

Влияние естественного отбора на меристические признаки леща *Abramis brama* и густеры *Blicca bjoerkna* в реке Припять (в пределах Беларуси)

Н.А. ЛЕБЕДЕВ, А.В. КРУК, Н.С. НАУМЕНКО, С.А. ЗЯТЬКОВ

Установлено, что, несмотря на произошедшие за последние десятилетия температурные, гидрологические и биотические изменения в реке Припять, средние значения исследованных меристических признаков леща на протяжении последних 40 лет остались неизменными. Достоверные различия в значениях меристических признаков у молоди и половозрелых особей густеры также отсутствуют ($P > 0,05$). Вместе с тем фенетическое разнообразие молоди густеры выше, чем половозрелых особей. Полученные данные свидетельствуют о действии на исследованные меристические признаки рыб в реке Припять (в пределах Беларуси) стабилизирующей формы естественного отбора.

Ключевые слова: стабилизирующий отбор, микроэволюция, меристические признаки рыб, *Blicca bjoerkna*, *Abramis brama*, река Припять.

Despite the temperature, hydrological and biotic changes in the Pripyat River over the past decades, the average values of the studied meristic signs of bream have remained unchanged over the past 40 years. There are also no significant differences in the values of meristic signs in juveniles and mature individuals of the gaster ($P > 0.05$). At the same time, the phenetic diversity of juveniles is higher than that of mature individuals. The data obtained indicate the effect of a stabilizing form of natural selection on the studied meristic signs of fish in the Pripyat River (within Belarus).

Keywords: stabilizing selection, microevolution, meristic signs of fish, *Blicca bjoerkna*, *Abramis brama*, Pripyat River.

Введение. Несмотря на кажущуюся простоту действия (преимущественное выживание и оставление потомства более приспособленными особями и гибель менее приспособленных), естественный отбор чрезвычайно сложен для изучения. Это связано со многими причинами. Прежде всего, это вероятностный процесс, происходящий в ходе смены поколений, недоступный для прямого наблюдения. Кроме того, обычно это еще и чрезвычайно длительный процесс, протекающий с различной скоростью и эффективностью в зависимости от биологических особенностей и экологических условий существования группы. В естественных условиях на популяции всегда действует множество векторов естественного отбора, часто разнонаправленных. Контрбаланс векторов естественного отбора может служить одной из причин эволюционного стазиса [1]. Это существенно затрудняет исследование естественного отбора в природе, приводит к необходимости использования косвенных методик его изучения. Одним из подходов к изучению микроэволюционных процессов является оценка изменения какого-либо признака в поколениях [1]. При этом должен соблюдаться ряд условий. Прежде всего, анализируемый признак должен быть генетически детерминирован и находиться под контролем единственного вектора естественного отбора. Также у него должна отсутствовать онтогенетическая изменчивость. Еще необходимо знать, как на изучаемый признак влияет изменение определенного экологического фактора (например, температуры). Вторым косвенным приемом изучения микроэволюционных изменений в природных популяциях может служить сравнительный анализ изменчивости признака у молоди по сравнению со взрослыми особями. Согласно классической дарвиновской модели для живых организмов характерна неограниченная способность к размножению, в результате которой рождается большее количество особей, чем имеется в наличии ресурсов. В ходе борьбы за существование более приспособленные особи выживают и оставляют потомство чаще, чем менее приспособленные. Проводя у молоди и взрослых анализ признака, влияющего на выживаемость и (или) репродуктивный успех, можно оценить влияние естественного отбора и даже установить его форму. Оба перечисленных подхода не лишены недостатков, но могут использоваться при изучении микроэволюционных процессов в природных популяциях. У рыб к числу подходящих для микроэволюционного анализа признаков относятся число чешуй в боковой линии, количество ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках. Перечисленные выше меристические признаки устойчивы,

формируются на ранних этапах онтогенеза, в последующем не меняются, для них характерна закономерная внутривидовая изменчивость, зависящая от экологических условий существования. В частности, внутри одного вида средние значения данных признаков возрастают с увеличением географической широты и уменьшаются в южных широтах. Поэтому северные популяции рыб одного и того же вида имеют в среднем большее число чешуй в боковой линии, ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках по сравнению с южными популяциями. Данная закономерность подтверждена на обширном экспериментальном материале и связана с влиянием температуры воды на жизнедеятельность рыб. Повышение или понижение температуры вызывает изменение вязкости и плотности воды, что, в свою очередь, отражается на характеристиках движения рыб. При воздействии хищника даже незначительные изменения в движении рыбы оказывают влияние на ее выживаемость. Поэтому в определенных экологических условиях для популяции рыб формируется свой оптимальный диапазон значений меристических признаков. Имеющиеся научные данные, в том числе по представителям семейства карповых, свидетельствуют как о высокой наследуемости, так и о влиянии отдельных факторов окружающей среды на формирование данных признаков [2]. Известный российский эволюционист А.С. Северцов [3] подчеркивал, постоянство числа чешуй в боковой линии у различных подвидов шемаи поддерживается стабилизирующим отбором. За последние 50–70 лет в р. Припять произошли температурные и гидрологические изменения [4], связанные как с хозяйственной деятельностью человека (мелиорация и др.), так и с климатическими изменениями. В частности, фиксируется увеличение среднегодовых температур, обуславливающее более позднее наступление ледостава, более раннее наступление сроков таяния льда, сокращение продолжительности паводка, снижение уровня воды в весенний период [4]. Кроме того, в анализируемый период времени в бассейн р. Припять проникли новые виды рыб (западный тупоносый бычок, ротан-головешка, бычок-гонец, чебачок амурский и некоторые другие). Распространение чужеродных видов приводит к изменениям в условиях существования аборигенных видов рыб за счет усиления конкуренции за кормовые ресурсы, хищничества. С учетом вышесказанного был поставлен вопрос: «Привели ли произошедшие абиотические и биотические изменения в реке Припять к сдвигу значений меристических признаков рыб?». В этой связи целью работы стало определение влияния естественного отбора на меристические признаки леща *Abramis brama* и густеры *Blicca bjoerkna* в реке Припять (в пределах Беларуси).

Материалы и методы исследования. Отловы рыб проведены в июле–сентябре 2021 г. в нижнем течении р. Припять (в пределах Мозырского района). Всего было исследовано 30 экземпляров леща *Abramis brama* длиной от 191 до 470 мм (от 2+ до 8+ лет) [5] и по 35 половозрелых и 35 неполовозрелых (0+, 1+) экземпляров густеры *Blicca bjoerkna* [6]. Выбор леща в качестве объекта исследований обусловлен тем, что морфометрические особенности *Abramis brama* из нижнего течения р. Припять были детально изучены в 1983–1984 гг. В.К. Ризевским [7]. В условиях Беларуси половозрелость *Abramis brama* наступает в возрасте 4–6 лет, а абсолютная плодовитость колеблется от 37690 до 609180 икринок [8], поэтому за время, прошедшее с момента исследований В.К. Ризевским, уже успело смениться несколько поколений лещей. При сильном давлении отбора этого времени вполне достаточно для наступления фиксируемых микроэволюционных изменений. Вторым объектом исследований послужила *Blicca bjoerkna*, поскольку это один из наиболее массовых видов рыб р. Припять, ведущий оседлый образ жизни, с относительно ранним половым созреванием и высокой плодовитостью. По данным П.И. Жукова [8], наибольшая плодовитость густеры составляла 134000 икринок у самки длиной 26 см. У отловленных особей по общепринятым в ихтиологии методикам [9] проводилось определение таких меристических признаков, как количество ветвистых лучей в спинном (D) и анальном (A) плавниках, число чешуй в боковой линии (I.1.). Возраст рыб определялся по чешуе. Из-за отсутствия половых различий по исследованным меристическим признакам, обработка данных проведена на смешанном по полу материале. Статистическая обработка данных выполнена в пакетах Excel и STATISTICA. Оценка достоверности различий средних значений меристических признаков у лещей, отловленных в разные годы, проводилась с использованием критерия Стьюдента. Для оценки достоверности различий между меристическими признаками молоди и густеры на первом этапе осуществлялась проверка на нормальность распределения данных с помощью теста Шапиро-Уилка ($n < 50$). В связи с тем, что распределение полученных показателей I.1., D и A у молоди и

взрослых рыб густеры в основном не соответствовало закону нормального распределения, то для определения различий между ними использовался U-тест Манна-Уитни, который является непараметрическим аналогом t-теста Стьюдента для «независимых групп». В статье приняты следующие обозначения: \lim – минимальные и максимальные значения признака; $M \pm m$ – средняя арифметическая величина и ее ошибка; t – критерий достоверности.

Результаты исследования и их обсуждение. В таблице 1 приведена сравнительная оценка меристических признаков лещей, отловленных в р. Припять (в пределах Мозырского района) в 2021 г. по сравнению с данными В.К. Ризевского за 1983–1984 гг.

Таблица 1 – Сравнительная оценка средних значений меристических признаков *Abramis brama* в реке Припять за 2021 г. и 1983–1984 гг. по критерию Стьюдента

Признак	n	Собственные данные, 2021 г.		n	Данные Ризевского, 1983–1984 гг. [7]		t*
		min-max	M ± m		min-max	M + m	
Количество ветвистых лучей в D	30	9 (10)	9,03 ± 0,03	213	8-10	8,97 + 0,01	1,90
Количество ветвистых лучей в A	30	23–27	25,27 ± 0,18	213	22-28	25,06 + 0,08	1,07
Количество чешуй в l.l.	30	51–57	53,47 ± 0,30	213	49-58	53,29 + 0,21	0,49

* различия достоверны при $t = 1,96 - P < 0,05$ и $t = 2,576 - P < 0,01$.

Из таблицы 1 видно, что разница в средних значениях меристических признаков лещей, отловленных в 2021 г., по сравнению с аналогичными данными, полученными В.К. Ризевским в 1983–1984 гг. [7], недостоверна ($P > 0,05$). Так, среднее количество чешуй в l.l. у леща в исследовании 2021 г. составило $53,47 \pm 0,30$, по данным В.К. Ризевского – $53,29 \pm 0,21$; количество ветвистых лучей в D – $9,03 \pm 0,03$ (2021) и $8,97 \pm 0,01$ (1984–1983) соответственно; количество лучей в A – $25,27 \pm 0,18$ (2021) и $25,06 \pm 0,08$ (1984–1983). В тоже время сравнение средних значений отдельных меристических признаков лещей, отловленных в реке Припять, с аналогичными данными для лещей из более северных популяций, показывает достоверную разницу. Например, по данным Р.Р. Рафикова [10], среднее значение чешуй в l.l. у лещей из рек Печора и Вычегда, относящихся к северо-восточной части нативного ареала леща, составляет $54,76 \pm 0,33$ (от 52 до 58) и $55,10 \pm 0,45$ (от 52 до 60) соответственно. При сопоставлении с нашими данными по числу чешуй в боковой линии (Лебедев, 2021) в обоих случаях разница достоверна при $P < 0,01$. Таким образом, полученные нами результаты соответствуют теоретически ожидаемым с учетом влияния температуры воды на число чешуй в боковой линии.

Сравнительная оценка меристических признаков молоди и взрослых особей *Blicca bjoerkna* в р. Припять по U-тесту Манна-Уитни приведена на рисунках 1 и 2.

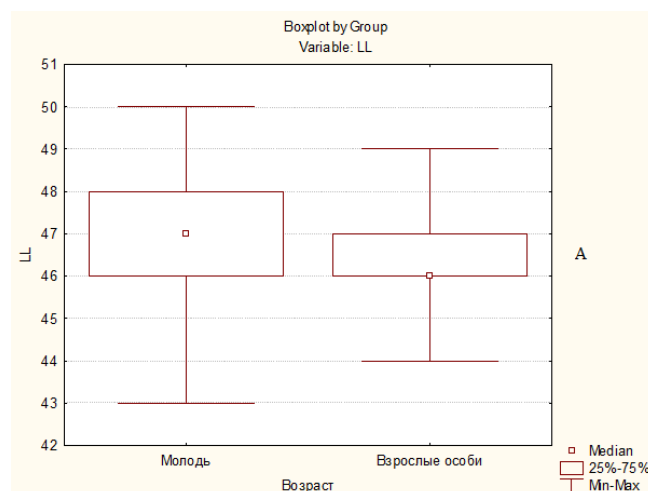


Рисунок 1 – Сравнительная оценка меристических признаков молоди и взрослых особей *Blicca bjoerkna* в р. Припять по числу чешуй в l.l.

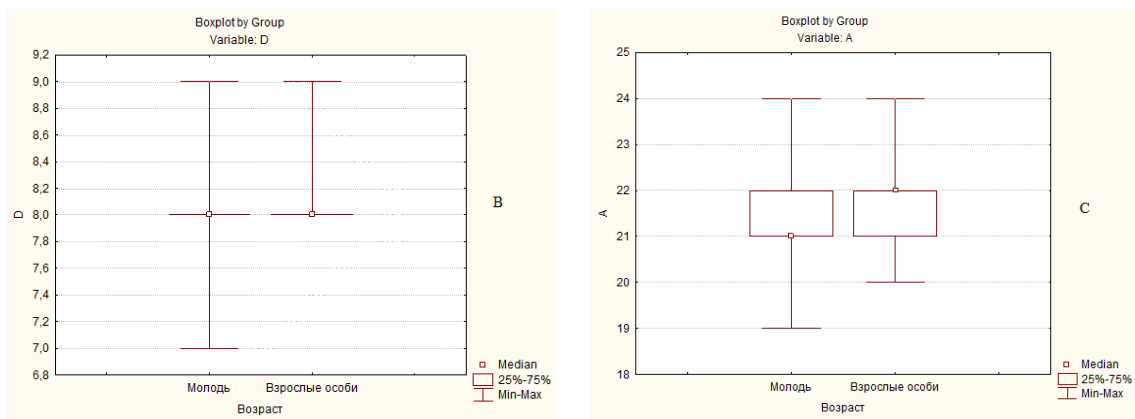


Рисунок 2 – Сравнительная оценка меристических признаков молоди и взрослых особей *Blicca bjoerkna* в р. Припять: В – по количеству ветвистых лучей в D; С – по количеству ветвистых лучей в А

Полученные результаты по оценке средних значений меристических признаков у молоди и взрослых особей густеры свидетельствуют об отсутствии достоверных различий между ними ($p > 0,05$), а также о возрастном снижении фенетического разнообразия между сравниваемыми группами по анализируемым показателям: I.I., D и A (рисунок 1 и 2).

Результаты определения меристических признаков молоди и взрослых особей густеры представлены в таблице 2.

Таблица 2 – Меристические признаки молоди и взрослых особей *Blicca bjoerkna* в р. Припять, собственные данные, 2021 г.

Признак	Молодь			Половозрелые особи		
	lim	$M \pm m$	Cv, %	lim	$M \pm m$	Cv, %
Количество ветвистых лучей в D	7–9	$8,0 \pm 0,06$	4,3	8–9	$8,09 \pm 0,05$	3,5
Количество ветвистых лучей в А	19–24	$21,49 \pm 0,21$	5,7	20–24	$21,79 \pm 0,19$	5,0
Количество чешуй в I.I.	43–50	$46,97 \pm 0,30$	3,7	44–49	$46,57 \pm 0,20$	2,5

Среднее значение количества ветвистых лучей в D у молоди густеры составило $8,0 \pm 0,06$ с колебаниями от 7 до 9 при $Cv = 4,3\%$, у половозрелых особей – $8,09 \pm 0,05$ (от 8 до 9) при $Cv = 3,5\%$. В.С. Кирпичников [2] также отмечает, что коэффициенты вариации числа лучей в плавниках обычно не превышают 6%, причем у быстро плавающих, живущих в проточной воде рыб изменчивость обычно меньше. Разница между средними значениями количества ветвистых лучей в D у молоди и густеры недостоверна ($P > 0,05$), но с возрастом наблюдается снижение коэффициента изменчивости по данному признаку с 4,3% у молоди до 3,5% у половозрелых особей. Аналогичные данные были получены и по другим показателям. Так среднее значение количества ветвистых лучей в А у молоди составило $21,49 \pm 0,21$ с колебаниями от 19 до 24, у половозрелых особей соответственно $21,79 \pm 0,19$ с колебаниями от 20 до 24. Разница средних значений количества лучей в А у молоди и половозрелых особей недостоверна ($P > 0,05$), но наблюдается возрастное снижение коэффициента изменчивости с 5,7% у молоди до 5,0% у половозрелых особей. Среднее значение количества чешуй в I.I. у молоди густеры составило $46,97 \pm 0,30$ при $Cv = 4,3\%$, у половозрелых особей – соответственно $46,57 \pm 0,20$ $Cv = 2,5\%$. Таким образом, как и в предыдущих случаях четко прослеживается возрастное снижение коэффициента изменчивости с 3,7% до 2,5%.

По всем исследованным меристическим признакам у густеры установлено возрастное снижение размаха изменчивости при сохранении близких средних значений (рисунки 1 и 2, таблица 2). Полученные данные свидетельствуют в пользу гипотезы о более высокой степени фенетического разнообразия особей младших возрастных групп по сравнению с половозрелыми в одной и той же популяции рыб. Сходные результаты (снижение фенетического разнообразия у взрослых особей по сравнению с молодью данной популяции) были получены в исследовании А.Н. Мироновского и А.К. Устарбекова [11]. В процессе естественного отбора за счет

элиминации менее приспособленных к сложившимся экологическим условиям вариантов происходит возрастное снижение фенетического разнообразия. На наш взгляд, отсутствие достоверной разницы в меристических признаках у молоди и половозрелых особей густеры в сочетании с возрастным снижением фенетического разнообразия по этим признакам (рисунок 1 и 2) свидетельствует о действии стабилизирующей формы естественного отбора.

Заключение. Несмотря на произошедшие за последние десятилетия температурные, гидрологические и биотические изменения в р. Припять, средние значения исследованных меристических признаков леща на протяжении последних 40 лет остались неизменными. Отсутствуют и достоверные различия по средним значениям меристических признаков у молоди и половозрелых особей густеры ($P > 0,05$). Вместе с тем, фенетическое разнообразие у молоди густеры выше, чем у половозрелых особей. Полученные нами данные свидетельствуют о действии в настоящее время на исследованные меристические признаки рыб в реке Припять (в пределах Беларуси) стабилизирующей формы естественного отбора, а также хорошо согласуются со взглядами известного российского палеонтолога А.П. Расницына [12], считавшего, что эволюция представляет собой неравномерный и дискретный процесс, происходящий гораздо медленнее, чем этого следовало бы ожидать, исходя из существующих представлений о механизмах микроэволюционного процесса. А.С. Северцов [1] также отмечал, что для видов, входящих в состав сложившихся экосистем, характерны низкие темпы эволюции. Напротив, для разрушающихся экосистем или пионерных сообществ характерна некогерентная эволюция.

Авторы выражают благодарность ведущему научному сотруднику лаборатории ихтиологии ГНПО «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», кандидату биологических наук Виктору Казимировичу Ризевскому за рекомендации и рецензирование статьи.

Литература

1. Северцов, А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция / А. С. Северцов. – М. : Товарищество науч. изд. КМК : Авт. Акад., 2008. – 176 с.
2. Кирпичников, В. С. Генетика и селекция рыб / В. С. Кирпичников. – 2-е изд., перераб. и доп. – Л. : Наука : Ленингр. отд-ние, 1987. – 519 с.
3. Северцов, А. С. Теория эволюции / А. С. Северцов. – 2-е изд., испр. и доп. – М. : Изд-во Юрайт, 2018. – 382 с.
4. Плюта, М. В. Влияние изменений уровня и температурного режимов водотоков Полесья в весенний период на воспроизводство фитофильных видов рыб / М. В. Плюта, В. К. Ризевский, А. В. Лещенко, И. А. Ермолаева // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси : сб. науч. тр. – Минск : РУП «Институт рыбного хозяйства», 2010. – Вып. 26. – С. 215–227.
5. Лебедев, Н. А. Морфометрическая характеристика леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в нижнем течении р. Припяти / Н. А. Лебедев // Веснік Мазырскага дзярж. пед. ўн-та імя І.П. Шамякіна. – 2022. – № 1 (59). – С. 29–33.
6. Лебедев, Н. А. Возрастная изменчивость меристических и пластических признаков густеры *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) в нижнем течении р. Припяти (в пределах Беларуси) / Н. А. Лебедев // Веснік Мазырскага дзярж. пед. ўн-та імя І.П. Шамякіна. – 2022. – № 2 (60). – С. 32–37.
7. Ризевский, В. К. Морфологическая характеристика леща оз. Езерище и р. Припять / В. К. Ризевский // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – 1988. – № 5. – С. 100–103.
8. Жуков, П. И. Рыбы Беларуси / П. И. Жуков. – Минск : Наука и техника, 1965. – 415 с.
9. Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – М. : Пищ. пром-ть, 1966. – 376 с.
10. Рафиков, Р. Р. Фенотипическое разнообразие и темп роста леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в северо-восточной части нативного ареала / Р. Р. Рафиков // Принципы экологии. – 2021. – № 3. – С. 64–73.
11. Мироновский, А. Н. Возрастная динамика изменчивости некоторых морфологических признаков густеры *Blicca bjoerkna* низовий Терека : пример жесткого отбора? / А. Н. Мироновский, А. К. Устарбеков // Вопросы ихтиологии. – 1997. – Т. 37, № 2. – С. 224–230.
12. Расницын, А. П. Инадаптация и эвадаптация / А. П. Расницын // Избранные труды по эволюционной биологии. – М., 2005. – С. 22–45.