

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

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Рыбинск 1990

А. Н. КАСЬЯНОВ

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР**ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И НЕКОТОРЫЕ
ВОПРОСЫ МИКРОФИЛОГЕНЕЗА ПЛОТВЫ
(RUTILUS RUTILUS L.).**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

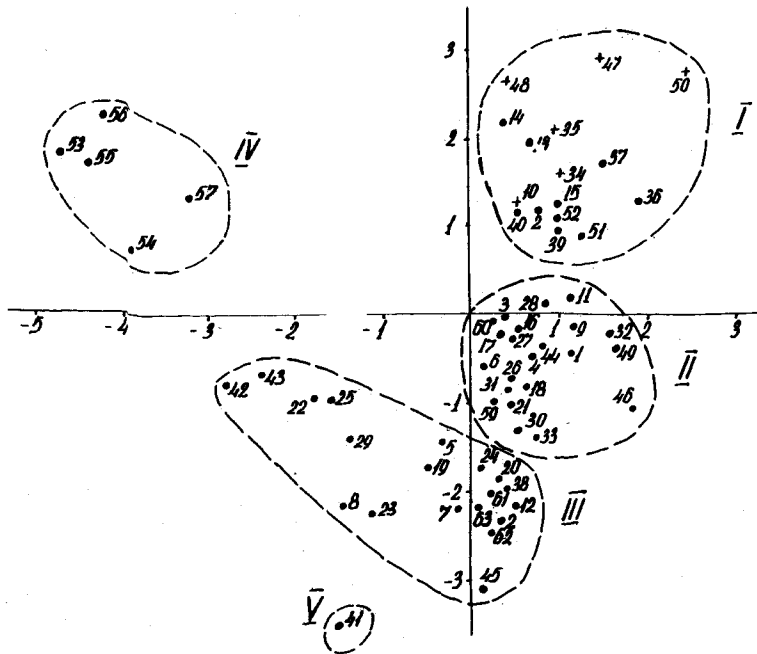


Рис. 1. Дифференциация популяций плотвы методом главных компонент по шести признакам.

1 — СПС; 2 — Шекснинское водохранилище, 10 — оз. Плещеево, 13 — Сямозеро, 14 — оз. Кереть, 15 — оз. Кубенское, 34 — оз. Морозкое, 35 — оз. Метеляй, 36, 37 — р. Печора, 39 — р. Иртыш, 40 — р. Обь, 47 — оз. Выштенское, 48 — оз. Дуся, 50 — оз. Хуторское (Соловецкие острова), 51 — оз. Б. Лебяжье, 52 — оз. Выртъярв; II — СРПС: 1 — оз. Белое, 3 — Рыбинское, 4 — Горьковское, 6 — Куйбышевское водохранилища, 9 — оз. Неро, 11 — Череповецкое водохранилище, 16 — р. Сысола, 17 — Угличское, 21 — Камское водохранилища, 28 — Куршский залив, 27 — р. Сирвите, 28 — оз. Диснай, 30 — р. Жаймяна, 31 — р. Мяркис, 32 — р. Миния, 44 — оз. Ильмень, 46 — Капчагайское водохранилище, 49 — оз. Камышовое, 59 — р. Колудон, 60 — р. Сутка (Рыбинское водохранилище); III — ПКПС: 5 — р. Вятка, 7 — Волгоградское водохранилище, 8 — р. Волга ниже г. Волгограда, 12 — Саратовское, 19 — Нижнекамское, 20 — Воткинское водохранилища, 22 — дельта р. Волги у г. Астрахани, 23 — Днестровское, 24 — Буриштыское водохранилища, 25 — Днестровский лиман, 29 — Пролетарское водохранилище, 38 — р. Белая, 42, 43 — Бейсуйский залив и Орлиный лиман (Азовское море), 45 — Волгоградское водохранилище (1979, 1985), 61 — оз. Палестомин, 62 — верхняя часть Киевского водохранилища, 63 — р. Прильть (г. Мозырь); IV — СК (вобля): 53 — р. Бузан, 54 — Зюйдевский банк, 55 — о. Тюлений, 56 — оз. Жемчужный, 57 — устье р. Урал; V — Аральская плотва: 41 — оз. Кара-Терень. По осям: x и y — первые две компоненты.

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

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

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

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

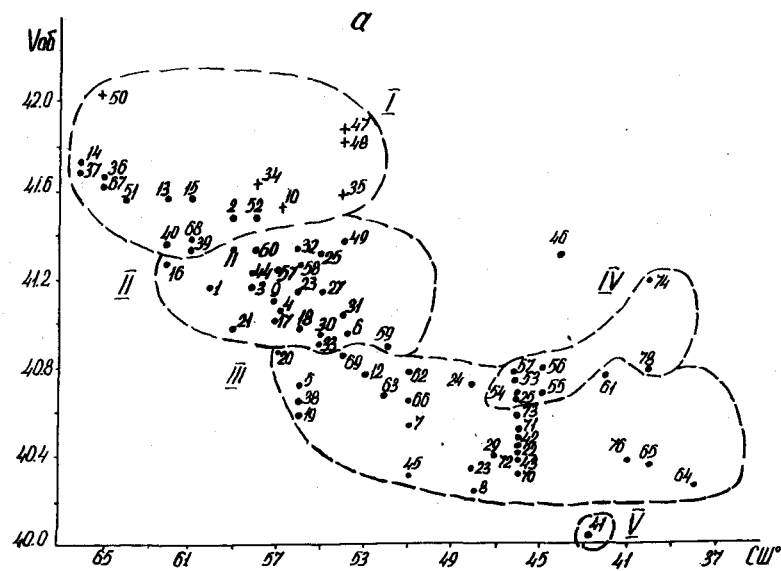
Таким образом, границы выявленных нами 3 популяционных систем на Европейской части СССР располагаются в широтном направлении. Поскольку ранее некоторыми исследователями [23, 29, 35] была показана географическая изменчивость, т. е. уменьшение числа чешуй, позвонок

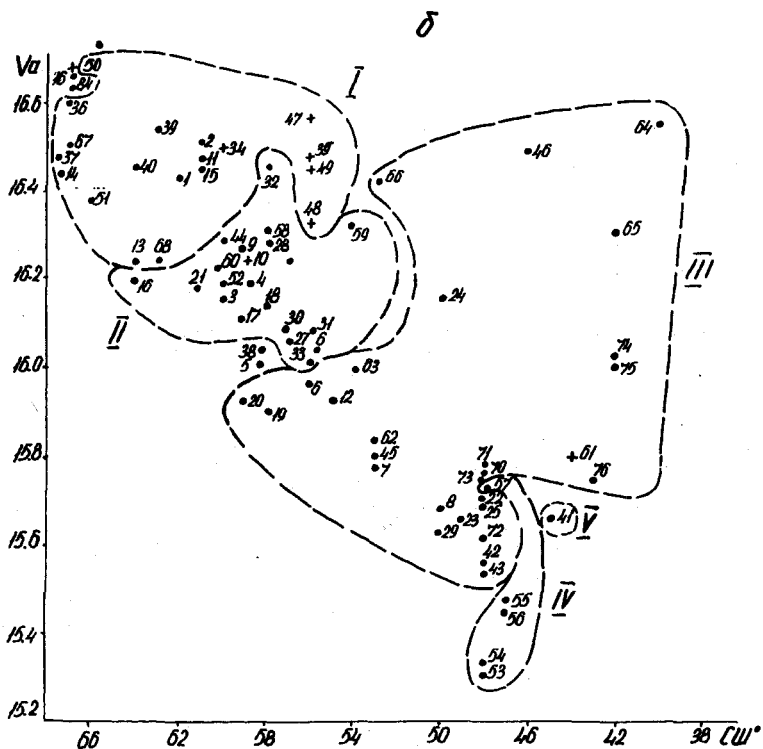
Частота 6 позвонковых фенотипов у плотвы разных регионов Европейской части СССР

Фенотип	Популяционная система										
	Общее число позвонков	северная			среднерусская			понтго-каспийская			
		Евр. ч. СССР (оз. Карелия, о. Печора)	Сибирь (р. Обь)	Бассейн р. Неман	Верхняя и Средняя Волга	Камское водохранилище	Азово-Черноморский бассейн	Нижняя Волга	Нижняя Кама	Арал	Сев. Каспий (вобла)
16+2+16	41	0.016—0.036	0.112	—	0.061	0.043	0.105	0.118	0.020	0.037	
17+3+15	42	0.194	0.203	0.072	0.038	0.002—0.013	0.002—0.013	—	—	0.003	
16+3+16	42	0.121	0.043	0.108	0.092	0.003—0.044	0.003—0.044	—	—	0.026	
16+3+14	40	0.019—0.059	—	—	—	0.172	0.129	0.090	0.198	0.051	
16+2+15	40	0.010—0.035	—	—	—	0.068	0.191	0.160	0.297	0.026	
15+3+15	40	0.010—0.038	—	—	—	0.176	0.145	0.090	0.228	0.193	
15+3+16	41	0.009	—	0.014	—	0.028	0.032	0.028	0.010	0.113	
15+4+15	41	0.007	0.027	0.019	—	0.054	0.013	0.018	—	0.131	
Число выборок		10	3	7	9	6	7	4	1	5	
Суммарный объем выборок		724	204	1131	1261	298	518	354	101	351	

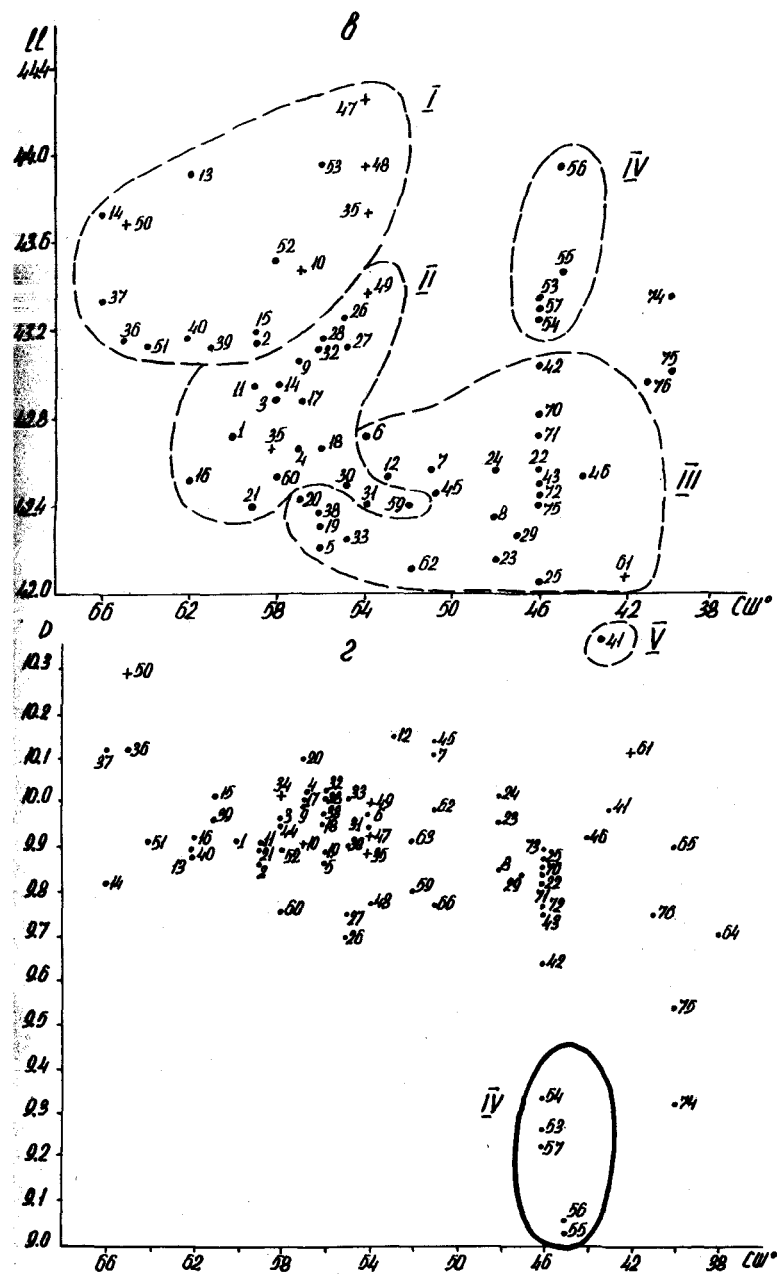
ков, лучей в D и A с севера на юг, то может сложиться впечатление, что эти группы популяций выявляются благодаря существованию широтной изменчивости 6 признаков, используемых нами в ГК. В связи с этим мы проанализировали средние значения этих 6 признаков в широтном разрезе и обнаружили, что только число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

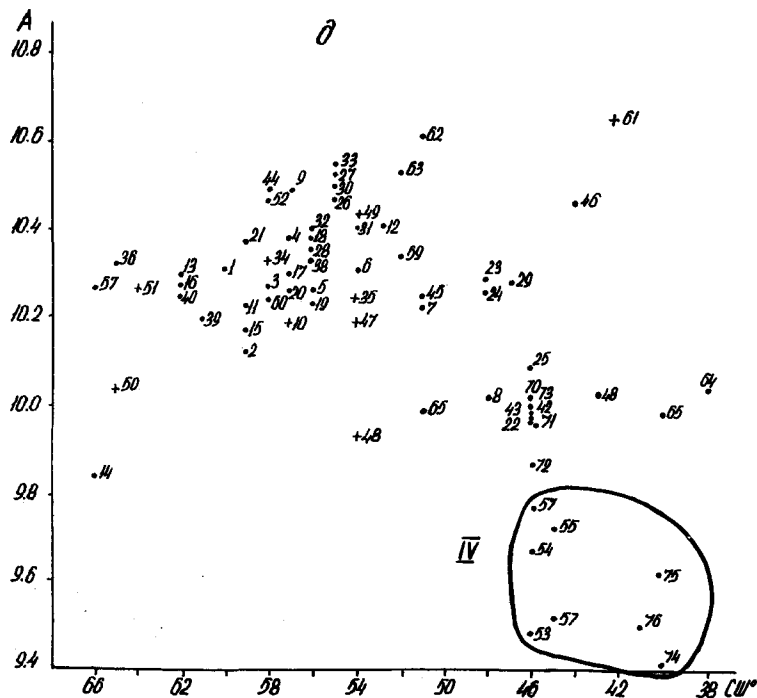
Обращает на себя внимание тот факт, что если рассматривать изменчивость общего числа позвонков только у популяций плотвы из водоемов Волжского бассейна, то также выявляется клина (рис. 2,а). В этом случае мы вправе связать эти изменения с генными потоками соприкасающихся популяций в системе стока Волжского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





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





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

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

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

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

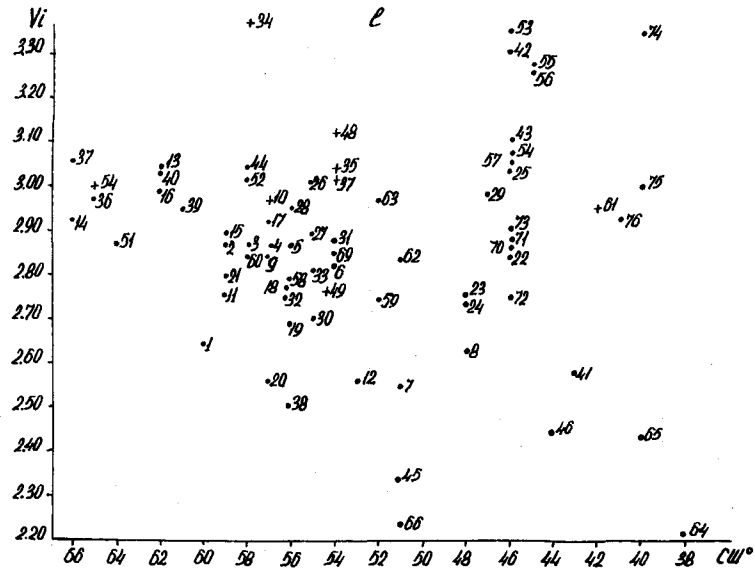


Рис. 2. Изменчивость шести счетных признаков у популяций плотвы из водоемов разных широт.

а — общее число позвонков ($V_{\text{общ.}}$), б — число позвонков в туловищном отделе позвоночника (Va), в — число чешуй в боковой линии (II), г — число ветвистых лучей в спинном (D) и д — анальном (A) плавниках, е — число позвонков в переходном отделе позвоночника (Vi). Популяции: 1 — оз. Белое, 2 — Шекснинское, 3 — Рыбинское, 4 — Горьковское водохранилище, 5 — р. Вятка, 6 — Куйбышевское, 7 — Волгоградское (1979 г.) водохранилище, 8 — р. Волга ниже г. Волгограда, 9 — оз. Неро, 10 — оз. Плещеево, 11 — Череповское, 12 — Саратовское водохранилище, 13 — Сямозеро, 14 — оз. Кереть, 15 — оз. Кубенское, 16 — р. Сыслова, 17 — Угличское, 18 — Ивановское, 19 — Нижнекамское, 20 — Воткинское, 21 — Камское водохранилище, 22 — дельта Волги в р-не г. Астрахани, 23 — Днестровское, 24 — Бурштынское водохранилище, 25 — Днестровский лиман, 26 — Куршский залив, 27 — р. Скирвите, 28 — оз. Дискай+Друкшай, 29 — Пролетарское водохранилище, 30 — р. Жаймяна, 31 — р. Мяркис, 32 — р. Миния, 33 — р. Швянтон, 34 — оз. Мороцкое, 35 — оз. Метеляй, 36, 37 — р. Печора, 38 — р. Белая, 39, 40 — бассейн р. Обь, 41 — оз. Кара-Терень, 42, 43 — бассейн Азовского моря, 44 — оз. Ильмень, 45 — Волгоградское водохранилище (1979+1985 гг.), 46 — Калчагайское водохранилище, 47 — оз. Выштенецкое, 48 — оз. Дуся, 49 — оз. Камышовое, 50 — оз. Хуторское (Соловецкие острова), 51 — оз. Б. Лебяжье, 52 — оз. Виртсъярв, 53 — оз. Бузан (вобла), 54 — тона Ямартышка (вобла), 55 — о. Тюлений (СК — вобла), 56 — о. Жемчужный (СК — вобла), 57 — устье р. Урал (вобла), 58 — оз. Дрингис, 59 — р. Колутон (бассейн р. Иртыш), 60 — р. Сутка (Рыбинское водохранилище), 61 — оз. Палеостомы, 62 — Кнесское водохранилище, 63 — р. Припять у г. Мозыря, 64 — р. Вахш, 65 — бассейн р. Узбой, 66 — бассейн р. Урал, 67 — р. Онда (Карелия), 68 — Онежское оз., 69 — оз. Жувинтас; дельта Волги: 70 — р. Мошкариха, 71 — р. Б. Ильмень, 72 — ерик Бабинский, 73 — р. Дарма, 74 — Сев. Каспий у г. Красноводска (вобла), 75 — Сев. Каспий у г. Баку (вобла), 76 — Мингечаурское водохранилище.

По оси ординат — признаки.

Счетные признаки (Vобщ., II) и частоты Уф. п. у плотвы из участков с повышенным температурным режимом в сравнении с контрольными участками

Признак	Среднерусская ПС				Понго-Каспийская ПС					
	Горьковское водохранилище		Иваньковское водохранилище		Электростанское водохранилище		бассейн Днепра		Клевское водохранилище	
	теплые воды	Костромское расширение	теплые воды	у г. Конакова	теплые воды	контрольный участок	волоем-охладитель Бурштинской ГРЭС	Днепро-донецкое водохранилище	теплые воды	у пос. Стрелецкое
Vобщ.	41.11	41.21	40.95	40.93	41.04	41.11	40.74	40.31	40.75	40.79
II	42.95	42.66	42.63	42.54	—	—	42.56	42.17	42.60	42.48
17+3+15	0.100	0.070	0.071	0.033	0.093	0.080	0.057	—	0.013	—
16+3+16	0.075	0.110	0.214	0.067	0.062	0.103	—	0.019	0.052	0.020
16+3+14	0.050	0.050	0.142	0.093	0.047	0.080	0.171	0.154	0.053	0.070
16+2+15	0.100	0.010	0.071	0.073	0.038	0.024	0.087	0.178	0.053	0.060
п	81	100	14	44	129	126	35	52	76	100

Таблица 3

Счетные признаки (Vобщ., II) и частоты двух «позвоноквых фенотипов» у «изолированных» и рядом с ними расположенных популяций плотвы

Признак	СПС (изоляты)		СРПС					СПС ³ (июляты)	
	Оз. Плещеево	Оз. Морозское	Рыбинское водохранилище	Угличское водохранилище	Оз. Неро	Горьковское водохранилище	Оз. Дуся	Оз. Выштынецкое	Оз. Метелей
Vобщ.	41.43	41.61	41.17	41.06	41.23	41.13	41.73	41.85	41.56
II	43.49	42.68	42.90	42.87	43.08	42.67	43.82	44.24	43.75
17+3+15	0.098	0.159	0.061	0.017	0.080	0.099	0.200	0.322	0.068
16+3+16	0.132	0.121	0.114	0.150	0.107	0.075	0.168	0.085	0.096
п	386	107	246	80	225	161	95	105	93

Признак	СРПС		СПС		ПКПС	
	р. Мяркис	р. Швантон	оз. Б. Лебязье	Соловки (изолят)	Оз. Палеостом (изолят)	Азово-Черноморский бассейн
Vобщ.	41.04	40.90	41.55	42.04	40.76	40.51
II	42.42	42.26	43.15	43.70	42.09	42.50
17+3+15	0.068	0.049	0.133	0.250	—	—
16+3+16	0.068	0.039	0.186	0.174	—	—
16+3+14	—	—	—	—	0.094	0.172
16+2+15	—	—	—	—	0.078	0.068
п	307	203	113	69	64	302

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

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

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

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

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

Таблица 4
Счетные признаки (V_{общ.}, II) у пограничных популяций, относящихся к разным популяционным системам (ПС) в трех широтных размерах

	СПС			СРПС			ПКПС		
	Оз. Вуртсъярв — Бейсукский залив						Оз. Кереть — дельта Волги		
	Оз. Вуртсъярв	оз. Ильмень	Мяркис	р. Припять	Шекснинское водохранилище	Рыбинское водохранилище	Куйбышевское водохранилище	Саратовское водохранилище	
V _{общ.}	41.47	41.22	41.04	40.69	41.48	41.17	41.08	40.76	
II	43.52	42.95	42.42	41.86	43.14	42.84	43.08	42.53	
°в. д.	25	32	25	31	36	35	47	45	
°с. ш.	58	58	54	52	59	58	54	53	

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

ми плотвы свидетельствуют о реальности последних.

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

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

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

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

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

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

Рассматривая изменчивость популяционных систем

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

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

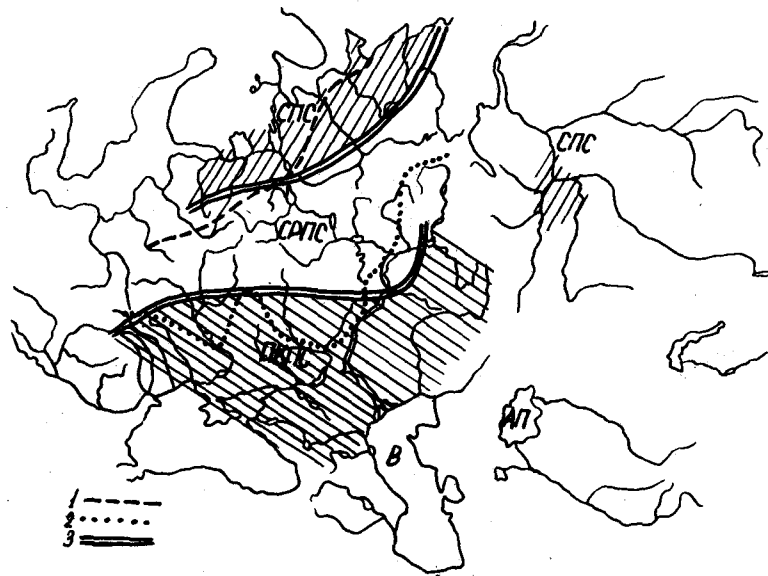


Рис. 3. Схема популяционной структуры плотвы Европейской части СССР и границ распространения Днепровского и Валдайского ледников.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ЛИТЕРАТУРА

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

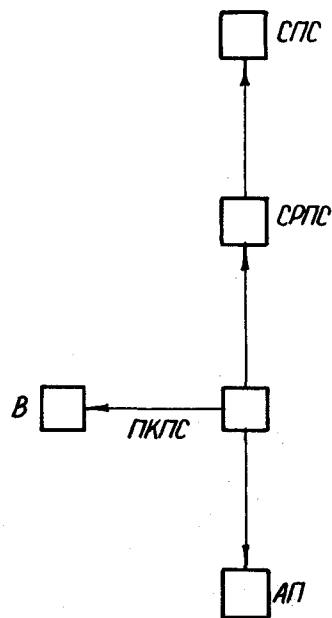


Рис. 4. Схема микрофилогенеза групп популяций плотвы на территории СССР.

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

fluviatilis Jak.) и вобла каспийская (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.)// Матер. к познанию русского рыболовства. 1915. Т. 4, вып. 9.

30. *Правдин И. Ф.* Плотва соловецкая *Rutilus rutilus* (L.) varietas nova//Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3.

31. *Правдин И. Ф.* Руководство по изучению рыб. М., 1966.

32. *Решетников Ю. С.* Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980.

33. *Титова К. Н.* Материалы к биологии плотвы из южных и северных водоемов СССР//Научн. докл. Высш. шк. Биол. Н. 1965. № 2.

34. *Туранова М. Н.* Морфологическая характеристика плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Невской и Лужской губ Финского залива//Изв. ГОСНИОХР. 1977. Т. 123.

35. *Феклистова М. В.* Географическая и экологическая изменчивость плотвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1949.

36. *Филон В. В.* Морфометрические особенности плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зоне воздействия сбросных теплых вод Ивановского водохранилища//Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 3 (122).

37. *Фортунатов М. А., Московский Б. Д.* Озера Ярославской области. Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.

38. *Эландзе Р. Ф.* Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси, 1983.

39. *Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н.* Фенетический метод исследования популяций карповых рыб//Научн. докл. Высш. шк. Биол. н. 1981. № 2.

40. *Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г.* Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща//Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.

УДК 597.152.6+597.554.3

А. Н. МИРОНОВСКИЙ

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

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

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

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

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

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