

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

# МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Рыбинск 1990

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

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

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

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

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

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

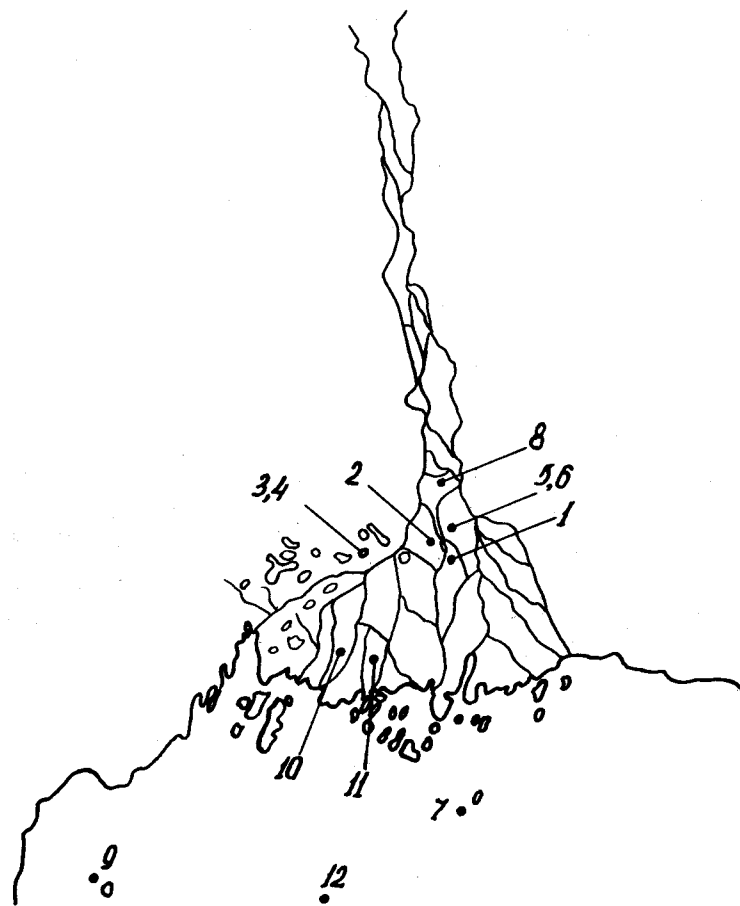


Рис. 1. Расположение мест сбора материала и даты лова.

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

\* — здесь и далее *argiroi* подвид не известен.

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

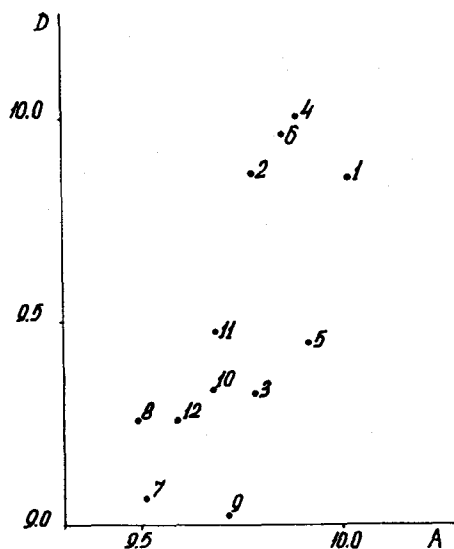
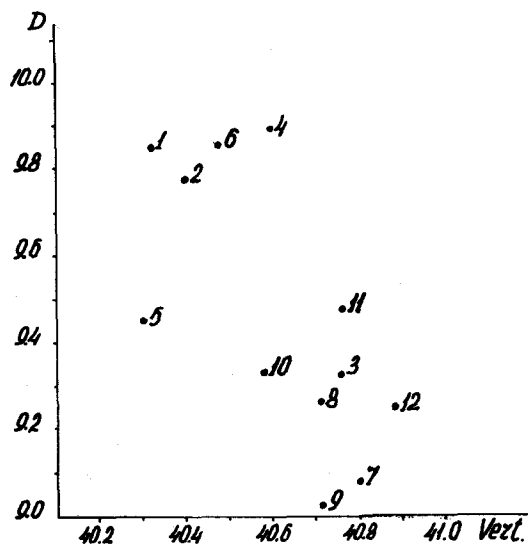


Рис. 2. Разброс выборок плотвы в разных координатных плоскостях (а, б)

D — среднее количество лучей в спинном и А — анальном плавниках, Vert — среднее количество позвонков. Цифрами обозначены выборки: 1 — р. Мошкариха, 2 — ерик Бабинский, 3 — р. Дарма (сеголетки), 4 — р. Дарма (взрослые), 5 — р. Б. Ильмень (сеголетки), 6 — р. Б. Ильмень (взрослые), 7 — остров Жемчужный, 8 — р. Бузан, 9 — остров Тюлений, 10 — тоня Мартышка, 11 — с. Полдневное, 12 — Сев. Каспий (сеголетки).

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

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

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

$$V_b = \frac{\Pi_b}{\Pi_b + \Pi_n}, \text{ где}$$

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

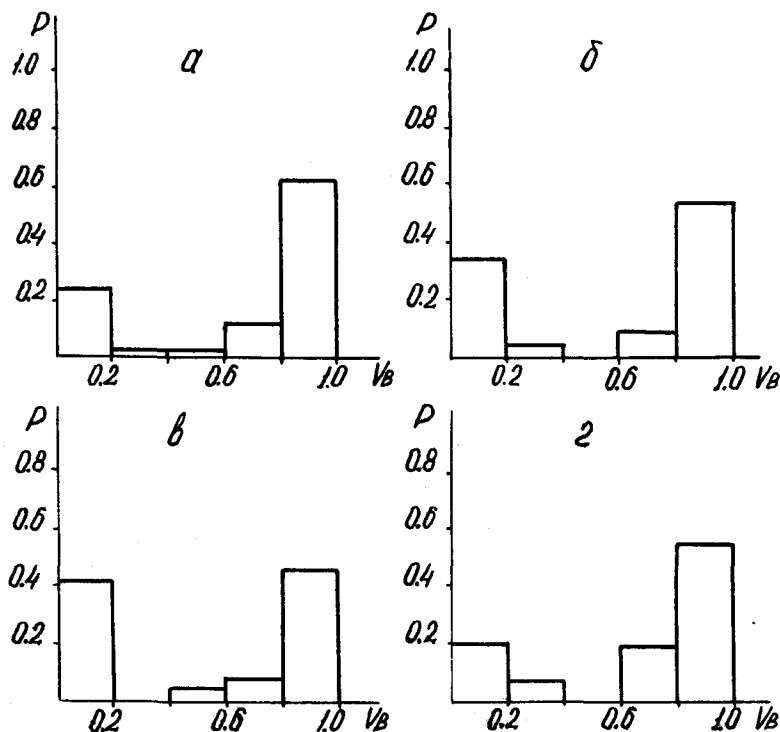
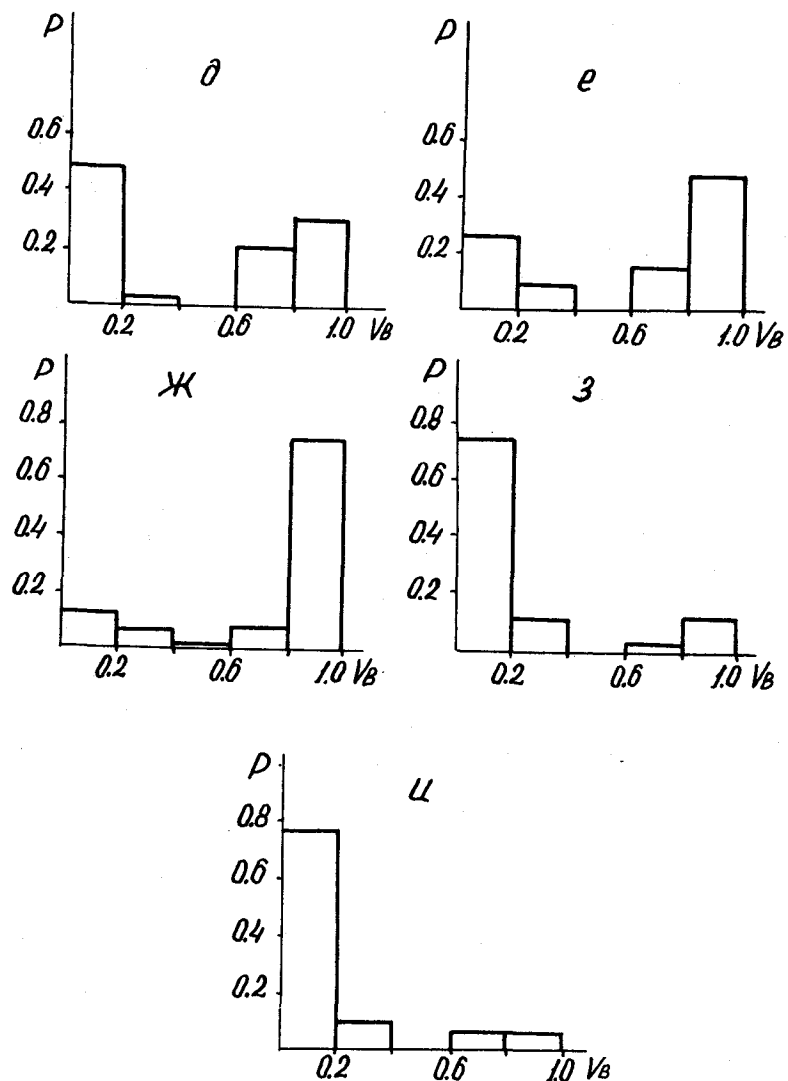


Рис. 3. Распределение условных вероятностей отнесения особей к вобле.  
 а — р. Бузан (нерестовый ход), б — тоня Мартышка (нерестовый ход), в — с. Полдневное (сеголетки), г — Сев. Каспий (сеголетки),

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



д — р. Б. Ильмень (сеголетки), е — р. Дарма (сеголетки), ж — «обучающая» выборка воблы, з — р. Дарма (взрослые), и — р. Дарма (неполовозрелые).  $V_b$  — условная вероятность отнесения особи к вобле,  $P$  — частота встречаемости особей.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## ЛИТЕРАТУРА

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