

УДК 597.152.6+597.554.3

СТРУКТУРА ВИДА *RUTILUS RUTILUS*
В БАССЕЙНЕ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

А. Н. МИРОНОВСКИЙ, А. Н. КАСЬЯНОВ

Фенетическим методом исследована внутривидовая структура плотвы в дельте Волги и Каспийском море. В дельте Волги обитает самостоятельная раса номинативного подвида. Оценен уровень различий между плотвой и северо-каспийской воблой. Локальных групп среди северо-каспийской воблы не обнаружено. Туркменская вобла является морфологически отличимой расой воблы. Куринская вобла морфологически своеобразна; по одним признакам она ближе к вобле, по другим — к плотве.

Несмотря на то, что изучение структуры вида *Rutilus rutilus* (L.) продолжается уже свыше 100 лет, четкая картина внутривидовой дифференциации до сих пор отсутствует. Согласно Яковлеву (1873), Правдину (1915) и Бергу (1949), плотва в Волго-Каспийском бассейне представлена тремя подвидами: номинативным *R. rutilus rutilus* Jakowlew, серушкой *R. r. fluviatilis* Jakowlew и воблой *R. r. caspicus* Jakowlew. Из них в дельте Волги и в Каспии обитают серушка и вобла. Работами Касьянова (1983, 1984) показано, что выделение серушки в подвид необоснованно. В связи с этим встает вопрос об уровне различий между номинативным подвидом и воблой.

Все еще далек от разрешения и вопрос о расовом составе северо-каспийской воблы, относительно которого в разные годы высказывались противоречивые, порой диаметрально противоположные мнения (Морозов, 1930; Зернов, 1938; Дементьева, Монастырский, 1939; Караваева, 1939; Сергеева, 1963; Седов, Андрианова, 1979 и др.). Требуют проверки также сведения о наличии так называемой «жилой» формы воблы (Зачетнова, 1980).

Недостатком проводимых ранее работ по изучению внутривидовых группировок плотвы в бассейне Каспия является то, что ни один из исследователей не вел работ во всем регионе. Сравнение данных разных авторов весьма неэффективно, на что указывали Решетников (1980), Яковлев и Изюмов (1982). Анализ литературы показывает, что воблу от плотвы отличали по окраске плавников и глаз, положению рта, формуле глоточных зубов, некоторым пластическим и меристическим признакам. Последние будут рассмотрены нами ниже, сейчас же отметим следующее.

1. Считается, что вобла окрашена бледнее, чем плотва, но довольно часто встречаются особи воблы с оранжевой окраской плавников и глаз и слабо окрашенные особи плотвы, отличить которые от некоторых экземпляров воблы невозможно.

2. Все исследователи отмечают, что рот у воблы полунижний, «почти нижний», а у плотвы косоый, «почти конечный». Наши наблюдения показали, что у воблы действительно всегда полунижний рот, однако часто он встречается и у плотвы (табл. 1).

3. Берг (1949) указывает на то, что формула глоточных зубов у плотвы в основном 6—5, изредка 5—5 и 6—6, у воблы же всегда 6—5. Как следует из табл. 2, формула 5—5 у воблы встречается не реже, чем у

Таблица 1

Частота встречаемости (в долях единицы) конечного и полунижнего рта у плотвы из разных водоемов

Форма рта	Рыбинское вдхр.		Оз. Плесеево	Куйбышевское вдхр.
	ходовая раса	прибрежная раса		
Конечный	0,539	0,482	0,760	0,625
Полунижний	0,461	0,518	0,240	0,355
Число рыб	76	83	50	32

Таблица 2

Частота встречаемости разных формул глоточных зубов у плотвы и воблы

Форма	Выборка, место лова	Зубная формула			Число рыб
		5—5	6—5	6—6	
Вобла	1. Тоня Брянская	0,129	0,871	—	70
	2. О-в Тюлений	0,158	0,842	—	57
	3. О-в Жемчужный	0,148	0,852	—	54
	4. Тоня Мартышка	0,206	0,794	—	107
	5. Устье р. Урал	0,190	0,794	0,016	63
	6. Район г. Красноводска	0,155	0,845	—	58
	7. Район г. Баку	—	1,000	—	36
Плотва	8. Ерик Бабинский	0,136	0,864	—	44
	9. Р. Дарма	0,099	0,891	0,010	101
	10. Р. Белый Ильмень	0,149	0,851	—	74
	11. Р. Мошкареха	0,257	0,714	0,029	70
	12. Район с. Булгаково	0,129	0,851	0,020	101
	13. Саратовское вдхр.	0,250	0,750	—	40
	14. Р. Вишера	0,318	0,682	—	66
	15. Рыбинское вдхр.	0,130	0,853	0,017	184

плотвы, а в некоторых случаях даже чаще. Только у куринской воблы формула глоточных зубов строго 6—5.

4. Нами тщательным образом было осмотрено большое количество экземпляров плотвы и воблы, однако обнаружить «характерное для воблы темное пятно» возле зрачка (у Л. С. Берга — «под зрачком», у И. Ф. Правдина — «над зрачком») так и не удалось.

Таким образом, видно, что перечисленные диагностические признаки, использовавшиеся ранее в популяционных исследованиях плотвы, не абсолютны, как считалось до сих пор. Поэтому необходимость проведения работ по изучению внутривидовой структуры плотвы, выполненных по единой методике во всем бассейне Каспийского моря, очевидна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При сборе материала мы исходили из следующего: 1) все выборки из Каспийского моря, а также выборки, взятые весной во время нерестового хода из главных рукавов дельты, представлены воблой; 2) выборки половозрелых рыб, взятые летом из дельты Волги и особенно из полузамкнутых водоемов типа ериков, представлены плотвой.

Выборки воблы были взяты весной и летом 1983—1984 гг. из дельты Волги (тони Брянская, Мартышка) и из Каспийского моря (районы о-вов Тюлений, Жемчужный, устье р. Урал, район Баку и Красноводска). Выборки плотвы были взяты из дельты Волги (реки Белый Ильмень, Дарма, Мошкареха, ерик Бабинский — средняя дельта; р. Волга в райо-

не с. Булгаково — верхняя дельта). Кроме того, в качестве сравнительного материала использованы выборки плотвы из Саратовского, Рыбинского водохранилищ и р. Вишеры (приток р. Камы) из коллекции лаборатории экологии Института биологии внутренних вод АН СССР.

Весь собранный материал обработан одним оператором по фенетическому методу (Яковлев и др., 1981). Кроме того, тем же оператором просчитаны чешуй в боковой линии, лучи в анальном и спинном плавниках, измерены некоторые пластические признаки. Общий объем материала составил 444 экз. (7 выборок) воблы и около 700 экз. (8 выборок) плотвы.

При обработке первичных данных широко использовали методы многомерного статистического анализа (Андреев, 1980) и показатель сходства r Животовского (1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По средневыворочным значениям пластических признаков (экстерьерным индексам) были рассчитаны значения дивергенции и на их основе методом осреднения построена дендрограмма (табл. 3, рисунок, А). Каких-либо закономерностей в расположении выборок плотвы и воблы не наблюдается.

По счетным признакам достоверные различия отмечены по числу позвонков в туловищном и переходном отделах позвоночника, числу лучей в спинном плавнике и чешуй в боковой линии (табл. 4). Наиболее существенны различия по числу лучей в спинном плавнике, что отмечалось и предыдущими исследователями (Правдин, 1915; Берг, 1949 и др.). На рисунке, Б приведена дендрограмма значений дивергенции, вычисленных по этим четырем признакам. Выборки плотвы и северо-каспийской воблы образовали две плеяды. Несколько неожиданно то, что в одну плеяду с плотвой вошла выборка куринской воблы, причем значения дивергенции между нею и плотвой почти в два раза меньше, чем между северо-каспийской и туркменской воблой. Имеет место некоторое обособление выборок плотвы из дельты Волги от плотвы из Саратовского, Рыбинского водохранилищ и р. Вишеры. Существенных различий между отдельными выборками воблы нет.

Аналогичные результаты дает дифференциация выборок методом главных компонент по тем же счетным признакам (рисунок, В). Используются первые две компоненты, которые определяют 93% суммарной дисперсии признаков.

Счетные признаки можно представить не только в виде средних, но и в виде частот встречаемости различных вариантов. Например, у выборки воблы из тони Брянская в туловищном отделе позвоночника (Va) 16 позвонков встречаются с частотой 0,319, а 15 — с частотой 0,681. По частотам встречаемости различных вариантов вышеуказанных четырех счетных признаков, а также одного качественного (формула строения переходного отдела позвоночника — ЛЛА, ЛЛЛ, ЛА и т. д.) были просчитаны показатели сходства Животовского (1982) и на их основе парно-групповым методом построена дендрограмма (рисунок, Г), в которой одну плеяду образуют выборки плотвы, другую — выборки воблы.

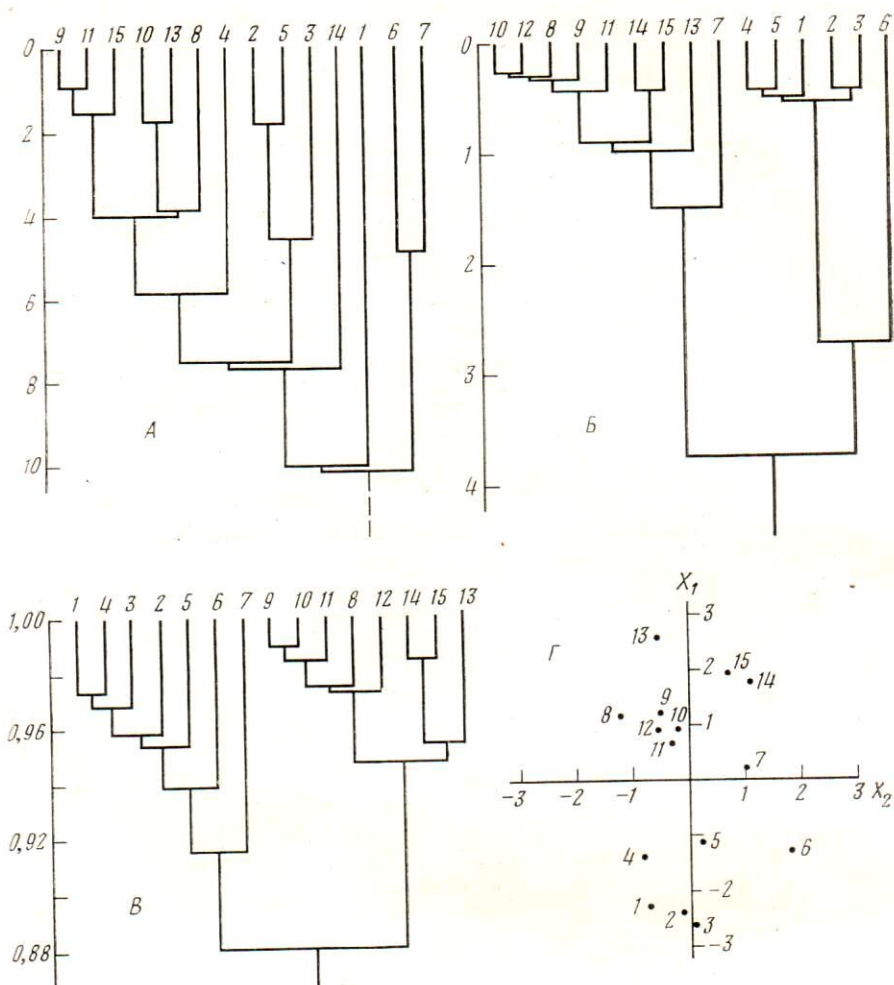
Таким образом, анализ выборок по четырем счетным и одному качественному признаку, проведенный тремя независимыми методами, дает идентичный результат. Во всех случаях мы имеем две хорошо обособленные группы выборок: плотвы, с одной стороны, и северо-каспийской воблы — с другой. Туркменская вобла входит в одну группу с северо-каспийской, хотя и заметно от нее отличается. Положение куринской воблы строго не определено — в одном случае она объединяется с плотвой, в другом — с северо-каспийской воблой. Направление связей внутри группы выборок «плотва» вполне соответствует ожидаемому: в одну подгруппу вошли выборки из р. Вишера и из Рыбинского водохранилища —

Таблица 3

Пластические признаки ($M \pm m$) воблы и плотвы (в % к длине тела)

Форма	№ выборки *	Признаки								Число рыб (n)
		длина головы (С)	антедорсальное расстояние (аD)	наибольшая высота тела (H)	длина основания спинного плавника (UD)	длина основания анального плавника (LA)	длина грудного плавника (IP)			
Вобла	1	22,25±0,081	53,04±0,156	29,44±0,226	14,19±0,094	12,51±0,094	17,92±0,565	69		
	2	21,84±0,102	53,28±0,189	30,74±0,157	14,40±0,109	12,63±0,097	17,49±0,094	50		
	3	21,72±0,104	52,90±0,254	31,76±0,278	13,48±0,130	11,79±0,102	17,29±0,117	30		
	4	21,09±0,172	51,93±0,634	32,02±0,362	14,50±0,163	12,89±0,124	18,84±0,193	31		
	5	22,20±0,120	52,39±0,203	30,96±0,221	14,40±0,164	12,58±0,110	17,52±0,157	47		
	6	19,77±0,133	51,41±0,310	27,65±0,434	13,72±0,176	11,46±0,128	16,34±0,256	29		
	7	19,79±0,276	52,06±0,357	30,27±0,408	14,33±0,162	11,92±0,143	16,57±0,304	34		
Плотва	8	21,29±0,256	53,53±0,182	33,24±0,218	16,47±0,131	14,44±0,194	19,93±0,164	46		
	9	21,95±0,210	53,77±0,240	32,13±0,243	15,37±0,173	13,34±0,142	18,88±0,174	34		
	10	21,36±0,235	54,82±0,213	34,00±0,240	15,69±0,166	13,27±0,126	18,80±0,191	36		
	11	21,67±0,146	53,95±0,206	32,07±0,225	15,71±0,156	13,40±0,116	18,41±0,165	33		
	13	21,81±0,194	54,55±0,266	34,75±0,296	16,35±0,167	13,66±0,152	18,43±0,149	40		
	14	20,73±0,128	53,51±0,193	30,32±0,205	15,68±0,150	13,58±0,167	18,32±0,164	30		
	15	22,08±0,092	54,42±0,164	31,92±0,140	14,87±0,096	13,01±0,087	18,58±0,147	101		

* Нумерация выборки как в табл. 2.



Дендрогаммы, характеризующие сходство выборок плотвы и воблы по пластическим (А) и счетным (Б—В) признакам и распределение выборок в пространстве главных компонент (Г). По осям ординат — значения дивергенции по Кульбаку (А, Б) или значения показателя сходства (Г) Животовского, 1982 (В); нумерацию выборок см. в табл. 2—4

верхне-средневожская раса, в другую — выборки из дельты Волги, которые, вероятно, также образуют самостоятельную расу. Промежуточное положение занимает выборка из Саратовского водохранилища, относящаяся к нижевожской расе.

Генетическая самостоятельность северо-каспийской, туркменской и куриной воблы, несомненно, обеспечивается пространственной изоляцией. Относительно плотвы и северо-каспийской воблы было известно, что основными нерестилищами воблы на Волге являются ильмени и полои, расположенные в нижней и средней части дельты и заливаемые весенними водами (Берг, 1949; Казанчев, 1981). Плотва нерестится на полях и ериках Волго-Ахтубинской поймы с конца апреля до середины мая при температуре воды 8,5—11,0° (Казанчев, 1981). Отсюда следует, что возможен контакт между плотвой и воблой во время нереста.

Для выяснения механизмов, сохраняющих обособленность северо-каспийской воблы и плотвы из дельты Волги, мы провели наблюдение за состоянием половых продуктов у них в преднерестовый период в апреле 1984 г. Вобла была взята в начале нерестового хода из р. Белый Иль-

Счетные признаки ($M \pm m$) плотвы и воблы

Форма	№ выборки*	Признаки				Число рыб (n)
		среднее число позвонков		число лучей в спинном плавнике (D)	число чешуй в боковой линии (II)	
		туловищный отдел (Va)	переходный отдел (Vi)			
Вобла	1	15,32±0,057	3,35±0,065	9,26±0,053	43,32±0,124	69
	2	15,49±0,071	3,27±0,079	9,02±0,060	43,49±0,160	50
	3	15,49±0,080	3,17±0,077	9,07±0,048	43,98±0,174	60
	4	15,41±0,053	3,07±0,056	9,33±0,046	43,27±0,107	108
	5	15,70±0,075	3,05±0,061	9,23±0,060	43,29±0,140	64
	6	16,10±0,088	3,34±0,076	9,31±0,028	43,39±0,177	59
	7	16,08±0,092	3,00±0,080	9,54±0,085	43,00±0,208	34
Плотва	8	15,61±0,087	2,75±0,087	9,77±0,065	42,40±0,151	45
	9	15,76±0,045	2,90±0,062	9,88±0,039	42,34±0,103	99
	10	15,75±0,062	2,86±0,057	9,85±0,054	42,71±0,108	73
	11	15,77±0,068	2,87±0,068	9,85±0,072	42,85±0,125	71
	12	15,71±0,054	2,97±0,050	9,84±0,045	42,37±0,104	112
	13	15,98±0,067	2,53±0,080	10,15±0,076	42,53±0,159	40
	14	16,26±0,070	2,85±0,059	9,85±0,057	42,50±0,126	66
	15	16,17±0,032	2,88±0,030	10,01±0,022	42,80±0,079	290

* Нумерация выборок как в табл. 2 и 3.

мень. Плотва — из расположенного неподалеку ерика Бабинский, который в это время (17—20 апреля) из-за низкого уровня воды был отделен от основного русла.

Все производители плотвы были в стадии зрелости 4—5, некоторые с текучими половыми продуктами. Вобла имела стадию зрелости 4, единично — 4—5. Плотва в ериках и небольших речках постоянно обеспечена нерестилищами в виде мелководий с прошлогодней растительностью и массовый ее нерест может начаться сразу по достижении оптимальных температур, в то время как массовый нерест воблы возможен только после залития ильменей и покоев. С учетом всего вышесказанного можно предположить, что репродуктивная изоляция плотвы дельты Волги и северо-каспийской воблы обеспечивается как одновременностью нереста, так и использованием разных нерестилищ. Известно также, что в маловодные годы вобла не поднимается высоко по Волге, а нерестится в нижней части дельты и у берегов рек (Казанчев, 1981). Таким образом, степень изоляции между плотвой и воблой во время нереста в такие годы может увеличиться. Тем не менее, исключать возможность гибридизации между плотвой и воблой нельзя. Особенно она должна повышаться в годы с высоким уровнем воды весной, когда ерики и речки соединены глубокими протоками с основными рукавами дельты.

Известно, что зоны интеграции характеризуются повышенной изменчивостью признаков (Майр, 1974). Для оценки уровня разнообразия мы посчитали показатель внутривидового разнообразия μ Животовского (1982) по частотам встречаемости разных вариантов признаков (табл. 5). Оказалось, что спектр фенотипов *parietale* и переходного отдела позвоночника и значений V_i у северо-каспийской воблы и плотвы из дельты Волги шире, чем у плотвы из других водоемов (выборки № 12, 15) и у воблы (№ 5, 7) из мест, где гибридизация исключена.

В заключение остановимся на следующем моменте. Согласно Майру (1974), «географическая раса — географически обособленная раса, обычно подвид». Однако это термины разных категорий: термин «подвид» применяется для обозначения низшего таксона видовой группы, тогда как «раса» — термин свободного пользования.

Таблица 5

Показатели внутривидового разнообразия (μ)
и число морф (m) в интегральных выборках плотвы
и воблы

№ выборки *	Число отверстий в parietale		Тип строения переходного отдела позвоночника	
	μ	m	μ	m
1—4	8,46	11	7,93	10
5—7	7,77	9	6,03	7
8—11	9,60	12	6,35	8
12—15	8,06	10	5,81	8

* Номера выборок см. табл. 2—4; 1—4 — суммарная выборка воблы из предполагаемой зоны интерградации с плотвой, 8—11 — суммарная выборка плотвы в зоне интерградации; 5—7 и 12—15 — суммарные выборки воблы и плотвы соответственно из мест, где интерградация отсутствует.

Раса приобретает статус подвида только в результате таксономических процедур, регламентированных Международным кодексом зоологической номенклатуры (1966). Некоторые из них (описание, выделение голотипа) заставляют предъявлять жесткие требования к диагностике — возможность определения экземпляра или мелких выборок по описанию или путем сравнения с эталоном.

Современные методы фенетики, биохимической генетики и многомерной статистики довольно часто позволяют выявить региональные группировки, все популяции (но не особи) которых сходны между собой и отличаются от всех остальных популяций вида. Однако вряд ли имеет смысл заполнять музей голотипами, которые различаются только по этикеткам, а фаунистические сводки — тринминальными названиями новых подвидов. В то же время нет оснований для ликвидации традиционных подвидов, если их выборки четко идентифицируются средствами современной диагностики, но уровень различий по любому из признаков не соответствует критерию Майра (1971) ($CD \geq 1,28$). Именно такая ситуация возникает при сопоставлении воблы и номинативного подвида (приводим значения подвидового критерия Майра между наиболее различающимися выборками плотвы и воблы; номера выборок см. в табл. 2—4; CD просчитан по среднему числу лучей в спинном плавнике):

Выборки	CD
2—13	1,246
3—9	1,066
4—14	0,653
2—9	1,065

ВЫВОДЫ

1. Морфологическая обособленность северо-каспийской воблы от всех волжских популяций плотвы позволяет сохранить за воблой статус подвида.

2. Существование каких-либо локальных группировок воблы в Северном Каспии, а также «жилой» воблы не подтверждается.

3. Туркменская вобла, по всей видимости, является генетически самостоятельной, в значительной степени дивергировавшей расой подвида *R. r. caspicus*.

4. В дельте Волги обитает особая раса номинативного подвида *R. r. rutilus*, морфологически хорошо отличающаяся от нижневолжской и верхне-средневолжской рас.

5. Куринская вобла существенно отличается от северо-каспийской и туркменской воблы, однако малый объем выборки не позволяет делать заключение о ее таксономическом статусе.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. Л., 1980. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1—140.
- Берг Л. С., 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 478—924.
- Дементьева Т. Ф., Монастырский Г. Н., 1939. Систематическое положение и биологические группы каспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.). — Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., 10, 19—32.
- Животовский Л. А., 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 38—44.
- Зачетнова Н. П., 1980. Сравнительная характеристика пластических признаков северокаспийской воблы в р. Кривой Болде и дельте Волги. — В кн.: Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья. Казань, 162—163.
- Зернов М. В., 1938. Систематическая и биологическая характеристика воблы района, прилегающего к Мертвому культуку (Каспийского моря). — В кн.: Заливы Каспийского моря. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 38—45.
- Казанчев Е. Н., 1981. Рыбы Каспийского моря. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1—165.
- Караваева Г. А., 1939. Миграции воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) в Северном Каспии. — Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., 10, 33—81.
- Касьянов А. Н., 1983. О таксономическом положении плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Волжского бассейна. — Информ. бюлл. «Биология внутренних вод», 60, 51—54. — 1984. Популяционная морфология плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в водоемах верхней и средней Волги. — Автореф. канд. дисс.: М.: 1—23.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1—454. — 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1—453.
- Морозов А. В., 1930. К вопросу о расах воблы Северного Каспия. — Тр. Астраханск. рыбохоз. ст., 7, 3, 1—20.
- Правдин М. Ф., 1915. Описание некоторых форм русской плотвы. Плотва типичная (*Rutilus rutilus* L. tur.), серушка Астраханская (*Rutilus rutilus* f. *luviatilus* Jak.) и вобла Каспийская (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.). — Материалы русск. рыбол., 4, 9, 1—91.
- Решетников Ю. С., 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1—298.
- Седов С. И., Андрианова С. Б., 1979. Проблема стабильности популяционной структуры рыб в изменяющихся в условиях современного Каспия. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л.: Наука, 106—110.
- Сергеева А. И., 1963. Качественная характеристика воблы *Rutilus rutilus caspicus* Jak. в западной и восточной частях Северного Каспия. — Вопр. ихтиол., 3, 29—38.
- Яковлев В. Л., 1873. Заметки о Каспийской вобле. — Природа, 2, СПб.
- Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., 1981. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб. — Биол. науки, 2, 78—101.
- Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., 1982. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 45 (48), 171—193.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР
(Борок Ярославской обл.)

Поступила в редакцию
15 марта 1985 г.

THE *RUTILUS RUTILUS* SPECIES STRUCTURE IN THE CASPIAN SEA BASIN

A. N. MIRONOWSKI, A. N. KASJANOV

Institute of Biology of Inland Waters, USSR Academy of Sciences
(Borok, Yaroslavl District)

Summary

The *Rutilus rutilus* taxonomic structure in the Volga river delta and in the Caspian Sea was investigated by means of traditional morphometric and phenetic methods. An independent race of the nominative subspecies has been ascertained to inhabit the Volga river delta. Its isolation from the North-Caspian roach (*R. r. caspicus*) is connected with differences of the time of spawning as it was observed in spawning-grounds near Astrakhan. Although the level of morphological distinctions between the roach itself and the North-Caspian roach is lower ($CD < 1.28$) than the subspecies level, it is expediently to keep the subspecies status for the North-Caspian roach.