

УДК 597.554.3:575.827.2(28)+575.174.4

© 1991 г.

А.Н. МИРОНОВСКИЙ, Ю.Г. ИЗЮМОВ, А.Н. КАСЬЯНОВ,  
О.Г. ГЕРАСИМЕНКО (ВАНЮШИНА)**О ВОЗМОЖНОМ ЗНАЧЕНИИ ПОСТОЯННОГО ИНТЕНСИВНОГО  
ДИЗРУПТИВНОГО ОТБОРА КАК ФАКТОРА, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕГО  
СТРУКТУРУ ВИДА *RUTILUS RUTILUS* (L.) В ВОЛГО-КАСПИЙСКОМ  
РАЙОНЕ**

Анализируется фенотипическое разнообразие плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Волго-Каспийском районе. Взрослые особи разделяются на две хорошо обособленные совокупности, соответствующие подвидам: *R. r. fluviatilis* (астраханская серушка) и *R. r. caspicus* (северокаспийская вобла). Сеголетки такого разделения не обнаруживают: они распределяются среди выборок взрослых особей хаотично вне всякой зависимости от своей «подвидовой» принадлежности. Обосновывается предположение, что в Волго-Каспийском районе обитает единая популяция плотвы с высокой степенью панмиксии, а наблюдающаяся у взрослых особей морфологическая дифференциация на «подвиды» объясняется интенсивным дизруптивным отбором под влиянием различий условий обитания в дельте Волги и в Северном Каспии.

Считается, что плотва *R. rutilus* (L.) в Волго-Каспийском районе представлена двумя популяциями высокого ранга внутривидовой иерархии: астраханской серушкой — подвид *R. r. Fluviatilis* (Jak.) и северо-каспийской воблой — подвид *R. r. caspicus* (Jak.). Это зафиксировано в фаунистических сводках разных лет и в течение долгого времени представлялось непреложной истиной (Правдин, 1915; Берг, 1949; Казанчеев, 1981). Недавно в нашем распоряжении появился материал, заставляющий усомниться в том, что общепринятые взгляды на структуру этого вида в регионе адекватны реальной природной ситуации. Предварительно мы уже сообщали об этом (Изюмов и др., 1990). В данной работе проблема рассматривается более детально.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Материал, положенный в основу настоящего исследования, собран в 1982—1985 гг. Первичная классификация выборок плотвы, бравшихся в Волго-Каспийском районе (отнесение их к тому или иному подвиду), осуществлялась нами по экологическому принципу.

Принято считать, что астраханская серушка ведет жилой образ жизни и распределена исключительно в дельте Волги. Вобла же большую часть жизни проводит в Сев. Каспии, а в дельту идет только в период размножения (апрель, май). Сразу же после нереста (май, начало июня) ее производители возвращаются в море. Через некоторое время в море скатывается и молодь воблы (Танасийчук, 1957; Казанчеев, 1981). Исходя из этого, можно утверждать, что в июле-августе в замкнутых и полузакмнутых протоках и ериках верхней дельты присутствие воблы практически исключено и взятые там выборки будут представлять второй подвид. Выборки же, взятые в Сев. Каспии, воблой являются «по определению». Ведь, как нами уже указывалось, изначально выделение жилых и полупроходных «форм» у карповых рыб Волго-Каспия скорее всего было произведено именно по



экологическому принципу. Особи, нагуливающиеся в море, квалифицировались как полупроходные; особи, остающиеся на лето в дельте, — как жилые. Попытки выявления между формами фенетических различий предпринимались после (Мионовский, 1991).

Почти наверняка воблой будут и особи, отловленные весной в период массового нерестового хода в главных рукавах дельты, хотя, конечно, здесь 100%-ной уверенности уже нет. У нас к таким выборкам относятся взятые на р. Бузан и на Зюйдевском банке в районе с. Житное.

Кроме выборок взрослых особей собрано и обработано четыре выборки сеголетков. Одна из них — взята в августе в Сев. Каспии и просто «обязана» быть воблой. Две другие — в августе же в водоемах рек верхней дельты: Дарма и Б. Ильмень. По литературным данным, скат молоди воблы начинается во второй половине мая и к концу июня заканчивается, следовательно, эти две выборки надлежит рассматривать как представителей популяции астраханской серушки. Еще одна выборка была взята в первой половине июня в низовьях дельты в районе села Полдневное. Теоретически она может быть как воблой, так и серушкой, но скорее всего воблой. Скат в это время в разгаре, бралась она из массовых скоплений покатной молоди в низовьях, где серушка встречается нечасто. В качестве реперов — для оценки размаха межпопуляционной изменчивости — в рассмотрение введены выборки плотвы Волгоградского и Саратовского водохранилищ, но для них данные по некоторым признакам отсутствуют.

Используемые нами в популяционных исследованиях рыб количественные признаки детально описаны в ряде предыдущих работ (Мионовский, 1986; Мионовский, Касьянов, 1986, 1987). Кроме количественных были использованы два качественных признака. Один из них характеризует строение участка позвоночника, включающего туловищный ( $V_2$ ) и переходный ( $V_3$ ) отделы. В первом количестве позвонков обычно варьирует от 14 до 17, во втором — от 2 до 4. Отсюда у разных особей могут иметь место сочетания  $V_2-V_3$ : 15-3, 15-2, 16-4 и т.д. Частоты встречаемости различных вариантов сочетаний специфичны для разных популяций, что позволяет применять данный признак при изучении структуры вида рыб (Изюмов, 1984; Изюмов и др., 1986; Кожара, Мионовский, 1988). Наряду с этим учитывалось строение переходного отдела позвоночника, позвонки которого могут иметь форму Л или А. Частоты встречаемости возможных сочетаний: ЛЛ, ЛА, ЛЛА, ЛЛЛ и т.д. также популяционно-специфичны (Яковлев и др., 1981). В дальнейшем признаки этой группы будут именоваться «позвонковые фенотипы».

Для анализа изменчивости использованы: построение двумерных распределений и многомерных полигонов частот; метод главных компонент; кластерный анализ с построением дендрограмм сходства (Майр, 1968; Дюран, Одел, 1977; Грант, 1980; Андреев, 1980). Вычисляли многомерные показатели сходства и разнообразия (Животовский, 1979, 1980).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 1,а—в приведены двумерные распределения точек, соответствующих четырем выборкам воблы и четырем выборкам астраханской серушки. На координатных осях отложены средневыворочные значения счетных признаков. Наиболее эффективны, на наш взгляд, распределения на рис. 1,а,б. Выборки воблы и выборки астраханской серушки образуют компактные сгущения, разделенные протяженным разрывом. На рис. 1,в, обособление менее выражено, но и в этом случае выборки разных подвидов не перекрываются, т.е. морфологическая система «вобла — астраханская серушка» сохраняется. Морфологические отношения подвидов по шести пластическим индексам (рис. 1,г—е) и по позвонковым фенотипам (рис. 2,а—в) аналогичны таковым на рис. 1,а—в. Таким образом, на



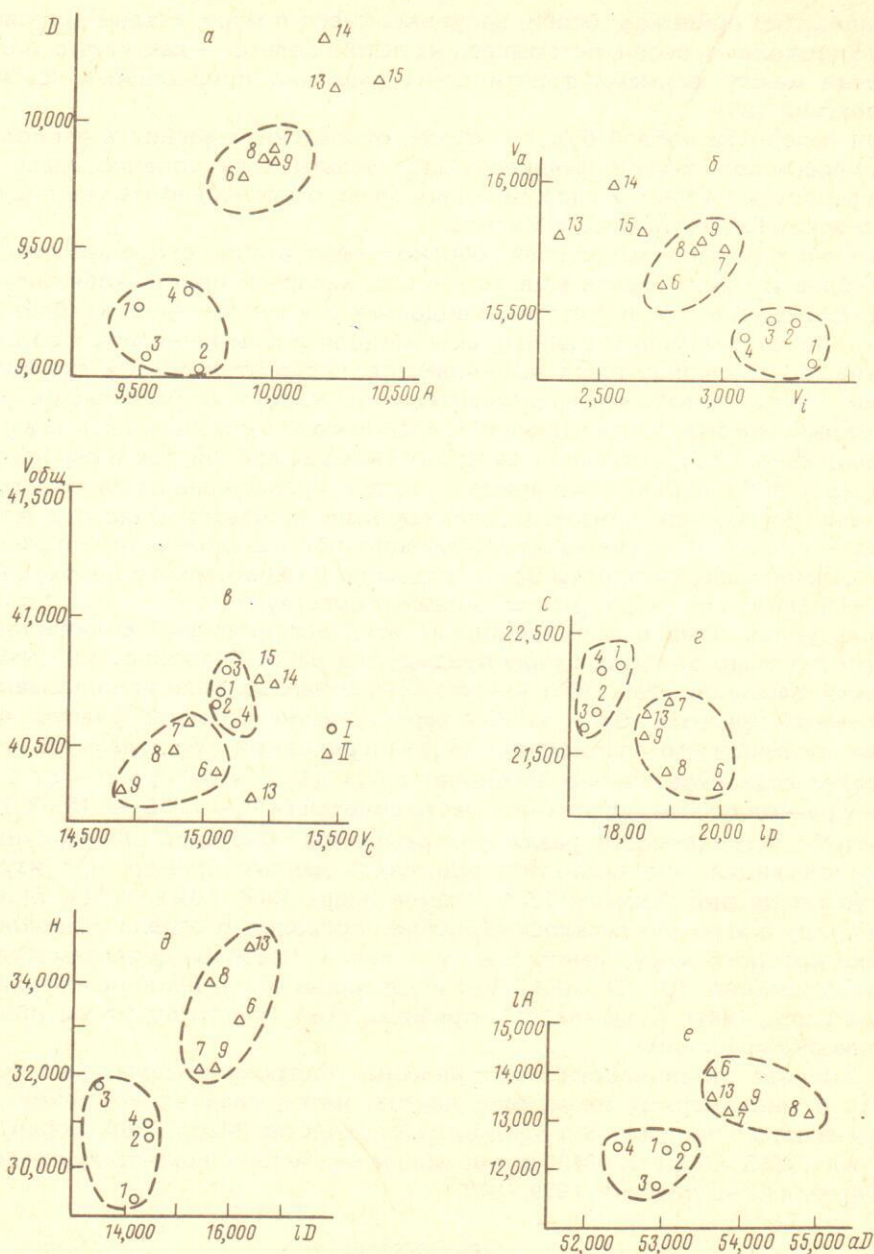


Рис. 1. Морфологические отношения выборок воibly и астраханской серушки по счетным (а—в) и пластическим (г—е) признакам. Символами на координатных осях обозначены следующие признаки:  $D$  и  $A$  — средневыворочное количество ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках;  $V_a$ ,  $V_i$  и  $V_c$  — средневыворочное количество позвонков в туловищном переходном и хвостовом отделах позвоночника;  $V_{общ}$  — общее количество позвонков в позвоночнике;  $C$  — длина головы;  $l_D$  — длина основания спинного и  $l_A$  — анального плавников;  $H$  — наибольшая высота тела;  $aD$  — антидорзальное расстояние,  $l_p$  — длина грудного плавника. Пластические признаки даны в виде индексов: в отношении к длине тела  $L$ . I — символ выборки серушки, II — выборки воibly. Цифрами обозначены точки взятия выборок: 1 — р. Бузан (69 экз), 2, 3 — Сев. Каспий (59 и 55 экз), 5 — р. Бахтемир (107 экз), 6 — ерик Бабинский (48 экз), 7 — р. Дарма (101 экз), 8 — р. Белый Ильмень (74 экз), 9 — р. Мошкареха (61 экз), 13 — Волгоградское водохранилище (28 экз), 14, 15 — Саратовское водохранилище (39 и 39 экз)

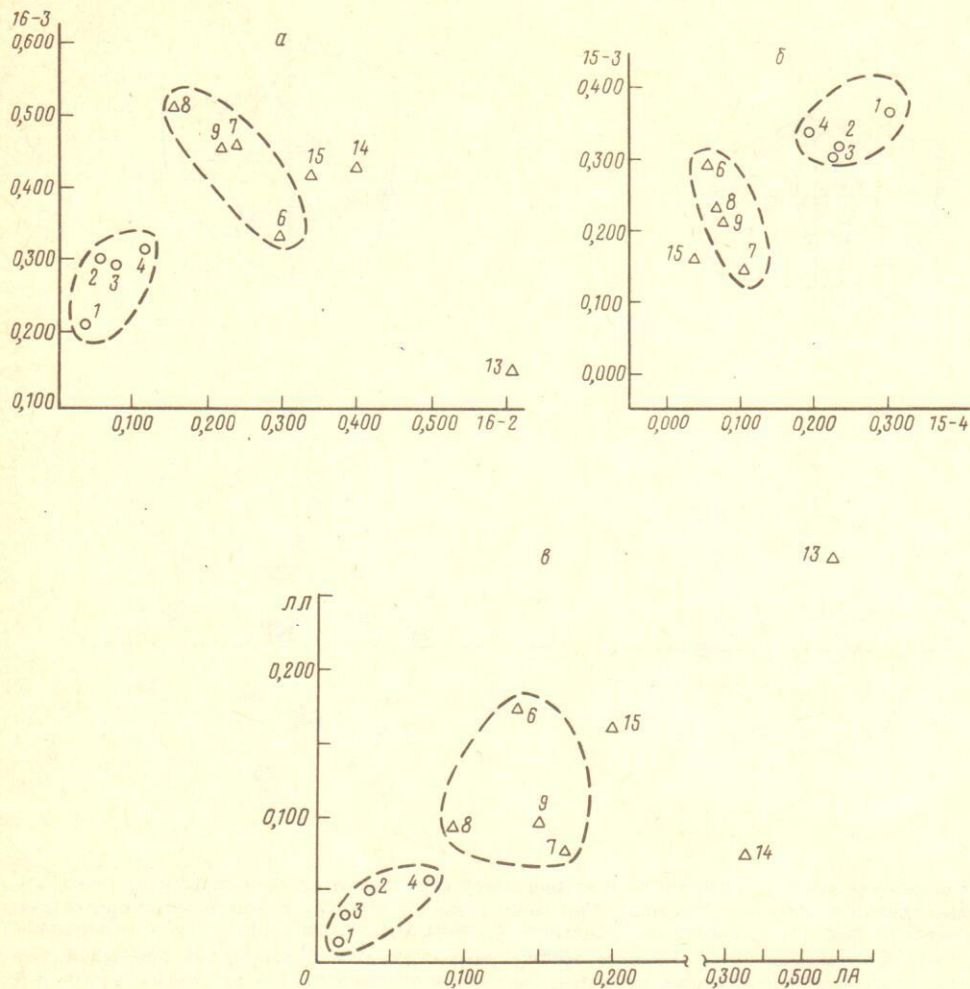


Рис. 2. Морфологические отношения выборок воблы и астраханской серушки по «позвонковым фенотипам». На координатных осях отложены средневыворочные частоты встречаемости вариантов сочетаний позвонков в туловищном и переходном отделах: а — 17—3 и 16—2; б — 15—3 и 15—4; в — средневыворочные частоты встречаемости вариантов строения переходного отдела ЛЛ и ЛА. Остальные обозначения, как на рис. 1

уровне анализа выборок вывод о морфологической обособленности двух форм однозначен.

При сравнении особей ситуация совершенно иная. Используя только морфологические методы, уверенно отнести каждый экземпляр плотвы, пойманной в Волго-Каспийском районе, к тому или иному подвиду не удастся (рис. 3, а—в). Наибольшее разделение подвидов имеет место на рис. 3, в, но полного обособления нет и здесь. Любопытно сравнить распределение особей на плоскости ГК по сумме счетных признаков с распределением тех же особей по сумме пластических признаков. На рис. 3, а четко прослеживается только один вид упорядоченности: символов, соответствующих особям воблы, по отношению к символу, соответствующим особям серушки. На рис. 3, б наряду с этой упорядоченностью имеет место и другая: все исследуемое множество объектов распадается на 4 хорошо выраженные плеяды, проходящие параллельно одна другой, и почти параллельно — оси первой ГК. Происходит это, очевидно, из-за



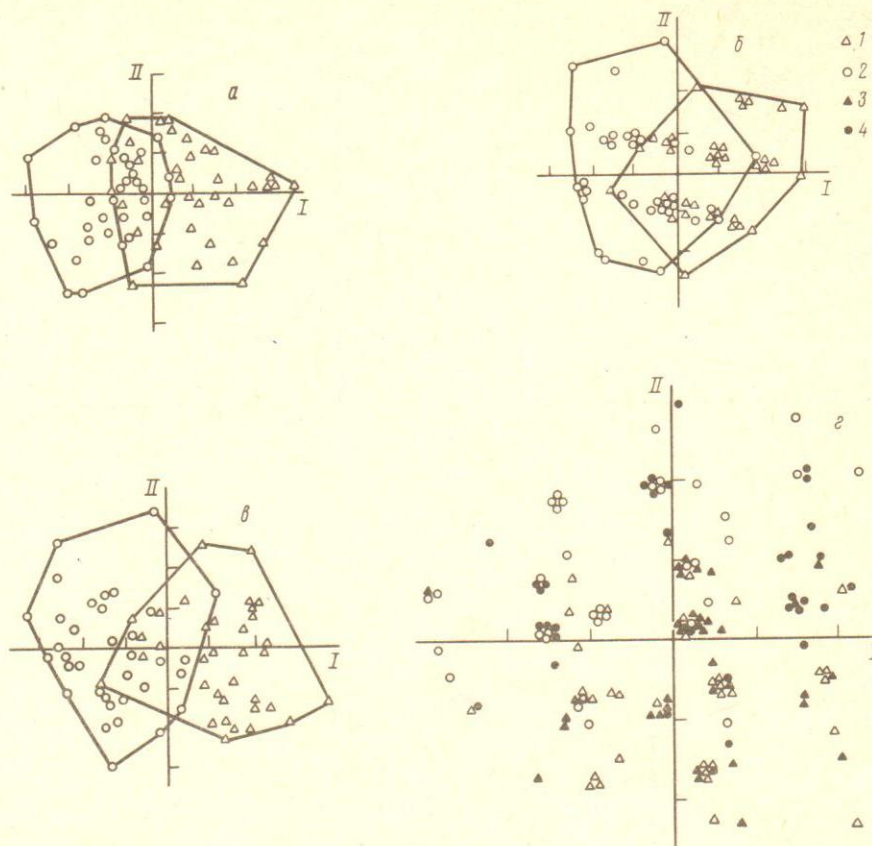


Рис. 3. Дифференциация особей воблы и астраханской серушки методом главных компонент. а — взрослые особи, пластические признаки. При вычислении ГК наряду с пластическими признаками, указанными на рис. 1, г—е, использован седьмой — длина хвостового стебля —  $pl$ ; б — взрослые особи, счетные признаки; в — взрослые особи, сумма счетных и пластических признаков; г — взрослые особи и молодь, счетные признаки. Символами обозначены: 1 — взрослая серушка, 2 — взрослая вобла, 3 — молодь серушки, 4 — молодь воблы

дискретности счетных признаков. Наличие между плеядами незаполненных участков пространства признаков объясняется тем, что некоторые, теоретически возможные сочетания значений рассматриваемых признаков у реально живущих особей не встречаются, являясь, видимо, «запрещенными» (невозможными в принципе? летальными? полuletальными?). Одна деталь, которую необходимо пояснить. На рис. 3, б, можно заметить, что в плеядах (особенно в двух средних) особи часто располагаются не поодиночке, а тесными «группками». Члены такой «группки» имеют абсолютно одинаковые сочетания всех используемых счетных признаков и на самом деле попадают в одну точку. «Разведены» в пространстве признаков они искусственно с чисто иллюстративными целями. Видно, что иногда в составе одной «группки» могут быть и вобла и серушка.

Факт перекрывания распределений на рис. 3, а—в несколько не противоречит взглядам на «жилую» и «полупроходную» плотву Волго-Каспийского района как на хорошие подвиды, ибо на уровне выборок они хорошо различаются. Некоторое удивление может вызвать то обстоятельство, что нерестовые ареалы серушки и воблы полностью совпадают: ведь производители последней входят едва ли не до середины Волго-Ахтубинской поймы. Но ничего из ряда вон выходящего в этом нет — примеры длительного сосуществования подвидов без заметных изо-

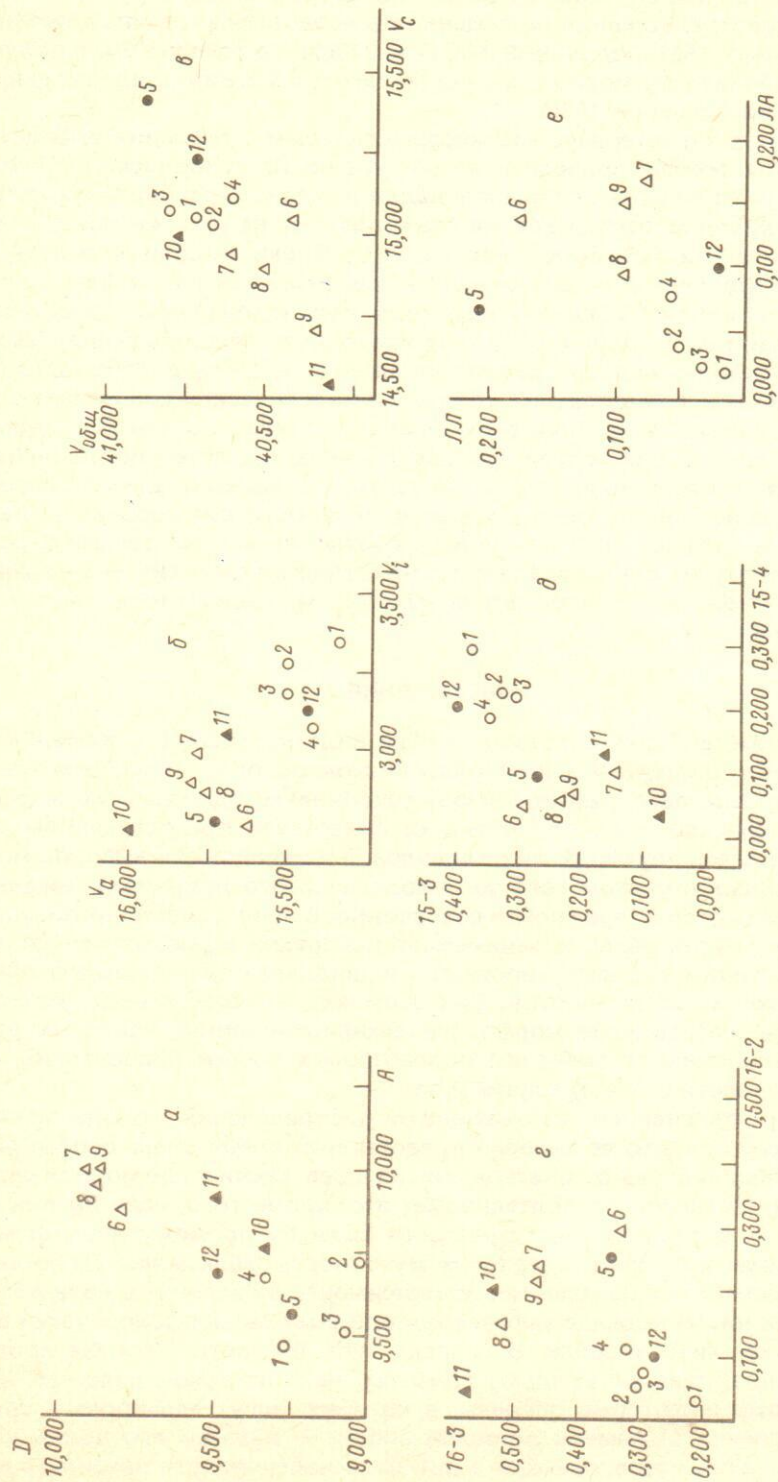


Рис. 4. Морфологические отношения выборки молодых и взрослых особей астраханской серушки и воблы по счетным признакам (а—в) и позвонковым фенотипам (г—е). Цифрами обозначены точки взятия выборки: 5 — август, Сев. Каспий (48 экз); 10, 11 — август, верхняя дельта (55 и 56 экз); 12 — июнь, низовья дельты (51 экз). Остальные обозначения, как на рис. 3.



ляционных барьеров известны (Майр, 1968). В качестве механизмов, которые могут обеспечивать репродуктивную изоляцию астраханской серушки и воблы, указываются пространственная разобщенность нерестилищ и разновременность нереста (Казанчеев, 1981; Поддубный, Малинин, 1987). До того как были получены данные по изменчивости молодежи подвидов, того же мнения придерживались и мы (Мироновский, Касьянов, 1986).

Распределения, характеризующие морфологические отношения выборок молодежи и взрослых особей, приведены на рис. 4,а—е. По техническим причинам форму строения переходных позвонков надежно удалось рассмотреть только у относительно крупных сеголетков «воблы», поэтому на рис. 4,е молодежь представлена лишь двумя выборками. Как видно, выборки молодежи располагаются среди выборок взрослой плотвы вне всякой зависимости от того, какой подвид данная выборка молодежи, согласно исходным предположениям, представляет. Причем дело явно не в ошибочности этих «исходных предположений». Если бы мы ошибочно выборку молодежи, принадлежащую к подвиду *R. r. fluviatilis* (Jak.), отнесли к подвиду *R. r. caspicus* (Jak), то при морфологическом сопоставлении эта выборка, по каждому из признаков отличаясь от воблы, по каждому признаку должна быть сходной с серушкой. Все равно имела бы место упорядоченность морфологических отношений, хотя и не такая, как мы ожидали на основании первичной классификации. Здесь же упорядоченности нет совсем. По разным признакам одна и та же выборка молодежи соотносится с выборками взрослой плотвы по-разному. По одним она похожа на серушку, по другим — на воблу, по некоторым — изменчивость сеголетков выходит за пределы изменчивости половозрелых особей.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, выборки взрослых особей вида *R. rutilus* (L.), собранные по «экологическому принципу» в Волго-Каспийском районе, в пространстве рассмотренных признаков образуют четкую устойчивую, однозначную морфологическую систему, которая полностью соответствует представлениям о существовании здесь двух хороших подвидов. В изменчивости выборок молодежи плотвы, собранных с учетом того же «экологического принципа», какая-либо упорядоченность отсутствует почти совершенно. В пространстве признаков они располагаются внутри области, занимаемой выборками взрослых особей, большей частью хаотично, вне зависимости от «подвидовой» принадлежности, часто за пределы этой области выходя. При этом как их собственное взаиморасположение (т.е. собственные морфологические отношения), так и их расположение по отношению к выборкам половозрелых особей непостоянны и меняются в зависимости от выбора признаков.

Простейшим объяснением «аномального» распределения молодежи могло бы быть предположение, что ее выборки представляют собой смесь особей разных подвидов. Однако выборка сеголетков, взятая в Сев. Каспии, где молодежи серушки уж никак быть не может, не подтверждает это. Кроме того, если бы они были смешанными, то средние оценки признаков были бы промежуточными между таковыми у серушки и воблы. И эта промежуточность наблюдалась бы по любому признаку, а также по их сочетаниям. В зависимости от величины доли вклада в смесь того или иного подвида выборка молодежи была бы морфологически ближе либо к серушке, либо к вобле. И степень этой близости была бы примерно одинаковой опять-таки по каждому признаку. Чего на самом деле нет. По-видимому, имеются некоторые пределы, в которых могут варьировать средневыборочные оценки признаков взрослой воблы, — назовем его полем изменчивости воблы. Есть несовпадающее с ним поле изменчивости признаков взрослой серушки. Поле же изменчивости признаков молодежи включает в себя оба «взрослых» поля и даже выходит за их границы. Таким образом, можно говорить



об отсутствии у молодежи устойчивых специфических комбинаций признаков. У взрослых особей сочетания вариантов выраженности разных признаков не случайны. Существует достаточно высокая вероятность того, что конкретная особь, имея данный вариант выраженности одного признака, будет иметь не любые, а вполне определенные варианты выраженности прочих признаков. Это может быть обусловлено корреляционными связями между признаками в процессе онтогенеза, либо отбором в пользу определенных комбинаций признаков. У сеголетков же обнаруживаются такие комбинации признаков, которые редки или даже «запрещены» для взрослых рыб. Как свидетельство в пользу этого предположения можно рассматривать рис. 3,г, где дифференциации методом ГК были подвергнуты те же 70 особей взрослой плотвы, что и на рис. 3,б, плюс 70 особей сеголетков (35 предполагаемых серушек и 35 предполагаемых вобл). Используются те же шесть счетных признаков. Конфигурация символов, соответствующих взрослым особям, слегка изменилась по сравнению с таковой на рис. 3,б, в силу того, что проецирование 140 объектов из 6-мерного пространства признаков на плоскость ГК происходит немного иначе, чем проецирование 70 объектов. Впрочем, изменения невелики, и, взглядевшись, нетрудно идентифицировать на рис. 3,г, те же плеяды, группки и отдельные взрослые особи, что и прежде. Для молодежи, как видим, характерны несколько иные комбинации признаков, чем для взрослых. Так, в первой плеяде — 9 взрослых особей и 19 молодых, во второй — 28 и 36 соответственно. Начиная с третьей плеяды преобладают уже взрослые: 28 против 11. В четвертой — 5 против 2. Очень интересно, что две особи молодежи попадают в предполагаемое «запрещенное» для взрослых пространство между третьей и четвертой плеядами. Распределение внутри плеяд также неравномерно. Каждая состоит как бы из двух слоев. Правый слой состоит из символов, соответствующих взрослым особям, левый — из символов, соответствующих особям молодежи. В первой плеяде есть даже отдельные «тесные группки», состоящие исключительно из молодежи.

Надо отметить, что молодежь у нас довольно большая — в возрасте 3—4 мес. Основная же гибель (и предполагаемый отбор) происходит раньше (Никольский, 1974). Можно довольно уверенно предположить, что если бы со взрослыми были сопоставлены более ранние стадии (скажем, личинки), то различий было бы гораздо больше. Вполне вероятно, что пространство между плеядами заполнилось бы полностью. Напомним, что нами используются счетные остеологические признаки с ранней закладкой в онтогенезе, значение которых с возрастом измениться не может. То есть всякого рода изменения популяционных средних с возрастом возможны только путем отбора.

Для выяснения, насколько сходны между собой молодежь и половозрелые особи плотвы в других областях ареала, мы сравнили по тому же набору признаков выборки плотвы Волжского плеса Рыбинского водохранилища (рис. 5,а—е). Выяснилось, что в данном случае выборка молодежи отличается от выборок взрослых не больше, чем отдельные выборки взрослых различаются между собой. Подчеркнем, что рыбинская молодежь похожа на взрослую плотву по всем без исключения признакам. Каждая же выборка Волго-Каспийской молодежи по каждому из признаков ведет себя совершенно непредсказуемо. Таким образом, столь необычная межвозрастная морфологическая изменчивость, видимо, присуща только плотве, населяющей дельту Волги и Сев. Каспий.

Анализируя возможные объяснения, мы пришли к следующему предположению: морфологическая система «вобла—астраханская серушка», наблюдаемая на взрослых особях, может поддерживаться не за счет репродуктивной изоляции, а за счет жесткого дизруптивного отбора. Исследователям, работавшим в регионе, репродуктивная изоляция подвидов казалась очевидной. Это и понятно — раз морфологические различия не нивелируются, значит, обмен генами не существен. Будем, однако, учитывать, что, строго говоря, доказать отсутствие межпопуляционных скрещиваний невозможно в принципе. Доказать



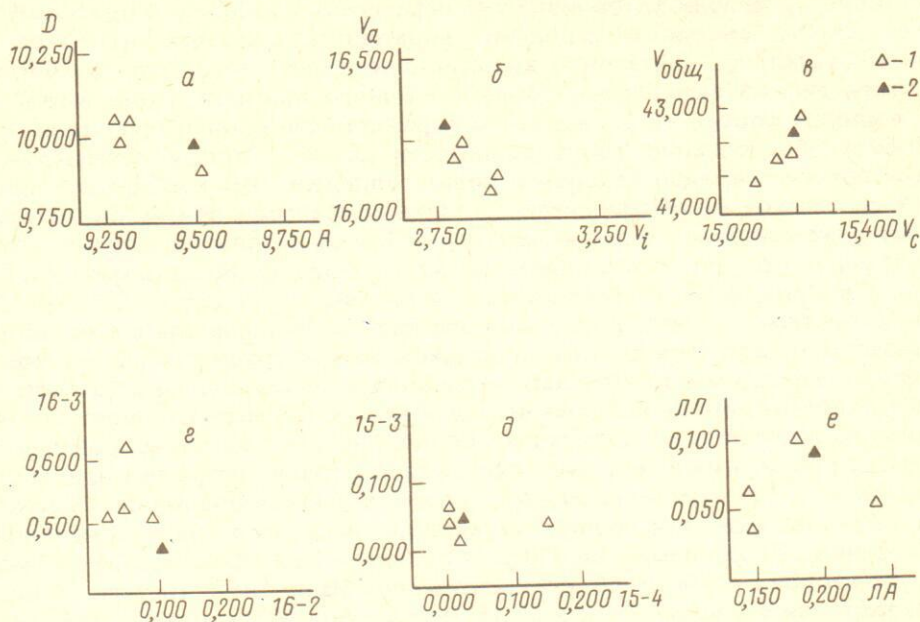


Рис. 5. Морфологические отношения выборок молоди (111 экз) и взрослых особей (121, 76, 76 и 36 экз) плотвы Рыбинского водохранилища по счетным (а—в) признакам и позвонковым фенотипам (г—е). Символами обозначены: 1 — взрослая плотва, 2 — молодь. Остальные обозначения, как на рис. 1

можно только обратное — обнаружив во время нереста смешанные пары. Впрочем, даже если гипотетически каждая особь серушки будет нерестовать только с производителями воблы, смешанные пары все равно будут редкостью, учитывая соотношения численностей популяций. Общая схема возникновения двух морфологических групп, согласно нашей гипотезе, может быть следующей.

Согласно тому, что сегодня известно о генетике количественных признаков у рыб, наследуемость общего числа позвонков равна примерно 0,6, числа лучей в плавниках — 0,7—0,8 (Кирпичников, 1979). Точных данных по наследуемости числа позвонков по отделам позвоночника, по «позвоночным фенам» в доступной литературе обнаружить не удалось. Результаты экспериментов по скрещиванию, проводившиеся на леще, позволяют думать, что ее величина едва ли выше (Изюмов, Герасименко, 1987). Учитывая, что: а) средняя плодовитость плотвы в Волго-Каспийском районе равна 35000 икринок (Казанчев, 1981); б) икра одной самки оплодотворяется молоками 5—8 самцов (Берг, 1949); в) большая часть внутривидовой изменчивости обусловлена рекомбинациями (Майр, 1968), можно ожидать, что даже при несмешанном нересте среди потомков одной самки будут особи и с фенотипом воблы, и с фенотипом серушки. Мы не знаем степени наследуемости комбинаций признаков, но едва ли она 100%-ная. Гибридное же потомство наверняка будет давать полный спектр изменчивости — любые значения признаков, любые их комбинации, даже те, которые отсутствуют у родителей (что мы и видели на рис. 3, г, 4, а—е).

Молодь подрастает и большая ее часть скатывается в Сев. Каспий независимо от «подвидовой» принадлежности родителей. Некоторое количество в силу чисто случайных причин до окончания половодья скатиться не успевает и остается в дельте. И тут вступает в действие мощный дизруптивный отбор. Нет сомнений, что условия обитания молоди в пресных и морских водах различаются очень сильно. Достаточно назвать такие очевидные факторы, как соленость, прозрачность, температурный и кислородный режим, давление пресса



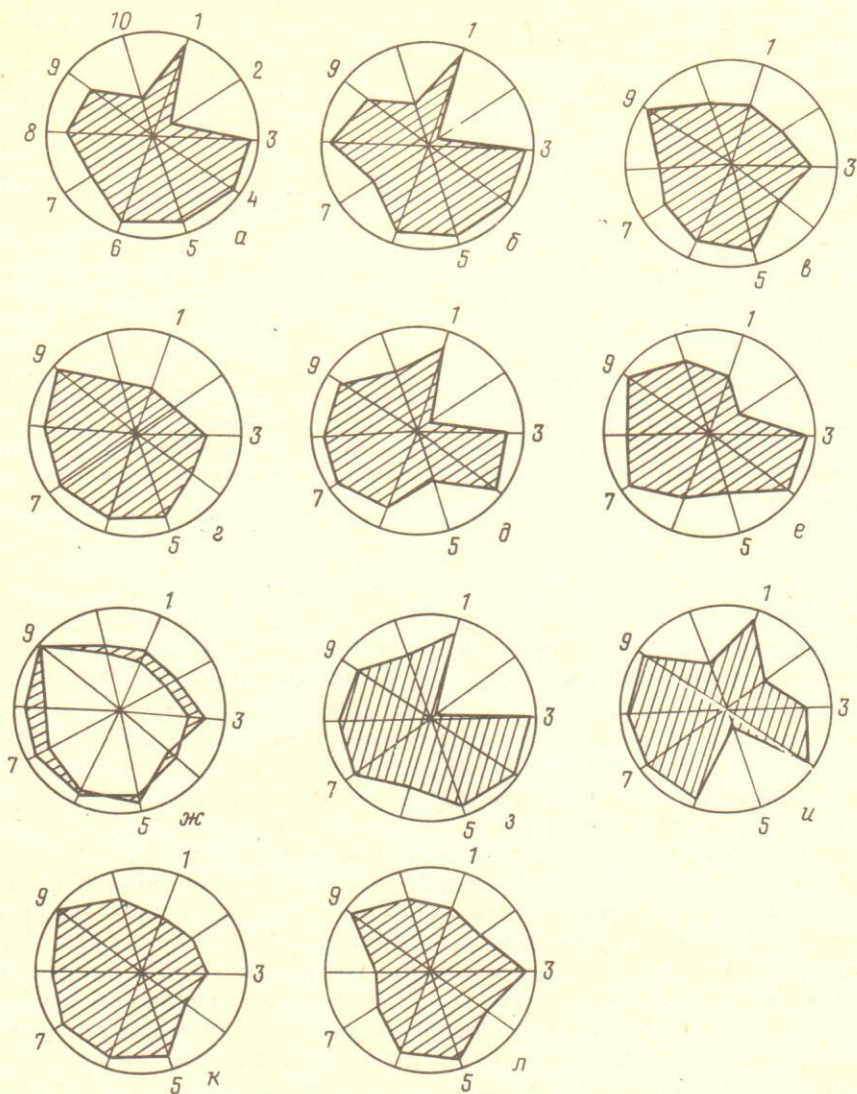


Рис. 6. Полигоны частот встречаемости вариантов сочетаний  $V_a-V_i-V_c$  в выборках молоди и взрослых особей плотвы Рыбинского водохранилища, воблы и астраханской серушки. а — молодь (одна выборка) и б — взрослые особи (объединено четыре выборки) рыбинской плотвы, в — молодь (сумма двух выборок) и г — взрослая (сумма четырех выборок) вобла; д — молодь (две выборки) и е — взрослая (четыре выборки) астраханская серушка; ж — молодь и взрослая вобла на одном полигоне; з, и — выборки молоди серушки по отдельности; к — молодь воблы из Сев. Каспия, л — покотная молодь воблы из низовий. По периметру — частота равна 0, в центре окружности — 0,400

хищников. И в результате разницы векторов отбора в море выживают особи, имеющие фенотип воблы; в дельте — фенотип серушки. Формирование морфологического облика идет скорее всего именно за счет избирательной элиминации, так как морфогенез рассматриваемых в качестве признаков структур к моменту ската заканчивается (Герасименко-Ванюшина, 1990). Путем элиминации «запрещенных» сочетаний подбираются, по-видимому, и характерные для «подвидов» комбинации признаков. Ранее один из авторов настоящей статьи уже сообщал об отборе по «позвоноквым фенотипам» в популяциях леща (Исюмов, 1987).



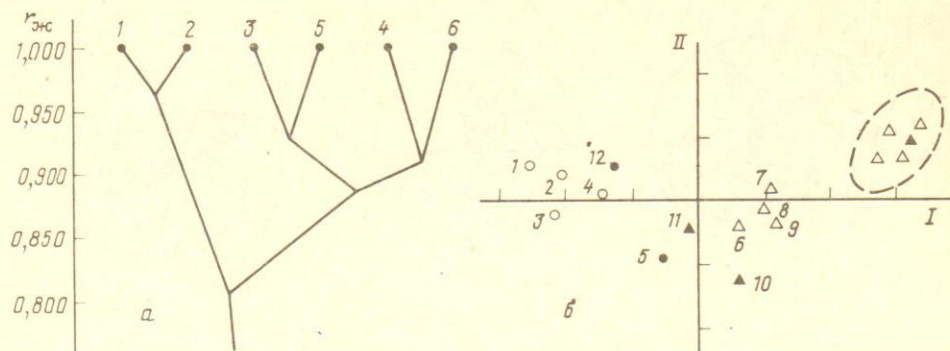


Рис. 7. Сходство выборок молоди и взрослых особей воблы и серушки. а — дендрограмма, построенная по результатам кластерного анализа по матрице сходства в индексах Животовского ( $r_{ж}$ ) 1, 2 — молодь и взрослые особи рыбинской плотвы; 3, 5 — молодь и взрослые особи воблы; 4, 6 — молодь и взрослые особи астраханской серушки. б — взаиморасположение выборок на плоскости первых двух главных компонент. Обозначения выборок, как на рис. 1—4. Прерывистой линией обведены выборки рыбинской плотвы

Располагая данными по плотве Рыбинского водохранилища, с помощью полигонов частот проанализируем сходство разных возрастных групп по комбинациям признаков позвоночника. Всего на исследуемом множестве особей выявлено 34 варианта сочетаний  $V_a—V_i—V_c$ . На полигонах отображены только те из них, частоты которых, хотя бы в одной из выборок, достигают 0,050. Таких оказалось 9. Частоты остальных вариантов суммировались и также откладывались на полигонах под № 10. Как следует из рис. 6, плотва Рыбинского водохранилища хорошо отличается от нижеволжской, а среди последней — вобла от серушки. Молодь Рыбинского водохранилища почти идентична взрослой плотве; довольно сходны молодь и взрослые особи воблы; молодь и половозрелая серушка заметно различаются. Оценка фенетических отношений с помощью показателя сходства  $r_{ж}$  (Животовский, 1979; учитывались частоты каждого из 34 вариантов) и кластерного анализа (метод single linkage — по: Дюран, Одел, 1977) дает сходные результаты (табл. 1 и рис. 7,а). Как видим, молодь и взрослая вобла все же гораздо менее схожи между собой, чем молодь и взрослые особи плотвы Рыбинского водохранилища. Еще менее сходны молодь и взрослая серушка: они почти так же мало похожи одна на другую, как на воблу.

Фенетические отношения, выявленные по признаку «частоты вариантов сочетаний  $V_a—V_i—V_c$ », отличаются от тех, что наблюдались по средним оценкам счетных признаков. Предполагаемая молодь воблы более всего похожа на воблу, чем на кого бы то ни было еще. А предполагаемая молодь серушки, хотя и не очень похожа на взрослую серушку, тем не менее ближе всего именно к ней. Противоречит ли это нашей гипотезе? На первый взгляд — да. Налицо фенетическая преемственность родителей и потомков каждого из подвидов, хотя и не очень ярко выраженная. Но рассмотрим чисто теоретическую ситуацию.

Пусть имеется две симпатрические совокупности особей (популяции, подвиды, или даже близкие виды). Пусть они различаются по  $N$  признаков таким образом, что среди взрослых особей любая выборка по любому признаку сходна с прочими выборками своей совокупности и отличается от выборок другой совокупности. При этом  $N$  может быть сколь угодно велико. Если при исследовании изменчивости потомства выяснится, что ряд выборок по  $N-1$  признаков ведет себя, как выборки взрослых (т.е. сходны со «своими» и отличаются от «чужих»), но всего по одному единственному признаку имеет значения, как у «чужих», или промежуточные между «чужими» и «своими», то неизбежно возникнет предположение об обмене генами. Ведь совокупности



Сходство выборок молодежи и взрослых особей астраханской серушки, воблы и рыбинской плотвы ( $r_{jk}$ )

| Номер выборки | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     |
|---------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 2             | 0,962 |       |       |       |       |
| 3             | 0,749 | 0,735 |       |       |       |
| 4             | 0,783 | 0,815 | 0,810 |       |       |
| 5             | 0,683 | 0,706 | 0,923 | 0,834 |       |
| 6             | 0,768 | 0,751 | 0,793 | 0,906 | 0,878 |

Примечание. Цифрами обозначены: 1 — молодь рыбинской плотвы, 2 — взрослая рыбинская плотва, 3 — молодь воблы, 4 — молодь серушки, 5 — взрослая вобла, 6 — взрослая серушка.

особей симпатрические, а гибридизация ввиду биологической близости возможна. Разумеется, речь идет о таких признаках, выраженность которых у особи не может измениться по мере ее роста. В нашем случае признаки именно такие: после завершения морфогенеза новые позвонки и лучи плавников не вырастают и потеряться тоже не могут. В такой ситуации гибридизация и последующий дизруптивный отбор — наиболее вероятное объяснение. Следовательно, наши рассуждения остаются в силе.

Но чем все-таки объяснить сходство родителей и потомства «подвидов» по частотам вариантов  $V_a-V_i-V_c$ , оставаясь в рамках нашей гипотезы? Ведь мы считаем, что молодь гибридная. Одно из простейших предположений — успел «поработать» отбор. Но это может быть справедливо только в отношении молодежи серушки, пойманной в августе в верхней дельте. И отбор этот не мог быть интенсивным — снова акцентируем внимание на том, что, хотя определенное сходство между родителями и потомками есть, уровень его не высок. Это очень наглядно, если рассматривать не объединенную выборку предполагаемой серушки, как на рис. 6,д, а обе выборки в отдельности (рис. 6,з,и). А вот сходство родителей и потомства воблы отбором, произошедшим к моменту взятия выборки молодежи, объяснить нельзя. Как видно из рис. 6,к,л, выборка покатной молодежи, на которую «морской отбор» еще не мог воздействовать, больше похожа на воблу, чем молодь из Сев. Каспия. В чем дело здесь? Снова вспомним о соотношении численностей популяции. Даже в предельном случае — если каждая серушка нерестует только с воблой (что явно нереально), каждая вобла все равно будет нерестовать преимущественно с воблой. Поэтому сходство «не отобранной» покатной молодежи с воблой совершенно естественно. Наша гипотеза была бы справедливой даже в том случае, если бы все выборки молодежи как две капли воды походили бы на взрослую воблу. Различий между родителями и потомством астраханской серушки для обоснования наших предположений вполне достаточно.

Еще один вопрос — почему это, пусть слабое, сходство не удавалось уловить при сопоставлении выборочных средних по  $V_a, V_i, V_c$ ? Дело в том, что, используя спектр частот вариантов  $V_a-V_i-V_c$ , мы проводим многомерное сравнение. Количество информации, содержащееся в полном спектре частот  $V_a-V_i-V_c$ , равно или даже превышает (учитывая корреляции) сумму информации, содержащуюся в совокупности средних оценок  $M_{V_a} + M_{V_i} + M_{V_c}$ . Неудивительно, что признак «частоты  $V_a-V_i-V_c$ » оказывается более чувствительным. Развивая эту мысль, мы провели дифференциацию исследуемого множества выборок (не особей!) методов ГК по средним пяти признаков:  $V_a, V_i, V_c, D, A$ . Отношения сходства на рис. 7,б аналогичны таковым на рис. 6. Плотную группу составили выборки рыбинской плотвы; покатная молодь низовой дельты близка к вобле; морская молодь с



воблой сходна меньше, но и в зону распределения серушки не попадает; августовская молодь из верховьев дельты хотя и не очень близка с серушкой, но ближе к ней, чем к вобле. Таким образом, можно констатировать, что изначальное экологическое определение «подвидовой» принадлежности выборок молодежи было правильным, во всяком случае в отношении молодежи воблы.

Значение  $g_{ж}$  между молодеью и взрослой плотвой Рыбинского водохранилища равно 0,962 (рис. 7,а). Как мы убедились, при этом уровне сходства выборка молодежи и по средним оценкам  $M_{V_a}$ ,  $M_{V_i}$  и  $M_{V_c}$  занимает среди выборок взрослых «надлежащее» место (рис. 5,а—в). Уровень сходства молодежи и взрослых особей воблы 0,923, т.е. на 0,039 меньше. У серушки соответствующая разница с рыбинской плотвой составляет 0,962 – 0,906 и равна 0,056. Этих величин  $\Delta g_{ж} = 0,039$  и  $\Delta g_{ж} = 0,056$  оказывается достаточно для «неуправляемой» изменчивости по  $M_{V_a}$ ,  $M_{V_i}$  и  $M_{V_c}$  выборок молодежи плотвы Волго-Каспийского района.

Интересные результаты дает подсчет морфологического разнообразия по признаку «частота вариантов  $V_a—V_i—V_c$ » (использована формула Л.А. Животовского, 1980) (табл. 2). Разнообразие сеголетков серушки заметно выше, чем разнообразие половозрелых особей, что можно рассматривать как аргумент в

Таблица 2

Показатели морфологического разнообразия  $\mu$  в выборках воблы, астраханской серушки и рыбинской плотвы

| Вобла  |          | Серушка |          | Рыбинская плотва |          |
|--------|----------|---------|----------|------------------|----------|
| молодь | взрослые | молодь  | взрослые | молодь           | взрослые |
| 11,486 | 12,470   | 14,162  | 11,009   | 12,956           | 12,101   |

пользу предположения об относительно большом количестве гибридов в составе молодежи. В уровне разнообразия разных возрастных групп рыбинской плотвы и воблы такой большой разницы нет. Непонятно, правда, почему в выборках взрослой воблы разнообразие слегка увеличивается. Более естественно, на наш взгляд, соотношение у рыбинской плотвы, где выше разнообразие молодежи.

Для повышения достоверности суждений о тех или иных эволюционных явлениях полезно формулировать не одну единственную, но несколько конкурирующих гипотез. В нашем случае такой конкурирующей гипотезой может быть следующая.

Астраханская серушка и вобла действительно являются репродуктивно изолированными подвидами. Произошли они, вероятнее всего, путем разделения единой предковой популяции, некогда обитавшей в Волго-Каспийском районе (Мироновский, 1991). Следовательно, генофонд воблы содержит значительное количество генов серушки и, наоборот, в генофонде серушки много генов воблы. Поэтому среди потомства одного подвида вполне возможно выщепление генов, а следовательно, признаков другого подвида. Далее гипотеза совпадает с предыдущей — вступает в действие дизруптивный отбор и промежуточные варианты под влиянием различий условий обитания в дельте и в море вымирают.

Теперь из конкурирующих гипотез следует выбрать одну так, чтобы выбираемая гипотеза была лучше обоснована теоретическими построениями, хорошо согласовывалась с имеющимися фактами, требовала наименьших дополнительных допущений. Попытавшись проделать это, мы пришли к выводу, что обе гипотезы в равной мере отвечают перечисленным критериям и мотивированно отдать предпочтение одной из них невозможно. Тем более, что в главном — признании роли дизруптивного отбора как основного фактора микроэволюции плотвы в исследуемом районе, они совпадают.



Об интенсивности этого отбора свидетельствует следующее. В свое время нами был проведен анализ изменчивости 34 выборок плотвы, которыми, согласно географическому критерию, были представлены семь ее подвидов. Уровень различий между астраханской серушкой и воблой оказался беспрецедентно велик, учитывая, что речь идет о совокупностях особей симпатрических в период размножения и территориально-смежных в другие сезоны (Мироновский, Касьянов, 1987).

Не вполне ясен вопрос о происхождении экологических различий подвидов — активных покатных миграций отнерестовавших производителей воблы. Ведь не смотря на то, что, согласно нашим рассуждениям, во время нереста производители разных подвидов перемешиваются, у взрослых особей морфологическая система «астраханская серушка — вобла» сохраняется. Следовательно, разделение особей на уходящих после нереста в море и на остающихся в дельте не случайно, в отличие от такового у молоди.

Мы видим здесь несколько возможностей. Во-первых, это может быть «хoming наоборот» — миграции особей для нагула туда, где они выросли. Во-вторых, гены, определяющие миграции дельта — море, могут принадлежать к числу так называемых «спящих» генов и пробуждаться под влиянием условий Сев. Каспия. Наконец, может иметь место все то же избирательное выживание, если данные гены сцеплены с генами, повышающими приспособленность молоди для жизни в море. Надо сказать, что ситуация, когда среди потомства одних родителей встречаются и жилые и проходные особи, наблюдаются и у других видов рыб, в частности карликовые самцы лососей.

Косвенным свидетельством в пользу нашей гипотезы служат данные по курунской вобле. Известно, что между частью ее популяции, оставшейся после возведения плотины в Мингечаурском водохранилище, и особями низовий, сохранившими возможность выхода в море, буквально на глазах возникли заметные морфологические различия (Абдурахманов, 1973). Точно так же уральская вобла, акклиматизированная в пресные водоемы, быстро приобрела фенотип жилой плотвы (Касьянов, 1987). Сообщается о значительном влиянии жизни в морских условиях на микроэволюционные процессы, происходящие в популяциях других видов карповых рыб Волго-Каспийского района (Мироновский, 1988).

Дальнейший анализ описанных механизмов поддержания наблюдаемого в Волго-Каспийском районе морфологического разнообразия плотвы требует специальных исследований, в том числе экспериментов по отбору молоди в морской и пресной воде. Отметим, что в искусственных условиях успешные опыты по интенсивному дизруптивному отбору в панмиксной популяции с разделением ее на морфологически различающиеся субпопуляции проводились (Майр, 1968; Грант, 1980). В нашем случае разнонаправленность отбора сомнений не вызывает. Так что не исключено, что в Волго-Каспийском районе природа проводит широкомасштабный эксперимент по дизруптивному отбору в естественных условиях. А рыбы с их огромной плодовитостью, когда для поддержания численности популяции из потомства одной самки достаточно выжить всего нескольким особям, а десятки и сотни тысяч погибают, могут позволить себе плату за отбор, немыслимую для других видов позвоночных.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По ряду признаков фенотипа, в число которых входят и диагностические для подвидов, отношения сходства между молодой и взрослыми особями «астраханской серушки» и воблы не соответствуют тем, которые должны иметь место, исходя из подвидового статуса названных подразделений вида *Rutilus rutilus* (L.). Этому можно дать два объяснения.

1. Возможно, в Волго-Каспийском районе обитает единая, репродуктивно неподразделенная популяция плотвы. Наблюдаемая морфологическая дифферен-



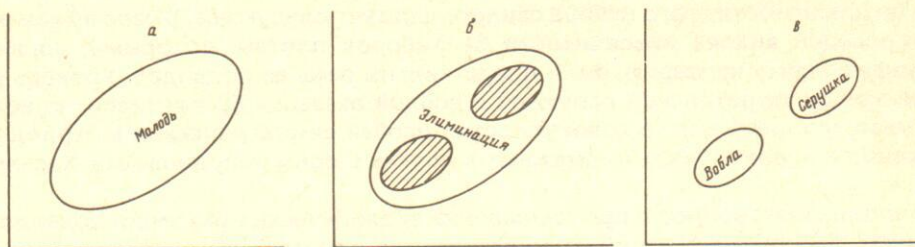


Рис. 8. Гипотетическая схема процесса формирования морфологического разнообразия плотвы в Волго-Каспийском районе. а — «поле изменчивости» молоди, б — элиминация в результате дизруптивного отбора, в — «поля изменчивости» воблы и астраханской серушки

циация «астраханская серушка — северокаспийская вобла» является следствием постоянного интенсивного дизруптивного отбора за счет разницы условий обитания в дельте Волги и в Сев. Каспии.

2. Если астраханская серушка и северокаспийская вобла все же популяционно обособлены, наблюдаемая противоречивая изменчивость молоди объясняется выщеплением генов и признаков одного подвида среди потомков другого. Дальнейшее, как и в предыдущей гипотезе, — результат дизруптивного отбора.

Обе причины могут действовать совместно, «межподвидовые» скрещивания сочетаться с выщеплением генов. Важно, что наблюдаемое в регионе разделение плотвы на подвиды существует до тех пор, пока существует дизруптивный отбор. Если по каким-либо (совершенно, правда, невообразимым) причинам отбор прекратится, то скорее всего исчезнут и различия между подвидами.

Предполагаемый механизм формирования морфологического разнообразия плотвы в Волго-Каспийском районе может быть проиллюстрирован графически (рис. 8). Плоскость, ограниченная координатными осями, представляет собой некое условное поле изменчивости совокупности признаков плотвы на уровне выборок. На рис. 8,а оконтурена область, в которой варьируют признаки молоди. Затем (рис. 8,б) происходит «вырезание» части этой области за счет элиминации под действием отбора. И на рис. 8,в остаются только участки, в которых могут варьировать оценки признаков в выборках взрослых серушки и воблы.

Конечно, наша гипотеза может показаться малоправдоподобной — прежде всего потому, что в корне ломает сложившиеся представления о структуре вида в регионе. Наличие «жилого» и «проходного» подвидов плотвы в Волго-Каспийском районе — азы частной ихтиологии. Тем не менее эта гипотеза позволяет дать последовательное и непротиворечивое объяснение выявленным особенностям изменчивости, не противоречит основным положениям популяционной биологии. Не исключено, что в будущем по мере накопления новых знаний о ситуации она может быть опровергнута, но пока этого не произошло — имеет полное право на существование.

Сколь часто встречаются у рыб ситуации, подобные рассмотренной в статье? Без специальных исследований судить об этом сложно. Отметим только, что авторы разделяют мнение ряда специалистов, в частности В.Н. Яковлева, М.В. Мины (устные сообщения), согласно которому механизм формирования генетического и фенетического облика популяций путем элиминации в процессе онтогенеза неприспособленных к локальным условиям вариантов, при наличии широкого спектра изменчивости на ранних стадиях развития, у видов рыб с высокой плодовитостью — явление вполне вероятное. Особенность описанной ситуации в том, что наличие интенсивного дизруптивного отбора в одной популяции позволяет сравнительно легко этот механизм обнаружить.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Ю.А. Экологические особенности воблы (*Rutilus rutilus caspicus* n. *Kurensis*) Мингечаурского водохранилища // *Вопр. ихтиологии*. 1973. Т. 13. Вып. 5. С. 785—797.
- Андреев В.А. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 141 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 326 с.
- Герасименко (Ванюшина) О.Г. Онтогенез осевого скелета леща *Abramis brama* (L.) и плотвы *Rutilus rutilus* (L.). Микроэволюция пресноводных организмов. Рыбинск, 1990. С. 4—9.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 497 с.
- Дюран Б., Оделл Н. Кластерный анализ. М.: Статистика, 1977. 126 с.
- Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // *Журн. общ. биологии*. 1979. Т. 40. № 4. С. 587—602.
- Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // *Журн. общ. биологии*. 1980. Т. 41. № 6. С. 828—836.
- Исюмов Ю.Г. Отбор по полигенным признакам и популяционная структура у леща // *Генетические методы селекции рыб*. Л.: Наука, 1987. С. 77—83.
- Исюмов Ю.Г. Популяционная структура леща волжских водохранилищ // В кн.: *Биологические ресурсы волжских водохранилищ*. М.: Наука, 1984. С. 83—99.
- Исюмов Ю.Г., Герасименко О.Г. Экспериментальное доказательство гибридного происхождения средневожской группы популяций леща *Abramis brama* // *Вопр. ихтиологии*. 1987. Т. 27. Вып. 4. С. 686—688.
- Исюмов Ю.Г., Кожара А.В., Касьянов А.Н. Популяционная структура леща *Abramis brama* и плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) камских водохранилищ // *Зоол. журн.* 1986. Т. 65. Вып. 11. С. 1644—1654.
- Исюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Мироновский А.Н., Ванюшина (Герасименко) О.Г. Формирование структуры фенетического разнообразия вида *Rutilus rutilus* (L.) в дельте Волги // *Микроэволюция пресноводных организмов*. Рыбинск, 1990. С. 248.
- Казанчеев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Легкая пром-сть, 1981. С. 167.
- Касьянов А.Н. К изучению изменчивости воблы *Rutilus rutilus caspicus*, акклиматизированной в Капчагайском водохранилище (Казахстан) // *Вопр. ихтиологии*. 1987. Т. 27. Вып. 6. С. 1016—1019.
- Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 391 с.
- Кожара А.В., Мироновский А.Н. Структура вида, изменчивость и некоторые аспекты микрофилогенеза леща *Abramis brama* // *Вопр. ихтиологии*. 1988. Т. 28. Вып. 3. С. 383—395.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Мина М.В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 205 с.
- Мироновский А.Н. Изменчивость и популяционная структура карповых рыб Волго-Каспийского района. Автореф. канд. дис. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. 22 с.
- Мироновский А.Н. О географической изменчивости карповых рыб: особенности микроэволюции популяций дельтово-эстуарных участков // *Зоол. журн.* 1988. Т. 67. Вып. 7. С. 1013—1024.
- Мироновский А.Н. Особенности изменчивости и популяционной структуры некоторых карповых рыб Волго-Каспийского и сопредельных районов. Сообщ. 1. Популяционная подразделенность // *Вопр. ихтиологии*. 1991. Т. 31. Вып. 3. С.
- Мироновский А.Н., Касьянов А.Н. Структура вида *Rutilus rutilus* (L.) в бассейне Каспийского моря // *Зоол. журн.* 1986. № 65. Вып. 7. С. 1124—1131.
- Мироновский А.Н., Касьянов А.Н. Многомерный анализ морфологической изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) из водоемов СССР // *Зоол. журн.* 1987. Т. 66. Вып. 3. С. 393—401.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1974. 444 с.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1987. 224 с.
- Правдин И.Ф. Описание некоторых форм русской плотвы // *Мат. к познанию русского рыболовства*, 1915, Т. 4. Вып. 9. 92 с.
- Танасийчук В.С. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб // *Тр. Касп. НИРО*, 1957. Т. 13. С. 3—77.



Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Биол. науки. 1981. № 2. С. 98—101.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,  
пос. Борок, Ярославской обл.  
ИЗМЭЖ АН СССР, Москва

Поступила в редакцию  
10.V.1990

ON POSSIBLE MEANING OF PERMANENT INTENSIVE DISRUPTIVE  
SELECTION AS A FACTOR DETERMINING PHENETIC STRUCTURE  
OF RUTILUS RUTILUS (L.) IN VOLGA-CASPIAN REGION

A.N. MIRONOVSKI, Y.G. IZUMOV, A.N. KASIANOV,  
O.G. GHERASIMENKO (VANYUSHINA)

Phenotypic diversity of *Rutilus rutilus* (L.) in the Volga-Caspian Region is analyzed. Adult specimens are differentiated into two well defined sets corresponding to the subspecies *R.r.rutilus* and *R.r.fluviatilis*. One-year specimens do not demonstrate such a segregation, being scattered evenly without any correspondance to subspecies allocation. It is suggested that the entire Volga-Caspian Region is occupied by one population with high panmixia level, and morphological differentiation of adults into the recognizable subspecies is caused by intensive disruptive selection due to different environment conditions in Volga Delta and in northern Caspian.