

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

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Рыбинск 1990

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

УДК 597.554.3(470.4)

А. Н. КАСЬЯНОВ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

плотвы привлекался метод главных компонент [1].

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

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

В нашем случае надежнее использовать счетные и феноетические признаки, по которым ранее была описана популяционная структура плотвы в ареале. В водоемах СССР мы выявили пять групп популяций: северную (СПС), среднерусскую (СРПС) и понто-каспийскую (ПКПС), воблу, аральскую плотву [16, 22]. Анализ счетных признаков (число ветвистых лучей в спинном (D) и анальном (A) плавниках, число чешуй в боковой линии (II), общее число позвонков ($V_{\text{общ}}$), число позвонков в туловищном (V_a), переходном (V_i), хвостовом (V_c) отделах у трех популяций акклиматизированной воблы и из устья Урала показал, что по всем этим признакам, кроме $V_{\text{общ}}$, V_a и V_c , вселенная в оз. Бийликуль вобла за 26-летний период не изменилась. Интродукция бийликульской воблы в оз. Балхаш повлекла, в сравнении с исходной формой, достоверное увеличение у нее общего числа позвонков и числа лучей в А. И, наконец, у капчагайской воблы произошло существенное смещение всех признаков в сторону плотвы, за исключением числа позвонков в V_c . Аналогичная тенденция в динамике изменчивости признаков у акклиматизантов прослеживается и по литературным сведениям (табл. 1). Наши данные с данными пре-

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

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

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

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

Проведенное сравнение числа позвонков у акклимати-

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

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

Итак, проведенный морфологический анализ акклиматизированных популяций показал, что по мере натурализации воблы в новых условиях она сильно уклонилась от материнской формы. Особенно заметно это смещение наблюдается у капчагайской воблы. Эта закономерность подтверждается литературными сведениями [23, 24], согласно которым илийская популяция существенно отличается от других.

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

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

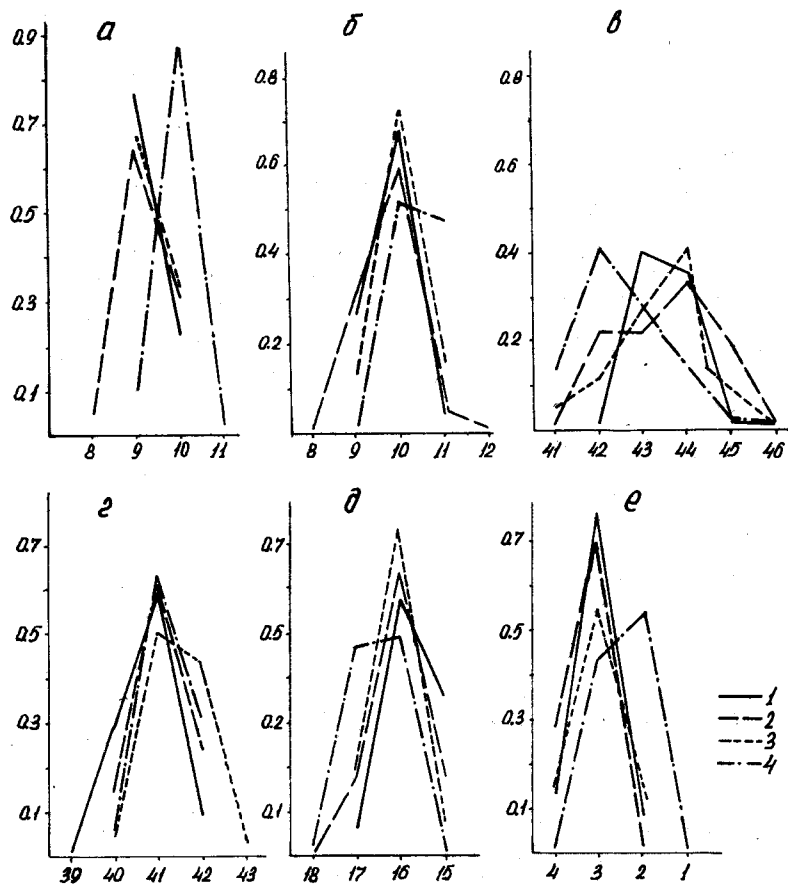


Рис. 1. Распределения частот вариантов шести признаков у трех выборок акклиматизированной воблы и материнской популяции.

а — число лучей в D, б — число лучей в A, в — число чешуй в II, г — общее число позвонков, д — число позвонков в V_a, е — число позвонков в V_i; 1 — устье Урала, 2 — оз. Бийликуль, 3 — оз. Балхаш, 4 — Капчагайское водохранилище. По оси абсцисс — варианты признака, по оси ординат — частота встречаемости (P).

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

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

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

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

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

I. Для проверки действия «принципа основателя» мы генетическую изменчивость в нашем случае могли изучить

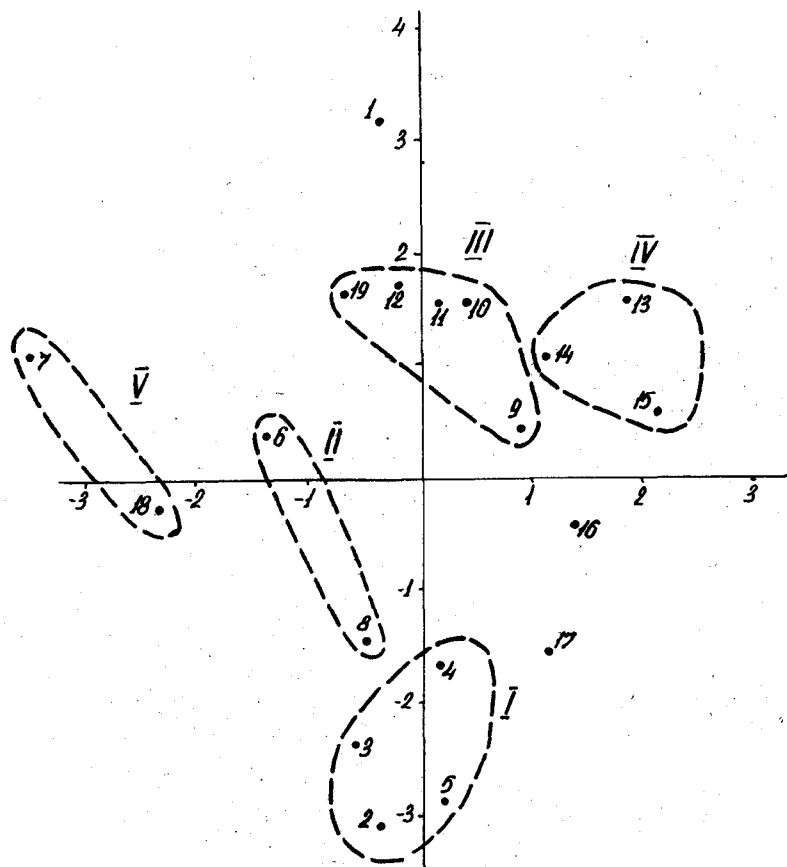


Рис. 2. Дифференциация выборок акклиматизированной воблы и выборок из естественных водоемов методом главных компонент по шести счетным признакам.

1 — северокаспийская вобла; 2 — р. Бузан (дельта Волги), 3 — тonya Мартышка (дельта Волги), 4 — устье Урала, 5 — о. Тюлений (Сев. Каспий); II — понто-каспийская популяционная система: 6 — р. Дарма (дельта Волги), 8 — Бейсукский залив Азовского моря; III — средне-русская популяционная система: 9 — Куйбышевское водохранилище, 10 — Рыбинское водохранилище, I1 — р. Скиривите, 12 — р. Вишера (бассейн Камы), 19 — р. Колугон (бассейн Иртыша); IV — северная популяционная система: 13 — р. Печора, 14 — р. Обь, 15 — оз. Кереть (Карелия); V — аральская плотва; 7 — оз. Кара-Терень, 18 — верхнее течение р. Сыр-Дарья, Акклиматизанты: 1 — Капчагайское водохранилище, 16 — оз. Балхаш, 17 — оз. Бийликуль. По осям — первые две компоненты.

Таблица 2
Показатели сходства популяций (гж) по V_f п., V_a и V_i между акклиматизантами и популяциями из естественных водоемов

Водоем	Популяция	С. ш. ^о	Число популяций	Число особей	V_f п.	V_a	V_i	Сумма средних по 3 признакам
Устье Урала	Северокаспийская вобла	45	4	289	0.857	0.956	0.983	0.932
	Аральская плотва	42	2	139	0.630	1.00	0.935	0.855
	ПКПС	48	3	227	0.789	0.976	0.935	0.900
	СРПС	56	3	328	0.813	0.911	0.971	0.898
	СПС	66	2	168	0.620	0.799	1.00	0.806
	Сибирская плотва	57	2	155	0.617	0.932	0.973	0.841
Оз. Бийликуль	Северокаспийская вобла	45	4	289	0.727	0.850	0.992	0.856
	Аральская плотва	42	2	139	0.450	0.941	0.819	0.736
	ПКПС	48	3	227	0.716	0.957	0.878	0.850
	СРПС	56	3	328	0.836	0.979	0.884	0.906
	СПС	66	2	168	0.733	0.923	0.952	0.869
	Сибирская плотва	57	2	155	0.777	0.928	0.916	0.877
Оз. Балхаш	Северокаспийская вобла	45	4	289	0.634	0.782	0.881	0.766
	Аральская плотва	42	2	139	0.359	0.901	0.840	0.700
	ПКПС	48	3	227	0.630	0.934	0.847	0.804
	СРПС	56	3	328	0.859	0.984	0.875	0.906
	СПС	66	2	168	0.847	0.939	0.898	0.896
	Сибирская плотва	57	2	155	0.775	0.958	0.885	0.873
Капчагайское водохранилище	Северокаспийская вобла	45	4	289	0.469	0.570	0.768	0.602
	Аральская плотва	42	2	139	0.438	0.726	0.957	0.707
	ПКПС	48	3	227	0.588	0.772	0.875	0.745
	СРПС	56	3	328	0.833	0.928	0.928	0.896
	СПС	66	2	168	0.722	1.00	0.885	0.869
	Сибирская плотва	57	2	155	0.766	1.00	0.909	0.892

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

Таблица 3

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

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

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

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

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

Селективную ценность (W^1) фенотипов в нашем случае можно представить в виде отношений эмпирических и теоретических распределений позвоночных фенотипов [11]. Так, анализ селективной ценности пяти позвоночных фенотипов, состоящих из сочетаний числа позвонков в ту-

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

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

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

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

Селективная ценность W^1 позвонковых фенотипов у акклиматизантов и у популяции из естественных водоемов

Фенотип	Устье Арала	Оз. Бийликуль	Оз. Балхаш	Капчагайское водохранилище	Северокаспийская вобла	СПС	Верхняя и Средняя Волга	Азово-Черноморский бассейн	Нижняя Волга	Арльская плотва
17-3	—	0.54	1.00	0.92	—	0.97	1.00	—	—	—
17-2	—	—	0.40	1.00	—	0.88	—	—	—	—
16-4	—	—	—	—	0.58	—	0.83	0.52	—	—
16-3	0.56	—	—	—	—	—	—	—	0.86	0.94
16-2	—	1.00	—	—	0.92	—	—	0.67	—	—
15-4	1.00	—	—	—	—	—	—	—	0.81	1.00
15-3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Количество популяций	1	1	1	1	4	10	9	6	7	1
Число особей	64	108	100	85	289	724	2751	293	491	101

Количество популяций
Число особей

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

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

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

Таблица 5
Возрастной состав, время созревания и число сменившихся поколений у популяций акклиматизированной воблы

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 6

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

Водоем	Группа	Число лучей в		II	Вобщ.	Число позвонков в		
		A	D			Va	Vi	Vc
Рыбинское водохранилище	Жилая	9.97 ± 0.013 9 0 4	10.28 ± 0.018 9 0 9	42.92 ± 0.039 7 5 6	41.19 ± 0.022 8 3 6	16.26 ± 0.059 8 0	2.78 ± 0.056 8 0	15.19 ± 0.061 8 0
	Ходовая	10.01 ± 0.022 2 9 4	10.26 ± 0.032 2 9 3	42.80 ± 0.079 1 8 5	41.09 ± 0.057 1 2 9	16.0 ± 0.047 1 2 0	2.89 ± 0.049 1 2 0	15.13 ± 0.051 1 2 0
Бейсугский залив	Ходовая	9.64 ± 0.065 5 6	9.93 ± 0.067 5 6	43.05 ± 0.136 5 4	40.46 ± 0.092 5 6	15.57 ± 0.080 5 6	3.30 ± 0.072 5 6	14.59 ± 0.080 5 6
	Жилая	9.75 ± 0.061 5 2	9.92 ± 0.067 5 2	42.54 ± 0.151 5 2	40.42 ± 0.084 5 2	15.57 ± 0.084 5 2	3.10 ± 0.074 5 2	14.76 ± 0.092 5 2

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

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

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

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

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

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

Морфологическая дивергенция у капчагайской воблы зашла столь далеко, что она по морфологическим признакам сблизилась с плотвой из водоемов умеренных и высоких широт. Бийликульская вобла обнаруживает сходство с северокаспийской воблой, а балхашская — занимает промежуточное положение: по одним признакам ($V_{\text{общ.}}$, A и $g_{\text{ж}}$ по $V_{\text{ф.п.}}$) она ближе к плотве северной популяционной системы, по другим (D и 11) — к вобле.

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

ЛИТЕРАТУРА

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

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

УДК 597.554. 358. 57 (285.2:47)
597.554.521 (285.2:47)

Н. Л. БАБКИНА

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

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

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

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

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

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