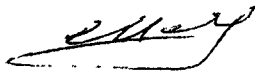


На правах рукописи



МАХОТКИН
Михаил Александрович

**ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ПИЛЕНГАСА
(*MUGIL SOIUY BAS*) АЗОВСКОГО МОРЯ ПО МОРФОМЕТРИЧЕСКИМ
ПРИЗНАКАМ И БЕЛКОВОМУ ПОЛИМОРФИЗМУ**

03.00.16. – экология
03.00.15. – генетика

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ростов-на-Дону
2006

Работа выполнена в Азовском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства (ФГУП АзНИИРХ) и Ростовском государственном университете

Научные руководители: доктор биологических наук, профессор
Гуськов Евгений Петрович
кандидат биологических наук, ст. научн. сотр.
Дехта Владимир Александрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Митрофанов Владимир Григорьевич
доктор биологических наук
Бакаева Елена Николаевна

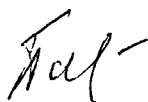
Ведущая организация: Кубанский государственный университет, г. Краснодар

Защита диссертации состоится 26 апреля 2006 г. в 16⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета К 212.208.07 при Ростовском государственном университете (344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая, 105, РГУ, ауд. 203, факс: (863) 264-52-55, e-mail: ecology@bio.rsu.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке РГУ (344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Пушкинская, 148).

Автореферат разослан 24 марта 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент

 О.Ф. Пелипенко

2006A
6524

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Принципы и способы адаптации популяций к изменяющейся среде обитания составляют фундаментальную проблему экологии и эволюции видов организмов. Поэтому изучение механизмов адаптации рыб к новым экологическим условиям при искусственном вселении является важной теоретической и прикладной задачей. Перспективным объектом для исследований такого рода является дальневосточный пиленгас *Mugil soioy* Bas. (*Liza haematoeila* Temminck & Shlegel), вселенный в Азовское море, который проявил уникальный адаптационный потенциал в новом ареале. Интродукция дальневосточного пиленгаса в Азовское море проводилась в 1978 - 1984 годах. Взрывной характер развития популяции пиленгаса вывел его на третье место по биомассе в море (после тюльки и судака). С 1992 года он был включен в число промысловых рыб бассейна, а с 1993 начался его промышленный лов.

Изучение морфолого-генетических механизмов формирования популяции пиленгаса в Азовском море позволяет уяснить некоторые теоретические аспекты адаптации при вселении видов в новые условия обитания. В прикладном аспекте это исследование будет способствовать оптимизации промысла пиленгаса в различных частях нового ареала. Изучение особенностей адаптации субпопуляций пиленгаса в широком диапазоне солености Азовского моря даст возможность учитывать их при подборе молоди для эффективного искусственного выращивания в прудах.

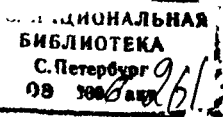
До последнего времени работы по экологическим аспектам генетического полиморфизма и морфологической изменчивости азовской популяции пиленгаса в отечественной и зарубежной литературе отсутствовали.

Цель и задачи исследований. Основная цель работы – изучить структуру популяции пиленгаса в экологических условиях нового ареала (Азовского моря) с помощью методов системного морфометрического анализа и биохимической генетики.

Для ее достижения были сформулированы следующие задачи:

- дать характеристику изменчивости азовской популяции пиленгаса по морфометрическим признакам;
- изучить структуру популяции пиленгаса по морфометрическим индексам и ее пространственно-временную изменчивость в связи с фактором солености;
- провести поиск полиморфных белковых систем для эколого-генетического мониторинга и характеристики генетической изменчивости популяции пиленгаса;
- изучить изменчивость популяции пиленгаса по полиморфным белковым системам и ее связь с фактором солености;
- провести сравнительный анализ генетической структуры дальневосточной и азовской популяций пиленгаса;
- дать характеристику процесса адаптивной радиации пиленгаса в Азовском море в современный период.

Научная новизна исследований. Впервые изучена внутрипопуляционная структура пиленгаса в Азовском бассейне. Предложена схема морфометрического описания пиленгаса, отвечающая задачам эколого-генетического исследования популяций. Выделены молекулярные маркеры внутрипопуляционной изменчивости. Определены различия генетических характеристик пиленгаса из исходного ареала и



ареала вселения. Установлено значение фактора солености в формировании его внутрипопуляционной структуры в изучаемом ареале (Азовском море).

Практическое значение полученных результатов. Предложен комплекс морфометрических промеров пиленгаса и выявлены молекулярные маркеры для выделения внутрипопуляционных групп в целях эколого-генетического мониторинга его промысловых стад и отбора в природе молоди для искусственного разведения.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на симпозиуме "Экологические и функциональные основы адаптации гидробионтов" (Санкт-Петербург, 2000); VIII съезде гидробиологического общества РАН (Калининград, 2001); на международной научной конференции "Проблемы сохранения экосистем и рационального использования биоресурсов Азово-Черноморского бассейна" (Ростов-на-Дону, 2001); на всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича (Мурманск, 2002); на международной конференции "Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны" (Ростов-на-Дону, 2003); на международной конференции "Проблемы естественного и искусственного воспроизводства рыб в морских и пресноводных водоемах" (Ростов-на-Дону, 2004); на методическом совете НИИ биологии РГУ; на международной конференции по современным проблемам физиологии и биохимии водных организмов (Петрозаводск, 2004).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 работ.

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 139 страницах машинописного текста, содержит 30 таблиц и 29 рисунков и состоит из введения, обзора литературы (гл. 1), материалов и методов исследования (гл. 2), результатов исследований и их обсуждения (гл. 3-6), выводов, практических рекомендаций. Список цитируемой литературы включает 189 наименований, в том числе 50 работ на иностранных языках.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Соленость среды является важным экологическим фактором изменчивости пиленгаса по комплексу морфологических признаков.
2. Уровень генетической дифференциации пиленгаса в Азовском море выше, чем в исходной дальневосточной популяции. Соленость может иметь существенное значение как фактор адаптивной дифференциации пиленгаса в новом ареале.
3. Число выявленных аллелей в популяции пиленгаса Азовского моря снижено по сравнению с дальневосточной. Основной причиной этого является ограниченное число основателей, положивших начало популяции в новом ареале.
4. В азовской популяции пиленгаса происходит процесс формирования внутрипопуляционной структуры как адаптации вида к широкому спектру солености в новом для него ареале за счет процессов селективной миграции и отбора.

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Глава 1. БИОЛОГИЯ ПИЛЕНГАСА И ПРИНЦИПЫ АНАЛИЗА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ РЫБ

1.1. Биологическая характеристика пиленгаса

Проведено обобщение имеющихся в литературе сведений о биологии и экологии пиленгаса. Проанализированы особенности его питания, размножения, мигра-

ций, зимовки, взаимоотношения с гидробионтами Азовского и Черного морей. Рассмотрено влияние на биологию пиленгаса основных абиотических и биотических факторов, в том числе солености, температуры, газового режима.

1.2. Предпосылки и история вселения пиленгаса в Азово-Черноморский бассейн

Приведены сведения об основных предпосылках и этапах интродукции пиленгаса из дальневосточного региона в водоемы бассейна Азовского и Черного морей. Изложены данные об эффективности искусственного и естественного размножения вида в новом ареале, о различиях в темпе роста и развития рыб в исходном и новом ареалах.

1.3. Факторы, определяющие генетическую гетерогенность популяций

На литературных примерах проанализированы основные экологические факторы генетической гетерогенности популяций и их значение в дифференциации популяций рыб и других водных организмов.

1.4. Принципы анализа гетерогенности популяций

Рассмотрено состояние вопроса о выявлении внутривидовой структуры рыбных стад и основные методические подходы в связи с экологическими особенностями водоемов. Особое внимание уделено материалам по изучению гетерогенности популяций рыб семейства кефалевых.

Глава 2. РАЙОН, СТРУКТУРА ИССЛЕДОВАНИЯ И ПРИМЕНЯЕМЫЕ МЕТОДЫ

Исследования проводились в период с 1999 по 2004 гг. в отделе генетико-биохимического мониторинга АзНИИРХ. Материалом для проведения исследований послужили выборки пиленгаса из различных местообитаний в пределах Азовского бассейна и прилегающей к Керченскому проливу акватории Черного моря (рис. 1). Основные материалы собирались в преднерестовые и нерестовые периоды. В исходных выборках пиленгас был представлен половозрелыми особями 3-х – 5-ти летнего возраста.

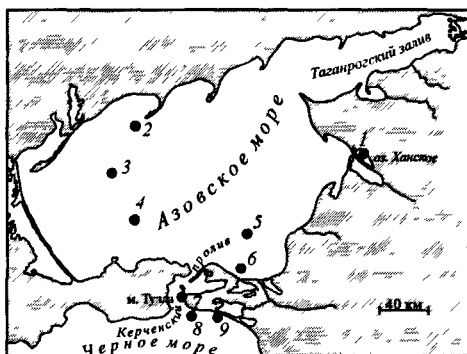


Рис 1 Схема районов изучения популяционной структуры пиленгаса
1. оз Ханское; 2 – 6. Азовское море; 7. Керченский пролив (м Тузла);
8-9. Черное море.

При проведении морфометрического анализа пиленгаса измеряли 22 пластических признака по общепринятой методике (Правдин, 1962). Все признаки были преобразованы в индексы, которые выражают величину каждого признака в процентах по отношению к длине рыбы или к длине головы для признаков головы. При исследовании различий между выборками использовали дискриминантный и кластерный анализы. Статистические расчеты проводили с использованием программ MS Excel и Statistica.

Для определения белкового полиморфизма у рыб отбирали пробы крови (по 2 мл), тканей печени и мышц (по 1 г). Пробы крови выдерживали в пробирках до свертывания и отделения сыворотки, после чего отбирали по 0,5 мл сыворотки крови. Приготовленные пробы сыворотки крови и тканей сразу же замораживали и хранили до анализа при температуре -28°C.

Для выявления белкового полиморфизма использовали методы электрофореза в блоках полиакриламидного и крахмального гелей. Анализ проводили в отделе генетико-биохимического мониторинга АзНИИРХ, а также в лаборатории популяционной генетики Института общей генетики РАН. Анализ проводили по следующей методике. Сыворотку крови использовали для электрофореза без дополнительной подготовки. Для экстракции белков из мышц и печени их пробы объемом 0,5 см³ предварительно гомогенизировали в равном объеме 40 % сахарозы. Гомогенаты центрифугировали 15 мин. при 7000 g, затем отбирали супернатант, который подвергали электрофорезу. Электрофоретический анализ ферментов проводили, используя несколько буферных систем (Peacock et al., 1965; Maupér, 1971; Ridgway et al., 1970; Aebersold et al., 1987). Для выявления разделенных зон белков применяли методы гистохимического окрашивания, широко используемые в генетике изоферментов (Корочкин и др., 1977; Ridgway et al., 1970; Aebersold et al., 1987) с небольшими модификациями.

Локусы обозначали в соответствии с рекомендациями по номенклатуре генов, кодирующих белки у рыб (Shaklee et al., 1990), аллели – в соответствии с электрофоретической подвижностью кодируемых ими аллозимов, принимая подвижность частного аллеля за 100.

Определяли следующие основные параметры: частоты генотипов и аллелей; наблюдаемую и ожидаемую из уравнения Харди-Вайнберга гетерозиготность по отдельным локусам; среднюю гетерозиготность по исследованным локусам; долю полиморфных локусов; дефицит гетерозигот; индекс генетического подобия Джеффриса-Матуситы; индексы генетического сходства и расстояния М. Нея (Nei, 1972); значимость различий частот аллелей и аллозимных генотипов между локальными местообитаниями с помощью теста χ^2 на гетерогенность (Workman, Niswander, 1970); *F*-статистика Райта; индекс разнообразия Шеннона; эффективное число аллелей. При анализе подразделенности популяции учитывали только полиморфные локусы. Использовали программы MS Excel, Popgen v. 1.31, Bottleneck v. 1.2.09.

Всего в ходе исследования было подвергнуто электрофоретическому анализу 1500 образцов тканей рыб. В полный морфометрический анализ было включено более 550 экз. рыб в возрасте 3 – 5 лет.

Глава 3. АНАЛИЗ МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПИЛЕНГАСА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОЛЕННОСТИ

3.1. Общая характеристика и выделение информативного комплекса морфометрических индексов пиленгаса

Комплексный морфометрический анализ популяции пиленгаса позволяет в значительной мере учитывать генетически обусловленную изменчивость полигенных признаков. Это предполагает общую характеристику морфометрических индексов, выделение наиболее информативного их комплекса и проведение сравнительного анализа изменчивости последнего в изучаемых выборках пиленгаса.

Задача определения информативного комплекса индексов (признаков, нормированных к длине рыбы) была решена с помощью пошагового дискриминантного анализа выборок рыб путем последовательного отбора 22 индексов с наибольшими значениями *F*-статистики и дискриминантных коэффициентов. Полученный набор индексов достаточен для отображения морфогенетических особенностей пиленгаса в различных экологических условиях обитания.

В таблице 1 показаны статистические характеристики шести наиболее информативных индексов, полученные в результате сопоставления трех выборок пиленгаса.

Таблица 1

Статистические характеристики наиболее значимых индексов, отобранных пошаговым дискриминантным анализом

Признак	Индексы	Статистика <i>F</i> -удаления	Значимость	Толерантность	Ламбда Уилкса
Длина заглазничного отдела	<i>po</i>	31,66	<0,001	0,837	0,178
Наибольшая высота тела	<i>gh</i>	20,81	<0,001	0,433	0,162
Длина головы	<i>ao</i>	10,60	<0,001	0,618	0,147
Высота 1-го спинного плавника	<i>tu</i>	8,40	<0,001	0,721	0,144
Наименьшая высота тела	<i>ik</i>	6,46	0,002	0,636	0,141
Длина хвостового стебля	<i>fd</i>	6,45	0,002	0,691	0,141

3.2. Анализ изменчивости морфометрических индексов пиленгаса в различных экологических условиях

Использование индексов позволило нам нивелировать влияние среды на размерные характеристики и сосредоточить внимание на изучении аллометрической изменчивости, то есть изменчивости относительных пропорций морфометрических признаков в зависимости от условий обитания. Представляется важным сравнение не только средних значений индексов, но и систем их корреляций, отражающих характер аллометрического роста в условиях различной солёности.

Анализ различий средних значений индексов в выборках по *t*-критерию (табл. 2) показал, что выборка из Азовского моря достоверно отличается от выборки из Керченского пролива только по индексу *po*, а от выборки из оз. Ханского – по всем индексам. Различия между Керченским проливом и оз. Ханским также высоко достоверны по всем индексам, за исключением *fd*.

Таблица 2

Средние значения морфометрических индексов пиленгаса

Выборки пиленгаса	Индексы*, %					
	<i>po</i>	<i>ao</i>	<i>gh</i>	<i>ik</i>	<i>fd</i>	<i>tu</i>
оз. Ханское	63,2 ± 0,2 <i>a</i>	23,5 ± 0,1 <i>a</i>	19,1 ± 0,1 <i>a</i>	9,5 ± 0,1 <i>a</i>	21,6 ± 0,1 <i>a</i>	12,4 ± 0,1 <i>a</i>
Азовское море	61,4 ± 0,2 <i>б</i>	22,5 ± 0,1 <i>б</i>	20,0 ± 0,2 <i>б</i>	9,8 ± 0,1 <i>б</i>	22,1 ± 0,1 <i>б</i>	11,5 ± 0,1 <i>б</i>
Керченский пролив	64,1 ± 0,2 <i>в</i>	22,6 ± 0,1 <i>б</i>	20,0 ± 0,3 <i>б</i>	9,7 ± 0,1 <i>б</i>	21,8 ± 0,1 <i>аб</i>	11,5 ± 0,1 <i>б</i>

*В столбцах достоверно различаются средние величины, в обозначение которых не входят одинаковые буквы

Более информативным показателем различий в характере индивидуального развития организмов в разных экологических условиях является корреляционная структура индексов, которая отражает тенденции аллометрического роста в пределах нормы реакции. На рисунке 2 приведена корреляционная структура морфометрических индексов в изучаемых выборках пиленгаса.

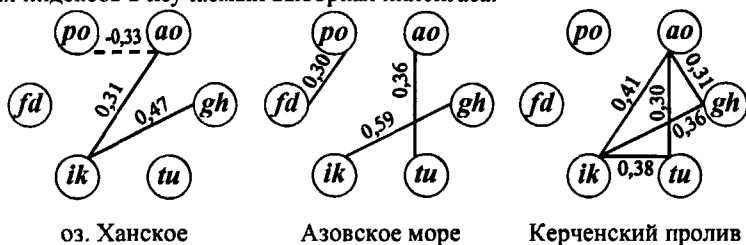


Рис 2 Корреляционная структура морфометрических индексов в изучаемых выборках пиленгаса. Сплошная линия – положительная связь, пунктирная – отрицательная. Приведены связи значимых коэффициентов

Анализ различий между выборками по многомерному комплексу индексов дал возможность оценить уровень различий между ними в целом. Дискриминантный анализ проводили по индексам, которые были выделены в качестве наиболее информативных. В результате получены две канонические дискриминантные функции (КДФ) следующего вида:

$$\text{КДФ}_1 = -0,265po - 1,046ao + 0,212gh + 0,842ik + 0,266fd - 0,395tu + 27,089$$

$$\text{КДФ}_2 = 0,556po - 0,519ao + 0,073gh + 0,261ik + 0,077fd - 0,267tu - 22,261$$

Первая функция описывает 71,9 % общей дисперсии, вторая – 28,1 %. Распределение выборок пиленгаса показано на рисунке 3. При этом выборки достаточно хорошо различимы. Лучшие результаты классификации отмечены для выборки из оз. Ханского (78 %). В среднем 74 % особей корректно классифицируются по принадлежности к своим выборкам.

Определенные пути ("каналы") развития, детерминируемые генотипом (Шмальгаузен, 1968) выражаются в конечном числе схем роста, различающихся по значениям признаков и системе их корреляций, что проявилось в полученных результатах. При этом нечеткость границ при классификации выборок может быть объяснена непрерывной изменчивостью индексов. Отсутствие изолирующих барьеров в пределах нового ареала, высокий миграционный потенциал пиленгаса и очень малый эволю-

ционный возраст его популяции (5-7 поколений) являются причинами - наблюдаемой степени дифференциации.

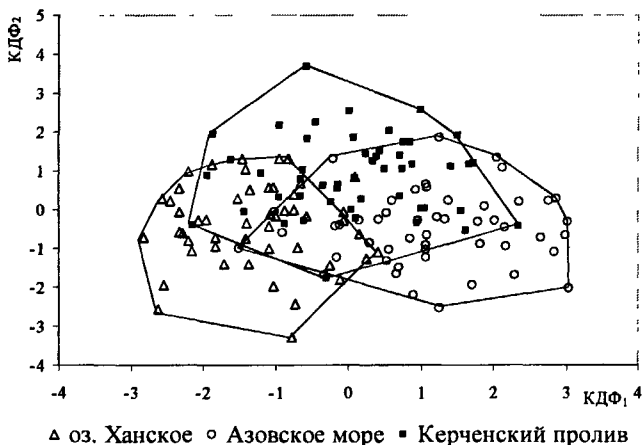


Рис 3 Распределение выборок планктона в пространстве двух дискриминантных функций

3.3. Анализ субпопуляционных групп по комплексу морфометрических признаков

То, что фенотипические признаки организованы в системно-функциональные комплексы, развитие которых строго канализируется генотипом, создает предпосылки для выделения групп организмов со сходно организованными фенотипическими структурами. В рамках такого подхода нами был применен системный анализ, включающий многомерные статистические процедуры.

Исходной посылкой при этом служило то, что адаптивная радиация планктона в Азовском море обеспечивается способностью к нересту в широких пределах солености. Следовательно, механизм такой адаптации может быть объяснен формированием структурных элементов популяции, предпочитающих различную соленость. Предполагается, что разнонаправленные компоненты, мигрирующие к большей или меньшей солености, имеют существенные различия. Исходные преднерестовые скопления в Азовском море состоят из гетерогенной смеси этих компонентов и занимают промежуточное положение. Это позволяет рассматривать их как основу для сравнения с другими группами рыб (обучающая выборка).

3.3.1. Выявление фенотипических структурных компонентов популяции и их анализ

Общая схема выявления фенотипических структурных компонентов (морфотипов) заключалась в том, чтобы методами кластерного анализа разделить изучаемые выборки на кластеры фенотипически сходных особей, а затем, используя кластер-

ную структуру преднерестовой группы рыб как обучающую, идентифицировать сходные, аналогичные им кластеры в других группах пиленгаса.

Задача определения оптимального числа кластеров была решена с помощью иерархической классификации выборок (метод Уорда) с последующей ее оценкой методом, использующим логику графика «каменистой осыпи» в факторном анализе. Было установлено оптимальное число кластеров, равное трем. В дальнейшем для кластеризации всех выборок на три кластера был применен метод k -средних. В этих процедурах использовали набор информативных морфометрических индексов, описанный выше.

Основой для ординации и идентификации кластеров служили две дискриминантные функции, полученные в результате анализа кластеров обучающей выборки из Азовского моря (точка б на рис. 1). На рисунке 4 показано положение центроидов найденных кластеров относительно центроидов кластеров обучающей выборки из Азовского моря.

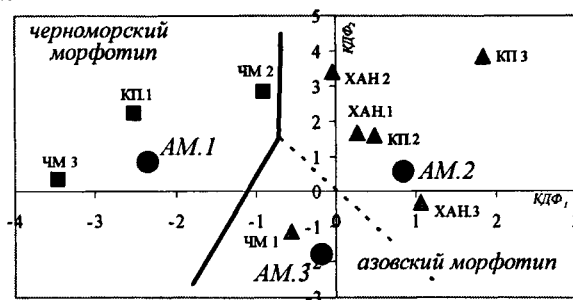


Рис 4 Ординация центроидов кластеров в пространстве дискриминантных функций (КДФ) обучающей выборки преднерестовой группы рыб из Азовского моря. АМ- Азовское море ($n=50$), ЧМ – Черное море ($n=119$), КП – Керченский пролив ($n=50$), ХАН – оз. Ханское ($n=50$).

Ближкие исходные кластеры $АМ.2$ и $АМ.3$ вместе с аналогичными им были объединены в кластер (морфотип), обозначенный как азовский. Кластеры, близкие к $АМ.1$, объединены в черноморский морфотип. Таким образом, были классифицированы два морфотипа: азовский, в который вошли кластеры $АМ.2$, $АМ.3$, $ЧМ.1$, $КП.2$, $КП.3$, $ХАН.1$, $ХАН.2$, $ХАН.3$ и черноморский, с кластерами $ЧМ.2$, $ЧМ.3$, $КП.1$.

Анализ относительных долей морфотипов в выборках пиленгаса обнаружил явные различия в отношении фактора солёности, что хорошо видно из таблицы 3.

Таблица 3

Зависимость долей морфотипов пиленгаса в различных выборках от солёности

Выборки пиленгаса	Солёность, ‰	Морфотипы	
		азовский	черноморский
оз. Ханское	4	100	0
Азовское море	11	82	18
Керченский пролив	14	50	50
Черное море	17	30	70

Пропорции морфотипов пиленгаса в преднерестовой части популяции Азовско-го моря и в его нерестовых скоплениях, выходящих в Черное море, позволяют в период наблюдений оценить максимальную долю мигрантов (рис. 5), которая составляет около 25 %.



Рис. 5. Пропорции азовского и черноморского морфотипов в преднерестовых скоплениях пиленгаса в Азовском море (начало апреля) и во время нерестового хода в Черном море (конец мая - начало июня).

Трехлетний анализ в акваториях оз. Ханского и Керченского пролива выявил относительное постоянство характера распределения морфотипов, а также значительную устойчивость их наблюдаемых частот. Однако это не исключает их изменения под влиянием промысла, климатических и иных факторов.

3.3.2. Проверка обоснованности полученных решений

При проведении кластерного анализа принято проверять достоверность выявленных структур другими методами. Особое значение это имеет при анализе пиленгаса, поскольку изначально предполагается существование в ней морфогенетической структуры.

Для решения подобных задач наиболее эффективно использование процедур Монте-Карло с применением генератора случайных чисел (Олдендерфер, Блэшфилд, 1989). При этом создаются наборы данных с характеристиками, соответствующими реальным данным, но заведомо не содержат внутренней структуры. Затем одни и те же методы кластеризации применяют к реальным и к искусственно созданным выборкам. В качестве критерия достоверности результата кластерного анализа использовалась сумма значений F-критериев всех индексов. Для реальных выборок она оказалась на 30 - 40 % выше, чем для искусственных. Это говорит о том, что в популяции пиленгаса выявляется реально существующая структура. Вместе с тем, небольшая величина разности сумм значений F-критериев между реальными и рандомизированными выборками свидетельствует о слабой выраженности этой структуры. Причины этого состоят в отсутствии географических изолирующих барьеров в пределах изучаемого ареала и высоком миграционном потенциале вида.

Глава 4. БИОХИМИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА ПИЛЕНГАСА

4.1. Характеристика исследованных белковых систем

Для выявления маркеров, необходимых при изучении популяционной структуры, были исследованы: общий спектр белков сыворотки крови, растворимых белков мышц (миогенов), а также 16 ферментных систем печени и мышц. Генетическая интерпретация позволила идентифицировать как минимум 48 локусов, кодирующих эти белки. Для двенадцати из изученных локусов была найдена хорошо интерпретируемая изменчивость (табл. 4). Наиболее изменчивым оказался локус малик-энзима: информационный индекс Шеннона достигал максимального значения, 0,953, а эффективное число аллелей было более двух.

Для девяти локусов (*Alb**, *β -Glb-1**, *α -2-Glb-1**, *My-5**, *My-7**, *My-11**, *Est-2**, *Est-3**, *ACP-2**) интерпретировать наблюдаемую изменчивость не удалось, и они были отнесены к условно полиморфным.

Таблица 4

Эффективное число аллелей и информационный индекс Шеннона
исследованных полиморфных локусов

Белковая система	Локус	Наблюдаемое число аллелей (n_a)	Эффективное число аллелей (n_e)	Информационный индекс Шеннона (I)
Белки сыворотки крови	<i>pAlb</i> *	2	1,998	0,693
	<i>α-2-Glb-1</i> *	2	1,494	0,513
Миогены	<i>My-3</i> *	2	1,821	0,643
	<i>My-9</i> *	2	1,415	0,469
Эстераза	<i>EST-5</i> *	2	1,946	0,679
Аспартатаминотрансфераза	<i>sAAT-2</i> *	2	1,165	0,271
Алкогольдегидрогеназа	<i>ADH</i> *	2	1,241	0,345
Эстераза-D	<i>ESTD</i> *	2	1,613	0,568
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM</i> *	2	1,692	0,599
Малик-энзим	<i>MEP</i> *	5	2,040	0,953
Формальдегиддегидрогеназа	<i>FDHG</i> *	2	1,893	0,665
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа	<i>G3PDH</i> *	3	1,137	0,276
В среднем		2,333 $\pm$ 0,256	1,621 $\pm$ 0,095	0,556 $\pm$ 0,057

Инвариантными у всех изученных особей азовской популяции пиленгаса оказались локусы *α -1-Glb-1**, *α -1-Glb-2**, *β -Glb-2**, *α -2-Glb-2**, *α -2-Glb-3**, *My-1**, *My-2**, *My-4**, *My-6**, *My-8**, *My-10**, *Est-1**, *Est-4**, *ACP-1**, *sAAT-1**, *GPI-1**, *GPI-2**, *GPI-3**, *IDHP-1**, *IDHP-2**, *LDH**, *MDH-1**, *MDH-2**, *SOD**

4.2. Полиморфизм белков и генетическая изменчивость

Наблюдаемая и ожидаемая доля гетерозигот только по полиморфным локусам в среднем составила $0,370 \pm 0,040$ и $0,357 \pm 0,041$ соответственно. Выявлены достоверные несоответствия наблюдаемой и ожидаемой из уравнения Харди-Вайнберга гетерозиготности ($p < 0,05$) для локусов *α -2-Glb-1**, *My-9**, *MEP**. На рисунке 6 локусы расположены по мере возрастания значений относительного дефицита гетерозигот, а достоверные несоответствия выделены треугольниками.

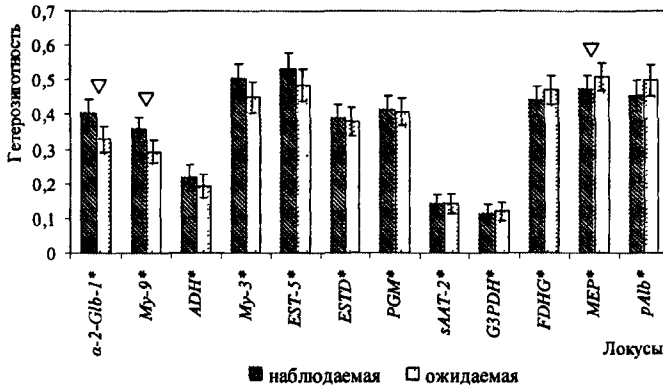


Рис. 6. Соотношения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности локусов в популяции пиленгаса.

Уровень полиморфизма с учетом условно полиморфных локусов для азовской популяции пиленгаса составил 43,8 % от общего числа изученных локусов. Величины средней наблюдаемой и ожидаемой из уравнения Харди-Вайнберга гетерозиготности составили соответственно: $0,108 \pm 0,040$ и $0,105 \pm 0,041$ (с исключением условно полиморфных локусов). Это характеризует изучаемый вид как довольно изменчивый, что свидетельствует в пользу определенной связи данной характеристики с шириной экологической пластичности вида.

4.3. Эколого-генетические различия пиленгаса в акватории Азовского моря и прилегающих водоемов

В подавляющем большинстве выборок наблюдаемые частоты генотипов соответствовали теоретически ожидаемым из уравнения Харди-Вайнберга. Исключение составили частоты аллелей локуса *My-9** выборки из оз. Ханского и частоты аллелей локуса *MEП** выборки из Азовского моря. В первом случае наблюдался избыток гетерозиготных вариантов, во втором – их недостаток.

Сопоставление значений наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности в выборках пиленгаса из экологически различных районов выявило отличия в этих показателях. В среднем наблюдаемая гетерозиготность пиленгаса из Азовского моря была несколько ниже, чем из оз. Ханского и Керченского пролива. В этом ряду исследуемых районов отмечено как возрастание (*sAAT-2**), так и снижение (*MEП**) гетерозиготности или ее подчинение другим закономерностям (*pAlb**, *FDHG**, *ADH**). Возрастание гетерозиготности в рассматриваемом ряду, как правило, сопровождается снижением частоты наиболее распространенного аллеля.

Различия в гетерозиготности по исследованным полиморфным локусам представлены на рисунке 7, из которого видно, что в подавляющем большинстве случаев наблюдаемая гетерозиготность по исследованным полиморфным локусам принимает максимальные значения в выборках, крайних по значениям солености среды обитания.

Для оценки степени генетической подразделенности популяции пиленгаса в акватории Азовского моря и прилегающих водоемах использовали показатели F -статистик Райта. Наибольший интерес из них представляют значения F_{ST} , которая является мерой генетической подразделенности популяции. Значения F_{ST} изучаемой популяции пиленгаса составили в среднем $0,030 \pm 0,012$, варьируя от 0,002 для локуса $FDHG^*$ до 0,139 для локуса $pAlb^*$. При допущении равновесия между дрейфом и миграцией генов по значению F_{ST} было оценено значение параметра N_m , которое представляет собой произведение эффективной численности популяции на скорость миграции. Этот параметр служит мерой абсолютной интенсивности генных миграций на поколение. Его оценки варьировали от 1,555 по локусу $pAlb^*$ до 115,764 по локусу $FDHG^*$, составив в среднем по популяции $22,906 \pm 9,567$, что является довольно значительной величиной, что свидетельствует о поддержании единства популяции путем обмена генетическим материалом между различными частями ареала.



Рис. 7. Полигоны гетерозиготности полиморфных локусов пиленгаса (точки на радиусах образованы отдельно для каждого локуса относительно диапазона наблюдаемых значений). Соленость воды: оз. Ханское ~4‰, Азовское море ~11‰, Керченский пролив ~14‰.

Для определения масштабов различий между исследуемыми районами были использованы два метода измерения генетических расстояний. Первый из них – индекс генетического сходства М. Нея, основанный на различии в частотах аллелей. Их изменение как элементарное эволюционное событие отражает генетическую дифференциацию популяции. Значения индексов приведены в таблице 5, из которой

Таблица 5

Матрица индексов генетического сходства Нея (выше диагонали) и генетического подобия Джеффриса-Матуситы (ниже диагонали)

Выборки пиленгаса	оз. Ханское	Азовское море	Керченский пролив
оз. Ханское		0,991	0,987
Азовское море	0,858		0,993
Керченский пролив	0,848	0,862	

видно, что в наибольшей степени различаются выборки рыб из Керченского пролива и оз. Ханского. Выборка пиленгаса из Азовского моря занимает промежуточное положение. В этой же таблице показан индекс генетического подобия Джеффриса-Матуситы, учитывающий различия частот фенотипов (аллозимных генотипов). Это

существенно с точки зрения действия естественного отбора, поскольку объектами отбора являются именно фенотипы. С помощью данного индекса была выявлена общая картина расстояний. Она оказалась аналогичной той, которая была определена при помощи индексов сходства по М. Нею.

При сравнении частот наиболее распространенных аллелей с таким важным для водных организмов фактором как соленость, можно разделить изучаемые нами локусы на три группы. Частоты наиболее распространенных аллелей в локусах *PGM** и *MEP** положительно коррелировали с уровнем солености (рисунок 8). Во вторую группу вошли четыре локуса: *sAAT-2**, *α -2-Glb-1**, *ADH**, *FDHG**. Частоты их наиболее распространенных аллелей отрицательно связаны с соленостью воды. По большинству локусов отмечены статистически достоверные различия частот аллелей между рыбами из крайних экологических районов. Третью группу образуют остальные пять полиморфных локусов, для которых не выявлено определенной зависимости частот их аллелей от солености воды.

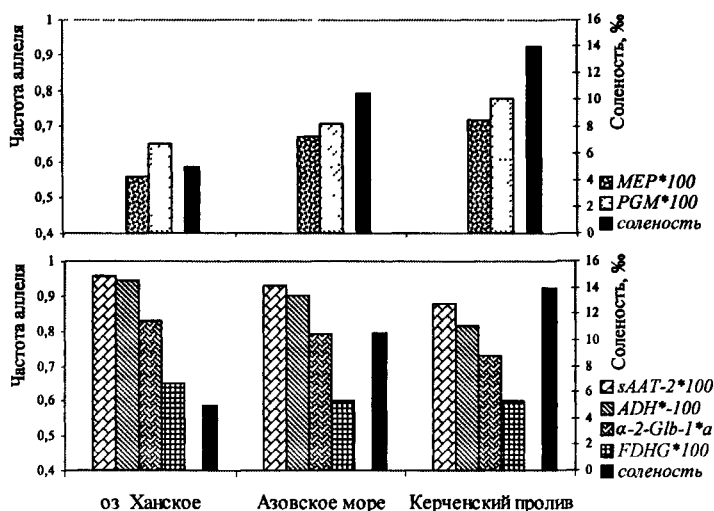


Рис 8. Связь частот наиболее распространенных аллелей части изученных локусов пиленгаса с соленостью воды

Полученные данные свидетельствуют о том, что фактор солености может быть прямой или косвенной причиной наблюдаемой изменчивости по частотам аллелей и гетерозиготности белковых локусов.

Глава 5. РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ И ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ АЗОВСКОЙ ПОПУЛЯЦИЯМИ ПИЛЕНГАСА

5.1. Особенности генетической структуры дальневосточной и азовской популяций пиленгаса

Уровень изменчивости генетической популяции пиленгаса Азовского моря сравнивали с аналогичными материалами по исходной дальневосточной популяции

пиленгаса, полученными в ходе выполнения совместной работы с сотрудниками Института биологии моря ДВО РАН и Института общей генетики РАН (Омельченко и др., 2004). Материал из обеих популяций обрабатывали одновременно по одним и тем же ферментным системам, по описанным выше методикам.

Из 21 проанализированного локуса в дальневосточной популяции 13 оказались полиморфными, а в азовской популяции всего лишь 7. Как и в азовской популяции, во всех дальневосточных выборках пиленгаса не выявлена изменчивость локусов *ACP-1**, *LDH**, *IDHP-1**, *MDH-1**, *GPI-B**. Теоретически ожидаемым распределением генотипов соответствовало наблюдаемое распределение генотипов по подавляющему большинству изменчивых локусов (Омельченко и др., 2004).

По сравнению с исходной популяцией пиленгаса в девяти локусах азовской популяции отмечена утрата одиннадцати редких аллелей ($0,003 < p < 0,050$): *sAAT-1*56*, *sAAT-2*116* и **84*, *MPI*106*, *PGDH*88* и **112*, *SOD*64*, *GPI-A*105*, *G3PDH*350*, *IDHP-2*125*, *FDHG*108*. Общее аллельное разнообразие, по сравнению с дальневосточной популяцией, сократилось на 26 %. Полиморфизм в азовской популяции снизился на 46 %. В первоначальном и новом ареалах величины средней гетерозиготности у пиленгаса были практически одинаковыми – соответственно 0,165 и 0,168. При сравнении частот аллелей отдельных локусов достоверные отличия отмечены в локусах *sAAT-2**, *ADH**, *ESTD** и *G3PDH**, причем по первым трем локусам величина гетерозиготности в азовских выборках была выше. Результаты показывают, что популяция дальневосточного пиленгаса генетически гомогенна ($G_{st} = 0,0041$; тест хи-квадрат на межвыборочную гетерогенность равен 37,2, $df = 42$, $p = 0,68$). Азовские выборки, в отличие от дальневосточных, достоверно различаются между собой как по отдельным локусам, в особенности по *ADH** и *MEP**, так и по всей совокупности локусов ($G_{st} = 0,0138$; тест хи-квадрат = 54,48, $df = 22$, $p = 0,00014$) (Омельченко и др., 2004).

Наблюдаемое сохранение величины генетической изменчивости при снижении уровня полиморфизма можно объяснить селективным преимуществом гетерозиготных генотипов в процессе адаптации пиленгаса в новом ареале обитания. Действительно, более высокие значения гетерозиготности по ряду локусов (*ADH**, *sAAT-2**, *ESTD**, *PGM** и *MEP**) в азовской популяции обеспечивают им соизмеримый с приморской популяцией уровень генетической изменчивости. Об адаптации к новым условиям может свидетельствовать и тот факт, что в новом ареале азовская популяция пиленгаса, в отличие от дальневосточной, оказывается генетически дифференцированной. Как было показано выше, соленость может иметь существенное значение как фактор адаптивной дифференциации пиленгаса в Азовском море. Однако, маловероятно, что селективные факторы могли привести к потере одиннадцати аллелей, затронув почти половину изучаемых локусов.

5.2. Снижение генетического разнообразия пиленгаса в результате интродукции в Азовское море: эффект «бутылочного горлышка»

Учитывая, что при акклиматизации пиленгаса перевозилась лишь часть генофонда популяции-донора, снижение аллельного разнообразия в данном случае может быть обусловлено ограниченным числом основателей, давших начало азовской популяции (эффект «бутылочного горлышка»). Небольшое число основателей приводит не только к различиям в частотах аллелей между дальневосточной популяци-

ей и вновь образовавшимся стадом, но и к потере некоторого их числа, особенно относительно редко встречающихся. Таким образом, число основателей фактически определяет верхний предел генного разнообразия в последующих поколениях.

Очевидно, что из привезенных 12700 особей молоди и 158 разновозрастных рыб в течение 7 лет (справка РПАС) по различным причинам далеко не все явились основателями популяции в Азовском море. Рисунок 9 дает представление о времени завоза пиленгаса в Азовское море и исследовании биохимического полиморфизма.

Для проверки наличия эффекта «бутылочное горлышко» в процессе развития азовской популяции пиленгаса использована программа Корнэ и Луикарта (Cornuet, Luikart, 1996), основанная на модели бесконечного числа аллелей в селективно нейтральных локусах в предположении равновесия дрейфа генов и мутаций. Хотя эта модель не учитывает влияние отбора и подразделенности популяции, в нашем случае она представляет интерес, так как позволяет анализировать более ранний материал по азовской популяции при отсутствии сравнительных данных по дальневосточной (рис. 9).

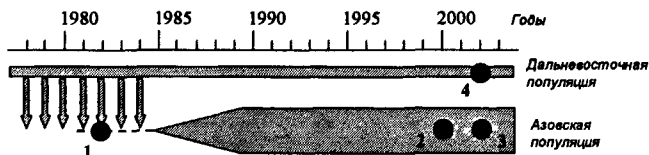


Рис. 9. Схема основания и развития азовской популяции пиленгаса, мест и времени анализа биохимического полиморфизма. 1 – анализ Ю.Б. Цветненко (1987); 2, 3 и 4 – наши данные. Стрелки – время завоза пиленгаса с Дальнего Востока.

Согласно Корнэ и Луикарту, испытание статистической мощности показало, что тесты способны обнаружить «бутылочное горлышко» размером $N_e=50$ в течение 25-250 генераций после его возникновения. Итоги испытаний показали, что тесты дают отрицательный результат для выборки из дальневосточной популяции пиленгаса (табл. 6) и подтверждают наличие эффекта «бутылочного горлышка» в выборках из Азовского моря.

Таблица 6
Результаты тестирования выборок пиленгаса на популяционное «бутылочное горлышко» по методу Cornuet, Luikart (1996)

Номер выборки и район	1 (АМ (ДВ))	2 (АМ)	3 (АМ)	4 (ДВ)
Тест стандартизованных различий	0,0002*	0,0006*	0,0434*	0,1302
Тест Уилкоксона	0,0156*	0,0156*	0,0391*	0,8918

Примечание: * - положительный тест на «бутылочное горлышко» при $p < 0,05$; АМ – Азовское море, ДВ – Дальний Восток. Выборка 1 представлена рыбами, привезенными в АМ с ДВ (см. рис. 9).

Для оценки числа основателей была использована модель Деннистона (Denniston, 1978). На рисунке 10 приведены графики ожидаемой утраты аллеля $E(n')$, рассчитанной по полиномиальной выборочной модели $E(n') = n - \sum (1 - p_i)^{2N}$, в зависимости от числа основателей N для ферментных локусов приморской популяции пиленгаса.

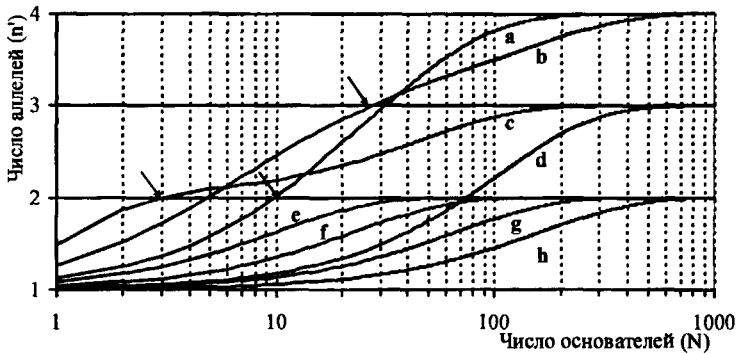


Рис. 10. Зависимость ожидаемой утраты аллелей (n') от числа основателей (N);
 а – *sAAT-2*116* и *84, б – *G3PDH*350*, с – *FDHG*108*, д – *PGDH*88* и *112, е –
*sAAT-1*56*, ф – *MPI*106*, г – *IDHP-2*125*, h – *SOD*64*, *GPI-A*105*.

Расчеты показали, что наблюдаемое количество аллелей в азовской популяции соответствует числу основателей порядка нескольких десятков особей. Стрелками показаны точки, соответствующие этому условию для локусов с тремя и четырьмя аллелями. Это не противоречит сохранению высокого уровня гетерозиготности. По Ч.Ли (1978) для сохранения в популяции 99 % гетерозиготности при прохождении "бутылочного горлышка" достаточно 50 особей основателей.

На основании двух подходов к изучению причин снижения генетического разнообразия можно сделать вывод о том, что утрата редких аллелей произошла в результате прохождения азовской популяцией пиленгаса через «бутылочное горлышко» небольшого числа основателей. По-видимому, их количество и короткое время (число поколений) преодоления «горлышка» мало повлияли на снижение генетической изменчивости, что способствовало сохранению достаточного адаптивного потенциала этого вида рыб для успешной натурализации в новом ареале.

Глава 6. АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ ПИЛЕНГАСА В АЗОВСКОМ МОРЕ В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД

Суть наблюдаемой дифференциации популяции пиленгаса в Азовском море состоит в образовании относительно устойчивых адаптированных групп разной экологической направленности. Уникальные возможности для исследования начальных этапов дифференциации популяции определяются прежде всего тем, что интродуцированные в Азовское море особи пиленгаса изначально не представляли собой структурированную популяцию, если не считать структурой индивидуальные генотипические различия. Особо важным обстоятельством является взрывной характер роста интродуцированной популяции, в ходе которой произошло заселение широкого диапазона экологически различающихся местообитаний. Также существенно, что от времени вселения пиленгаса в Азовское море с точки зрения эволюции прошло мало времени – 5-7 поколений. Результатом явилось образование высокоэффективной, структурированной популяции, продолжающей расширять свой ареал.

Адаптивная радиация популяции пиленгаса в Азовском море в целом обусловлена высоким приспособительным потенциалом ее генофонда, что, в частности,

проявляется в способности успешно размножаться как в открытом море, так и в пресненных водоемах. Учитывая полученные результаты, можно полагать, что основу адаптивной радиации пиленгаса составляют генетически детерминированные структурные компоненты популяции различной экологической направленности и естественный отбор. В частности, селективная миграция подтверждается достоверными морфогенетическими различиями, которые мы наблюдаем через короткий промежуток времени (около двух месяцев) между преднерестовой группой в Азовском море и нерестовой в Керченском проливе. За такое время не могут привести к наблюдаемым изменениям ни естественный отбор, ни дрейф генов, ни мутационный процесс.

В то же время на фоне более длительного периода наблюдалось и достаточно явное влияние естественного отбора, который проявляется в более высокой степени дифференциации азовской популяции. Так, индекс G_M в дальневосточной популяции не превышает 0,0041, тогда как в Азовской популяции он составляет 0,0138. Высокая степень дифференциации азовской популяции пиленгаса выявлена также и при изучении локусов, контролирующих сывороточные белки и растворимые белки мышц, и при комплексном морфометрическом анализе. Достаточно высокий уровень генетической изменчивости, практически такой же, как и в исходной дальневосточной популяции, также может быть следствием селективного преимущества гетерозигот. Как отмечено выше, несмотря на утрату ряда редких аллелей, ее величина компенсирована за счет увеличения гетерозиготности по отдельным аллозимным локусам в азовской популяции.

Весьма примечательным фактом является аналогичный характер различий между выборками пиленгаса из районов разной экологии по результатам анализа методами биохимической генетики и морфометрических индексов (рисунок 11). Основная причина этого сходства, заключается в том, что в обоих случаях анализировалась изменчивость одной и той же природы, а именно, ее наследственная составляющая. Но, если в аллозимный полиморфизм полностью определяется генетически, то на изменчивость морфометрических признаков влияют и эпигенетические факторы. И хотя полностью исключить эпигенетические эффекты невозможно, но

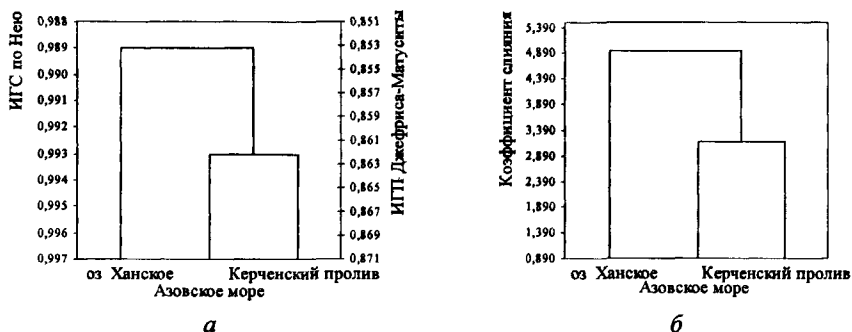


Рис. 11 Дендрогаммы сходства между выборками пиленгаса (а – по результатам анализа методами биохимической генетики; б – по данным морфометрического анализа).

их влияние может быть в значительной мере минимизировано путем нормирования признаков, то есть их преобразования в индексы. Поскольку исследуется дифференциация популяции в период ее активной радиации в новом ареале, обе стороны этого единого процесса рассматриваются в их взаимосвязи. Важно, что обе группы методов являются адекватными для исследования становления структуры популяции в новых экологических условиях и, взаимно дополняя друг друга, позволяют нам более разносторонне ее анализировать.

В целом результаты исследования структуры азовской популяции пиленгаса позволяют заключить, что основными механизмами адаптивной радиации в современный период являются селективная миграция и естественный отбор. Устойчивость и процветание видов основывается на балансе двух противоположно направленных процессов – адаптивной интеграции и адаптивной радиации. Адаптивная интеграция вида – это центростремительная тенденция, ведущая к усилению системного единства вида. Адаптивная радиация групп внутри вида – центробежная тенденция, ведущая к образованию возможностей все более обособленного и самостоятельного существования группы в природе (Завадский, 1968). Этот баланс, как правило, характерен для исторически сложившихся видов и популяций. Популяция пиленгаса в новом ареале Азовского моря слишком молода. В какой мере будет проявляться дальнейшая ее дифференциация, и какую роль будут играть при этом наряду с миграцией и отбором такие эволюционные факторы, как дрейф генов и мутации – это вопросы, на которые даст ответ время и продолжение исследований.

ВЫВОДЫ

1. Структура корреляций и средние значения морфометрических индексов у азовского пиленгаса достоверно различаются в выборках из районов с различной соленостью воды. Экологическая изменчивость популяции пиленгаса проявляется также и по комплексу морфометрических индексов, что позволяет классифицировать принадлежность рыб к разным районам обитания.

2. Выявлена морфологическая структура азовской популяции пиленгаса по комплексу морфометрических индексов. В качестве структурных компонентов популяции выделены азовский и черноморский морфотипы. Их пропорции в оз. Ханское, Азовском море, Керченском проливе и Черном море распределились как 100:0; 82:18; 50:50 и 30:70 соответственно, что указывает на морфогенетическую адаптацию популяции к различной солености воды.

3. Популяция пиленгаса Азовского моря изучена по 48 белковым локусам. Выявлено 12 полиморфных белковых локусов, пригодных для ее эколого-генетического мониторинга. Средняя наблюдаемая гетерозиготность азовской популяции пиленгаса составила $0,108 \pm 0,040$, ожидаемая – $0,105 \pm 0,041$; уровень полиморфизма ($P_{0,99}$) с учетом условно полиморфных локусов – 43,8 %.

4. Установлены достоверные связи частот аллелей, генотипов и гетерозиготности белковых локусов с уровнем солености. Соленость, является важным экологическим фактором наблюдаемой изменчивости популяционно-генетических параметров пиленгаса в Азовском море.

5. Азовская популяция пиленгаса отличается более высоким уровнем дифференциации, чем дальневосточная. Число аллелей в азовской популяции пиленгаса

достоверно уменьшилось по сравнению с дальневосточной в результате прохождения небольшого числа основателей через «бутылочное горлышко».

6. Наблюдаемая изменчивость азовского пиленгаса по морфологическим и популяционно-генетическим параметрам является следствием его адаптивной радиации, которая сопровождается колонизацией акваторий в широком диапазоне солености. Полученные результаты свидетельствуют о том, что основу этого процесса составляет селективная миграция в сочетании с естественным отбором.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. При отборе пиленгаса из естественной популяции для искусственного выращивания в прудах и интродукции в другие водоемы следует учитывать различную адаптированность к солености его субпопуляций.

2. При ограничении объемов промысла в Азовском и Черном морях следует учитывать относительную численность субпопуляций по доминированию соответствующих морфотипов или по совокупности частот аллелей и генотипов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Дехта В.А., Махоткин М.А. Исследование адаптивной структуры пиленгаса *Mugil soihy* Bas. Азовского моря методом системного морфометрического анализа // Экологические и функциональные основы адаптации гидробионтов / Тезисы докладов симп. посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. Н.Л. Гербильского. – СПб., 2000. – С. 73-74.

2. Дехта В.А., Махоткин М.А. Изучение структуры экологических групп пиленгаса в Азово-Кубанском районе (морфометрический анализ) // Экологические проблемы Кубани. – Краснодар, 2001. – № 12. – С. 169-174.

3. Дехта В.А., Махоткин М.А. Морфогенетическая структура пиленгаса *Mugil soihy*, акклиматизированного в Азовском море // Тезисы докладов VIII съезда гидробиологического общества РАН. – Калининград, 2001. – Т. 2. – С. 33-34.

4. Дехта В.А., Махоткин М.А. Полиморфизм белков и генетическая изменчивость пиленгаса *Mugil soihy* Bas. Азовского моря // Проблемы сохранения экосистем и рационального использования биоресурсов Азово-Черноморского бассейна / Материалы Международной научной конференции (Ростов-на-Дону, 8-12 октября 2001 г.). – Ростов-на-Дону, 2001. – С. 139-141.

5. Дехта В.А., Махоткин М.А. Морфогенетический анализ структуры пиленгаса *Mugil soihy* Bas. Азовского моря // Проблемы сохранения экосистем и рационального использования биоресурсов Азово-Черноморского бассейна / Материалы Международной научной конференции (Ростов-на-Дону, 8-12 октября 2001 г.). – Ростов-на-Дону, 2001. – С. 63-65.

6. Махоткин М.А., Дехта В.А. Аллометрия пластических признаков пиленгаса *Mugil soihy* Bas. в Азовском море // Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М.Книповича. – Мурманск: изд-во ПИНРО, 2002. – С. 135-136.

7. Махоткин М.А. Биохимический полиморфизм пиленгаса *Mugil soihy* Bas. Азовского моря // Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых, по-

священной 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича. – Мурманск: изд-во ПИНРО, 2002. – С. 133-134.

8. Дехта В.А., Махоткин М.А. Адаптивная радиация азовского пиленгаса (*Mugil soiuu* Bas.): системный морфометрический анализ // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна / Сб. научн. трудов 2000-2001 гг. – Ростов-на-Дону, 2002. – С. 330-340.

9. Махоткин М.А., Дехта В.А. Адаптивная радиация азовского пиленгаса (*Mugil soiuu* Bas.): анализ биохимического полиморфизма // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна / Сб. научн. трудов 2000-2001 гг. – Ростов-на-Дону, 2002. – С. 341-348.

10. Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Махоткин М.А., Романов Н.С., Алтухов Ю.П., Дудкин С.И., Дехта В.А., Рубцова Г.А., Ковалев М.Ю. Дальневосточный пиленгас *Mugil soiuu* Basilewsky (Mugilidae, Mugiliformes): генетическая структура популяций и ее изменения при акклиматизации // Генетика. – 2004. – Т. 40. – № 8. – С. 1113-1122.

11. Дехта В.А., Махоткин М.А. Изменения генетического разнообразия пиленгаса *Mugil soiuu* Bas. при его натурализации в Азовском море // Проблемы естественного и искусственного воспроизводства рыб в морских и пресноводных водоемах / Тез. докл. межд. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во ООО «ЦВВР», 2004. – С. 37-39.

12. Дехта В.А., Махоткин М.А., Дудкин С.И. Генетико-биохимическая адаптация дальневосточного пиленгаса *Mugil soiuu* Bas. в Азовском море // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов / Тез. докл. межд. научн. конф. – Петрозаводск, 2004. – С. 39.

13. Дехта В.А., Махоткин М.А., Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Дудкин С.И. Снижение генетического разнообразия дальневосточного пиленгаса *Mugil soiuu* Bas. в Азовском море: эффект «бутылочного горлышка» // Труды АзНИИРХ. – Ростов-на-Дону, 2004. – С. 241-251.

14. Махоткин М.А. Сравнительная популяционно-генетическая характеристика пиленгаса *Mugil soiuu* Bas. из Японского и Азовского морей // Труды аспирантов и соискателей Рост. гос. ун-та. – Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 2004. – Т. X. – С. 71-72.

15. Dekhta V.A., Makhotkin M.A., Dudkin S.I. Adaptation of Far East pilengas *Mugil soiuu* Bas. in the Azov sea: genetic and biochemical aspects // Environmental Pollution and its Impact on Life in the Mediterranean Region / 13th Intern. Symp. – Thessaloniki, 2005. – P. 262.

16. Дехта В.А., Махоткин М.А. Исследование механизмов адаптивной радиации популяции дальневосточного пиленгаса *Mugil soiuu* Bas., интродуцированного в Азово-Черноморский бассейн // Заключительная конференция грантодержателей регионально-го конкурса РФФИ и администрации Краснодарского края «р2003юг» (Краснодар, 28 ноября – 1 декабря 2005 г.). – Краснодар, 2005. – С.93-95.

Печать цифровая Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс».

Формат 60х84/16. Объем 1,0 уч.-изд.-л.

Заказ № 867. Тираж 100 экз.

Отпечатано в КМЦ «КОПИЦЕНТР»

344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Суворова, 19, тел. 247-34-88

2006A
6524

- 6524