

УДК 576 (476)

**Н. А. Лебедев**

Кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, доцент кафедры биологии и экологии,  
УО «Мозырский государственный педагогический университет им. И. П. Шамякина»,  
г. Мозырь, Республика Беларусь

### **ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕРИСТИЧЕСКИХ И ПЛАСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГУСТЕРЫ *Blicca bjoerkna* (LINNAEUS, 1758) В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. ПРИПЯТИ (В ПРЕДЕЛАХ БЕЛАРУСИ)**

*Определены меристические и пластические признаки у молоди и половозрелых особей густеры *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) в нижнем течении р. Припяти (в пределах Беларуси). Установлено отсутствие достоверных различий ( $P > 0,05$ ) между средними значениями меристических признаков у молоди и половозрелых особей густеры. Вместе с тем коэффициенты изменчивости меристических признаков (число чешуй в  $l.l.$ , количество ветвистых лучей в  $D$  и  $A$ ) у молоди были выше, чем у особей старших возрастных групп. Полученные данные по возрастной изменчивости меристических признаков густеры подтверждают гипотезу о более высокой степени фенетического разнообразия особей младших возрастных групп по сравнению с половозрелыми особями в одной и той же популяции рыб. Из пластических признаков у густеры в ходе онтогенеза наиболее значительным изменениям в форме тела подвергаются относительная наибольшая высота тела (увеличивается), относительный диаметр глаза (уменьшается), относительный размер заглазничного расстояния (увеличивается) при  $P < 0,001$ .*

*Ключевые слова:* *Blicca bjoerkna*, меристические и пластические признаки, река Припять, стабилизирующий отбор.

#### **Введение**

Густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) является одним из наиболее распространенных видов рыб в бассейнах Северного, Балтийского, Белого, Черного и Каспийского морей [1]. В реках предпочитает участки с замедленным течением, часто держится вместе с лещом, с которым имеет сходные биологические особенности. По данным И. А. Ермолаевой и др. [2], в 2007–2009 гг. на отдельных участках р. Припяти густера принадлежала к числу доминантных видов рыб в структуре прибрежных сообществ молоди рыб. Широкое распространение этого вида во многих водоемах отмечали и другие ихтиологи [3–5]. Это делает густеру удобным объектом для проведения ихтиологических исследований.

Густера относится к бентофагам, питается личинками насекомых (хируномиды и др.), а также моллюсками, олигохетами, ракообразными и др. Ведет преимущественно оседлый образ жизни. В уловах обычно преобладают особи массой до 100–200 г, изредка встречаются более крупные экземпляры [6]. Из-за медленного темпа роста, относительно небольшой массы, костистости и пищевой конкуренции с лещом относится к малоценным видам рыб с ограниченным промысловым значением. Исследованию различных аспектов биологии густеры, включая определение морфометрических признаков, посвящены научные труды отечественных и зарубежных ихтиологов [4–8]. Половая зрелость густеры в водоемах Беларуси наступает обычно в 3–4 года при длине тела около 8–10 см, причем самцы, как правило, созревают раньше самок. Нерест порционный, начинается при температуре воды 16–17 °С, проходит в два-три приема, в мае-июне [6; 7]. В природных условиях густера образует гибриды с лещом, красноперкой, плотвой, уклейей и некоторыми другими карповыми рыбами. Нами в 2021 г. в нижнем течении р. Припяти выявлен природный гибрид красноперки и густеры, занимавший по ряду меристических признаков промежуточное положение по сравнению с родительскими видами, но имевший сходство с красноперкой в строении глоточных зубов и по количеству жаберных тычинок [9]. Белорусские ихтиологи М. В. Плюта, В. К. Ризевский и др. [10] отмечают, что с 1955 по 2007 год в реках Припять и Пина произошли гидрологические и температурные изменения, негативно отразившиеся на условиях воспроизводства рыб. По оценкам этих исследователей за анализируемый период времени средний уровень паводка существенно снизился. Причем если в начале весны различия составляют около 1,3 м, то к концу весны они уже

достигают свыше 2,1 м. Из-за изменений температурного режима по итогам многолетних наблюдений отмечаются более раннее таяние льда в реках и более быстрый прогрев воды до необходимых для нереста температур [10]. В этой связи особую актуальность приобретают исследования биологических особенностей рыб в изменившихся условиях существования. Целью работы стало определение возрастной изменчивости ряда пластических и меристических признаков густеры в нижнем течении р. Припяти (в пределах Беларуси).

#### Методы и методология исследования

Отловы рыб проведены в июле (половозрелые особи) и сентябре (молодь) 2021 г. в нижнем течении р. Припяти. Отлов половозрелых особей осуществлен фидерной снастью, молодь отлавливалась сачком на мелководье. Всего было отловлено и обработано 35 половозрелых (от 3 до 9 лет) и 35 неполовозрелых (0+, 1+) особей густеры. Определение морфометрических показателей и возраста (по чешуе) проведено одним оператором по общепринятым в ихтиологии методикам [11]. Из пластических признаков изучались: длина тела без хвостового плавника, длина головы, длина туловища, наибольшая и наименьшая высота тела, длина рыла, горизонтальный диаметр глаза, заглазничное расстояние. Из меристических признаков исследовали: количество лучей в спинном и анальном плавниках, формулу боковой линии, количество тычинок на первой жаберной дуге, формулу глоточных зубов. Меристические признаки у молоди густеры определены с использованием стереоскопического микроскопа Альтами ПС 0745-БИНО. Взвешивание рыб проводили на лабораторных весах Scout Pro SPS2001F. Статистическая обработка полученных данных проведена в пакете Excel. Для оценки достоверности различий средних значений меристических признаков у молоди и половозрелых особей густеры использовали критерий Стьюдента. В статье приняты следующие обозначения: lim – минимальные и максимальные значения признака;  $M \pm m$  – средняя арифметическая величина и ее ошибка;  $\sigma$  – среднее квадратичное отклонение;  $C_v$  – коэффициент изменчивости (вариации), %.

#### Результаты исследования и их обсуждение

У половозрелых особей густеры длина без С колебалась от 100 до 244 мм (в среднем 125,3 мм), масса – от 24 до 342,5 г (в среднем 52,6 г). У молоди длина без С варьировала от 44 до 69 мм (при среднем значении 54,4 мм), масса от 1,4 до 6,1 г (в среднем 3,2 г).

Данные по определению пластических признаков густеры в нижнем течении р. Припяти приведены в таблице 1.

Таблица 1 – Пластические признаки молоди и половозрелых особей густеры в нижнем течении р. Припяти (сентябрь 2021)

Признак	Молодь				Половозрелые особи				По Жукову (данные для половозрелых особей, бассейн Днепра) [7]	
	lim	$M \pm m$	$\sigma$	$C_v$ , %	lim	$M \pm m$	$\sigma$	$C_v$ , %	lim	$M \pm m$
Длина тела без хвостового плавника, мм	44–69	54,37±1,01	5,96	10,9	100–244	125,26±4,2	24,97	19,9	90–255	142,3±3,2
<b>В процентах от длины тела без С</b>										
Длина головы	21,0–28,8	25,01±0,26	1,53	6,1	20,9–25,7	23,03±0,19	1,15	5,0	21,0–26,7	23,51±0,11
Длина туловища	71,4–80,4	75,78±0,37	2,17	2,9	75,7–81,9	78,62±0,28	1,68	2,1	74,0–80,0	77,09±0,11
<b>Наибольшая высота тела</b>	26,7–33,3	30,67±0,28	1,64	5,3	32,4–39,7	36,88±0,29	1,74	6,5	32,0–42,0	37,33±0,21
Наименьшая высота тела	7,5–14,5	9,75±0,22	1,31	13,4	9,8–13,0	10,75±0,12	0,70	6,5	9,2–12,2	10,65±0,07
Наибольшая толщина тела	8,9–14,5	11,75±0,23	1,39	11,8	10,7–14,2	12,77±0,14	0,82	6,4	8,5–19,0	14,03±0,17

Продолжение таблицы 1

В процентах от длины головы										
Длина рыла	13,3–28,6	19,53±0,66	3,89	19,9	15,4–31,2	21,66±0,63	3,75	17,3	21,7–35,0	28,0±0,19
Диаметр глаза	30,8–41,7	37,33±0,51	2,99	8,0	26,9–40,0	32,76±0,49	2,88	8,8	20,0–37,0	29,51±0,23
Заглазничное расстояние	35,7–53,3	42,73±0,66	3,93	9,2	41,7–51,8	46,85±0,43	2,52	5,4	35,0–56,0	43,51±0,39

Сопоставление полученных данных по пластическим признакам половозрелых особей густеры в нижнем течении р. Припяти с аналогичными данными П. И. Жукова (таблица 1) показало отсутствие существенных различий между ними. Например, относительная средняя длина головы густеры в р. Припяти составила 23,03 %, по данным П. И. Жукова для бассейна Днепра – 23,51 %. Имеющиеся различия объясняются, в первую очередь, возрастной изменчивостью, а также могут быть обусловлены некоторыми экологическими особенностями условий существования. Анализ возрастной изменчивости пластических признаков показал, что с возрастом у густеры наиболее значительным изменениям в форме тела подвергаются относительная наибольшая высота тела (увеличивается), относительный размер глаз (уменьшается), относительный размер заглазничного расстояния (увеличивается) при  $P < 0,001$  (таблица 1). Так, у молоди в среднем относительная наибольшая высота тела составляет 30,67 %, в старших возрастных группах соответственно – 36,88 %; относительный размер глаз у молоди составлял 37,33 %, у половозрелых особей – 32,76 %; относительная длина заглазничного расстояния у молоди – 42,73 %, у половозрелых особей – 46,85 %. Вероятнее всего быстрое увеличение в ходе онтогенеза показателя наибольшей высоты тела связано с тем, что высокоспинная рыба становится менее доступной для хищников, питающихся мелкой прогонистой рыбой (судак, жерех). П. И. Жуков [6] также отмечает, что такие рыбы, как лещ, карась, сазан, благодаря высокоспинности быстро становятся менее доступными в питании судака. Таким образом, возрастное увеличение высокоспинности в ходе онтогенеза густеры является адаптацией, существенно снижающей пресс со стороны ряда хищных рыб. В заглазничном отделе головы у рыб располагаются жаберы, обеспечивающие дыхательную функцию. С возрастом происходит быстрое увеличение массы рыбы при одновременном замедлении линейного роста, поэтому потребности организма в кислороде существенно возрастают. Этим обстоятельством, по-видимому, объясняется значительное увеличение в ходе онтогенеза заглазничного отдела головы. Также с возрастом у густеры достоверно менялись значения и других пластических признаков, но эти изменения были менее заметными. Так, с возрастом увеличивалась относительная длина рыла (у молоди в среднем 19,53 %, у половозрелых – 21,66 %), снижалась относительная длина головы: у молоди в среднем 25,01 %, у половозрелых – 23,03 %, увеличивалась относительная длина туловища: – 75,78 % (молодь) и 78,62 % (половозрелые особи) и др. Изменчивость большинства пластических признаков (относительная длина головы, длина туловища, наименьшая высота тела, наибольшая толщина тела, длина рыла, заглазничное расстояние) с возрастом снижалась. Так, если у молоди коэффициент изменчивости относительной длины головы составлял 6,1 %, то у половозрелых особей был ниже – 5,0 %; коэффициент вариации относительной длины рыла у молоди был 19,9 %, у половозрелых особей – 17,3 %. Только для двух показателей (относительный диаметр глаза и относительная наибольшая высота тела) коэффициенты изменчивости у молоди были ниже, чем у половозрелых особей. Возможно, это связано с тем, что наименьшая изменчивость обычно характерна для более значимых в функциональном отношении структур. Таким образом, наиболее существенным изменениям в ходе онтогенеза густеры подвергаются пластические признаки, имеющие наибольшее значение для выживания особи.

В целом коэффициенты изменчивости пластических признаков у половозрелых особей густеры (таблица 1) варьировали в пределах от 2,1 % (длина туловища) до 17,3 % (длина рыла) и были в основном выше изменчивости меристических признаков (таблица 2): от 2,5 % (количество чешуй в I.I.) до 7,7 % (количество тычинок на первой жаберной дуге).

Результаты определения меристических признаков молоди и взрослых особей густеры в нижнем течении р. Припяти приведены в таблице 2.

Таблица 2 – Меристические признаки молодежи и взрослых особей *Blicca bjoerkna* в нижнем течении р. Припяти (в пределах Беларуси)

Признак	Молодь				Половозрелые особи			
	lim	M±m	σ	Cv, %	lim	M±m	σ	Cv, %
Количество лучей в D	D III 7–9	D III 8,0±0,06	0,34	4,3	D III 8–9	D III 8,09±0,05	0,28	3,5
Количество лучей в A	A III 19–24	A III 21,49±0,21	1,22	5,7	A III 20–24	A III 21,79±0,19	1,08	5,0
Количество чешуй в л.л.	43–50	46,97±0,30	1,76	3,7	44–49	46,57±0,20	1,17	2,5
Количество тычинок на первой жаберной дуге, шт.*	13–17	14,75±0,33	1,14	7,7	13–19	14,73±0,19	1,14	7,7

Для молодежи густеры в нижнем течении р. Припяти характерны следующие меристические признаки: D III 7–9 (в среднем 8,0±0,06); A III 19–24 (в среднем 21,49±0,21); л.л. – 43–50 (в среднем 46,97±0,30), количество тычинок на первой жаберной дуге – 13–17 (в среднем 14,75±0,33). У половозрелых особей густеры эти показатели соответственно составили: D III 8–9 (в среднем 8,09±0,05); A III 20–24 (в среднем 21,79±0,19); л.л. – 44–49 (в среднем 46,57±0,20); количество тычинок на первой жаберной дуге – 13–19 (в среднем 14,73±0,19). Глоточные зубы у исследованных нами особей были двурядные с формулой 2.5–5.2.

Разница средних значений меристических признаков у молодежи и половозрелых особей густеры недостоверна ( $P > 0,05$ ). Однако, количество лучей в D у молодежи колебалось от 7 до 9 (таблица 2) при коэффициенте изменчивости 4,3 %, а у половозрелых – в пределах от 8 до 9 (коэффициент изменчивости составил 3,5 %). Для количества ветвистых лучей в анальном плавнике у взрослых особей коэффициент изменчивости составил 5,0 %, у молодежи также был выше – 5,7 %. Коэффициент вариации для количества чешуй в боковой линии у половозрелых особей составил 2,5 %, у молодежи был выше – 3,7 % (таблица 2). То есть для проанализированных меристических признаков (за исключением числа тычинок на первой жаберной дуге) установлено возрастное снижение коэффициента изменчивости. Коэффициент изменчивости количества тычинок на первой жаберной дуге у молодежи и у половозрелых особей был одинаковым и составил 7,7 %. Вероятнее всего это объясняется разным количеством исследованных особей (34 – у взрослых и 12 – у молодежи). На наш взгляд, полученные данные по изменчивости меристических признаков *Blicca bjoerkna* подтверждают гипотезу о более высокой степени фенетического разнообразия особей младших возрастных групп по сравнению с половозрелыми особями в одной и той же популяции рыб [12]. В процессе естественного отбора за счет элиминации менее приспособленных к сложившимся экологическим условиям вариантов происходит окончательное формирование фенетических характеристик популяции.

Общеизвестно, что внутри одной систематической группы рыб средние значения ряда меристических признаков (количество лучей в спинном и анальном плавниках, число чешуй в боковой линии, количество позвонков) возрастают с увеличением географической широты и уменьшаются в южных широтах. Причем эти признаки достаточно устойчивы, формируются на ранних этапах онтогенеза, в последующем не меняются. Данная закономерность, подтвержденная на большем количестве экспериментального материала, связана, прежде всего, с влиянием температуры воды на жизнедеятельность рыб. Повышение или понижение температуры воды вызывает изменение ее вязкости, что, в свою очередь, отражается на характеристиках движения рыб. В определенных экологических условиях под влиянием естественного отбора для популяции рыб формируется оптимальный диапазон значений меристических признаков. Вследствие разнообразных причин (изменчивость, вероятностный характер естественного отбора) часть особей в каждом поколении будет иметь выходящие за пределы сложившегося оптимума значения меристических признаков. Но под

\* Количество тычинок на первой жаберной дуге у молодежи определено у 12, у половозрелых – у 34 особей.

влиянием стабилизирующей формы естественного отбора менее адаптивные отклонения от оптимальных значений элиминируются. По нашему мнению, установленное нами возрастное снижение размаха изменчивости коэффициентов вариации средних значений меристических признаков у молоди и половозрелых особей густеры свидетельствует о действии стабилизирующей формы естественного отбора. А. С. Северцов [13] также считает, что постоянство числа чешуй в боковой линии у различных подвидов шемаи поддерживается стабилизирующим отбором. Так, у подвида шемаи *Chalcalburnus chalooides schischkovi*, обитающего в реках бассейна Черного моря от Кубани до Буга, в боковой линии насчитывается 61–68 чешуй, у подвида *Chalcalburnus chalooides danubicus*, обитающего в Дунае, – 52–72 чешуи [13].

### Заклучение

Анализ возрастной изменчивости пластических признаков показал, что с возрастом у густеры достоверно меняются все исследованные пластические признаки, но наиболее значительным изменениям в форме тела подвергаются относительная наибольшая высота тела (увеличивается), относительный диаметр глаз (уменьшается), относительный размер заглазничного расстояния (увеличивается) при  $P < 0,001$ .

Для молоди густеры *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) в нижнем течении р. Припяти (в пределах Беларуси) характерны следующие меристические признаки: D III 7–9 (в среднем  $8,0 \pm 0,06$ ); A III 19–24 (в среднем  $21,49 \pm 0,21$ ); I.I. – 43–50 (в среднем  $46,97 \pm 0,30$ ), количество тычинок на первой жаберной дуге – 13–17 (в среднем  $14,75 \pm 0,33$ ). У половозрелых особей густеры эти показатели составили: D III 8–9 (в среднем  $8,09 \pm 0,05$ ); A III 20–24 (в среднем  $21,79 \pm 0,19$ ); I.I. – 44–49 (в среднем  $46,57 \pm 0,20$ ); количество тычинок на первой жаберной дуге – 13–19 (в среднем  $14,73 \pm 0,19$ ).

В результате проведенных исследований не выявлено достоверных различий средних значений меристических признаков у молоди и половозрелых особей густеры в нижнем течении р. Припяти (в пределах Беларуси). Вместе с тем размах и коэффициенты изменчивости исследованных меристических признаков (число чешуй в I.I., количество ветвистых лучей в D и A) у молоди были выше, чем у особей старших возрастных групп. Полученные данные свидетельствуют в пользу гипотезы о большем фенетическом разнообразии особей младших возрастных групп рыб по сравнению с половозрелыми особями. На наш взгляд, установленное возрастное снижение размаха и коэффициентов изменчивости меристических признаков у густеры в нижнем течении р. Припяти объясняется действием стабилизирующей формы естественного отбора, отсекающей менее адаптивные варианты.

### СПИСОК ОСНОВНЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Kottelat, M. Handbook of European Freshwater Fishes / M. Kottelat, J. Freyhof. – Berlin, 2007. – 646 p.
2. Динамика структуры прибрежных сообществ молоди рыб рек Днепр и Припять (в пределах Беларуси) / И. А. Ермолаева [и др.] // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси : сб. науч. тр. / РУП «Институт рыбного хозяйства» ; под общ. ред. М. М. Радько. – Минск, 2010. – Вып. 26. – 276 с.
3. Фролова, А. А. Роль карповых рыб в экосистеме Старомайнского залива Куйбышевского водохранилища / А. А. Фролова, В. А. Михеев // XXX Люблинские чтения. Современные проблемы экологии и эволюции : сб. материалов Всероссийск. (с междунар. участием) науч. конф., Ульяновск, 30–31 марта, 2017 г. – Ульяновск, 2017. – С. 372–376.
4. Абрамчук, А. В. Морфобиологическая характеристика густеры *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) водоёмов бассейна Кубани / А. В. Абрамчук, Н. Г. Пашинова, Г. А. Москул // Водные биоресурсы и аквакультура юга России : материалы Всероссийск. науч.-практ. конф., приуроч. к 20-летию открытия в Кубанском гос. ун-те направления подготовки «Водные биоресурсы и аквакультура» / Кубанский гос. ун-т ; отв. ред. Г. А. Москул. – Краснодар, 2018. – С. 10–14.
5. Aurel, N. Ecological status of fish fauna in arms of the Danube delta (Danube Delta Biosphere Reserve, Romania) at the beginning of the third millennium / N. Aurel, Otel Vasile, Navodaru Ion // Acta zoologica bulgarica. – 2017. – 69 (3). – P. 349–360.
6. Жуков, П. И. Рыбы Беларуси / П. И. Жуков. – Минск : Наука и техника, 1965. – 415 с.
7. Пенязь, В. С. Биология рыб водоемов Белорусского Полесья / В. С. Пенязь, Т. М. Шевцова, Т. И. Нехаева. – Минск : Наука и техника, 1973. – 240 с.
8. Биологическая характеристика густеры *Blicca bjoerkna* верхней части волжского плеса Куйбышевского водохранилища / В. А. Кузнецов [и др.] // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17, № 6. – С. 23–27.

9. Лебедев, Н. А. Случай естественной гибридизации красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.) и густеры *Blicca bjoerkna* (L.) в нижнем течении р. Припять (в пределах Беларуси) / Н. А. Лебедев, Н. С. Науменко // Трансграничное сотрудничество в области экологической безопасности и охраны окружающей среды [Электронный ресурс] : VI междунар. науч.-практ. конф. (Гомель, 2–4 июня 2022 г.) : [материалы]. – Электрон. текст. дан. (объем 8,23 Mb). – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2022. – С. 162–166.

10. Влияние изменений уровня и температурного режимов водотоков Полесья в весенний период на воспроизводство фитофильных видов рыб / М. В. Плюта [и др.] // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси : сб. науч. тр. / РУП «Институт рыбного хозяйства». – Минск, 2010. – Вып. 26. – С. 215–227.

11. Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – М. : Пищевая промышленность, 1966. – 376 с.

12. 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.

13. Северцов, А. С. Теория эволюции : учеб. для академ. бакалавриата / А. С. Северцов. – 2-е изд., испр. и доп. – М. : Изд-во Юрайт, 2018. – 382 с.

Поступила в редакцию 15.08.2022

E-mail: lebedevna@inbox.ru

M. A. Lebedzeu

#### AGE VARIABILITY OF MERISTIC AND PLASTIC FEATURES OF BLICCA BJOERKNA (LINNAEUS, 1758) IN THE LOWER RIVER PRIPYAT (WITH BELARUS)

Meristic and plastic features were determined in juveniles and mature individuals of *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) in the lower reaches of the river Pripyat (within Belarus). There were no significant differences in the average values of meristic traits in juveniles and mature individuals of the white bream. At the same time, the coefficients of variability of meristic characters (the number of scales in I.I., the number of branched rays in D and A) in juveniles were higher than in individuals of older age groups. The obtained data on the age-related variability of the meristic traits of the white bream confirm the hypothesis of a higher degree of phenetic diversity in individuals of younger age groups compared to mature individuals in the same fish population. The most significant changes in the shape of the body undergo the largest relative height of the body (increases), the relative diameter of the eye (decreases), and the relative size of the postorbital distance (increases) at  $P < 0,001$  out of the plastic features in white bream during ontogenesis

Keywords: *Blicca bjoerkna*, meristic and plastic characters, the Pripyat river, stabilizing selection.