

УДК 597.05

В.Б. Журавлев

Изучение популяционной структуры вида и микроэволюции рыб методами многомерного статистического анализа

Изучение микросистематики и процессов, протекающих в популяциях, должно начинаться с определения объекта исследования, т.е. определения границ исследуемой популяции с достаточной точностью. Исключая случаи с населением небольших изолированных водоемов, необходимо отметить, что эта задача весьма сложна, и в первую очередь по причине неопределенности самих понятий: каковы критерии выделения популяции, как на практике найти ее границы, какова степень интрогрессии двух популяций при симпатрическом обитании [1]. Основным критерием для определения популяции может быть генетический – репродуктивная изоляция – и единый генофонд, потенциальная возможность свободного скрещивания особей внутри популяции [2]. Однако в морфологических и экологических исследованиях суждение о генетическом единстве особей в популяции определяется только по косвенным показателям.

Имеется еще одно принципиальное затруднение. По мнению В.Б. Барсукова [3], различия в таксономии внутривидовых группировок объясняются двумя группами причин: отсутствием либо недостоверностью сведений о степени репродуктивной изоляции таких группировок и неразработанностью самой системы внутривидовых таксономических категорий. Опыт выделения внутривидовых группировок у рыб показал, что различные признаки имеют разный «вес» – большую или меньшую ценность при диагностическом различении выборок [4].

В качестве примера показателен случай с проведенными нами морфометрическими исследованиями стерляди р. Оби. Сравнение выборок стерляди из разных речных бассейнов (Волжско-Камского, Обь-Иртышского и Ангаро-Енисейского) по меристическим признакам выявило, что только по количеству тычинок на первой жаберной дуге эти различия близки к уровню подвида ($CD=1,07$); по пластическим признакам различия при $CD>1,28$ обнаружены по 5 признакам из 12. Однако на дендрограмме сходства выборок стерляди по меристическим признакам все сибирские популяции объединяются в самостоятельный кластер и существенно отличаются от популяции из бассейна р. Камы,

что может свидетельствовать в пользу выделения первых в качестве самостоятельного подвида – сибирская стерлядь. Дендрограмма сходства выборок по пластическим признакам, несмотря на большое количество различий по формальному критерию CD , менее информативна [5].

Таким образом, использование в межвыборочных сравнениях коэффициента CD не столько способствует выделению подвигов рыб, сколько помогает анализировать фенетические отношения совокупностей, подвидами не являющихся, т.е. обеспечивает некий стандарт, позволяющий сопоставлять различия.

В качестве тестовых объектов для исследований по признакам внешней морфологии взяты выборки из популяций сигов Телецкого озера, леща верховьев Оби и Новосибирского водохранилища, серебряного (гиногенетические и бисексуальные формы) и золотого карася внепойменных озер. Для нивелирования влияния размерно-возрастной изменчивости и аллометрических эффектов в процессе роста рыб исследования проводили на сходных по размеру экземплярах, что является необходимым условием анализа [6].

Сиг. Малотычинковая форма. Длина тела (по Смиту) – 131–186 мм, среднее – 167,6 мм. Объем выборки – 26 экз. Многотычинковая форма: соответственно 142–186 мм, 164,7 мм и 31 экз. Исследовано 8 меристических и 24 пластических признаков, половой диморфизм не учитывался, что методически оправданно.

Лещ. Верховья Оби (устье р. Чарыш). Длина тела 292–396 мм, среднее – 325,4 мм. Объем выборки 30 экз. Новосибирское водохранилище: соответственно 289–376 мм, 330,1 мм и 27 экз. Исследовано 4 меристических и 20 пластических признаков. Ввиду явно выраженного полового диморфизма у леща в выборках присутствовали только половозрелые самцы.

Карась. Исследования проводились по выборкам гиногенетической формы серебряного карася (оз. Зеркальное), бисексуальной формы этого вида (оз. Островное) и золотого карася (оз. Зеркальное). Пределы колебаний по длине тела и средние значения признака соответственно: 186–216, 177–208, 182–198 мм и 200,1; 194,5; 192,7 мм. Объем выборки во всех груп-

пах составлял по 30 экз. Учитывалось 7 меристических и 20 пластических признаков на смешанном (не дифференцированном по полу) материале.

Первым этапом работ являлось ранжирование признаков по разделительной ценности, которое проводилось методом главных компонент (ГК). Сущность метода сводится к выбору новых признаков, которые являются линейными комбинациями прежних и «вбирают» в себя большую часть общей дисперсии наблюдаемых данных. О структуре ГК, т.е. о вкладе признаков, формирующих отдельные компоненты, судят по «собственным векторам» (весовым коэффициентам) и «собственным значениям» преобразованной корреляционной матрицы исходных данных. По результатам наших исследований оказалось, что 6 признаков у сигов (3 меристических и 3 пластических), 7 признаков у карасей (4 меристических и 3 пластических) и 5 пластических признаков у лещей формируют соответственно 71, 79 и 80% общей дисперсии всех признаков в проекции первых двух главных компонент (табл. 1).

Из выделенных признаков наиболее значимыми у сигов и карасей является число жаберных тычинок. У сиговых рыб этот признак находится под генетическим контролем и является своеобразным «генетическим маркером» [7].

У карасей число жаберных тычинок является основным диагностическим и таксономическим признаком при разделении близких видов [8].

Сравнение результатов многомерного статистического анализа с попарным сравнением выборок по каждому признаку в отдельности (в качестве показателей использовался коэффициент различий CD и критерий Стьюдента) в целом подтвердило их совместимость. Кроме различий у телецких сигов в числе жаберных тычинок (наличие хиатуса по признаку – 22–28 и 31–39; CD=2,81), многотычинковая форма характеризуется более низким хвостовым стеблем и относительно длинной нижней челюстью (CD=1,31), что согласуется с данными А.Н. Гундризера [9]. Между золотым и серебряным карасем из оз. Зеркальное коэффициент различий CD>1,28 отмечен практически для всех признаков оптимизированного набора (кроме высоты тела). Напротив, для форм серебряного карася выделение каких-либо внутривидовых группировок оказалось невозможным ни по одному морфологическому признаку. Аналогичная ситуация отмечена для леща речного бассейна и водохранилища.

Выделение биологически неоднородных группировок («популяционных границ») проводили путем вращения факторных нагрузок по

Таблица 1

Собственные векторы и собственные значения вариационно-ковариационной матрицы выборок исследованных рыб

Признак	Виды рыб					
	сиг		лещ		карась	
	вектор 1	вектор 2	вектор 1	вектор 2	вектор 1	вектор 2
Число лучей в спинном плавнике	–	–	–	–	0.868	0.126
Число лучей в грудном плавнике	–0.025	0.815	–	–	–	–
Число чешуй в боковой линии	0.053	0.792	–	–	–0.769	0.056
Число жаберных тычинок на 1 дуге	0.897	0.032	–	–	0.947	0.095
Число позвонков	–	–	–	–	–0.931	–0.062
Наибольшая высота тела	–	–	–	–	0.008	–0.981
Отношение наименьшей высоты тела к длине нижней челюсти	–0.895	–0.165	–	–	–	–
Вентроанальное расстояние	–	–	–	–	0.817	–0.168
Длина грудного плавника	–	–	–0.367	0.839	–	–
Длина брюшного плавника	–	–	0.250	0.893	–	–
Высота анального плавника	–	–	0.862	0.294	–	–
Длина головы	0.871	0.066	0.778	–0.066	–	–
Высота головы	–	–	–0.905	0.242	0.793	–0.355
Диаметр глаза	0.743	–0.206	–	–	–	–
Собственные значения	2.919	1.365	2.364	1.652	4.406	1.141
% общей дисперсии	48.7	22.8	47.3	33.0	63.0	16.3

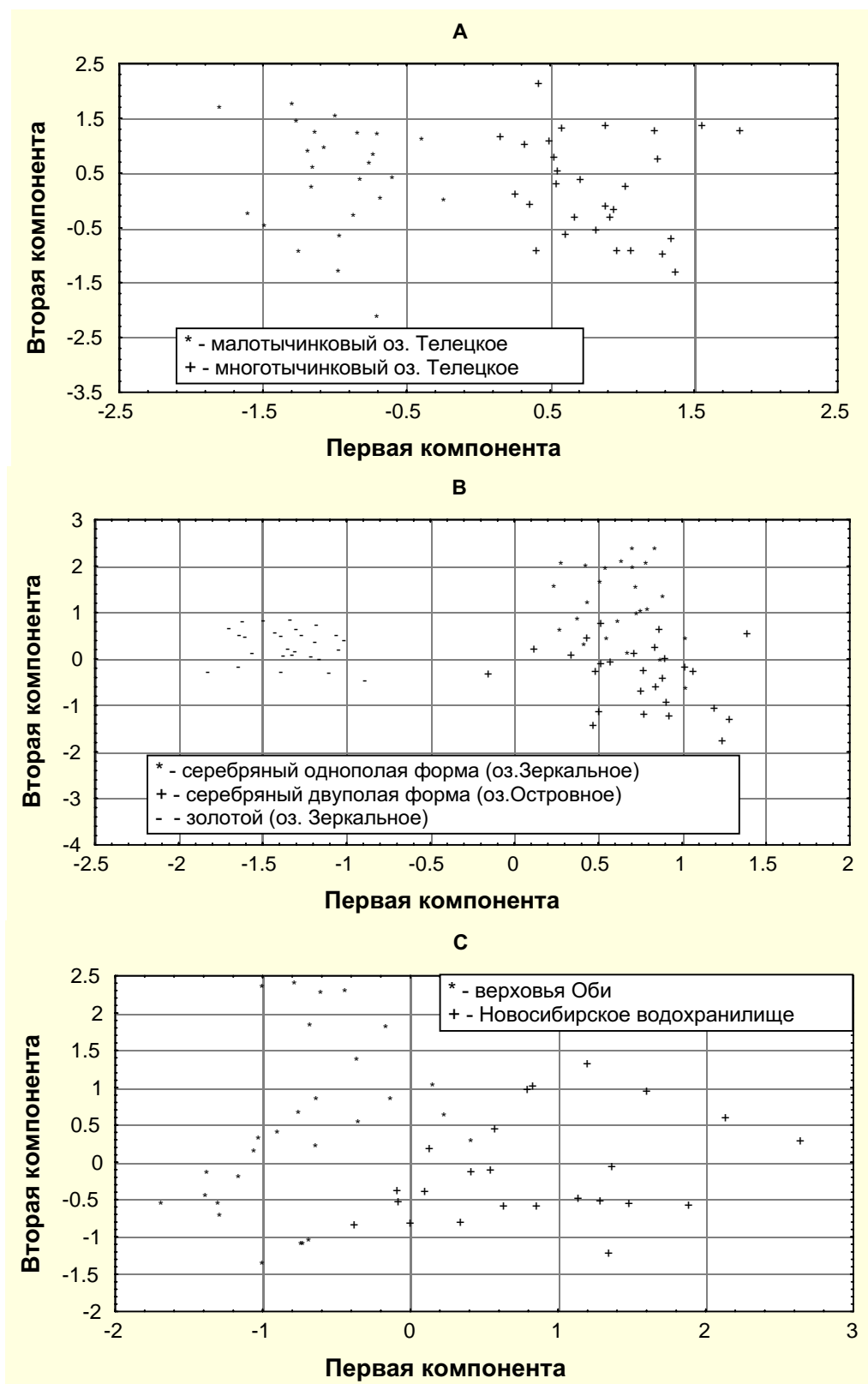
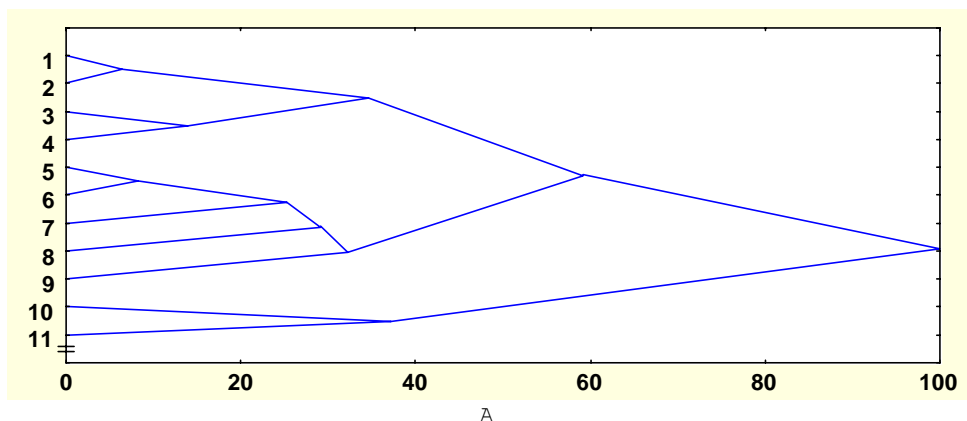
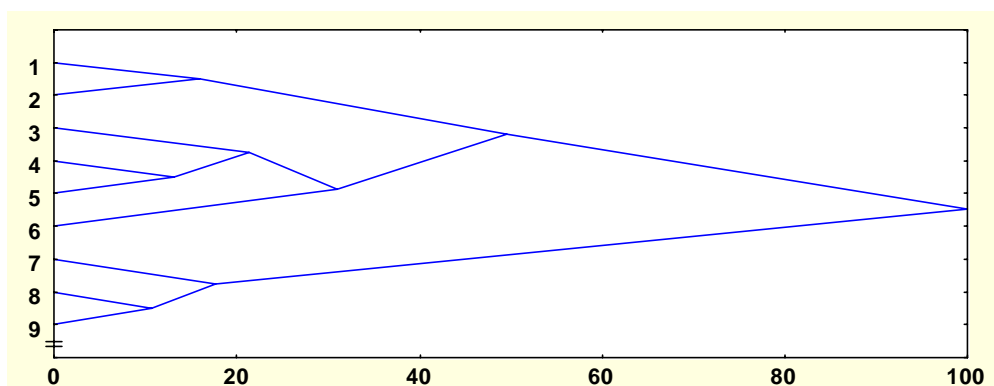


Рис. 1. Взаиморасположение выборок исследованных рыб на плоскости первых двух главных компонент:
А - сиг; В - карась; С - лещ



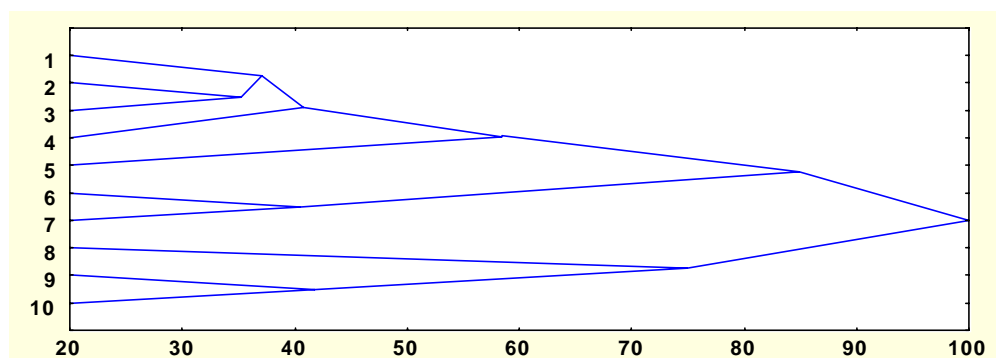
А

1-4 озерные малотычинковые: 1 - оз. Телецкое (наши данные); 2 - оз. Телецкое (Гундризер, 1962); 3 - оз. Баунт (Скрябин, 1977); 4 - оз. Большое Капылюши (Калашников, 1968); 5-9 - озерные многотычинковые: 5 - оз. Телецкое (наши данные); 6 - оз. Телецкое (Гундризер, 1962); 7 - оз. Черное (Иоганзен, Моисеев, 1955); 8 - оз. Б. Капылюши (Калашников, 1978); 9 - оз. Баунт (Скрябин, 1977); 10-11 - озерно-речные пьюжяновидные: 10 - р. Ангара (Скрябин, 1979); 11 - оз. Байкал (Скрябин, 1979)



В

1-2 - серебряный двупололая форма: 1 - бассейн р. Амур (Демина, 1978); 2 - оз. Б. Островное (наши данные); 3-6 - серебряный однопололая форма: 3 - бассейн Нижней Оби (Полукеев, 1977); 4 - оз. Зеркальное (наши данные); 5 - бассейн р. Дунай (Замриборц, 1981); 6 - Карасукские озера (Кривошеков, 1953); 7-9 - золотой: 7 - бассейн р. Тиссы (Либосварский, 1966); 8 - оз. Зеркальное (наши данные); 9 - Карасукские озера (Кривошеков, 1953)



С

1 - верховья Оби (наши данные); 2 - верховья Оби (Новоселов, 1986); 3 - Новосибирское водохранилище (Бабуева, 1970); 4 - Новосибирское водохранилище (наши данные); 5 - оз. Убинское (Волгин, 1962); 6 - Братское водохранилище (Купчинский, 1987); 7 - оз. Котокель (Купчинский, 1987); 8 - р. Урал (Федорович, 1978); 9 - Аральское море (Маркун, 1929); 10 - Бухтарминское водохранилище (Исмуханов, 1979)

Рис. 2. Дендрограммы сходства выборок сига (А), карася (В) и леща (С) по признакам внешней морфологии (по оси абсцисс - расстояние Махалонобиса, %)

методу нормализованного варимакса на плоскости первых двух главных компонент (рис. 1).

Как видно из рисунка, симпатрические формы сига из Телецкого озера и разные таксономические виды карасей из материковых озер не перекрываются по группам рассеивания в дистанции признаков, перекрывание между популяционными группировками леща в реке и водохранилище («ошибка распознавания») составляет 3,5% (2 случая из 57). Зона трансгрессии у двух форм серебряного карася достигает 10% (6 случаев из 60), и их разделение в основном определяется одним признаком – наибольшей высотой тела. По существу однополюе и двуполюе формы у серебряного карася представляют самостоятельные биологические виды-двойники, практически неразличимые по признакам внешней морфологии [10].

Определенный интерес представляет сопоставление результатов выделения симпатрических популяций сигов Телецкого озера с проблемой их внутривидовой систематики. Малотычинковая форма была впервые описана Н.А. Варпаховским [11] под именем *Coregonus smitti* – Телецкий сиг, впоследствии переопределенного Л.С. Бергом [12] как подвид второго ранга – *C. lavaretus pidschian natio smitti*. Многотычинковая форма сига была описана Г.Д. Дулькейтом [13] под именем *Coregonus prawdinellus* – Сиг Правдина, таксономический ранг которого впоследствии был понижен до уровня подвида – *C. lavaretus prawdinellus* [9].

Основываясь на различиях в числе жаберных тычинок, характере питания, темпе роста и созревания между телецким сигом и сигом Правдина, некоторые авторы считают, что последний имеет все основания для возвращения статуса вида [14]. Однако неправомочность выделения внутривидовых таксонов у сиговых рыб, симпатрически возникших и обитающих в одном водоеме, отмечалась многими исследователями [15–17].

Для изучения вопросов географической изменчивости и структуры фенетических подразделений вида был проведен кластерный анализ выборок сига, леща и карасей из различных участков ареала. Дендрограммы сходства выборок построены методом взвешенных парногрупповых средних. Сравнение проводилось только по признакам оптимизированного набора, в качестве показателя меры дистанции на дендрограмме использовано обобщенное расстояние Махалонобиса [18].

На дендрограмме сходства выборок сига из водоемов юга Сибири отдельными кластерами представлены озерные малотычинковые и

многотычинковые сига Телецкого озера и системы Ципо-Ципиканских озер (оз. Баунт и оз. Б. Капылюши), а также озерно-речные пыжьяновидные сига Байкало-Ангарского бассейна (рис. 2а). По мнению Ю.С. Решетникова [16], все сибирские многотычинковые (по терминологии автора среднетычинковые) сига (Телецкое озеро, Ципо-Ципиканские озера) ведут свое происхождение не от современных пыжьяновидных сигов из соседних регионов, а являются реликтовыми популяциями широко распространенного в прошлом европейского многотычинкового сига *C. lavaretus pallasi*. Выделенные нами три кластера на дендрограмме сходства выборок сига могут свидетельствовать в пользу этого положения.

На проявление фенотипической изменчивости у золотого и серебряного карасей решающее влияние оказывает комплекс экологических факторов, а не географическое расположение водоема [19]. Тем не менее на дендрограмме сходства выборок карасей из различных участков ареала проведено разделение не только близких видов, но и экологических форм, отличающихся по типу размножения (рис. 2в).

Напротив, расположение выборок леща на дендрограмме сходства имеет определенные географические закономерности – отдельными кластерами представлены западносибирские, восточносибирские и аралокаспийские популяции (рис. 2с). К последней группе примыкает и лещ Бухтарминского водохранилища, вселенный туда из Аральского моря. Исходной формой всех сибирских популяций представляет лещ, завезенный из бассейна р. Урал в оз. Убинское (Новосибирская область), который относится к восточному (арало-каспийскому) подвиду *Abramis brama orientalis*. В результате процессов интродукции и саморасселения эта форма освоила широкий ареал: в бассейне Оби от Телецкого озера до Обской губы, встречается в Красноярском, Братском, Иркутском водохранилищах и озерах Забайкалья [20].

Основываясь на некоторых морфологических отличиях леща Верхней Оби от обоих подвидов – типичной формы и восточного леща, а также учитывая его определенную экологическую специфику (переход от порционного к единовременному размножению), некоторые авторы предлагают рассматривать его в качестве подвида второго порядка – *A. brama orientalis natio sibiricus* [21]. На наш взгляд, обоснованность этого положения крайне сомнительна из-за отсутствия не только четко вы-

раженного собственного ареала, но и различий в меристических признаках.

Таким образом, при исследовании выборок рыб из различных водоемов по признакам внешней морфологии определенные преимущества имеют методы многомерного статистичес-

кого анализа, которые позволяют не только провести надежную диагностику внутривидовых таксонов, но и оценить границы популяционных систем в случае существования широкой зоны интрогрессии популяций рыб при симпатрическом обитании.

Литература

1. Гиляров А.М. Популяционная экология. М., 1990.
2. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глозов Н.В. Очерк учения о популяции. М., 1973.
3. Барсуков В.В. О виде и видообразовании // Система интеграции вида. Вильнюс, 1986.
4. Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Исследование внутривидовой и морфологической изменчивости сига методами многомерного статистического анализа // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17. №1.
5. Журавлев В.Б. К вопросу о таксономическом статусе стерляди р. Оби // Известия АГУ. 2000. №3.
6. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966.
7. Svardson G. The coregonid problem. The palearctic species and their intergrades // Rep. Inst. Freshwater Res. 1957. №38.
8. Дрягин П.А. Ихтиофауна бассейна р. Вятки // Вятское хозяйство. 1930. №3.
9. Гундризер А.Н. К биологии сига Правдина из Телецкого озера и р. Бии // Известия СО АН СССР. 1962. №4.
10. Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б. Однополые и двуполые формы серебряного карася // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5. №4.
11. Варпаховский Н.А. Рыбы Телецкого озера // Ежегодник зоомузея АН. 1900. Т. 5. №4.
12. Берг Л.С. Рыбы внутренних вод СССР. М.; Л., 1932. Т. 1.
13. Дулькейт Г.Д. О сиговых Верхней и Средней Оби // Труды ТГУ. 1939. Т. 6.
14. Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера // Сибирский биол. журнал. 1993. Вып. 2.
15. Скрябин А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск, 1979.
16. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980.
17. Amundsen P. Habitat and food segregation in two sympatric populations of whitefish in Stuojarvi, Northern Norway // Nord. J. Freshwater Res. 1988. №64.
18. Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М., 1970.
19. Кривошеков Г.М. Караси Западной Сибири // Труды Барабинского отд. ВНИОРХ. 1953. Т. 6. №2.
20. Иоганзен Б.Г., Гундризер А.Н. Рыбы Западной Сибири. Томск, 1984.
21. Бабуева Р.В. Лещ Новосибирского водохранилища: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Томск, 1971.