

УДК 597.08.591.4.5

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIDAE) ИЗ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ МОСКВЫ: К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ "ИНДУСТРИАЛЬНЫХ РАС"

© 1994 г. А. Н. Мироновский

Институт эволюционной морфологии и экологии животных РАН - ИЭМЭЖ, Москва

Поступила в редакцию 26.11.93 г.

Изучалась морфологическая изменчивость плотвы из различных по уровню загрязнения малых водоемов Москвы. Сравнение выборок между собой, а также с выборками плотвы из других, географически удаленных районов показало, что уровень загрязнения водоемов является более мощным фактором формирования межпопуляционных различий, чем географическая разобщенность водоемов.

К числу весьма интересных результатов, полученных в последние годы при изучении изменчивости рыб, следует отнести описание "индустриальной расы" плотвы из того участка р. Москва, расположенного ниже г. Москва, который загрязняют стоки города и промышленных предприятий московской агломерации. По ряду количественных и качественных признаков уровень различий между выборками "индустриальной расы" и контрольными выборками из (условно) чистого участка реки выше города превосходит уровень межвидовых различий в роде *Rutilus*; при этом расстояние между точками, где были взяты сравниваемые выборки, не превышает 70 км по течению реки (Яковлев, 1992).

Морфологические различия сопровождаются парадоксальными различиями в химическом составе тела рыб. Содержание ртути, меди, цинка и кальция в печени и мышцах рыб "индустриальной расы" на порядок ниже, чем в контрольных выборках из чистого участка, что свидетельствует о существовании каких-то эффективных механизмов, препятствующих проникновению и (или) накоплению этих элементов в теле особей "индустриальной расы" (Яковлев, 1992).

Целью исследования, результаты которого приводятся ниже, было изучение изменчивости плотвы в районе, где, по аналогии с р. Москва выше и ниже города, можно выделить "чистый" и "грязный" участки.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основной материал был собран в 1989 г. Схема станций приведена на рис. 1. Река Лихоборка протекает в северо-западном районе Москвы. По степени загрязнения ее можно разделить на три участка: условно чистый - от истока до точки впадения сточной трубы крупного автопредприятия (рис. 1); далее, до места впадения сточной

трубы домостроительного комбината, следует сильно загрязненный участок, где почти отсутствует водная растительность, но еще сохраняется ихтиофауна. После впадения сточных вод домостроительного комбината и, с небольшими интервалами, еще нескольких промышленных предприятий, река приобретает вид сточной канавы, который сохраняет до впадения в р. Яуза.

В верхнем течении Лихоборки последовательно расположены три пруда, которые на планах Москвы именуются Верхним, Малым и Большим Головинскими прудами. Местные жители предпочитают называть их Первым, Вторым и Третьим Головинскими прудами, что, на наш взгляд, удобнее, и в статье использованы именно эти названия. Во избежание недоразумений необходимо отметить, что взаиморасположение и конфигурация изучаемых водоемов, приводимые в туристических планах города, не вполне соответствуют действительности.

Выборки были взяты в Первом и Третьем Головинских прудах; на речном участке между Третьим прудом и местом впадения стоков автопредприятия (в таблицах и на рисунках обозначается как "Лихоборка 8" - согласно дате взятия проб в августе 1989 г.) и на загрязненном участке между автопредприятием и домостроительным комбинатом (обозначается как "Лихоборка 6", т.е. июнь 1989 г.). Ниже по течению ихтиофауна, видимо, отсутствует. Во всяком случае отловить там не удалось.

Царицынские пруды находятся в юго-восточном районе Москвы. Небольшой Верхний пруд расположен на высоком месте в парке Ленино. Видимых источников загрязнений не обнаружено. Нижний пруд имеет гораздо большие размеры. Промышленных источников загрязнений не отмечено. Однако, будучи расположенным в низине, Нижний Царицынский пруд собирает та-

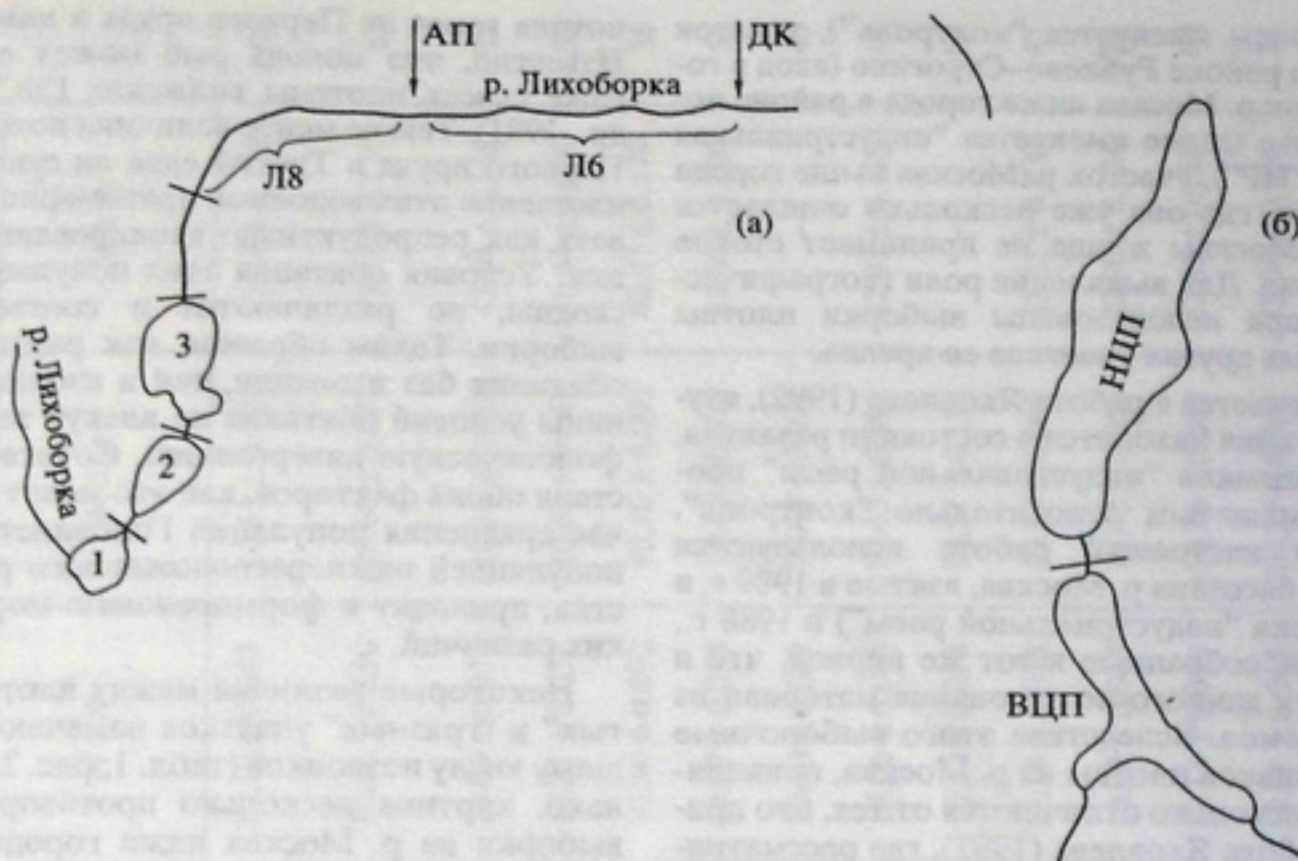


Рис. 1. Карта-схема исследованных водоемов.

а – бассейн р. Лихоборка: 1, 2, 3 – Первый, Второй и Третий Головинские пруды; АП и ДК – места впадения стоков автопредприятия и домостроительного комбината; Л8 и Л6 – речные участки, где брались выборки “Лихоборка 8” и “Лихоборка 6”; короткими поперечными линиями обозначены плотины (шлюзы). б – Царицынские пруды: ВЦП – Верхний Царицынский пруд; НЦП – Нижний Царицынский пруд; поперечная линия – плотина.

лые воды с прилегающих территорий, в том числе с нескольких свалок. Некоторые ручьи с неприятно пахнущей водой, происхождение которых проследить не удалось, сохраняются и в летнее время. Выборки были взяты в Верхнем и Нижнем прудах.

Говорить о расстояниях между точками взятия выборок едва ли имеет смысл, так как, во-первых, речь идет о непосредственно сообщающихся, хотя и изолированных шлюзами небольших водоемах, а во-вторых, в пределах отдельных станций особи, составившие выборки, отлавливались в разных точках. Можно лишь указать, что расстояния между центрами каждого из смежных участков (прудов, отрезков реки Лихоборка) не превышают 2 км. Орудиями лова служили удочки.

Оценивались те же признаки, что и в работе Яковлева (1992): число чешуй в боковой линии (*ll*), число ветвистых лучей в спинном (*D*) и в анальном (*A*) плавниках, общее число позвонков ( $V_{общ}$ ), число туловищных позвонков ( $V_{a+i}$ ) у особей с  $V_{общ} = 41$ , а также число глоточных зубов (*d.f.f.*).

При анализе изменчивости использованы одно- и двумерные распределения. Для интегрированной оценки морфологических отношений выборок одновременно по всему набору рассмат-

риваемых признаков применяли многомерный показатель:

$$\Delta_{j-k} = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_{ik})^2},$$

где  $\Delta_{j-k}$  – расстояние между *j*-ой и *k*-ой выборками в пространстве признаков, нормированное по числу признаков *n*;  $\bar{x}_{ij}$  и  $\bar{x}_{ik}$  – соответственно средние значения *i*-го признака в *j*-ой и *k*-ой выборках.

Показатель сходства  $\Delta$  вычислялся по пяти из шести указанных выше признаков. Признак *ll* не использовался, так как данные по нему для нескольких выборок отсутствуют. Кластерный анализ матриц сходства производился методом single linkage с последующим построением дендрограмм.

Наряду с кластерным анализом проводилась дифференциация выборок методом главных компонент (ГК). Для вычислений была использована программа, позволяющая с достаточной точностью оперировать выборками, для которых отсутствуют данные по некоторым признакам. Поэтому при расчете ГК использованы все шесть признаков, включая *ll*.

В качестве реперов использованы выборки из следующих водоемов: Можайское водохранилище

(в дальнейшем именуется "контроль"), участок р. Москва в районе Рублево—Строгино (вход в город), участок р. Москва ниже города в районе поселка Озерье (далее именуется "индустриальная раса", или "ИР"), участок р. Москва выше города Воскресенск, где она уже несколько очищается от стоков Москвы и еще не принимает стоков Воскресенска. Для выявления роли географического фактора использованы выборки плотвы из некоторых других участков ее ареала.

Как отмечается в работе Яковлева (1992), изучаемая ситуация находится в состоянии развития. Оценки признаков "индустриальной расы" продолжают смещаться относительно "контроля". Поэтому в настоящей работе используются выборки из бассейна р. Москва, взятые в 1989 г. и (одна выборка "индустриальной расы") в 1988 г., т.е. выборки, собранные в тот же период, что и основной для данного исследования материал из малых водоемов. Вследствие этого выборочные оценки признаков плотвы из р. Москва, приводимые нами, несколько отличаются от тех, что приводятся в работе Яковлева (1992), где рассматривается многолетний материал.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно Яковлеву (1992), что подтверждается и нашими данными, в наибольшей степени плотва московской "индустриальной расы" отличается от контрольных выборок, взятых выше города, по двум признакам. Она имеет несколько меньшее среднее число глоточных зубов и туловищных позвонков (табл. 1). Аналогичная тенденция изменчивости имеет место и в сопоставлении "Головинские пруды — нижележащий речной участок р. Лихоборка", а также в сопоставлении "Верхний Царицынский пруд — Нижний Царицынский пруд" (табл. 1; рис. 2а, 2б).

Изменчивость выборок из бассейна р. Лихоборка хорошо иллюстрирует соотношение изоляции и условий обитания как факторов, формирующих морфологические различия между внутривидовыми группировками. Отрезок реки между Третьим Головинским прудом и точкой впадения стоков автопредприятия сильно отличается от последующего участка по условиям обитания (степени загрязнения). Физических изоляционных барьеров между ними, однако, нет. О пространственной изоляции также говорить не приходится, свободному перемещению особей ничто не препятствует, и население этих участков, скорее всего, представляет собой одну популяцию. Как следствие, соответствующие выборки имеют практически одинаковые значения рассматриваемых признаков (табл. 1). Первый и Третий Головинские пруды, напротив, в значительной степени изолированы: между ними расположен Второй Головинский пруд и две плотины (шлюзы). Разумеется, нельзя исключить наличие некоторого

потока генов из Первого пруда в нижележащие. Известно, что молодь рыб может скатываться даже сквозь плотины волжских ГЭС (Павлов и др., 1981). Тем не менее величина потока генов из Первого пруда в Третий едва ли существенна, и население этих водоемов правомерно рассматривать как репродуктивно изолированные популяции. Условия обитания этих популяций, однако, сходны, не различаются и соответствующие выборки. Таким образом, как разница условий обитания без изоляции, так и изоляция без разницы условий обитания не влекут за собой морфологическую дивергенцию. Сочетание же действия обоих факторов, как это имеет место в случае сравнения популяций Головинских прудов с популяцией нижнерасположенного речного участка, приводит к формированию морфологических различий.

Некоторые различия между плотвой из "чистых" и "грязных" участков намечаются и по общему числу позвонков (табл. 1; рис. 2в). Здесь, однако, картина несколько противоречива. Если выборки из р. Москва ниже города имеют несколько меньшее число позвонков по сравнению с выборками из Можайского водохранилища, то в выборках из речного участка р. Лихоборка число позвонков, напротив, несколько выше, чем в Головинских прудах. Отметим, что Яковлев (1992) различий по числу позвонков вообще не зафиксировал. С другой стороны, нам не удалось выявить различия по числу лучей в спинном и анальном плавниках, а также по числу чешуй в боковой линии, на которые в работе Яковлева указывается. Хотя о некоторой тенденции к увеличению числа лучей и уменьшению числа чешуй говорить, пожалуй, все же можно (табл. 1). Перечисленные несоответствия наших данных данным Яковлева (1992) объясняются, быть может, тем обстоятельством, что, как уже отмечалось, изучаемая ситуация находится в состоянии развития и "...процесс трансформации продолжается..." (Яковлев, 1992, с. 84).

Более иллюстративно, на наш взгляд, двумерное распределение выборок на рис. 3, где по осям координат отложены частоты вариантов признаков, которые, согласно работе Яковлева, наиболее контрастно выделяют "индустриальную расу". Выборки из загрязненных и условно чистых участков образуют два непересекающихся множества, причем наиболее разнесены в пространстве признаки выборки "контроля" и "индустриальной расы". Совершенно аналогичную картину дает многомерный анализ морфологических отношений выборок по всем шести рассматриваемым признакам (рис. 4). Собственные значения и собственные векторы приведены в табл. 2.

Следует отметить, что если для объяснения различий плотвы, обитающей выше и ниже Москвы, в принципе, можно привлечь гипотезы, основанные на данных палеогеографии и (или)

Таблица 1. Некоторые счетные признаки плотвы исследуемого района

Выборка	d. f. f.		V <sub>a+i</sub> при V <sub>общ</sub> = 41		V <sub>общ</sub>	D	A	II	n
	M ± m	частота ва-риант "5"	M ± m	частота ва-риант "18"					
Можайское вдхр., весна	10.82 ± 0.041	0.192	19.14 ± 0.056	0.020	41.26 ± 0.069	10.10 ± 0.045	10.52 ± 0.071	42.71 ± 0.133	90
Можайское вдхр., осень	10.86 ± 0.046	0.140	19.12 ± 0.062	0.024	41.15 ± 0.069	10.18 ± 0.050	10.60 ± 0.071	43.32 ± 0.138	61
Рублево-Строгино	10.82 ± 0.046	0.183	18.86 ± 0.077	0.204	41.14 ± 0.070	10.09 ± 0.058	10.36 ± 0.063	43.04 ± 0.145	74
Индустр. раса, 1988 г.	10.43 ± 0.044	0.571	18.19 ± 0.060	0.667	40.89 ± 0.054	10.21 ± 0.036	10.63 ± 0.043	41.44 ± 0.099	156
Индустр. раса, 1989 г.	10.49 ± 0.079	0.514	18.27 ± 0.095	0.667	40.91 ± 0.102	10.30 ± 0.092	10.70 ± 0.099	42.47 ± 0.179	36
г. Воскресенск	10.77 ± 0.055	0.230	18.63 ± 0.114	0.305	40.75 ± 0.073	10.07 ± 0.055	10.40 ± 0.075	41.90 ± 0.200	51
1-й Головинский пруд	10.70 ± 0.067	0.301	18.76 ± 0.078	0.233	40.82 ± 0.086	10.10 ± 0.052	10.49 ± 0.078	-	49
3-й Головинский пруд	10.83 ± 0.056	0.174	18.84 ± 0.082	0.193	40.84 ± 0.082	10.06 ± 0.065	10.43 ± 0.091	42.97 ± 0.139	46
Лихоборка-6	10.49 ± 0.075	0.511	18.65 ± 0.090	0.345	40.97 ± 0.098	10.12 ± 0.058	10.57 ± 0.114	-	65
Лихоборка-8	10.59 ± 0.063	0.410	18.66 ± 0.076	0.333	41.01 ± 0.083	10.14 ± 0.048	10.54 ± 0.066	42.11 ± 0.200	47
Верхний Царицын. пруд	10.70 ± 0.063	0.303	18.85 ± 0.088	0.185	41.13 ± 0.075	10.09 ± 0.048	10.48 ± 0.069	42.90 ± 0.124	54
Нижний Царицын. пруд	10.58 ± 0.070	0.421	18.48 ± 0.108	0.394	40.97 ± 0.090	10.14 ± 0.049	10.36 ± 0.089	42.82 ± 0.158	60
Рыбинское вдхр.	10.87 ± 0.025	0.130	19.07 ± 0.050	0.087	41.23 ± 0.056	9.98 ± 0.048	10.29 ± 0.062	43.08 ± 0.106	121
Сев. Каспий (вобла)	10.79 ± 0.039	0.213	18.48 ± 0.054	0.414	40.59 ± 0.059	9.33 ± 0.046	9.68 ± 0.056	43.27 ± 0.107	108
р. Вишера	10.69 ± 0.058	0.313	19.01 ± 0.065	0.083	41.20 ± 0.079	9.85 ± 0.057	10.37 ± 0.075	42.50 ± 0.128	66

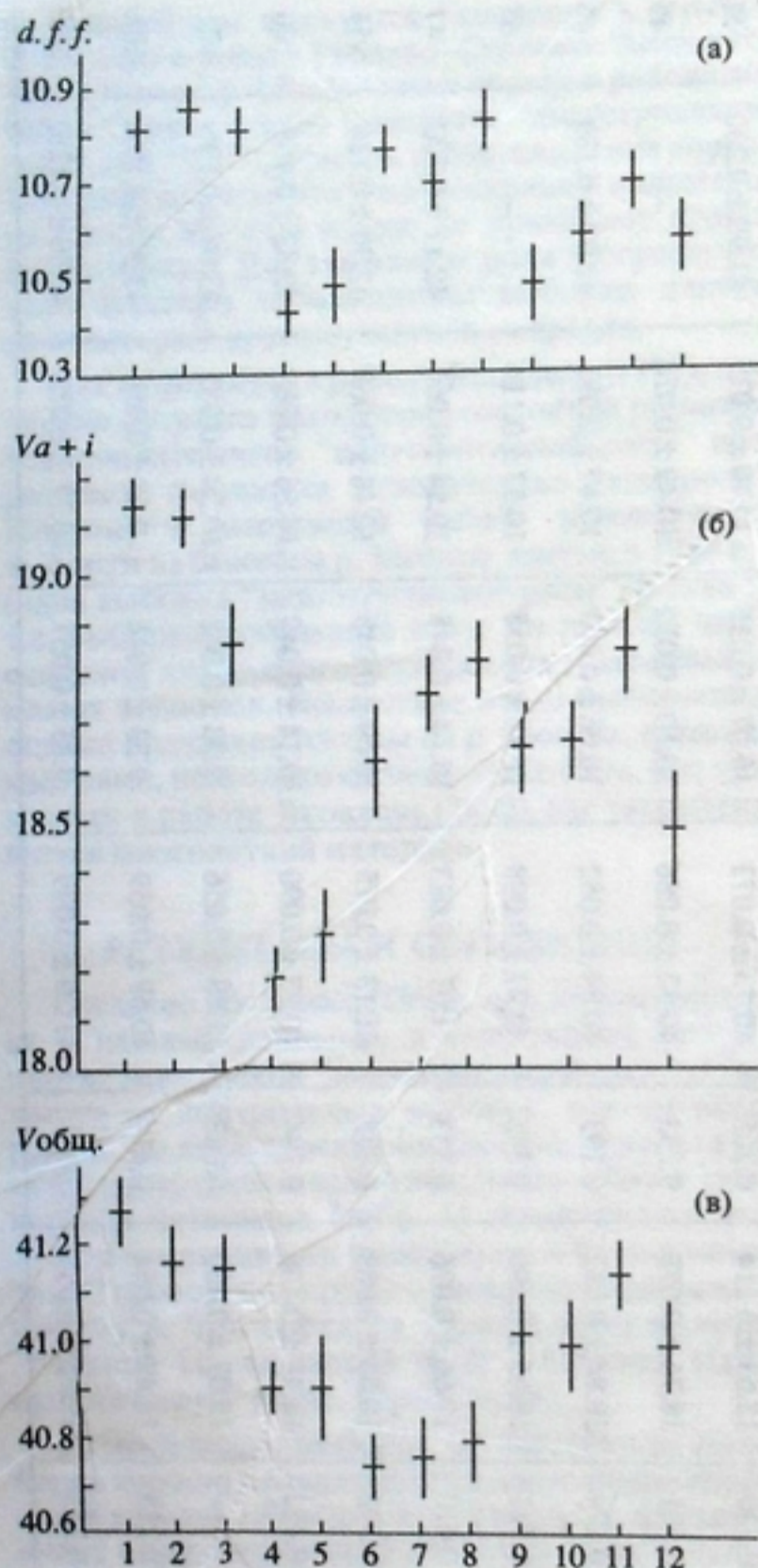


Рис. 2. Распределение выборок по признакам: а – число глоточных зубов; б – число туловищных позвонков; в – общее число позвонков.

Горизонтальная черта – средняя арифметическая, вертикальная черта – ошибка средней.

1 – Можайское вдхр., весна; 2 – то же, осень; 3 – Рублево–Строгино; 4 – “индустриальная раса”, 1988 г.; 5 – то же, 1989 г.; 6 – г. Воскресенск; 7 – Первый Головинский пруд; 8 – Третий Головинский пруд; 9 – Лихоборка 6; 10 – Лихоборка 8; 11 – Верхний Царицынский пруд; 12 – Нижний Царицынский пруд.

попытаться применить принцип основателя, то в описанных ситуациях такие объяснения исключены. Ведь речь идет о смежных сообщающихся водоемах, расположенных в непосредственной близости друг от друга.

На рис. 5 приведены три дендрограммы сходства исследуемого множества выборок плотности, построенные вдоль одной координатной оси, что позволяет произвести их сравнительный анализ. Первая дендрограмма характеризует морфологические отношения выборок из разных участков р. Москва (рис. 5а). Для создания примерного масштаба различий группировок разного уровня внутривидовой иерархии сюда же внесены выборки из Рыбинского водохранилища, р. Вишера и выборки северокаспийской воблы. Тот факт, что пары выборок, бравшиеся из одного и того же участка – Можайского водохранилища, р. Москва ниже города и р. Лихоборка ниже прудов – различаются примерно на одном уровне, позволяет рассматривать данный уровень различий как характерный для повторных выборок из одной популяции. На этом же уровне различаются между собой выборки из Первого и Третьего Головинских прудов, что можно рассматривать как свидетельство в пользу того, что между популяциями плотности даже в значительной степени изолированных водоемов, которые, однако, располагаются в непосредственной близости друг от друга и, по всей видимости, по условиям обитания не различаются, заметной морфологической дивергенции не развивается, и они различаются не больше, чем повторные выборки из одной и той же популяции.

Уровень, на котором объединяются выборки из Можайского, Рыбинского водохранилищ и р. Вишера, видимо, допустимо рассматривать как характерный для репродуктивно изолированных и географически удаленных популяций.

Если эти два допущения об уровнях различий справедливы, то можно констатировать, что уже выборка из района Рублево–Строгино отличается от контрольных выборок из Можайского водохранилища на уровне географически удаленных популяций. Причем, как можно убедиться из матрицы сходства (табл. 3), “ближайшим соседом” выборки плотности из района Рублево–Строгино в пространстве признаков является выборка не из Можайского водохранилища, как можно было ожидать, а выборка из р. Вишера. Далее к описываемому кластеру присоединяется выборка из р. Москва выше г. Воскресенск, затем – выборки из р. Москва ниже г. Москва (т.е. выборки “индустриальной расы”) и, наконец, выборка воблы.

Следующая дендрограмма (рис. 5б) отражает морфологическую дивергенцию популяций плотности Царицынских прудов, которая, как видим, превышает дивергенцию между выборками из Можайского водохранилища и у Воскресенска. Третья дендрограмма (рис. 5в) характеризует фенетические отношения выборок из бассейна Лихоборки. Здесь уровень дивергенции между “чистым” и “грязными” участками соответствует

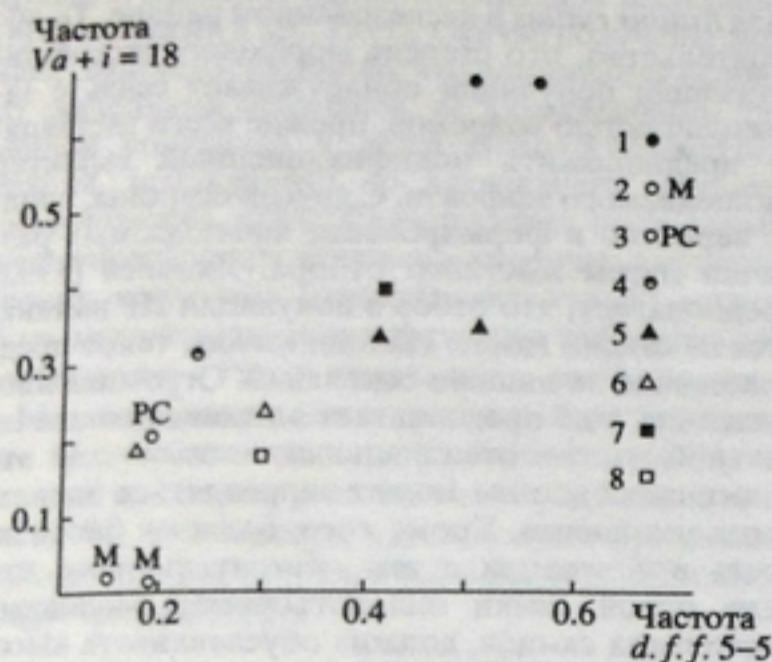


Рис. 3. Двумерное распределение выборок плотвы из "чистых" и "грязных" участков. По вертикальной оси – частота встречаемости 18 позвонков в туловищном отделе позвоночника, по горизонтальной – частота встречаемости формулы строения глоточных зубов "5-5". 1 – "индустриальная раса"; 2 – Можайское водохранилище; 3 – Рублево-Строгино; 4 – Воскресенск; 5 – речные участки р. Лихоборка ниже прудов; 6 – Головинские пруды; 7 – Нижний Царицынский пруд; 8 – Верхний Царицынский пруд. Незалитые значки – выборки из условно "чистых" участков, залитые – выборки из "грязных" участков.

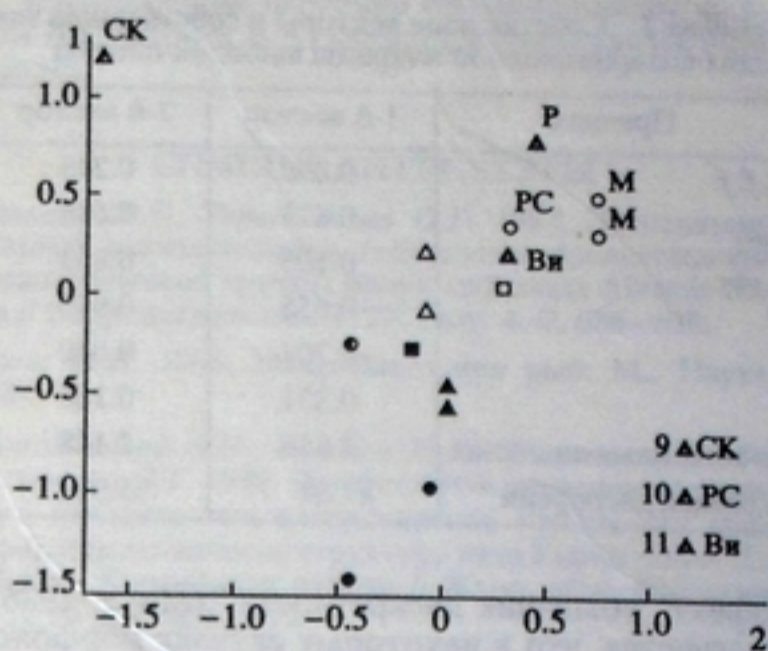


Рис. 4. Распределение выборок на плоскости 1-й и 2-й главных компонент. 9 – северокаспийская вобла; 10 – Рыбинское водохранилище; 11 – р. Вишера. Остальные обозначения как на рис. 3.

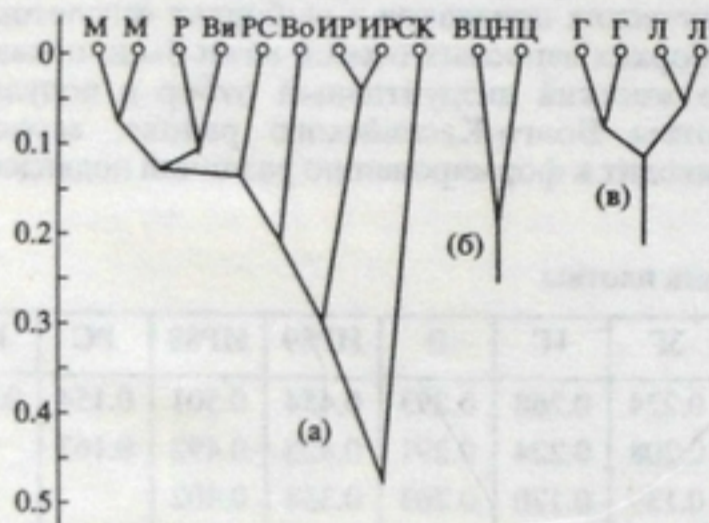


Рис. 5. Дендрограммы сходства выборок плотвы. а – из разных участков р. Москва; б – из Верхнего и Нижнего Царицынских прудов; в – из разных участков бассейна р. Лихоборка. По координатной оси отложены значения показателя  $\Delta$ .

Буквами обозначены выборки: М – Можайского водохранилища, Р – Рыбинского водохранилища, Ви – р. Вишера, РС – район Рублево-Строгино, Во – район г. Воскресенск, ИР – "индустриальная раса", СК – северокаспийская вобла, ВЦ – Верхний Царицынский пруд, НЦ – Нижний Царицынский пруд, Г – Головинские пруды, Л – речной участок р. Лихоборка ниже прудов.

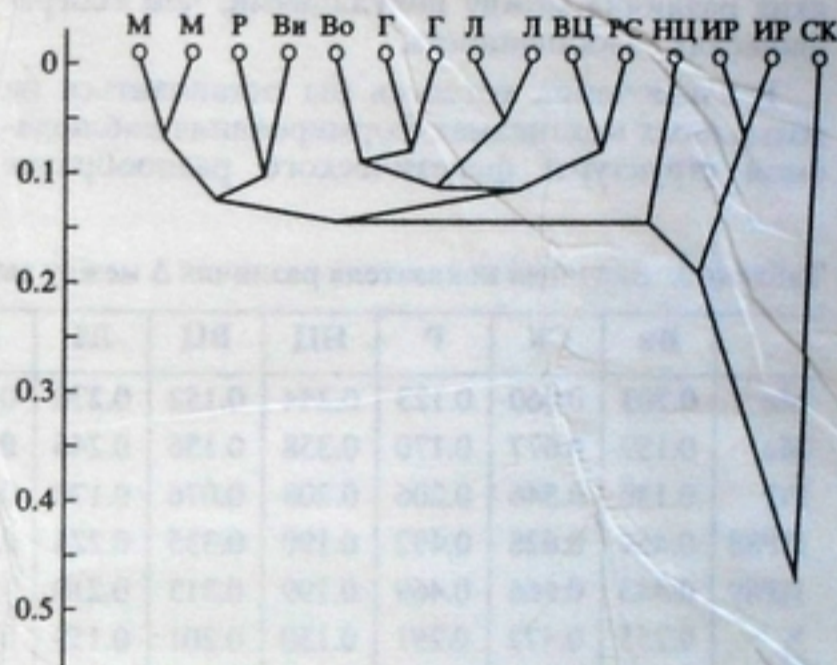


Рис. 6. Общая дендрограмма сходства выборок плотвы. Обозначения как на рис. 5.

географически удаленным популяциям, а то обстоятельство, что "чистый" и "грязный" участки представлены двумя выборками каждый, исключает случайный характер наблюдаемых различий.

Дендрограмма на рис. 6 отражает фенетические отношения всего множества рассматриваемых выборок плотвы без подразделения на отдельные районы исследований. Первое, что при этом бросается в глаза, – это ярко выраженный

Таблица 2. Собственные векторы и собственные значения ковариационной матрицы выборок плотвы

Признак	1-й вектор	2-й вектор
<i>d. f. f.</i>	0.879	0.245
$V_{a+i}$	0.673	0.685
$V_{общ}$	0.105	0.853
<i>D</i>	-0.655	0.646
<i>A</i>	-0.707	0.670
<i>II</i>	0.831	0.158
Собственные значения	2.856	2.148
% общей дисперсии	47.61	35.80

эффект "убывания дискретности" (Мина, 1986). Выясняется, что в некоторых случаях морфологические дистанции между выборками из разных районов оказываются "короче", чем дистанции между выборками из одного района, или, другими словами, выборки из разных районов иногда оказываются более "близкими соседями" в пространстве признаков, чем выборки из одного района.

Исходя из взаиморасположения выборок на дендрограмме и принимая во внимание данные матрицы сходства (табл. 3), можно прийти к выводу, что загрязнение водоемов является более сильным фактором формирования морфологических различий между популяциями, чем географическая разобщенность.

В заключение хотелось бы остановиться на возможных механизмах формирования наблюдаемой структуры фенетического разнообразия

вида *Rutilus rutilus* в исследованном районе. То обстоятельство, что степень морфологической дивергенции популяций обнаруживает связь с загрязненностью водоемов, прежде всего заставляет предположить модификационный характер наблюдаемого эффекта. С другой стороны, вполне вероятно и формирование наблюдаемых различий путем жесткого отбора. Яковлев (1992) предполагает, что отбор в популяции ИР начинается на стадии гамет. На наш взгляд, такое предположение не лишено оснований. Огромная плодовитость рыб предполагает элиминацию значительной части потенциальных потомков. И эта элиминация вполне может направляться локальными условиями. Кроме того, большая плодовитость в сочетании с тем обстоятельством, что икра одной самки оплодотворяется молоками нескольких самцов, должна обуславливать высокий уровень рекомбинационной изменчивости. В настоящее время получены данные о том, что уровень разнообразия молодежи в популяциях плотвы и леща превышает уровень разнообразия взрослых особей. Это происходит, в частности, вследствие того, что среди сеголеток имеются экзепляры со значениями морфологических признаков, которые в принципе не встречаются у взрослых особей данной популяции (Изюмов, Герасименко, 1987; Мироновский и др., 1991).

Ранее в результате сравнения оценок морфологических признаков в выборках сеголеток и в выборках взрослых особей нами было показано, что жесткий дивергентный отбор в популяции плотвы Волго-Каспийского района, вероятно, приводит к формированию различий подвидового

Таблица 3. Значения показателя различия  $\Delta$  между выборками плотвы

	Ви	СК	Р	НЦ	ВЦ	Л8	Л6	ЗГ	1Г	В	ИР89	ИР88	РС	Мо
Мв	0.203	0.660	0.123	0.344	0.152	0.270	0.297	0.224	0.268	0.293	0.454	0.501	0.154	0.073
Мо	0.159	0.677	0.170	0.358	0.156	0.246	0.268	0.208	0.224	0.291	0.425	0.492	0.163	
РС	0.130	0.546	0.206	0.208	0.076	0.170	0.212	0.139	0.170	0.203	0.358	0.402		
ИР88	0.454	0.628	0.492	0.190	0.335	0.224	0.217	0.358	0.291	0.291	0.067			
ИР89	0.443	0.666	0.469	0.199	0.313	0.210	0.199	0.335	0.268	0.291				
В	0.255	0.472	0.291	0.150	0.201	0.159	0.179	0.107	0.085					
1Г	0.239	0.534	0.268	0.163	0.145	0.112	0.130	0.076						
ЗГ	0.215	0.507	0.215	0.190	0.145	0.165	0.185							
Л6	0.257	0.579	0.315	0.147	0.179	0.051								
Л8	0.232	0.572	0.273	0.221	0.116									
ВЦ	0.141	0.575	0.165	0.197										
НЦ	0.293	0.521	0.335											
Р	0.103	0.563												
СК	0.532													

Примечание. Мв и Мо – Можайское водохранилище весна и осень соответственно; РС – Рублево-Строгино; ИР88 и ИР89 – "индустриальная раса" в 1988 и 1989 гг.; В – Воскресенск; 1Г и 3Г – Первый и Третий Головинские пруды; Л6 и Л8 – р. Лихосеверокаспийская воля; Ви – р. Вишера.

уровня в пределах одной панмиксной популяции (Мироновский и др., 1991). Сейчас получены данные, свидетельствующие, что элиминация особей со значениями признаков, не характерными для данной популяции у леща Волго-Каспийского района, наблюдается до двухлетнего возраста (Мироновский, 1994). На наш взгляд, постоянный жесткий отбор при наличии достаточно высокого уровня исходного разнообразия вполне может быть механизмом, формирующим наблюдаемые особенности "индустриальных рас" плотвы р. Москва, а также описанных в данной публикации малых водоемов города. Данные, подтверждающие или опровергающие это предположение, могло бы, в частности, дать изучение признаков молоди плотвы, отловленной в районах обитания "индустриальных рас".

Автор приносит глубокую благодарность сотрудникам Института биологии внутренних вод РАН В.Н. Яковлеву, А.В. Кожаре и Ю.В. Слынько за помощь в сборе материала по р. Москва; А.Н. Касьянову за предоставление персональных сборов из Рыбинского водохранилища и р. Вишера, сотруднику Института биологии развития РАН М.В. Мине за помощь при статистической обработке данных и конструктивную критику в процессе написания статьи.

Исследования частично финансированы фондом Дж. Сороса и Академией естественных наук России.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Изюмов Ю.Г., Герасименко О.Г. 1987. Экспериментальное доказательство гибридного происхождения средневожской группы популяций леща *Abramis brama* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 27. Вып. 4. С. 686 - 688.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука. 208 с.
- Мироновский А.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Герасименко О.Г. 1991. О возможном значении постоянного интенсивного дизруптивного отбора как фактора, определяющего структуру вида *Rutilus rutilus* (L.) в Волго-Каспийском районе // *Журн. общ. биологии*. Т. 32. № 5. С. 656 - 672.
- Мироновский А.Н. 1994. Отбор на ранних стадиях развития как фактор, формирующий структуру популяции рыб дельтово-эстуарных участков на примере леща и плотвы Волго-Каспийского района // *Вопр. ихтиологии*. Т. 34. № 3.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др. 1981. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука. 320 с.
- Яковлев В.Н. 1992. "Индустриальная раса" плотвы *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae) // *Зоол. журн.* Т. 71. Вып. 6. С. 81 - 85.