерными (Афифи, Эйзен, 1982) статистическими методами. Пошаговый дискриминантный анализ выполнен совместно с Д. Мятлевым на ЭВМ-1055 по программе 7М пакета статистических программ BMDP. Дендрограммы сходства между популяциями в данном случае строились взвешенным парно-групповым методом (Sokal, Sneath, 1963), используя данные F - аппроксимации U - статистики. Кластерный анализ и метод главных компонент выполнен на IBM-совместимом компьютере с использованием пакетов программ NTSYS 1.8. На основе олученных матриц методом UPGMA строились дендрограммы сходства Rohlf, 1993). Для построения графиков использовался пакет программ xcell 5.0.

## ГЛАВА 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ ЩУКИ *ESOX LUCIUS* L.

В главе, наибольшей по объему, даются сведения о распространении и местах обитания обыкновенной щуки. В сравнительном аспекте приводятся данные по внешнему виду и окраске, биологическим и морфологическим особенностям 25 популяций обыкновенной щуки из водоемов Европы (бассейнов Белого, Балтийского и Каспийского морей) и из

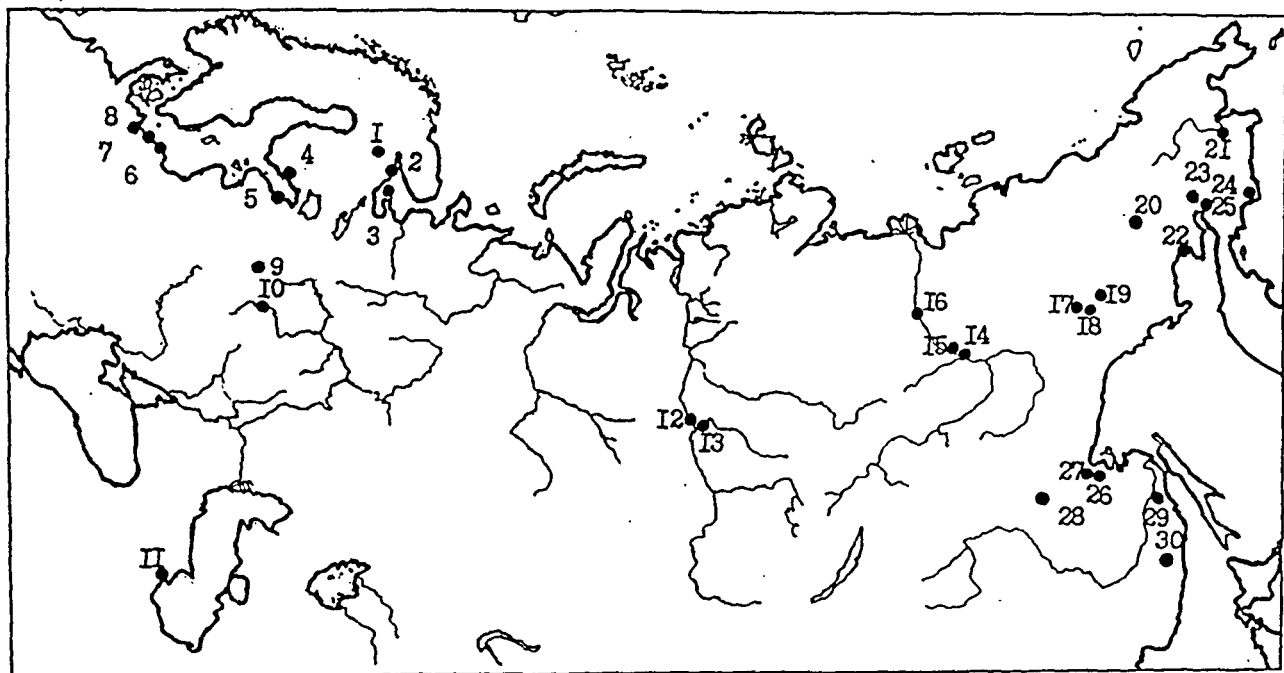


Рис. 1. Места сбора материала обыкновенной и амурской шук.  
 Обозначения: 1-Ковдозеро, 2-Пекелинские озера, 3-оз.Банное, 4-озера  
 вблизи Таммиссари, 5-р.Коваш, 6-зал.Пене, 7-зал.Заалер-Бодден,  
 8-зал.Варнов, 9-Вазузское водохранилище, 10-р.Москва, 11-оз.Сары-Су,  
 12-р.Енисей, 13-р.Варламовка, 14-р.Лена у о.Картылабыт, 15-р.Лена у  
 о.Мичигис, 16-р.Лена у о.Бытык-Ары, 17-р.Лабынкыр, 18-оз.Лабынкыр,  
 19-оз.Безьянное, 20-р.Омолон, 21-оз.Каргогьтгын, 22-оз.Лажниковское,  
 23-р.Пенжина, 24-р.Энчычаям, 25-р.Хатырка, 26-оз.Ургос,  
 27-Попковские озера, 28-Зейское водохранилище, 29-р.Хор, 30-оз.Ханка.

водоемов Северной Азии (бассейнов рек Енисей, Лена, Индигирка, Колыма, бассейнов Берингова и Охотского морей).

Обсуждается фенетическое разнообразие популяций обыкновенной щуки в регионах. Делается вывод, о том, что обыкновенная щука в водоемах Евразии по признакам внешней морфологии и остеологии подразделяется на локальные популяции с разной степенью фенотипического сходства.

#### ГЛАВА 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ АМУРСКОЙ ЩУКИ *ESOX REICHERTI* DUV.

В главе приводятся данные о распространении и местах обитания амурской щуки. В сравнительном аспекте дается характеристика внешнего вида и окраски, биологических, внешнеморфологических и остеологических особенностей 5 популяций амурской щуки в водоемах Дальнего Востока (бассейнов рек Амур и Уда).

Обсуждается фенетическое разнообразие популяций амурской щуки. Делается вывод, что амурская щука на ареале по морфологическим признакам подразделяется, также как и обыкновенная щука, на локальные популяции с разной степенью фенотипического сходства.

#### ГЛАВА 5. СТРУКТУРА ФЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЩУК ЕВРАЗИИ НА АРЕАЛЕ И ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ

**Размерно-возрастная изменчивость.** По результатам исследования и имеющимся сведениям в литературе изучена размерно-возрастная изменчивость у обыкновенной и амурской щук в водоемах Евразии.

Показано, что окраска тела обыкновенной и амурской щук с возрастом и ростом изменяется и связана с биотопом, грунтом и прозрачностью воды. Особенно значительные изменения происходят с амурской щукой: у взрослых особей по бокам тела имеются темные пятна в форме правильных поперечно-косых рядов, тогда как молодь по окраске ближе к обыкновенной щуке, у которой по бокам тела расположены широкие темные поперечные полосы (Розов, 1938; Крыжановский и др., 1951; Рыбы МНР, 1983).

Максимальные размеры и продолжительность жизни обыкновенной и амурской щук значительно варьируют и зависят от климатических факторов, антропогенного воздействия и промысла (Берг, 1948; Лебедев, 1960; Горбач, 1962; Ксензов, 1966; Сычевская, 1976; Экология и хозяйственное значение рыб МНР, 1985; Цепкин, 1986). Существенные различия между популяциями щуки наблюдаются в росте. Они особенно велики у сеголетков даже в одной популяции (Попова, 1971). Основными

факторами, влияющими на рост, являются плотность населения объектов питания, их доступность и интенсивность питания (Фортунатова, 1951; Федорова, Сазонова, 1987).

С ростом и возрастом у обыкновенной и амурской щуки происходят заметные изменения во внешней морфологии, отмеченные и другими авторами (Никольский, 1938, 1940; Меньшиков, 1947, 1951; Максунев, 1961; Суюнова, 1977 и др.). Кроме того, нами установлена размерно-возрастная изменчивость и остеологических признаков.

Анализ собственных и литературных данных позволил нам условно выделить три группы внешнеморфологических признаков, изменяющихся с возрастом и ростом щуки. Первая группа представлена признаками, индексы которых с ростом рыб в разных популяциях могут увеличиваться, вторая - признаками, индексы которых с ростом рыб в разных популяциях могут уменьшаться и третья - признаками, индексы которых с ростом рыб в разных популяциях могут увеличиваться, могут уменьшаться или не изменяются. Число и набор пластических внешнеморфологических признаков, подверженных размерной изменчивости, в разных популяциях у обыкновенной и амурской щуки варьируют (от 13 до 22). При этом максимальное число признаков, подверженных размерно-возрастной изменчивости, наблюдается в популяциях с наибольшими различиями в размерах между сравниваемыми группами рыб.

Таким образом, размерно-возрастная изменчивость морфологических признаков у обыкновенной и амурской щуки имеет ненаправленный характер и обусловлена различиями в аллометрическом росте мелких и крупных особей в популяциях.

**Половой диморфизм.** У самок и самцов обыкновенной и амурской щуки нет различий в предпочтении биотопа, в распределении по водоему или в питании. Щука отличается сравнительно простым поведением во время нереста: групповое, когда с одной самкой нерестится несколько менее крупных самцов, без какого-либо брачного наряда, "ухаживания", постройки гнезда или охраны кладки. В то же время некоторые различия в биологии между полами все же существуют. Продолжительности жизни самок в исследованных нами популяциях, как правило, выше, чем самцов. Это подтверждается и данными литературы (Мельянцев, 1954; Галкина и др., 1966; Федяхина и др., 1980; Экология и хозяйственное значение рыб МНР, 1985 и др.).

Рост самок и самцов у обыкновенной щуки, как правило, сходен, редко - более высокий у самок. У амурской же щуки по темпу роста оба пола в исследованных нами популяциях существенно не различают-



Между самками и самцами обыкновенной и амурской щуки отсутствуют эшнеморфологические различия в одних популяциях (Хнаева, 1951; Ксунов, 1961; Абдурахманов, 1962; Шутов, 1965; Соколов, 1971; Сокин, Сорокина, 1979; Суханова, 1982) или они незначительны в других (Ефимова, 1949; Суянова, 1977; Груздева, 1986; Силивров, 1989). В некоторых популяциях половой диморфизм нами обнаружен и по остеогическим признакам. Число и набор морфологических признаков, по которым выявлен половой диморфизм, варьируют.

Таким образом, по морфологическим признакам у обыкновенной и амурской щуки половой диморфизм на ареале практически не выражен, а речь может идти лишь о незначительных различиях между самками и самцами в отдельных популяциях, которые обусловлены размером рыбы и ростом.

**Экологическая изменчивость.** Под экологической изменчивостью понимают те морфобиологические изменения, которые обеспечивают освоение разнообразных биотопов в водоемах разного типа.

У обыкновенной щуки нами выявлены разные уровни экологической изменчивости морфологических признаков. Низкий уровень экологической изменчивости характеризует обыкновенную щуку из разных участков дельты р. Лена (Груздева, Мятлев, 1989а). Слабая фенетическая подразделенность на популяции, возможно, определяется сходными климатическими, биотопическими и трофическими условиями отдельных участков, а обнаруженные различия - оседлым образом жизни щуки (Кириллов, 1972) (рис. 2А).

На несколько более высоком уровне фенотипических различий, по сравнению со щукой из р. Лена, находятся популяции обыкновенной щуки бассейна р. Индигирка. Больше фенотипическое сходство обнаруживают популяции из изолированных, но одинаковых по типу водоемов: озера Лабынкыр и Безьянское, меньшее - из изолированных и разных по типу водоемов: р. Лабынкыр и оз. Безьянское. Возможный обмен генами между популяциями из реки и озера Лабынкыр может уменьшать различия, обусловленные условиями жизни щуки в разных по типу водоемах (Груздева, Мятлев, 1989а) (рис. 2В).

Еще более высокий уровень фенотипических различий, по сравнению с выше перечисленными, существует между популяциями щуки из разных заливов Балтийского моря. Наибольшее фенотипическое сходство обнаруживается между популяциями из заливов Заалер-Бодден и Пене, где щука обитает в изолированных от моря распресненных заливах с одинаково-

вой кормностью и обладает сходным ростом. Наоборот, щука из залива Варнов, обитающая в лимане с сильными ветровыми волнениями, боли высокой соленостью, повышенной кормностью водоема, обладает высоким ростом и значительно отличается по внешней морфологии от двух предыдущих популяций (Груздева и др., 1989б) (рис. 2С).

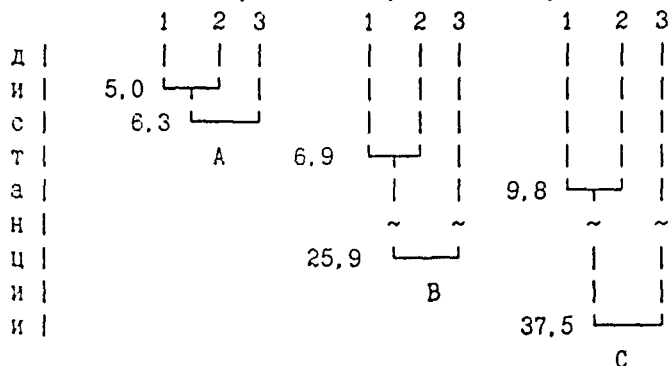


Рис. 2. Дендрограмма сходства популяций обыкновенной щуки из разных участков ареала по результатам пошагового дискриминантного анализа и по данным F-аппроксимации U-статистики:

- А - из разных участков р. Лена по 50 внешнеморфологическим признакам: 1-у о. Картылабыт, 2-у о. Мичигис, 3-у о. Бытык-Ары;
- В-из бассейна р. Индигирка по 41 признаку: 1 - оз. Безьянное, 2 - оз. Лабьнкыр, 3 - р. Лабьнкыр;
- С - из бассейна Балтийского моря (Германия) по 41 признаку: 1 - залив Заалер-Бодден, 2 - залив Пене, 3 - залив Варнов.

Разный уровень экологической изменчивости отмечен нами и амурской щуки по остеологическим признакам.

В озерах придаточной системы р. Уда амурская щука образует хорошо различимые фенетически локальные популяции (рис. 3). Горная река с большим водосбором и сильным течением, особенно во время паводка делает популяции щук из Попковских озер и озера Ургос практически изолированными, а условия озер формируют своеобразный внешний облик щук.

Значительные морфологические изменения произошли с амурской щукой при создании Зейского водохранилища (рис. 3).

Из литературы известно о значительных и быстрых морфологических

ных изменениях у обыкновенной щуки при попадании в водохранилище. По мнению Г.И. Сухановой (1981), в Вилюйском водохранилище за короткий промежуток времени также сформировался особый экотип.

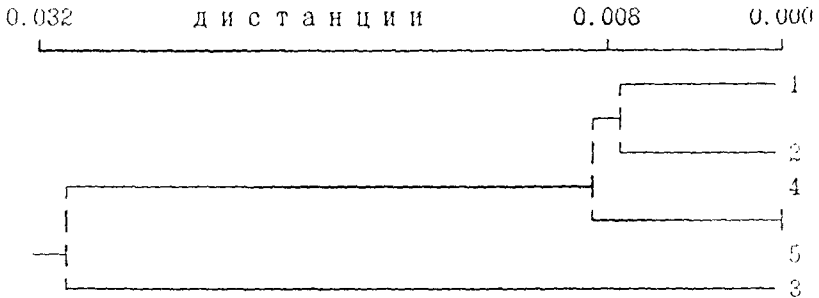


Рис. 3. Дендрограмма сходства популяций амурской щуки по результатам кластерного анализа 34 остеологических признаков. Обозначения: 1 - оз. Ургос, 2 - Попковские озера, 3 - Зейское водохранилище, 4 - р. Хор, 5 - оз. Ханка.

**Географическая изменчивость.** У обыкновенной щуки описаны подвиды *E. lucius carelicus* (Хнаева, 1951), *E. lucius kirgisorum* (Турдаков, Пискарев, 1954), *E. lucius baicalensis* и *E. lucius aralensis* (Меньшиков, 1947), статус которых до сих пор остается спорным (Ефимова, 1949; Подлесный, 1958; Шутов, 1965; Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Сорокин, Сорокина, 1979). При их выделении использовались пластические и меристические признаки. Однако, как показало наше исследование, пластические признаки в значительной степени подвержены размерно-возрастной и экологической изменчивости. Поэтому для изучения географической изменчивости у обыкновенной щуки на ареале мы использовали только меристические признаки.

Анализ собственных и литературных данных показал, что обыкновенная щука в водоемах Евразии чрезвычайно изменчива по многим меристическим признакам (рис. 4). Обнаруженные различия между популяциями щук в водоемах Евразии свидетельствуют о пластичности щук: даже в пределах одного региона. В то же время при наличии различий по многим меристическим признакам в целом на ареале наблюдается значительная их трансгрессия; поэтому выделение подвидов, на наш взгляд, неправомерно. Не прослеживается и клинальная изменчивость.

Более ограниченный ареал амурской щуки и более сходные климатические условия в местах ее обитания снижают пределы варьирования и колебание средних, однако при этом характер изменчивости меристических признаков сохраняется, как и у обыкновенной щуки.

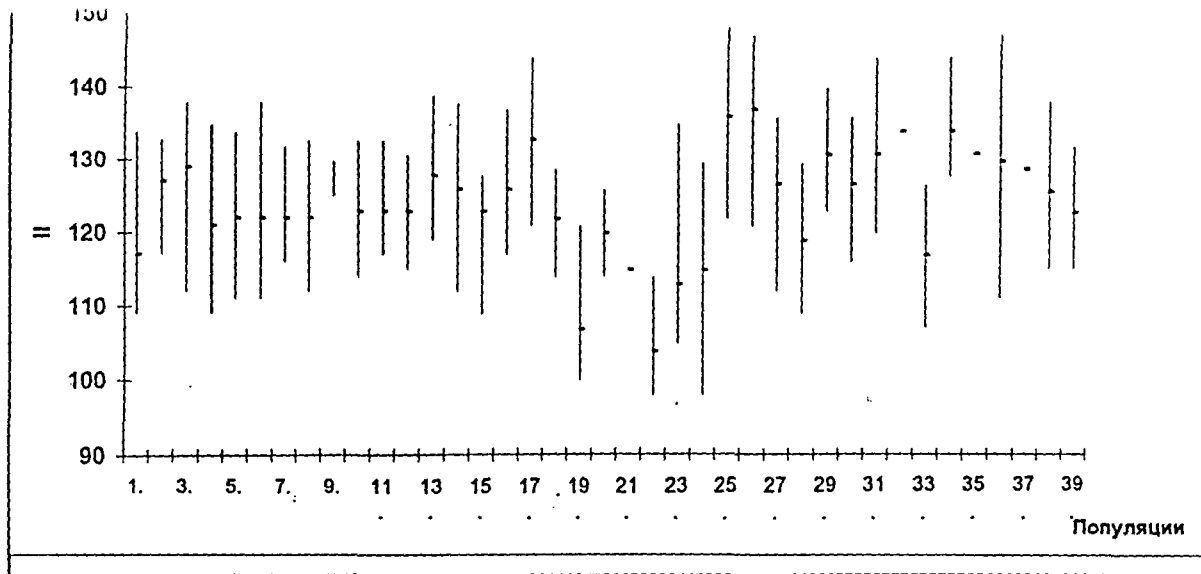
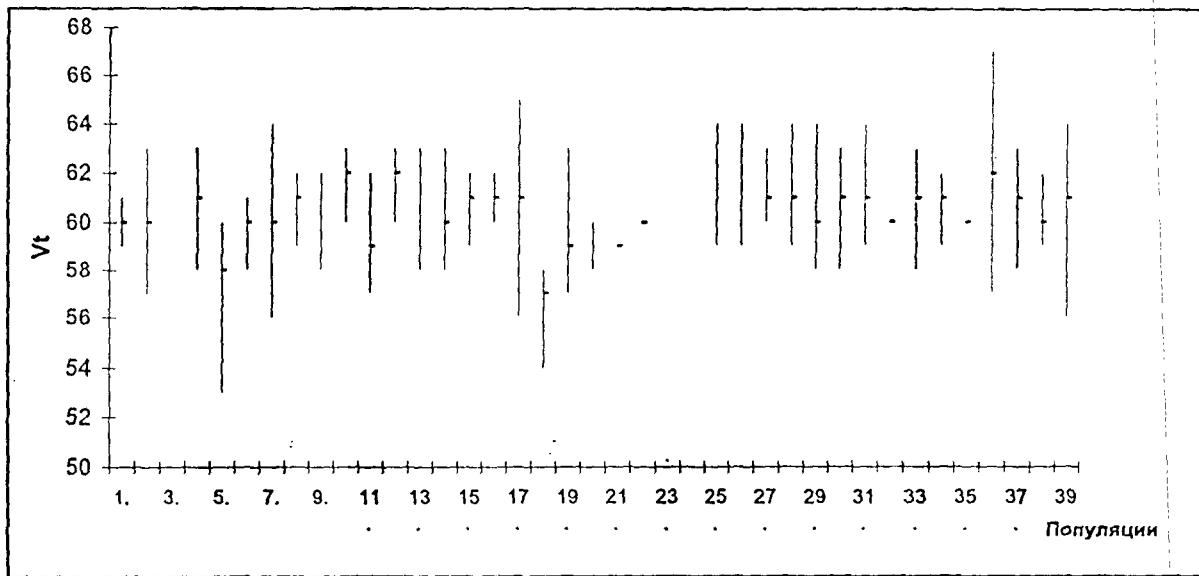


Рис. 4. Число чешуй в боковой линии (II) и позвонков (vt) у обыкновенной щуки в Евразии (по собственным\* и данным литературы).  
 Обозначения: 1-зал. Варнов\*, 2-зал. Заалер-Болден\*, 3-зал. Пене\*,  
 4-оз. Снярдвы, 5-р. Западная Двина, 6-р. Неман, 7-р. Днепр,  
 8-р. Коваш\*, 9-Скандинавия, 10-оз. Ковдозеро\*, 11-Пекелинские озера\*,  
 12-оз. Банное\*, 13-оз. Воттозеро, 14-Вазузское водохранилище\*,  
 15-р. Москва\*, 16-р. Кама, 17-р. Волга (дельта), 18-Кызылагачский залив,  
 19-оз. Сары-Су\*, 20-бассейн оз. Арал, 21-р. Аму-Дарья, 22-р. Чу (1954),  
 23-р. Чу (1960), 24-Фархадское водохранилище, 25-р. Обь, 26-р. Иртыш,  
 27-оз. Телецкое, 28-оз. Чагытай, 29-р. Енисей\*, 30-р. Варламовка\*,  
 31-р. Лена\*, 32-р. Виллой, 33-оз. Лабынкыр\*, 34-р. Омолон\*, 35-р. Колыма,  
 36-оз. Карагайлы\*, 37-р. Печина\*, 38-р. Зычарая\*



Продолжение рисунка 4.

**Особенности формирования фенетического разнообразия щук Евразии и их таксономический статус.** В целом фенетическое разнообразие обыкновенной щуки в водоемах Евразии, по сравнению с другими группами рыб, например, гольцами (*p. Salvelinus*) Таймира (Павлов, 1995), невелико (рис. 5А, В и 6А, В). Несмотря на отмеченную морфобиологическую изменчивость, экологическая ниша обыкновенной щуки сохраняется практически на всем ареале без изменений. На Крайнем Севере и в субтропиках - это хищник-засадчик, использующий в пищу очень широкий спектр жертв и занимающий определенный биотоп - прибрежные заросли высшей водной растительности.

Однако некоторая дифференциация все же наблюдается, но происходит это крайне редко со сменой биотопа и экологической ниши, когда из хищника-засадчика обыкновенная щука превращается в хищника, преследующего свою добычу, как и амурская щука, в угон. По данным Г. В. Никольского с соавторами (1947), в северных водоемах, где основу ее питания составляют преимущественно придонные реофилы, щука из засадчика превратилась в активно преследующего добычу хищника. Ф. Н. Воронин (1973) в больших озерах Белоруссии в зарослевой литоральной зоне описал "поперечно-полосатую" щуку, мелкую, с низким ростом, и "пятнистую" щуку, предпочитающую открытую пелагиаль озера, крупную, с высоким ростом. Это мало дифференцированные адаптивные нормы. Они характерны и для амурской щуки. По мнению М. Н. Лишева (1950), как приспособление к пелагическому образу жизни, у крупных щук в р. Амур выработался "руслевой" тип окраски - пятнистый, в отличие от обычно свойственного ей зарослевого полосатого типа.

Более глубокая дифференциация у обыкновенной щуки, по-видимому, невозможна из-за узкой экологической ниши облигатного хищника. Щука как вид сформировалась в бореальной зоне, где в водоемах достаточно большой набор жертв, но даже заходя в арктическую зону, где число жертв значительно снижается, а щука порой становится единственным их обитателем, у нее появляется специфичный феномен - возрастной каннибализм, возможный только при достаточно высокой плодовитости.

Смягченный вариант этого феномена - обыкновенный окунь *Perca fluviatilis* L. с не столь узкой пищевой специализацией. Обычно окунь образует мелкую темноокрашенную форму, питающуюся в основном беспозвоночными (камышевую, *m. phragmiteti*) (Берг, 1949). Однако в озерах, где он является единственной рыбой, окунь в определенном возрасте переходит к каннибализму (Меншуткин, Жаков, 1964). Окунь в

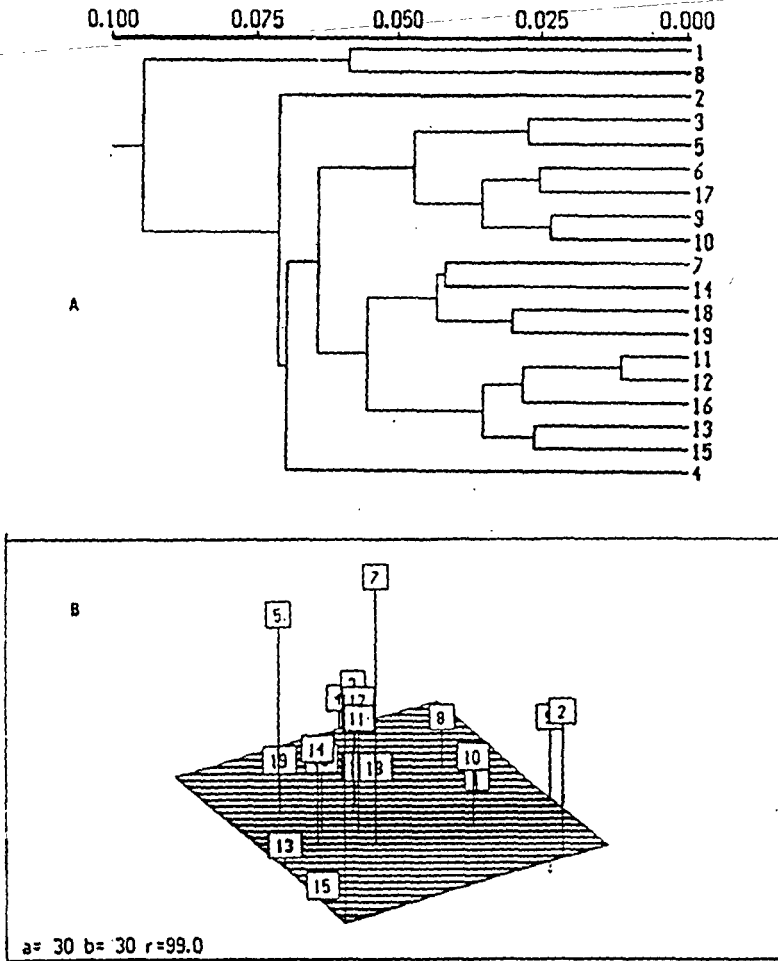


Рис. 5. Фенетическое отношение популяций обыкновенной щуки в водоемах Евразии по результатам кластерного анализа (А) и метода главных компонент (В) 37 внешнеморфологических признаков. Обозначения: 1-зал. Варнов, 2-зал. Заалер-Бодден, 3-оз. Ковдозеро, 4-Пекелинские озера, 5-оз. Банное, 6-Вазузское водохранилище, 7-р. Москва, 8-оз. Сары-Су, 9-р. Енисей, 10-р. Варламовка, 11-р. Лена (о. Каргылабыт), 12-р. Лена (о. Мичигис), 13-р. Лена (о. Бытык-Ары), 14-оз. Лабныкыр, 15-р. Омолон, 16-оз. Каргогытгын, 17-р. Пенжина, 18-р. Энычавая, 19-оз. Лажниковское.

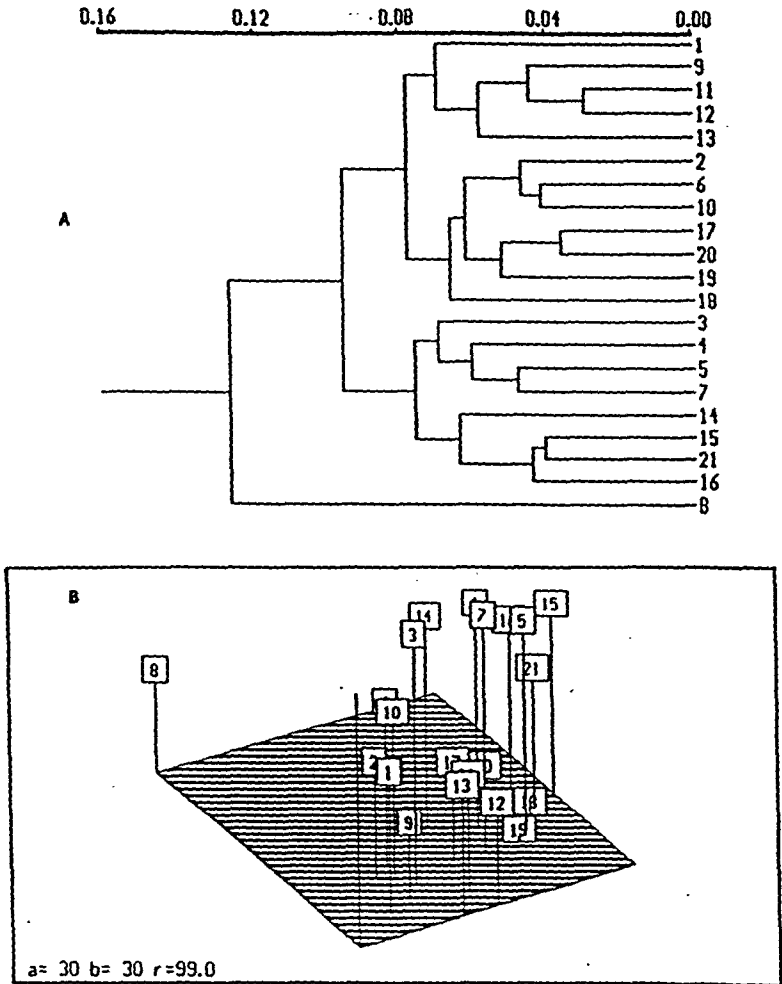


Рис. 6. Фенетическое отношение популяций обыкновенной щуки в водоемах Евразии по результатам кластерного анализа (А) и метода главных компонент (В) 34 остеологических признаков. 1-зал. Варнов, 2-озера у Таммисаари, 3-оз. Ковдозеро, 4-Пекелинские озера, 5-оз. Банное, 6-Вазузское водохранилище, 7-р. Москва, 8-оз. Сары-Су, 9-р. Енисей, 10-р. Варламовка, 11-р. Лена (о. Картылабит) 12-р. Лена (о. Мичигис), 13-р. Лена (о. Бытык-Ары), 14-р. Лабынкыр, 15-оз. Лабынкыр, 16-оз. Безымянное, 17-р. Омолон, 18-р. Пенжина, 19-р. Хатырка, 20-оз. Каргогьтгын, 21-оз. Лажниковское.



Вдоле может занимать три пищевые ниши: младшие возрастные группы питаются зоопланктоном, особи средних размеров - донными органическими, старшие рыбы - хищничают. Щука менее эврибионтна и более узкоспециализирована как хищник (Жаков, 1984). Даже вынужденное использование несвойственных ей пищевых ниш и каннибализм не приводит к дивергенции.

В этой связи об обыкновенной щуке следует говорить как о крайне консервативном в эволюционном отношении виде, а выявленная картина изменчивости свидетельствует о ненаправленном ее характере.

Таким образом, обыкновенная щука является типичным примером вида с высокой пищевой специализацией (крупные объекты - высокоэнергетический корм), что потребовало глубоких морфологических преобразований (огромная пасть, мощные кинжаловидные зубы, щетинковидные аберные тычинки, короткий кишечник).

В настоящее время морфотип и экологическая ниша обыкновенной щуки сформированы отбором и закреплены им. Главный эволюционный актор, действующий на щуку - это стабилизирующий отбор, отсекающий крайние варианты.

У обыкновенной щуки - облигатного хищника-засадчика, все морфологические структуры, ответственные за пищевую специализацию, не меняются в связи с тем, что переход на питание, например, планктоном или моллюсками означал бы переход на питание менее энергетически ценным кормом и требовал бы весьма значительных морфологических перестроек, выходящих за рамки адаптивных норм, которые из поколения в поколение оставались невостребованными (Медников, 1987).

Таким образом, ниша обыкновенной щуки, как высокоспециализированного хищника-засадчика, оказалась универсальной практически для любых типов водоемов, энергетически выгодной и обеспечивающей жизнь отдельным популяциям, даже если это единственный вид в водоеме.

Из всего выше сказанного следует, что любые возможные отклонения у щуки отсекаются стабилизирующим отбором. В связи с этим у нее отсутствуют экологические формы, связанные с типом питания, подвиды или иные формы. Поэтому нет оснований для таксономического подразделения обыкновенной щуки в Евразии, а структура вида представляется достаточно простой и мономорфной.

Однако обыкновенной щуке, внешне мономорфной, мог быть присущ скрытый полиморфизм, который проявился у ее древнего предка в водах Северной Америки с большим количеством экологических ниш - от

севера к югу, что привело к возникновению новых видов щук.

В рамках двух адаптивных норм пределом хищничества стал маскин нонг (*E. masquinongy*) - обитатель теплых озер с густой растительностью, глубоких бухт и медленно текучих рек центральной части Северной Америки, а пределом мирного типа питания (беспозвоночными) полосатая щучка (*E. niger*), предпочитающая крупные пруды, озера, не большие речки юго-востока Северной Америки. Таким образом, у обыкновенной щуки мономорфизм не абсолютный, но близкий к этому.

Амурская щука занимает иную экологическую нишу - нишу хищника преследующего свою добычу в угон. Однако, и в данном случае, ниш остается узкой, в связи с чем все выше сказанное об обыкновенно щуке в полной мере относится и к амурской щуке.

### ВЫВОДЫ

1. В популяциях обыкновенной и амурской щук по морфобиологическим показателям выявлена ненаправленная размерно-возрастная изменчивость, которая обусловлена аллометрическим ростом мелких и крупных особей в популяциях.

2. Половой диморфизм у обыкновенной и амурской щук практически не выражен, а незначительные различия между самками и самцами в отдельных популяциях связаны с размером рыб и их ростом.

3. У обыкновенной и амурской щук по внешнеморфологическим и остеологическим признакам обнаружены разные уровни экологической изменчивости: от слабо различающихся популяций в одинаковых по тип водоемах со сходными климатическими и биотопическими условиями до более обособленных - в водоемах разного типа с различными абиотическими условиями.

4. У обыкновенной и амурской щук изменчивость признаков носит ненаправленный, мозаичный характер. Отсутствует подвидовая географическая изменчивость и не прослеживается клинальная.

5. Экологическая ниша обыкновенной и амурской щук на ареале не изменяется. Повсеместно это - облигатные хищники, у которых произошли глубокие морфологические перестройки, позволившие отдельным популяциям обыкновенной щуки выживать, даже, если это единственный вид в водоеме.

6. Морфотип и экологическая ниша обыкновенной и амурской щук как высокоспециализированных хищников, универсальны практически для любых типов водоемов. Они сформированы отбором и закреплены им. При этом главным эволюционным фактором, действующим на щук, является стабилизирующий отбор, отсекающий крайние варианты. Отсутстви

едпосылок для образования экологических форм, связанных с питанием, подвидов или иных форм не дает оснований для таксономического подразделения обыкновенной щуки на подвиды в Евразии.

7. Обыкновенная и амурская щуки - мономорфные виды с высокой степенью фенотипического сходства популяций.

8. Результаты работы по фенетическому разнообразию и структуре подвидов обыкновенной и амурской щук позволяют нам дать рекомендацию о необходимости дифференцированного подхода к изучению и промышленному использованию их локальных популяций.

#### СПИСОК СТАТЕЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Груздева М. А. Морфобиологическая характеристика щуки *Esox lucius* L. озера Сары-Су (Азербайджан) // Биологические науки. М. 1986. Деп. в ВИНТИ 05.06.86. N4114-B86. 15 с.
2. Груздева М. А., Васильева Е. Д. Дивергенция обыкновенной *Esox lucius* L. и амурской *E. reicherti* Dyb. щук по краниологическим признакам // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28. №4. С. 567-578.
3. Груздева М. А., Мятлев В. Д. Опыт применения пошагового дискриминантного анализа в изучении популяционной изменчивости обыкновенной щуки *Esox lucius* L. // Биологические науки. М. 1989а. Деп. в ВИНТИ 24.01.90. N499-B90. 13 с.
4. Груздева М. А., Мятлев В. Д., Савваитова К. А., Максимов В. А., Х. Винклер. Изменчивость морфометрических показателей в популяциях обыкновенной щуки *Esox lucius* L. из заливов Балтийского моря // Биологические науки. М. 1989б. Деп. в ВИНТИ. 24.01.90. N500-B90. 23 с.
5. Груздева М. А. Изменчивость морфобиологических показателей у обыкновенной щуки из водоемов бассейна Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (Материалы докладов 6-ой региональной конференции. Кандалакша, 6-8 сентября 1995). С-П. 1995. С. 116-117.
6. Пичугин М. Ю., Савваитова К. А., Максимов С. В., Груздева М. А. К анализу современного фенетического разнообразия сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* из озера Лама (Норило-Пясинские озера Таймыра) // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. №5. С. 572-579.
7. Груздева М. А., Савваитова К. А., Мятлев В. Д. Фенетическое разнообразие щук (Сем. Esocidae) Евразии // Вопросы ихтиологии. В п е ч а т и .