

УДК 597.575. 639

Эволюционные аспекты рыбохозяйственных исследований*M.B. Мина*

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (г. Москва)
e-mail: mvmina@bk.ru

В настоящем сообщении оценивается соответствие определения эволюционного изменения, используемого исследователями «эволюции рыб, индуцированной промыслом», определениям, принятым в эволюционной биологии. Описаны подходы, используемые в исследованиях изменений параметров популяций рыб под воздействием промысла и результаты этих исследований. Отмечается необходимость изучения большего числа морфологических, экологических и этологических признаков, степени обратимости их изменений, а также величины генетических изменений, происходящих под влиянием промысла.

Ключевые слова: эволюция, индуцированная промыслом; обратимость эволюционных изменений; Дарвинский долг; неестественный отбор.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время и в обозримом будущем основными факторами, определяющими состояние популяций рыб, есть и будут промысел и изменения условий обитания, вызванные деятельностью человека. Чтобы прогнозировать будущие изменения, надо оценить изменения, произошедшие от начала действия антропогенных факторов до настоящего времени. Такой прогноз, безусловно, важен для разработки научных обоснований рационального использования и охраны популяций.

Выживание популяции, подвергшейся антропогенному воздействию, может быть со- пряжено с изменением частот фенотипов, ранее присутствовавших в популяции, или с появлением в популяции фенотипов, ранее отсутствовавших, то есть с расширением спектра фенотипов. Возникает вопрос: все ли изменения можно считать эволюционными?

Общепризнанного определения термина «эволюция» не существует. В хрестоматийном понимании это — «преобразования формы и образа жизни организмов, в результате чего потомки приобретают черты, отличающие их от предков» [Zimmermann, 1953 — цит. по Rieger et al., 1976]. Это определение сформулировано до того, как в практику исследований вошли генетические методы, и имеет в виду изменения признаков организмов, а не параметров популяции. Фактически эволюционными признаются только изменения за счёт расширения спектра фенотипов, причём основное внимание обращалось на изменения морфологических признаков [Мина, 1986]. В книге «Эволюция», написанной Добржанским, Айалой, Стеббинсом и Валентайном [Dobzhansky et al., 1977], дано иное, «генетическое», определение: «Эволюция есть серия частичных или полных необратимых трансформаций генного

состава популяций, основанных главным образом на изменённых отношениях с их окружающей средой» [Dobzhansky et al., 1977. Р. 8]. Приверженцы эпигенетической теории эволюции предлагают ещё одно определение: «... изменение фенотипа, сопряжённое с изменением частот генов, но не изменение частот генов само по себе» [West-Eberhard, 2003. Р. 28]. Ни в одном из приведённых определений не оговаривается то очевидное обстоятельство, что эволюционным изменением следует считать только такое, которое не уменьшает вероятность сохранения популяции в существующих условиях.

Ниже сделана попытка выяснить, какое отношение имеет эволюция к проблемам рыбохозяйственных исследований.

Эволюция рыб, индуцированная промыслом

В десятках публикаций обсуждается «эволюция рыб, индуцированная промыслом» (fisheries induced evolution, FIE) [Kuparinen, Merilä, 2007; Hutchings, Fraser, 2008; Allendorf, Hard, 2009; Heino, Dieckmann, 2009; Belgrano, Fowler, 2013]. Предметом рассмотрения объявляется «эволюционный ответ» (evolutionary response), определяемый как «ответ на отбор, имеющий генетическую основу и выражющийся в изменении среднего значения признака, то есть изменение в генетическом составе популяции» [Kuparinen, Merilä, 2007. Р. 652]. Опять-таки не оговаривается, что эволюционным изменением считается только такое, которое как минимум не уменьшает вероятность сохранения популяции в существующих условиях. Вряд ли кто-либо предложит рассматривать как эволюционное изменение увеличение частоты уродств, имеющих генетическую основу. Исследователи эволюции рыб, индуцированной промыслом, не разделяют выживание за счёт изменения частот и за счёт расширения спектра фенотипов.

В целом понимание термина «эволюция» в работах, посвящённых эволюции рыб, индуцированной промыслом, более соответствует «эпигенетическому» определению, чем «генетическому», поскольку фиксируются происходящие под воздействием промысла изменения фенотипического состава популяций, в частно-

сти увеличение доли рано созревающих особей, уменьшение предельных размера и возраста, а также изменения в поведении особей [Biro, Post, 2008; Uusi-Heikkila et al., 2008; Olsen et al., 2012; Biro, Sampson, 2015] и в их морфологии [Hamon et al., 2000].

Для определения генетического компонента изменений используют оценки наследуемости [van Wijk et al., 2013], а для разделения генетического и паратипического компонентов изменений возраста полового созревания часто применяют «вероятностные нормы реакции созревания» (PMRNs, probabilistic maturation reaction norms) [Heino et al., 2002; Dieckmann, Heino, 2007], хотя в ряде работ отмечаются недостатки этого подхода [Kraak, 2007; Kuparinen, Merilä, 2007; Law, 2007].

Современные исследования эволюции рыб, индуцированной промыслом, во многом повторяют проводившиеся в XX в. [Никольский, 1974] с той разницей, что тогда изменения параметров популяций под действием промысла не рассматривали как эволюционные, и вопрос о соотношении генетического и паратипического компонентов не ставился.

Заметим, что, несмотря на обилие примеров изменения фенотипического состава популяций под действием промысла, Хатчингс и Фрейзер [Hutchings, Fraser, 2008] признавали, что нет неоспоримых эмпирических свидетельств проходящих при этом генетических изменений, и со времени опубликования их работы таких свидетельств не появилось.

Соотношение эволюции, индуцированной промыслом, и эволюции в естественных условиях

Можно ли считать изменения состава популяций под влиянием промысла эволюционными — вопрос спорный, однако спор в данном случае заведомо непродуктивен. Надо просто понимать, в чём сходны и в чём различны причины и следствия эволюции в естественных условиях и эволюции, индуцированной промыслом. В обоих случаях изменения параметров популяции происходят под действием отбора, однако отбор в популяции, испытывающей влияние промысла, существенно отличается от естественного. Аллендорф и Хард [Allendorf, Hard, 2009] называют его «неестественным»

(unnatural selection), поскольку он удаляет из популяции особей, имевших селективное преимущество в естественных условиях, то есть до того, как популяция стала испытывать воздействие промысла. Векторы естественного и неестественного отборов противоправлены, и возникает то, что называют «перетягиванием каната» (tug-of-war) [Edeline et al., 2007; Coltman, 2008], причём неестественный отбор оказывается в большинстве случаев значительно сильнее естественного [Law, 2000; Hutchings, Fraser, 2008]. Речь при этом идёт об отборе по размерам особей и сопряжённым с размерами признакам. Другой пример противоправленности векторов отбора — высокотелость и развитие вооружения (шипов и колючек), снижающие подверженность особей воздействию хищников, но увеличивающие вероятность изъятия объчеивающими орудиями лова [Марти, 1961; Никольский, 1974].

Неестественный отбор, порождаемый промыслом, может приводить и, очевидно, приводит к развитию у особей наследуемых свойств, способствующих уменьшению вероятности их вылова. Распространение в популяции генов, определяющих эти свойства, должно вести к уменьшению эффективности промысла, и ожидаемым ответом будет совершенствование орудий лова, так что снова возникнет «перетягивание каната».

Устранение или ослабление противоестественного отбора в результате уменьшения интенсивности или прекращения промысла должно иметь следствием преобладание естественного отбора и восстановление ситуации, существовавшей до начала промысла. Таким путём возмещается так называемый «Дарвинский долг» (Darwinian debt), причём возврат к естественному состоянию требует значительно больше времени, чем предшествовавшее изменение этого состояния [Pandolfi, 2009]. В одних случаях возврат происходит. В качестве примера приводят результаты многолетнего слежения за популяцией щуки *Esox lucius* озера Виндермир [Edeline et al., 2007; Carlson et al., 2007; Coltman, 2008]. В других случаях возврата к исходному положению не наблюдается. Примером служит треска *Gadus morhua* северо-западной Атлантики [Куараниен, Merilä, 2007].

Таким образом, если «генетическое» определение [Dobzhansky et al., 1977] признает эволюционным только необратимое генетическое изменение, то исследователями эволюции, индуцированной промыслом, это ограничение не принимается. Рассмотрев многочисленные публикации, Хатчингс и Фрейзер [Hutchings, Fraser, 2008] пришли к заключению, что вероятность возврата к исходным состояниям признаков фенотипа после прекращения отбора, вызванного промыслом, скорее всего, в большинстве случаев невелика. Кроме того, не ясно, вернётся ли популяция в исходное состояние или перейдёт в состояние, отличное от исходного.

Обратимые изменения фенотипических параметров популяции наблюдаются и в природных условиях. Например, они чрезвычайно чётко выражены у алтайских османов рода *Oreoleuciscus* [Дгебуадзе, 2010]. В водоёмах Долины Озёр в Монголии обитают две формы алтайских османов: карликовая, питающаяся беспозвоночными и растениями, и крупная (хищники-канибалы). Вследствие циклических климатических изменений, некоторые озёра пересыхают в «сухой» период (длительностью 3–5 лет) и заполняются во «влажный» (10–30 лет). Кроме того, выделяется переходный период (2–4 года). Когда озёра заполнены, в них встречаются обе формы османов, в «сухой» же период сохраняются только популяции карликов в реках, питающих озёра. Крупная форма в заполненных озёрах возникает из мелкой, в результате перехода части особей на питание особями мелкой. В какой мере эти циклические изменения параметров фенотипа обусловлены генетически — неизвестно, но ясно, что столь необычный тип динамики популяционных параметров возник в результате длительной эволюции в специфических условиях региона. Отбор, неестественный для большинства рыб, для алтайских османов стал естественным.

В этом ещё одно существенное различие между эволюцией рыб в естественных условиях и эволюцией рыб, индуцированной промыслом: в первом случае речь идёт об изменениях, происходивших на протяжении десятков и сотен тысяч лет, а во втором — десятилетий, максимум — столетий. На временных интервалах, характерных для эволюции популяций

в естественных условиях, генетическое разнообразие увеличивается за счёт как комбинативной, так и мутационной изменчивости, тогда как на временных интервалах, характерных для эволюции рыб, индуцированной промыслом, не только крайне мал вклад мутационной изменчивости, но и вклад комбинативной изменчивости меньше, а кроме того, чем меньше временной интервал, тем меньше вероятность пополнения генофонда в результате межпопуляционных контактов.

Подобием успешного восстановления популяции после прекращения промысла является возникновение новых популяций от немногих особей-основателей. Примером могут служить популяции, возникшие от нескольких особей ротана *Percottus glenii* из популяции в бассейне Амура, интродуцированных в водоёмы европейской части России [Golubtsov et al., 1992].

Особого рассмотрения требует ситуация, когда воздействие промысла на популяцию сочетается с притоком генов, возникающим вследствие скрещивания особей этой популяции с особями из других популяций, в частности с особями из рыбоводных хозяйств. В такой ситуации имеет место «fisheries- and farming-induced evolution» [Hutchings, Fraser, 2008], что можно перевести как «эволюция, индуцированная промыслом и рыбоводством». В данном случае нет сомнений, что популяция подвергается генетическим изменениям. Наиболее вероятным следствием такого скрещивания считается аутбредная депрессия, пагубная для популяции. Вместе с тем многое зависит от соотношения численности «диких» особей и пришельцев. Если численность первых мала и популяция испытывает инбредную депрессию, то ограниченный приток чужеродных генов может оказаться благотворным, произойдет так называемое «генетическое спасение» (genetic rescue) [Hedrick et al., 2011].

Моделирование эволюции рыб, индуцированной промыслом, в экспериментах и проблема экстраполяции результатов

Попытки моделировать промысел в условиях эксперимента с целью оценить проявления эволюции рыб, индуцированной промыслом, вызывают неоднозначное отношение.

Например, Коновер с соавторами [Conover et al., 2009] в своих опытах в течение пяти поколений подвергали отбору по массе потомков групп особей *Menidia menidia*, оставляя в одних линиях крупных, а в других — мелких особей. В результате первые превзошли вторых по массе в два раза. Затем в течение пяти поколений отбор не производили, вследствие чего потомки «мелкой» линии приблизились к особям линии, не подвергавшейся отбору, что рассматривали как свидетельство обратимости вызванных отбором эволюционных изменений. Признавая ценность полученных результатов, Браун с соавторами [Brown et al., 2008] отмечали, что в этом эксперименте сила отбора была нереалистично велика и при реалистичных значениях эффект отбора сказался бы не столь быстро. Более существенно то, что, как признавали Коновер и Бауманн [Conover, Baumann, 2009], трудно сказать, в какой мере результаты, полученные на модельных объектах (обычно — короткоцикловых рыбах) и в упрощённых условиях среды, можно относить к другим видам в естественных условиях. В частности, если исследования одной популяции, много лет находившейся под воздействием промысла, выявили определённые изменения её параметров, можем ли мы прогнозировать, что другая популяция, попав под воздействие промысла, претерпит те же изменения?

Здесь мы сталкиваемся с общей для микроэволюционных исследований проблемой определения области экстраполяции результатов исследования модельного объекта [Мина, 2015].

ПРОЦЕССУАЛЬНЫЕ РЕКОНСТРУКЦИИ

Поскольку нас интересует процесс изменений параметров популяции под действием промысла, задача состоит в том, чтобы выстроить наблюдаемые ситуации в «горизонтальную последовательность», т.е в ряд, имитирующий временную последовательность стадий этого процесса, использовать «принцип процессуальных реконструкций», как его называл Мейен [1984]. Применение этого принципа в исследованиях микроэволюции рыб рассмотрено в книге Мины [1986].

Объекты, слагающие горизонтальную последовательность, должны быть сходны по

существенным свойствам, а определить, какие свойства являются существенными, можно лишь по результатам исследований, которые, как правило, отсутствуют. Приходится определять множество сравнимых объектов на основании их филетической близости и сходства популяционной структуры.

Очевидно, что оснований для включения популяций или популяционных систем в единую горизонтальную последовательность, тем больше, чем более были сходны их параметры до начала промысла, условия их обитания и режим промысла. Уверенность в том, что параметры популяций были сходны, может основываться на том, что они филетически близки и относятся к некоторой группе, обособленной по параметрам структуры, пусть даже не коррелированным непосредственно с существенными для нашего исследования признаками.

Примером могут служить популяционные системы (флоки, «пучки») представителей подсемейства *Barbinae*. Флок азиатских усачей, существовавший в оз. Ланао на острове Минданао (Филиппины) и флок крупных африканских усачей, всё ещё существующий в оз. Тана (Эфиопия), — это комплексы симпатрических форм, в разной мере различающихся по морфологическим признакам и, вероятно, по степени репродуктивной изоляции. В обоих случаях флок — это комплекс специализированных и генерализованных форм. Специализированные формы усачей в оз. Ланао вымерли до того, как были изучены их репродуктивные отношения и экология. Усачи оз. Тана изучены лучше, но при отсутствии сведений об усачах оз. Ланао это не имеет значения. Можно лишь утверждать, что два флока в естественном состоянии были сходны по фенетической структуре.

Флок в оз. Ланао исчез в середине XX в. вследствие совокупного действия антропогенных факторов, в первую очередь промысла [Cornfield, Karpenter, 1984], остались лишь генерализованные формы. Флок в оз. Тана сохранился в состоянии, близком к естественному, до 90-х гг. XX в., когда резко увеличилась интенсивность промысла и стали использоваться моторные лодки и ставные сети из моноволокна. В 1995 г. Нагелькерке с соавторами [Nagelkerke et al., 1995] предупре-

ждали, что танский флок может разделить судьбу флоков из оз. Ланао, если не будут приняты действенные меры по его охране. Такие меры принятые не были, и танский флок, судя по имеющимся данным, находится под угрозой исчезновения [Anteneh et al., 2012], причём, как и в оз. Ланао, исчезают специализированные формы.

Выделение множества объектов (популяций), сопоставимых по параметрам, определяющим их реакцию на антропогенные воздействия, — трудная задача, решение которой требует объединения усилий многих исследователей. Пока эта задача не решена, существует риск распространения результатов изучения одних популяций на другие, с ними не сравнимые, а при проведении процессуальных реконструкций — включения таких несравнимых популяций в горизонтальную последовательность. При этом опасность состоит не только в том, что могут быть сделаны неверные выводы, но и в том, что исследователи, полагая задачу решённой, потеряют к ней интерес.

ПЕРСПЕКТИВЫ ЭВОЛЮЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ, ПОДВЕРГАЮЩИХСЯ ВОЗДЕЙСТВИЮ ПРОМЫСЛА

Надо согласиться с Хатчингсом и Фрейзером [Hutchings, Fraser, 2008], что последствия антропогенной эволюции трудно предсказать, поскольку величина генетических изменений вследствие промысла и влияния рыбоводства в разных случаях весьма различна. Возможны три варианта: (1) на заданном временном интервале популяция вымрет; (2) популяция сохранится, но её фенотипический состав и численность изменятся, причём изменения могут быть проявлением или паратипической изменчивости (фенотипической пластичности), или отражать генетические изменения; (3) популяция сохранится в неизмененном состоянии. Третий вариант представляется крайне маловероятным, хотя, в принципе, может реализоваться в регионе, где воздействие промысла незначительно и популяция, обитающая в этом регионе, изолирована от популяций из других регионов.

О высокой вероятности первого варианта свидетельствует исчезновение за последние

100 лет множества популяций (усачей оз. Лано, севанских форелей и др.), а также нахождение ещё большего числа популяций на грани исчезновения.

Лоу [Law, 2007] полагал, что эволюционные изменения популяций рыб, вызванные промыслом, становятся заметны по прошествии десятилетий. Очевидно, что длительность временного интервала проявления зависит от величины генетической изменчивости и фенотипической пластичности, а также от структуры популяции и её положения в экосистеме. Если изменения, произошедшие под воздействием промысла, необратимы, то перспективы дальнейшей эволюции популяции зависят от того, насколько изменилась её экология, заняла ли она экологическую нишу, отличную от экологической ниши предковой популяции. Если изменения параметров популяции, вызванные промыслом, приводят к изменениям её экологии (питания, подверженности влиянию хищников и т.д.), то есть основания предполагать, что на эволюционно значимом временном интервале, измеряемом временем жизни сотен поколений, популяция претерпит изменения ряда признаков, в том числе морфологических, сопоставимые по величине с теми, что считаются межвидовыми. В литературе таких примеров найти не удается, что объяснимо, поскольку ни одна популяция, подвергавшаяся воздействию промысла, не наблюдалась на протяжении столь длительных временных интервалов.

Нужно также заметить, что воздействие промысла может сказываться на параметрах не популяции, непосредственно испытывающей это воздействие, а на популяциях её жертв, хищников или конкурентов [Никольский, 1974].

Самым важным результатом изучения эволюции рыб, индуцированной промыслом, представляется обоснование взгляда на эксплуатируемую популяцию как на множество особей, различающихся не только по размерам, но и по многим параметрам, определяющим их выживание и воспроизведение, в связи с чем воздействие промысла на популяцию нельзя характеризовать исключительно изменениями её численности и размерного состава.

В настоящее время в исследованиях эволюции рыб, индуцированной промыслом, популяции рассматриваются как некие обособленные совокупности, в отрыве от естественной среды обитания. Более глубокое понимание эволюционных последствий воздействия промысла, а также иных антропогенных факторов на популяцию может быть достигнуто только в результате проведения разносторонних исследований большого числа объектов, причём по ряду причин желательно участие в этих исследованиях тех, кто разрабатывает научные основания рационального использования и охраны популяций рыб. При их участии могут быть собраны данные по многим популяциям. Кроме того, исследуя промысловые уловы, анализируют выборки значительно большей численности, чем при проведении чисто научных исследований, и потому есть возможность обнаружить в их составе редкие фенотипические варианты, перспективные в плане дальнейшей эволюции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я признателен Г.А. Клевезаль за конструктивные замечания по тексту рукописи. В статье использованы данные, полученные в процессе исследований, выполняемых при финансовой поддержке РФФИ, проект 14-04-00022.

ЛИТЕРАТУРА

- Дгебуадзе Ю.Ю. 2010. Оценки возраста и роста в популяционных исследованиях рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 201–216.
- Марти Ю.Ю. 1961. Миграции и проблема обеспеченности пищей морских рыб // Труды совещания по динамике численности рыб. М.: Изд-во АН СССР. С. 78–81.
- Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука. С. 7–32.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука. 207 с.
- Мина М.В. 2015. Требования к модельному объекту в микроэволюционных исследованиях // Журнал общей биологии. Т. 76. С. 260–265.

- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая промышленность. 447 с.
- Allendorf F.W., Hard J.J. 2009. Human-Induced Evolution Caused by Unnatural Selection through Harvest of Wild Animals // PNAS. V. 106. Suppl. 1. P. 9987–9994.
- Anteneh W., Getahun A., Dejen E. et al. 2012. Spawning Migrations of the Endemic *Labeobarbus* (Cyprinidae, Teleostei) Species of Lake Tana, Ethiopia: status and Threats // J. Fish Biology. V. 81. P. 750–765.
- Belgrano A., Fauler Ch. 2013. How Fisheries Affect Evolution // Science. V. 342. P. 1176.
- Biro P.A., Post J.R. 2008. Rapid Depletion of Genotypes with fast Growth and Bold Personality Traits from Harvested Fish Populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 105. P. 2919–2922.
- Biro P.A., Sampson P. 2015. Fishing Directly Selects on Growth Rate via Behaviour: Implications of Growth-Selection that is Independent of Size // Proc. Biol. Sci. B. V. 282. Paper № 20142283.
- Brown C.J., Hobday A.J., Ziegler P.E., Welsford D.C. 2008. Darwinian Fisheries Science Needs to Consider Realistic Fishing Pressures over Evolutionary Time Scales // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 369. P. 257–266.
- Carlson S.M., Edeline E., Vøllestad E. et al. 2007. Four Decades of Opposing Natural and Human-Induced Artificial Selection Acting on Windermere Pike (*Esox lucius*) // Ecol. Lett. V. 10. P. 512–521.
- Coltman D.W. 2008. Evolutionary Rebound from Selective Harvesting // TREE. V. 23. № 3. P. 117–118.
- Conover D.O., Baumann H. 2009. The Role of Experiments in Understanding Fishery-Induced Evolution // Evolutionary Applications. V. 2. P. 276–290.
- Conover D.O., Munch S.B., Arnott S.A. 2009. Reversal Of Evolutionary Downsizing Caused By Selective Harvest Of Large Fish // Proc. Biol. Sci. V. 276 (1664). P. 2015–2020.
- Dieckmann U., Heino M. 2007. Probabilistic Maturation Reaction Norms: Their History, Strengths, and Limitations // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 335. P. 253–269.
- Dobzhansky Th., Ayala F.J., Stebbins G.L., Valentine J.W. 1977. Evolution. San Francisco: Freeman. 572 p.
- Edeline E., Stephanie M., Carlson S.M., Leif C., Stigeet L.C. et al. 2007. Trait Changes in a Harvested Population are Driven by a Dynamic Tug-of-War between Natural and Harvest Selection // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 104. P. 15799–15804.
- Golubtsov A.S., Ilyin I.I., Mina M.V. 1992. Polymorphism at Two Enzyme Loci (Sod and Odh) in Populations of the Amur Sleeper, *Percottus glenii* (Pisces, Eleotridae) from Native Range and the Colonized Area: The Effect of Introduction on Genetic Variation // Z. Zool. Syst. Evolut. Forsh. B. 31. S. 269–279.
- Hamon T.R., Foote C.J., Hilborn R., Rogers D.E. 2000. Selection on Morphology of Spawning Wild Sockeye Salmon by a Gill-Net Fishery // Trans. Am. Fish. Soc. V. 129. P. 1300–1315.
- Hedrick P.W., Adams J.R., Vucetich J.A. 2011. Reevaluating and Broadening the Definition of Genetic Rescue // Conservation Biology. V. 25. № 6. P. 1069–1070.
- Heino M., Dieckmann U., Godø O.R. 2002. Measuring Probabilistic Reaction Norms for Age and Size at Maturation // Evolution. V. 56. P. 669–678.
- Hutchings J.A., Fraser D.J. 2008. The Nature Of Fisheries- And Farming-Induced Evolution // Mol. Ecol. V. 17 (1). P. 294–313.
- Kornfield I.L., Carpenter K.E. 1984. Cyprinids of Lake Lanao, Philippines: Taxonomic Validity, Evolutionary Rates and Speciation Scenarios // Evolution of Fish Species Flocks / Eds. A.A. Echelle, I.L. Kornfield. Orono: Univ. Maine Press. P. 69–84.
- Kraak S.B.M. 2007. Does the Probabilistic Maturation Reaction Norm Approach Disentangle Phenotypic Plasticity from Genetic Change? // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 335. P. 295–300.
- Kuparinen A., Merila J. 2007. Detecting and Managing Fisheries Induced Evolution // Trends Ecol. Evol. V. 22. P. 652–659.
- Law R. 2000. Fishing, Selection and Phenotypic Evolution // ICES J. Mar. Sci. V. 57. P. 659–668.
- Law R. 2007. Fisheries-Induced Evolution: Present Status and Future Directions // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 335. P. 271–277.
- Nagelkerke L.A.J., Mina M.V., Wudneh T. et al. 1995. In Lake Tana, a Unique Fish Fauna Needs Protection // BioScience. V. 45. P. 772–775.
- Olsen E.M., Michelle R., Heupel M.R. et al. 2012. Harvest Selection on Atlantic Cod Behavioral Traits: Implications for Spatial Management // Ecol Evol. V. 2 (7). P. 1549–1562.
- Pandolfi J.M. 2009. Evolutionary Impacts of Fishing: Overfishing's «Darwinian debt» // F1000 Biology Reports 1:43. DOI: 10.3410B1–43/B1–43.
- Riger R., Mikhaelis A., Green M.M. 1976. Glossary of Genetics and Cytogenetics: Classical and Molecular. Heidelberg — New York: Springer-Verlag. 647 p.
- Usu-Heikkilä S., Wolter C., Kleföth T., Arlinghaus R. 2008. A Behavioral Perspective on Fishing-Induced

- Evolution // Trends in Ecology and Evolution. V. 23. P. 419–421.
- West-Eberhard M.J. 2003. Developmental Plasticity and Evolution. New York: Oxford Univ. Press. 794 p.
- Van Wijk S.J., Taylor M.I., Creer S. et al. 2013. Experimental Harvesting of Fish Populations Drives Genetically-Based Shifts in Body Size and Maturation // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 11 (4). P. 181–187.

Evolutionary Aspects of Fisheries Science

M.V. Mina

N.K. Koltsov Institute of Developmental Biology, RAS

At the present time fishery is the most important factor determining changes in dynamics and structure of many fish populations, and there are good reasons to believe that these changes can be evolutionary significant. In the given paper, correspondence between the definition of evolutionary change used by scientists engaged in studying «fisheries induced evolution» and definitions of evolution accepted in evolutionary biology is considered. In the studies of «fisheries induced evolution» researchers investigate «evolutionary response», defined as a response to selection caused by fishery that has genetic basis and is expressed in a change in the mean value of a character that is in a change of genetic composition of the population. At the same time, it is not stipulated that the change is considered as «evolutionary» only if it does not, at least, decrease probability of survival of the population in the given conditions. Approaches to studying changes of parameters of fish populations influenced by fisheries and results of these studies are described. Necessity of consideration of multitude of morphological, ecological, and ethological characters, reversibility of their transformations, and genetic changes induced by fisheries is emphasized. An important result of studying fisheries induced evolution is the substantiation of considering an exploited population as an aggregate of individuals differing not only in size but in many other parameters determining their survival and reproduction. This is why influence of fishery on the population can not be characterized only by changes in its size composition. At the present time, populations are considered in isolation from their environment. Deeper understanding of evolutionary consequences of influence of fishery and other anthropogenic factors on populations can be achieved only in the result of versatile investigations of many various objects. It is desirable that those who are engaged in developing scientific bases of rational exploitation and conservation of fish populations would participate in these investigations.

Key words: fisheries induced evolution, reversibility of evolutionary response, Darwinian debt, unnatural selection.