

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина  
Труды, вып. 59(62)

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ  
ПРЕСНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Рыбинск 1990

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 фенетического 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 открытый 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 фенетического разнообразия вида. Легко поддаться соблазну связать всю изменчивость с разнообразием среды и быстрыми её 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 туводных 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 заселения 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. Ка-ра-Те-рень	Оз. Бал-хаш	Капчагай-ское водо-хранилище	Оз. Электренай					Р. Скир-вите	Курш-ский залив	Р. Бу-зан	Волго-Каспийский канал
				холодная зона	теплая зона							
Dent	6.06	6.22	6.11	6.00	6.06	5.66	5.71	5.07			5.16	
Fr	7.06	6.93	7.18	7.01	6.96	6.50	6.47	6.21			6.28	
P <sup>so</sup>	2.98	2.85	2.78	2.26	2.18	1.72	1.57	1.75			1.84	
P <sup>co</sup>	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 <sub>a</sub>	13.88	13.96	14.02	14.50	14.71	14.22	14.28	13.90			14.02	
V <sub>i</sub>	3.22	3.15	3.16	3.32	3.31	3.59	3.55	3.35			3.25	
V <sub>c</sub>	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	3.313	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 <sub>o</sub>	0.243	0.132	0.201	0.606	0.549	0.618	0.849	0.535			0.567	
H <sub>1</sub>	0.453	0.509	0.479	0.375	0.363	0.343	0.113	0.271			0.267	
P <sub>1</sub>	0.569	0.538	0.420	0.673	0.720	0.520	0.660	0.407			0.461	
Op <sub>2</sub> 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	
п	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, Fr — число отверстий надглазничного канала на лобной кости, P<sup>so</sup> — то же на теменной кости, P<sup>co</sup> — число отверстий надвисочного канала на теменной кости, V<sub>a</sub> — число позвонков в туловищном отделе позвоночника, V<sub>i</sub> — то же в переходном отделе, V<sub>c</sub> — то же в хвостовом отделе, V — общее число позвонков, 14+4 — частота сочетания V<sub>a</sub>=14, V<sub>i</sub>=4; 15+3 — то же, V<sub>a</sub>=15, V<sub>i</sub>=3 (частота третьего основного варианта (14+3) находится вычитанием двух других частот из единицы); H<sub>o</sub>, H<sub>1</sub> — частоты двух из трех возможных типов строения гиомандибулы, P<sub>1</sub> — частота одного из двух возможных вариантов строения парасфеноида, Op<sub>2</sub>2 — 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-

Таблица 2

Различия между выборками из популяций, обитающих в сходных условиях

Признак	Волгоградское	Цимлянское	Волгодонское			Рыбинское	Шекснинский прес	Боткинское	Оса-Оханская	Елово-Час-ТЬЕ	Оз. Дрин-гис	Оз. Дис-ней
			Волжский прес	Шекснинский прес	Оса-Оханская							
Dent	5.78—6.04	5.60—5.92	5.67—6.00	5.85—5.98	5.93	5.79	6.56	5.94				
Fr	6.77—7.05	6.72—6.82	6.54—6.63	6.77—6.94	7.06	7.01	7.34	6.41				
P <sup>so</sup>	1.92—2.35	1.77—1.88	1.83—1.98	1.88—2.09	2.08	2.12	2.23	1.89				
P <sup>co</sup>	3.42—3.83	3.50—3.72	3.08—3.42	3.15—3.32	3.73	3.65	4.04	3.47				
Op1	1.02—1.12	1.14—1.19	0.78—0.98	0.69—0.96	0.96	0.86	1.09	1.06				
V <sub>a</sub>	14.17—14.35	14.29—14.41	14.13—14.18	14.20—14.40	14.55	14.22	14.64	14.15				
V <sub>i</sub>	3.08—3.31	3.32—3.52	3.69—3.86	3.43—3.67	3.38	3.21	3.42	3.75				
V <sub>c</sub>	19.31—19.75	19.21—19.4	19.09—19.17	19.10—19.20	19.44	19.38	19.28	19.22				
V	43.83—44.03	44.00—44.15	43.96—44.16	44.02—44.08	44.35	43.78	44.34	44.11				
14+4	0.250—0.444	0.290—0.431	0.674—0.738	0.429—0.636	0.331	0.375	0.290	0.792				
15+3	0.000—0.238	0.320—0.540	0.130—0.167	0.178—0.390	0.470	0.216	0.581	0.094				
H <sub>o</sub>	0.582—0.600	0.625—0.664	0.700—0.704	0.530—0.797	0.628	0.588	0.473	0.731				
H <sub>1</sub>	0.336—0.360	0.173—0.292	0.240—0.296	0.178—0.390	0.278	0.307	0.459	0.269				
P <sub>1</sub>	0.324—0.500	6.642—0.745	0.661—0.667	0.342—0.530	0.212	0.298	0.614	0.664				
Op <sub>2</sub> 2	0.176—0.300	0.491—0.727	0.353—0.517	0.352—0.593	0.463	0.456	0.919	0.537				
D	9.02—9.27	8.98—9.05	9.00—9.15	9.00—9.17	9.00	9.17	9.00	9.03				
A	25.23—25.75	25.53—26.24	25.11—25.77	25.31—25.98	25.40	24.96	25.16	25.05				
II	53.46—55.12	54.51—55.50	53.54—55.07	54.72—55.12	54.50	53.75	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 Араке леща сейчас нет, поэтому единственная возможность для его морфологического облика — взятие выборок из озер дельт, 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 средневыборочных 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 выборок 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 нереальная. 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-

статочно 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 хиатус, 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 ощущимы, 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, Шекснинское водохранилища N=28	3. Куйбышевское водохранилище N=12	4а. Воткинское водохранилище (кроме нижнего 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 <sup>so</sup>	1.792—1.956	1.827—2.047	1.987—2.243	2.051—2.145	1.890—2.220
P <sup>co</sup>	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 <sub>a</sub>	14.13—14.29	14.19—14.40	14.30—14.46	14.45—14.56	14.41—14.78
V <sub>i</sub>	3.55—3.74	3.43—3.67	3.31—3.49	3.32—3.43	3.33—3.45
V <sub>c</sub>	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 <sub>o</sub> )	0.635—0.700	0.579—0.763	0.703—0.854	0.363—0.675	0.448—0.630
P(H <sub>i</sub> )	0.237—0.365	0.218—0.380	0.136—0.259	0.263—0.418	0.233—0.485
P(Psph <sub>1</sub> )	0.560—0.667	0.635—0.797	0.580—0.733	0.136—0.256	0.456—0.671
P(Op <sub>2</sub> )	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

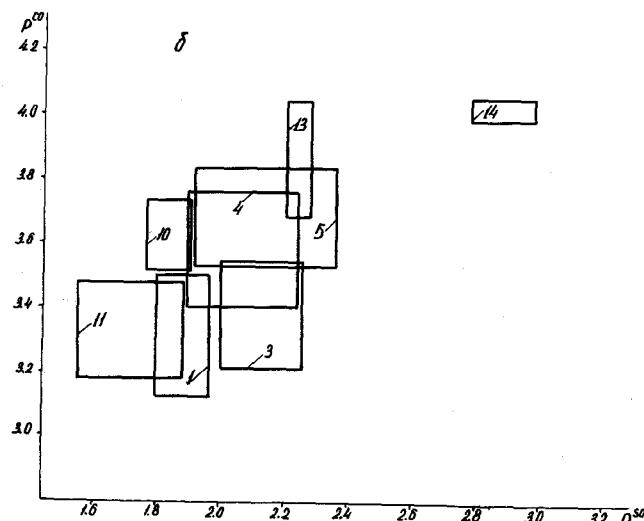
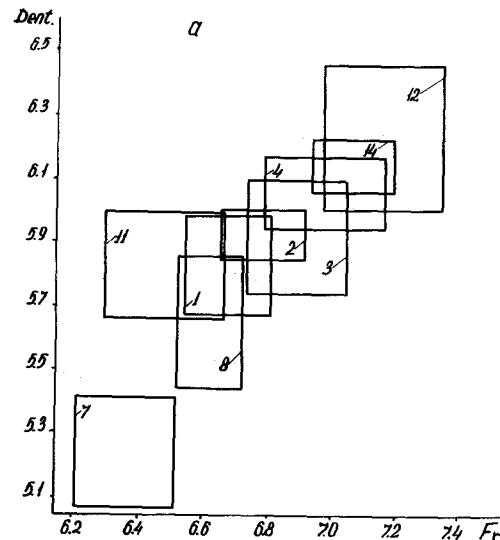
шения соподчинения (включения) между этими кластерами есть дискретная функция непрерывного аргумента — координат точек, а потому могут меняться при сколь угодно малых перемещениях последних. В связи с этим роль интуиции и опыта систематика на внутривидовом уровне несколько не меньше, чем на уровне высших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

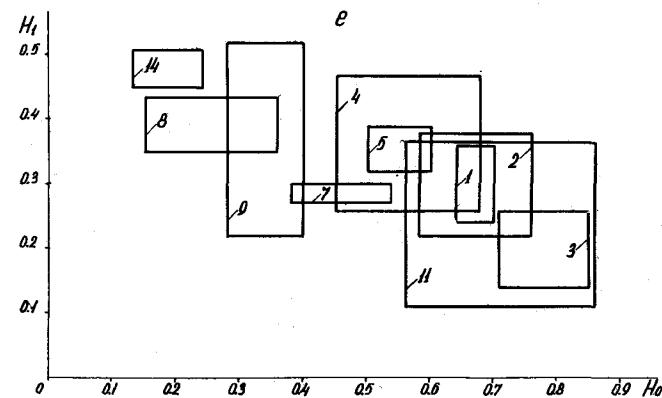
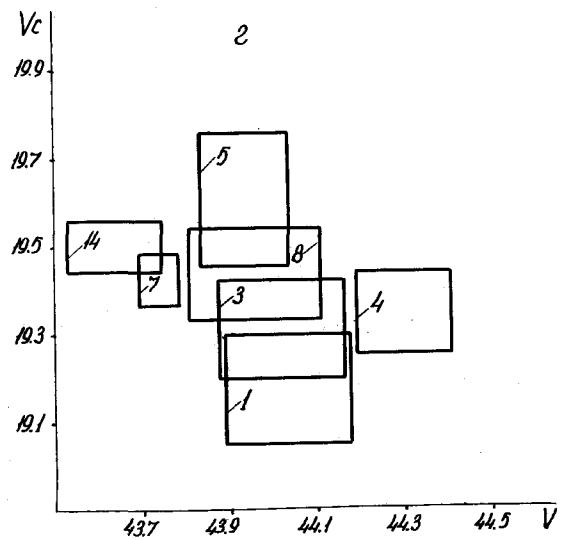
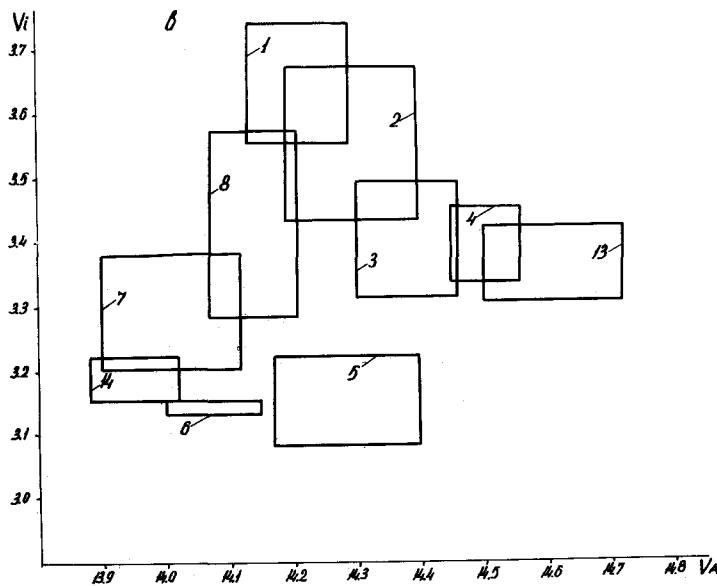
Анализ пространственной структуры и структуры фенотипического разнообразия (СФР) вида *Abramis brama* начнем с описания изменчивости отдельных признаков. В табл. 3 указаны пределы межпопуляционной изменчивости остеологических (и некоторых традиционных) признаков леща в разных географических регионах. 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, обнаружив за пределами основного ареала популя-

Таблица 3

Водоёмы				
5. Нижняя Волга и из Воткинского 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. Арал, 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





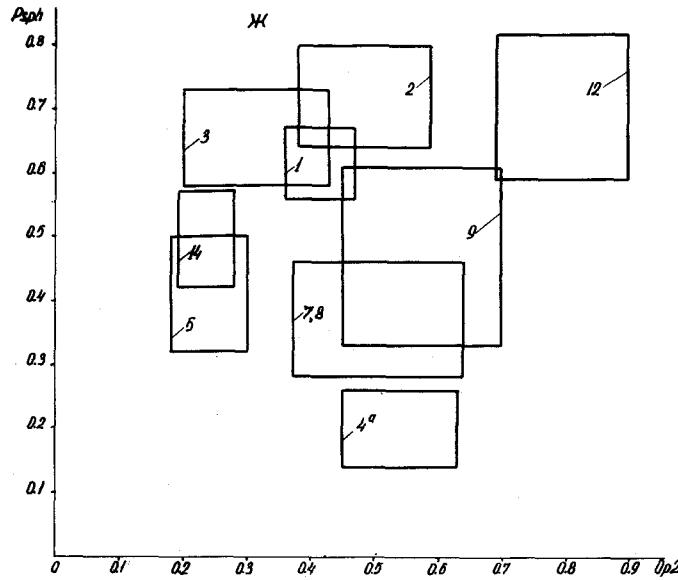


Рис. 1. Межпопуляционная изменчивость средних значений фенетических признаков и частот фенотипов у леща.

a — Dent —  $F_r$ , 6 —  $P^{so}$  —  $P^{co}$ , в —  $V_a$  —  $V_b$ , г —  $V_c$  —  $V$ ; частоты: д — (14+4) — (15+3), е —  $H_0$  —  $H_1$ , ж —  $P_1$  —  $Op_2$ .

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 перекрывания 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 перекрывания. Интересно,

Таблица 4.  
Фенотипические характеристики выборок, не вошедших ни в одну из групп табл. 3.

Водоем	Dent	$F_r$	$P^{so}$	$P^{co}$	$Op_1$	$V_a$
Ковдозеро (Сев. Карелия)	6.314	6.549	1.859	3.366	1.050	14.95
Шекснинское 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 Тerek)	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. Палеостоми	6.167	6.741	2.087	4.196	1.180	14.08
Бурштынское водохранилище (бассейн верхнего Днестра)	5.411	6.585	1.807	2.818	0.846	14.40
Новоднестровское 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 различимых фенононов. 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 нижневолжских водохранилищ (№ 5). Главная особенность первых состоит в очень низких (самых низких в ареале) значениях Dent и Fr и пониженных значениях  $P^{so}$ ,  $P^{co}$  Op1 и ll. Промежуточное положение занимает лещ Волго-Ахтубинской поймы (№ 6),

Таблица 4

$V_i$	$V_c$	$V$	$14+4$	$15+3$	$H_o$	$H_1$	$P_1$	$Op_{22}$	$n$
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 нижневолжскому. Группа выборок из нижневолжских 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 вышеперечисленными водохранилищами возрастает доля «окон» ( $H_1$ ) и «зияний» ( $H_2$ ) на гиомандибуле и резко снижается доля парасфеноидов с характерными выступами на задне-вентральной части ( $P_1$ ) [14, 20].

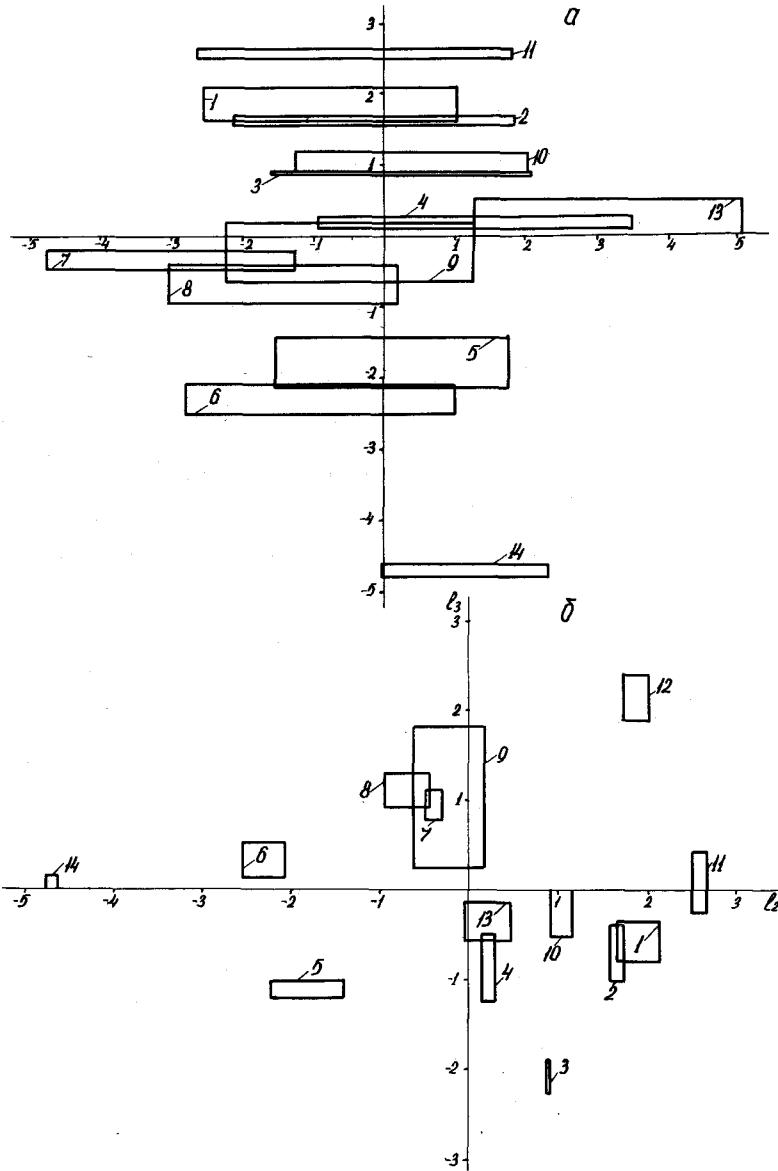


Рис. 2. Пределы варьирования комплексов признаков географических рас леща с обработкой по методу ГК.

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 выборок 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  $V_c$ , значительно большей частотой  $H_o$  и  $R_1$ . 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  $Dent$ ,  $P^{so}$ ,  $Fg$  и  $Op_1$ . Еще выше, в Горьковском и Рыбинском водохранилищах, (№ 2) мы сталкиваемся с новыми морфологическими особенностями: заметно снижается число отверстий сейсмосенсорной системы (СС) в некоторых костях ( $Fg$ ,  $P^{so}$ ,  $P^{co}$ ,  $Op_1$ ). Вновь падает  $V_a$  до уровня нижней Волги,  $V_c$  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  $H_o$  и повышение частоты  $Op_2$ . В целом лещ этой группы отличается от нижневолжского 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:  $Dent$ ,  $Fg$ ,  $P^{so}$  и  $Op_1$ , а также  $V_a$  и  $V_c$  при дальнейшем росте  $V_i$  и частоты  $14+4$ . На прежнем уровне остаются  $P^{co}$  и частотные распределения  $H$ ,  $R$  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  $Dent$ ,  $Fg$  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 нижневолжскому, 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  $Dent$  и  $F$  даже несколько выше. Неизменны частотные распределения  $H$  и  $R$ , и только доля  $Op_2$  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 модальная становится уже частота  $15+3$ . Эти характерные признаки сохраняются также и у леща Камского водохранилища. В то же время у него выше  $Dent$  (6.15—6.20), а  $Fg$  и  $P^{so}$  ниже и не превышают средней величины этих признаков у рыбинского леща. Частота  $Op_1$ , 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.  $Op_2$  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 ПонтоКаспийского бассейна. Мы обратили внимание на значитель-

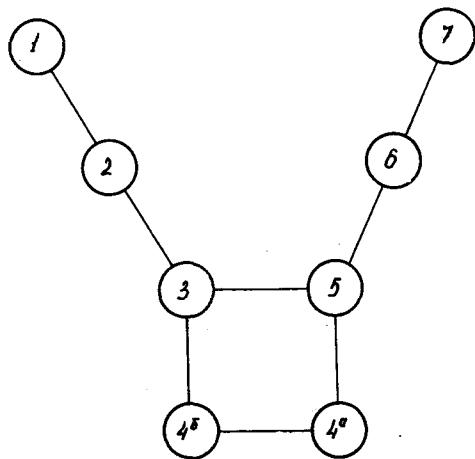


Рис. 3. Отношения-сходства между группами популяций леща бассейна Волги. Здесь и далее: в сплошных кружках — номера групп из табл. 3, в пунктирных — номера выборок из табл. 4.

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, Op<sub>1</sub>, но почти столь же высокими P<sup>co</sup>, не менее 3.45. Сходство с группой 5 отмечено, кроме того, по большинству признаков позвоночника, по H, в меньшей степени по Р. В то же время, у леща каспийских эстуариев P<sup>so</sup> достигает 2.1, V<sub>a</sub> обычно менее 14.2, а частота Op<sub>2</sub>2 не достигает 0.5, тогда как в популяциях черноморских эстуариев P<sup>so</sup> всегда меньше 2.0, V<sub>a</sub> обычно превышает 14.2, а доля Op<sub>2</sub>2 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 феномена 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 Р очень близки к группам 5—7. Из-за отмеченных различий отношение групп 8 и 9 к волж-

ским выборкам неодинаково. Если в эстuarных каспийских выборках еще прослеживаются нижневолжские 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<sup>so</sup>, P<sup>co</sup>. Весьма велика также частота H<sub>o</sub> (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 феномен. Это связано с существенными отличиями аральской группы от популяций всего остального ареала по целому ряду признаков. Наибольшее своеобразие отмечено по P<sup>so</sup>: 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 нижневолжским, особенно по строению позвоночника. Можно сказать, что отличия нижневолжских и аральских выборок от, например, выборок Верхней Волги, односторонние, но сильнее выражены у аральских. Уникальным, нигде более не отмеченным свойством аральского леща является

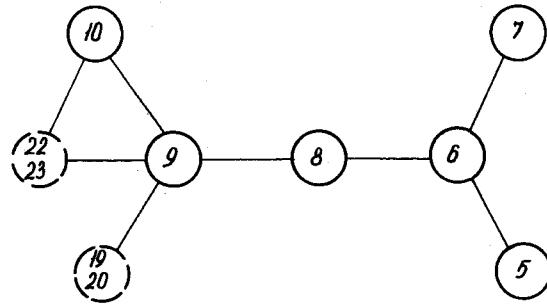


Рис. 4. Отношения сходства между группами популяций леща низовий рек Понто-Каспия.

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-Дары 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. Выртсъярв, близок к верхневолжскому и отличается от него лишь еще более низким Fr и P<sup>so</sup> и большей частотой Opr2. 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. Мяялис, 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 Opr2), но отличия их от леща верхней Волги выражены сильнее, чем у собственно северо-восточного леща. Что касается популяций Карелии (Сямозеро, 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 Opr2 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-

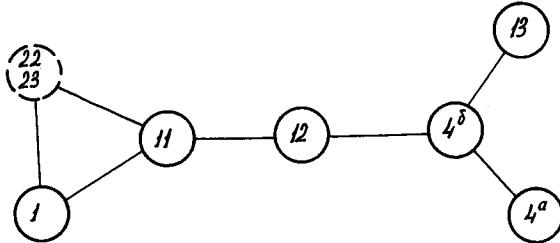


Рис. 5. Отношения сходства между группами популяций леща северных бассейнов.

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 pontической системе популяций, охватывающей все реки бассейна от Южного Буга до Дона. Как будет ясно из дальнейшего изложения, в среднем течени 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. Палеостоми. 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 (дендограммы) 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 *Abaealis vgrata* две главные ветви, крупные географические расы: западную и восточную. В первую входит эстуарная pontическая группа, речные популяции черноморского бассейна, прибалтийская, верхне- и средневолжская 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-

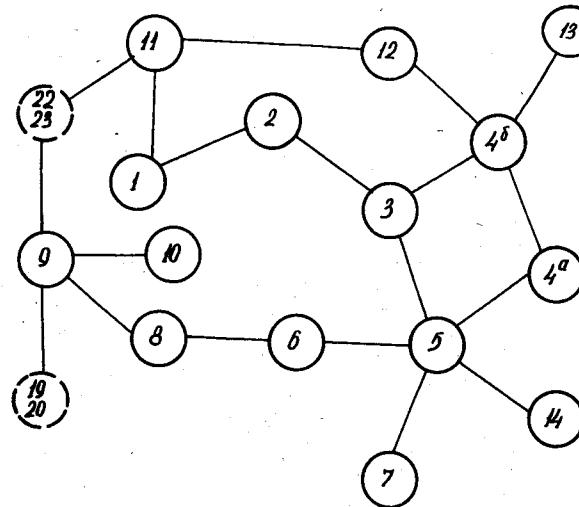


Рис. 6. Отношения сходства между группами популяций леща в исследованной части ареала.

ного нерва  $Op_{2,2}$ , преобладание гиомандибул без «окна» ( $H_o$ ), то для восточной, напротив, большое число отверстий, три переходных позвонка, типы  $P_0$ ,  $H_1$  и  $H_2$ ,  $Op_{2,2}$ . 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 нижневолжскими и pontическими популяциями. Северо-западная группа «пристыковывает» леща Прибалтики к северо-восточному, к нему же осуществляют переход от верхневолжской 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 вариирования. 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 фенофонде 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 могли оно возникать, 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. Такую 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 леща в пределах СССР имеют заведомо разный возраст. Совсем недавно происходило заселение части ареала, лежащей к северу от Главного водораздела, где вся пресноводная ихиофауна несколько раз уничтожалась покровными оледенениями [6, 9]. Однако представители каждого вида сохранились 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 Баренцева 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-Арало-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 карловых. 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 зоogeографическими данными в пользу выдвинутой гипотезы. Так, Я. И. Старобогатов [37] по результатам районирования малакофауны целиком относит верхнюю Волгу к Балтийской провинции Палеарктической области. Близость ихтиофауны верхней Волги с ихтиофауной Прибалтики станет очевидной, если не учитывать полупроходные виды. Только в верхнем течении Волги, помимо рек Прибалтики, водится 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-

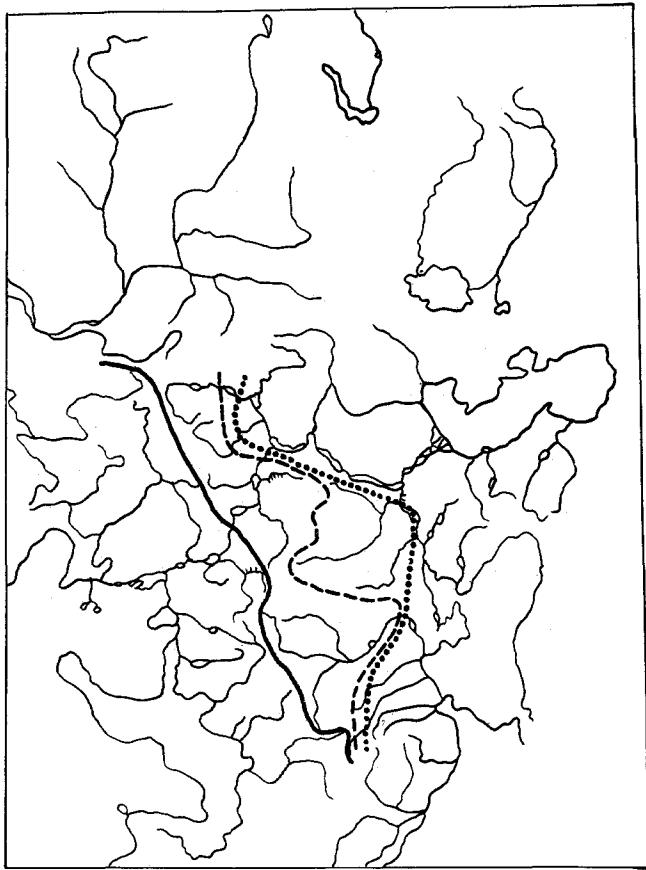


Рис. 7. Положение Главного водораздела Русской равнины перед валдайским (сплошная линия), московским (прерывистая линия) и днепровским (пунктир) оледенениями. (по: [15]).

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 быстрынок из Западной Двины только 40% имели зубную формулу 2.5—4.2, характерную для номинативного подвида, что сближает быстрынок 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 Иваньковского 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-

Таблица 5

**Расщепление в F<sub>1</sub> при скрещивании рыбинских и белозерских лещей  
в сравнении с характеристиками материнских популяций**

Фенотип	Скрещивание		Популяционные характеристики		
	PQ <sub>♂</sub>	PQ <sub>♀</sub> B <sup>♂</sup>	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<sub>c</sub> = 19 (♀ и ♂), белозерский лещ — 15+3, V<sub>c</sub> = 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 внутрипопуляционные 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 водохранилище), 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.

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 подвида сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* *vessicus* [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 Шексинского 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, отдёленных, 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-

До сих пор мы совершенно не обращались к вопросу о существовании 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 принеманских 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 поздневалдайского 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 (Даугавы). Бассейн последней представлен в наших сборах лещом оз. Диснай вполне верхневолжского типа. Данные по бассейнам Вислы и Припяти отсутствуют, если не считать низовые 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 прадолину, занятую сейчас отрезком Немана в районе г. Друскининкай, р. Мяркис, частично р. Вилия (Нярис) и р. Жяймяна. 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 *Vargus* 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 довалдейской 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 интродукции 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 Хеннингом [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

Таблица 6

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

Группы	Признаки											
	D. ph	Dent	F <sub>r</sub>	P <sup>so</sup>	P <sup>co</sup>	V <sub>a</sub>	V <sub>i</sub>	V <sub>c</sub>	V	P	O <sub>ps2</sub>	D
1 Арал	+	+	+	++	+	—	—	+	—	—	—	+
2 Нижняя Волга	—	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+
3 Воткинское в-ще	—	+	+	+	+	+	+	+	++	—	—	—
4 ВКР	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+
5 Черноморские эстуарии	—	—	—	—	+	—	+	+	+	+	+	—
6 Дон	—	—	—	—	+	+	+	—	+	+	+	—
7 Днепр	—	+	—	—	+	+	+	—	+	+	+	—
8 Каспийские эстуарии	—	—	—	+	+	—	+	+	+	+	+	—

П р и м е ч а н и е. D. ph — число глоточных зубов.

Конгруэнтная пара D. ph. +, P<sup>so</sup>. ++ выделяет из этой совокупности аральского леща. Наконец, нижнюю Волгу и ВКР можно выделить всего по одному предположительно апоморфному состоянию: F<sub>r</sub>. + и P<sup>co</sup>. —, 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 карловых 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. Этую закономерность А. Н. Миронов-

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 микрофилогенеза 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. Разобъем область варьирования каждого признака на два интервала (высокие и низкие значения), обозначив их, соответственно, «+» и «—». Знаком «++» в виде исключения отмечены очень высокие P<sup>so</sup> 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<sup>co</sup>. —P<sup>so</sup>. ++, Fr+. +, P-. —, D+. +, V<sub>i</sub>. —, V. ++; для группы 2—V+. +, V<sub>c</sub>. —, 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: V<sub>i</sub>. —, V. —, D+. + и конгруэнтный им плезиоморфный V<sub>a</sub>. +.

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 внутригрупповую дивергенцию на этом уровне не удается. Однако, молодой возраст волго-каспийских популяций, обоснованный выше, позволяет считать измененные по сравнению с нижней Волгой и Аралом значения  $Dent$ ,  $F_r$ ,  $P^{so}$  и  $Op_{2+}$  конвергентными таковым в группе 2 и исключить леща ВКР из анализа. В этом случае можно выдвинуть уже 7 гипотез синапоморфии в отношении состояний  $P^{so}-$ ,  $Dent-$ ,  $F_r-$ ,  $Vc-$ ,  $Vi+$ ,  $P+$ ,  $Op_{2+}$ . Пара конгруэнтных состояний  $P^{so}-$ ,  $Op_{2+}$  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 зоogeографии. 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 раннекхевальянскую 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, выборок из дельт

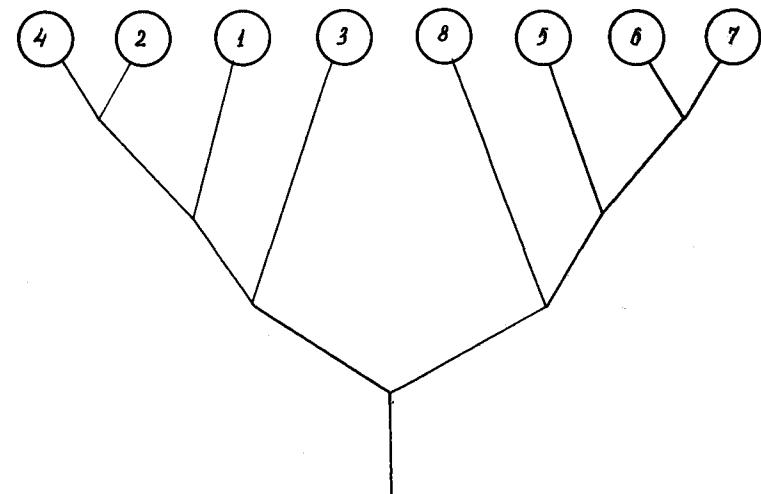


Рис. 8. Кладограмма родственных связей между группами популяций леща, обитающих к югу от Главного водораздела.  
Нумерация групп, как в табл. 6.

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 pontическом 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-

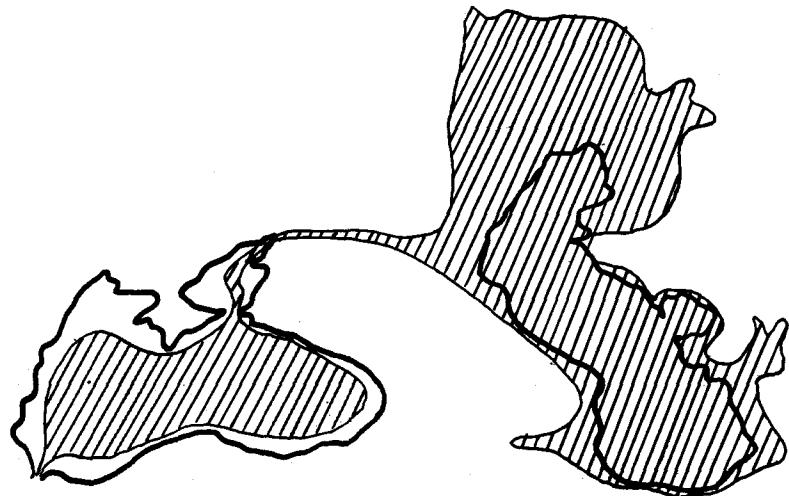


Рис. 9. Раннехвальинский (1) и Новоевксинский (2) бассейны (по: [8]).  
роновский, наст. сб.). То же подмечено и для плотовы дельты  
Волги, Днестровского и азовских лиманов [29].

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 pontическое происхождение. Трудно объяснить также, почему лещ, как и другие представители рода *Abramis*, не расселился широко в pontическом веке или еще раньше. Палеонтологические данные свидетельствуют о широком распространении третичных 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 11 и 10—13 лучами в D. За исключением числа позвонков, все эти признаки соответствуют современным *Abramis* sp.

В поисках выхода из противоречия мы обратились к истории малакофауны Понто-Каспия [30]. В средневерхнем 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 pontийском веке, на рубеже миоцена и плиоцена связь с океаном вновь прервалась, что сопровождалось сильным опреснением бассейна. Возникший мезогалинны водом имеет уже фауну, весьма близкую к каспийской по родовому составу. Однако видовой состав фаун различается очень сильно: из 48 видов кардиид и дрейссенид в pontическом море известно не более двух современных видов. Распадение Pontического 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 распадения Pontического 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 полигалинном водоеме, просуществовшем до начала вюрма (валдайское время), солоноватоводные каспийские виды были уничтожены. Однако вслед за этим воды раннехвальинской 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 карловых, так как это коснулось бы лишь полупроходных форм каждого вида, вынудив их стать туводными, либо уничтожив.

Обратимся к зоogeографическим 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 Верхе-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 карловых 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. *daniilewskii* 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 степнобионтные 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 эстuarных видов: леща, плотвы, вырезуба, шемаи, белоглазки, густеры, рыбца, жереха 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, раннеказарской трансгрессии Каспия предшествовало понижение его уровня на 40—50 м ниже современного. Еще одну глубокую

регрессию водоем испытал в конце позднезахарского времени. В конце плейстоцена (около 20 тыс. лет назад) гляциоэвстатическая регрессия мирового океана привела к снижению уровня Эвксина на 70—80 м. Соединения рек, несомненно, приводили к нивелированию фаунистических различий и тормозили процессы водообразования вследствие обмена генами между внутривидовыми формами. Направляется 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 территория 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: быстрыняка *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 — *natio 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 cappadocicus*. 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 эстuarной группы популяций леща. В плейстоценовой истории Черноморского бассейна выделяются три основных этапа опреснения: древнеэвксинский, синхронный раннезахарской трансгрессии Каспия и лихвинскому межледниковью, гирканский, синхронный раннехвалынской

трансгрессии (рис. 9) и концу ранневалдайского оледенения, и новоэвксинский, соответствующий позднехвалынской трансгрессии и поздневалдайскому оледенению [30]. Однако, считается, что новоэвксинский бассейн не имел соединения с позднехвалынским, 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 древнеэвксинского 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 древнеледникам. 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 древнеэвксинского 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 раннеквальянских 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 Аракса. 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 Куря, 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 плеистоцена Каспий пережил, по меньшей мере, три фазы акчагыльской трансгрессии и две фазы аштеронской (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 аштерона (ок. 600 тыс. лет назад). Если предположить, что лещ вместе с другими видами ponto-каспийского комплекса проник в Амударью именно тогда, то разделение арало-нижневолжской и северо-восточной групп популяций отодвинется уже в плиоцен (см. рис. 7). Примерное совпадение границы между ареалами групп с границей позднеакчагыльской трансгрессии

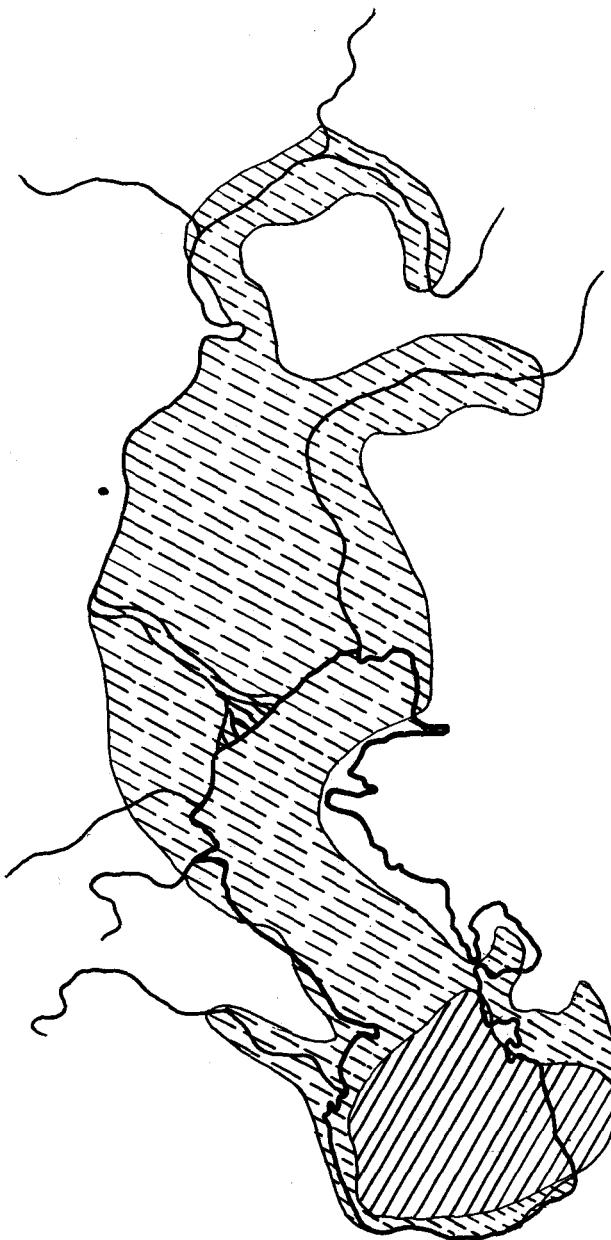


Рис. 10. Балаханский (косая штриховка) и позднее — Акчагыльский (прерывистая штриховка) бассейны (по: [33, 37]).

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 эстuarной 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 нижневолжский. Кроме того, сравнение леща с другими видами рода *Abramis* свидетельствует о том, что скорее нижневолжская 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 позднемиоценовый (понт.). Центром формирования эстuarной 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 раннеплиоценовый (4.5—3.5 млн. лет). Сейчас трудно объяснить нахождение эстuarного 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 уклейя *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, пойманых 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 доакчагыльское 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 (*Leucaspis delineatus* и *Alburnoides bipunctatus*), а остальные суть эндемики Терека, Пред- и Закавказья. Вполне возможно, что полу-проходной образ жизни повлиял и на морфологию эстuarных 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 CC, Va, V и повышение частоты фена OP<sub>22</sub>. Причины сходства выборки из Западного Маныча и оз. Караколь (ниже течения Терека) неясны, однако это подтверждает, что столь резкие различия между жилем 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]. Вероянее всего, причиной разрыва явилось оттеснение популяций палео-Камы на юг при наступлении ледников. Талые ледниковые воды, несущие большое количество минеральных взвесей, резко меняли экологическую обстановку, вызывая обеднение гидрофлоры. 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 определил 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 ПО 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 оstashковское. 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

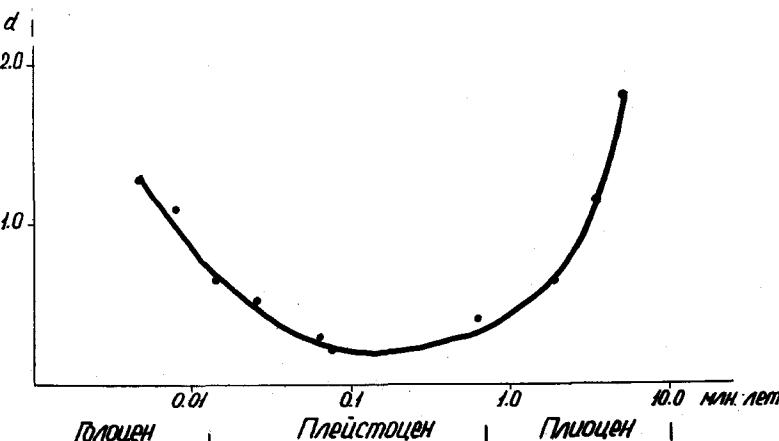


Рис. 11. Зависимость величины межпопуляционной дивергенции от времени изоляции.

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

популяций и могло привести к изменениями 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 — реэмиграция — 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 краевых 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 краевых 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 клинальный 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, отличающихся 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. Зоogeографический 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 зоogeографические области на основе распространения пресноводных рыб//Избранные труды. М., 1962. Т. 5.
7. *Васильев Ю. М.* Плювиальные трансгрессии Каспия в плейстоцене и реконструкция высотного положения их уровней//Тр. IV Всес. симп. по истории озер. Л., 1975. Т. 4.
8. *Долуханов 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 пресноводного 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 карловых 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 выборок//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 карловых рыб Волго-Каспийского района: Автореф. дис....канд. биол. наук. М., 1986.
30. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л., 1960.
31. *Невеская Л. А., Гончарова И. 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 зоogeографическое районирование континентальных водоемов. Л., 1970.
38. *Танасичук 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. ихтиол. 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 карловых рыб//Биол. науки. 1981. № 2.
43. *Яковлев В. Н., Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Зеленецкий Н. М.* Фены карловых рыб и обыкновенного окуня//М., 1988.
44. *Thienemann A.* Die Verbreiterungsgeschichte der Süsswassertierwelt Europas//Binnengewässer. 1950. Bd 18.