

На правах рукописи

РГБ ОД

10.000.000

СЕРГЕЕВА Светлана Григорьевна

**ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
СТРУКТУРИРОВАННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ
АЗОВСКОЙ ТАРАНИ *Rutilus rutilus heckeli* (Nordman)**

Специальность 03.00.16 — Экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Краснодар 2000

фот

Работа выполнена в Государственном унитарном предприятии
Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
(АзНИИРХ)
при Государственном Комитете РФ по рыболовству

Научный руководитель: доктор биологических наук Г.Г.Корниенко

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
В.В. Стрельников
доктор биологических наук, профессор
М.Т. Проскуряков

Ведущее учреждение: Ростовский государственный университет

Защита состоится «25» октября 2000 г. в ___ часов
на заседании Диссертационного Совета Д 120.23.05 при Кубанском
государственном аграрном университете по адресу 350044, г.Краснодар,
ул. Калинина, 13.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Кубанского государственного
аграрного университета (350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13).

Автореферат разослан «22» сентября 2000 г.

Ученый секретарь
Диссертационного Совета, доцент, к.б.н.



А.Ф.Кудинова

П729.12.0

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Ареал обитания азовской тарани *Rutilus rutilus heckeli* (Nordman) обширен: она встречается в прибрежной зоне восточной и северо-восточной частей Азовского моря, основная часть скоплений в настоящее время распределяется в Таганрогском заливе, включая Ейский лиман и дельту р. Дон, в Ахтарском морском районе с Бейсугским и Ахтарским лиманами, в Ачужевском и Темрюкском морских районах (Воловик, 1998; Агапов, 1998).

Ее популяция уже несколько десятилетий находится в угнетенном состоянии (Цунникова и др., 1996; 1997). Влияние экологических изменений, связанных с гидростроительством и антропогенным загрязнением, интенсивный перелов старшевозрастных групп, как официальным ловом, так и браконьерским, в несколько раз превышающим первый, снижение масштабов воспроизводства приводят к резким колебаниям эффективной численности популяции, что неизбежно сказывается на ее системной организации. Промысел тарани ведется в основном на местах массовых скоплений, без учета подразделенности вида на репродуктивно-изолированные субпопуляции.

Очевидно, что изучение структуры азовской тарани с применением различных методологических подходов и определение условий и мест ее воспроизводства будет способствовать углублению знаний о состоянии природных популяций, их ответа на изменения экологической обстановки.

Ранее комплексное исследование этого вида в Азовском бассейне не проводилось. Особенности географии ареала, экологии района и практика рыболовства предопределили деление азовской тарани на две большие группировки: кубанскую и донскую. Однако для сохранения численности относительно небольших локальных групп и способности их к воспроизводству необходимо знать реальную структуру популяции, физиологические особенности группировок, обитающих в разных экологических условиях.

Работа выполнялась в рамках тематического плана АзНИИРХ в соответствии с научно-техническими отраслевыми программами Госкомрыболовства РФ «Провести комплексные исследования биоресурсов Азово-Черноморского бассейна с целью их рациональной эксплуатации, сохранения и разработки долгосрочных перспектив развития рыболовства (Проект «Биоресурсы»)» и «Разработать научные основы охраны рыбохозяйственных водоемов от загрязнения».

Цель и задачи исследования. Основная цель нашей работы состояла в изучении структурной организации и физиологических особенностей обмена веществ популяции азовской тарани *Rutilus rutilus heckeli* (Nordman) в связи с изменением условий обитания в разных регионах Азовского бассейна.

При этом необходимо было решить следующие задачи:

- ♦ изучить белковый полиморфизм ферментативных и неферментативных белков тарани:

- ◆ определить уровень генетической изменчивости по частотам аллелей и фенотипов исследованных белковых систем тарани из разных мест обитания;
- ◆ оценить функциональное состояние производителей на основании физиолого-биохимических показателей и их связь с экологическими факторами среды обитания;
- ◆ определить степень популяционной изменчивости по комплексу физиолого-биохимических показателей;
- ◆ провести изучение фенотипической изменчивости по комплексу морфометрических показателей, выяснить картину изменчивости по популяционно-морфологическим данным с учетом экологических особенностей среды обитания;
- ◆ дать рекомендации по использованию данных по структуре популяции азовской тарани в практике рыболовства.

Научная новизна и теоретическая значимость. Исследование подразделенности азовской тарани на локальные стада, приуроченные к разным местам нереста, и ее пространственно-временной динамики позволило впервые получить данные о состоянии популяции в изменяющихся условиях Азовского бассейна. Новизной отличается применение комплексного методологического подхода к изучению данной проблемы с использованием современных разноплановых генетических, физиологических и статистических методов.

Впервые выявлены достоверные различия по частотам аллелей и фенотипов, уровню гетерозиготности, а также по физиолого-биохимическим и морфологическим параметрам между четырьмя выборками тарани.

Показано влияние факторов, связанных с резкими изменениями экологической ситуации, четко прослеживающееся по отсутствию устойчивого равновесия частот аллелей исследуемых локусов в разные годы, которые, по всей вероятности, определяются резкими колебаниями численности популяции и изменениями условий обитания на нерестилищах.

Практическая значимость. Важнейшим практическим итогом проведенной работы является выявление генетической структуры популяции и, следовательно, определение реальной подразделенности вида на дискретные единицы воспроизводства, что, в свою очередь, позволяет разделить общую величину сырьевых запасов вида на запасы, приуроченные к отдельным участкам ареала, равномерно распределить промысловые нагрузки на локальные стада, не нарушая их экологию, способности этих стад к восстановлению.

Положения, выносимые на защиту.

1. Исследуемые выборки тарани отличаются между собой по частотам аллелей и фенотипов пяти белковых локусов. С использованием индексов генетического подобия, рассчитанных по частотам аллелей, и построения на их основе дендрограмм получены данные по пространственному распределению этих выборок, совпадающие с их географическим расположением и экологией среды обитания.

2. Отсутствие устойчивого равновесия частот аллелей исследуемых белковых локусов во временном аспекте определяется резкими колебаниями эффективной численности популяции и изменениями экологической ситуации в бассейне.
3. Физиолого-биохимические показатели обладают не только индивидуальной, но и популяционной спецификой, позволяющей выделить четыре экологически обусловленные группы тарани.
4. Дискриминантный анализ выборок тарани из четырех локальных стад по морфометрическим показателям позволил получить картину пространственного распределения, совпадающую с характером различий по генетическим маркерам.
5. Азовская тарань имеет сложную популяционную организацию, ее структурные элементы различаются не только по экологии мест обитания, но и по функциональному состоянию, экстерьерным показателям и уровню пространственной и временной изменчивости аллельных частот. В результате географической изоляции в связи с осолонением моря в семидесятые годы усилилась степень различий между локальными стадами тарани.

Апробация работы. Основные материалы и положения работы докладывались на Всесоюзной конференции «Современное состояние и перспективы рационального использования и охраны рыбного хозяйства в бассейне Азовского моря» (Ростов-на-Дону, 1987); на X Всесоюзном совещании по эволюционной физиологии памяти Л. А. Орбели (Ленинград, 1990); на Всесоюзной научной конференции молодых ученых и специалистов (Ростов-на-Дону, 1990); на Втором симпозиуме по экологической биохимии рыб (Ростов Великий, 1990); на Всероссийской конференции по промышленной океанологии (Калининград, 1999); на II съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Санкт-Петербург, 2000).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, одна работа в печати.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 159 стр., состоит из введения и трех глав, включающих аналитический обзор, результаты исследований и их обсуждение, заключения и выводов, содержит 19 рисунков, 23 таблицы, список литературы (202 источника, в том числе 44 иностранных).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Условия обитания и экологическое воздействие на структурированность азовской тарани. Тарань — один из наиболее важных промысловых объектов Азовского моря, относится к карповым рыбам. Она является подвидом широко распространенного вида «шютва»; туводные ее формы образуются в кубанских лиманах и Манычских водохранилищах. Проходящая

стаянная рыба, нагуливается в основном в восточной и северо-восточной частях Азовского моря, меньше в Таганрогском заливе (Аведикова, 1969). Осенью при снижении температуры воды ниже 15°С в массе идет в прибрежную зону, часть стада заходит в лиманы и здесь зимует. Поэтому в холодные зимы тарань в массе гибнет, например, в зиму 1968-1969 гг. погибло 90 % популяции (Ресурсы живой фауны, 1980). Весной при 4-5°С зрелая часть стада продолжает ход на нерестилища, образуя мощные скопления в устьях малых нерестовых рек, гирл и в самих лиманах. Местами нереста тарани служат кубанские лиманы, а также нижние участки поймы р.р. Бейсуа, Ец, Нижнего Дона и лиманы северного Приазовья. Нерестовое стадо представлено преимущественно двух-четырёхгодовниками.

Этот вид, наряду со многими другими проходными и полупроходными рыбами, в полной мере ощутил на себе влияние глобальных изменений в Азовском бассейне.

Первые серьезные воздействия на экосистему моря начались в довоенное время в результате гидростроительства на Маныче, подорвавшего естественное воспроизводство тарани. Намного более тяжелые последствия для режима Азовского моря повлекли сооружение Цимлянского гидроузла, строительство низконапорных плотин, зарегулирование стока р. Дон. Критический период в жизни Азовского моря, когда негативные преобразования стока достигли максимальных значений, пришелся на 1969-1976 годы, произошло резкое повышение солености, что привело к сокращению и ухудшению качества ареала обитания тарани. В последующие годы особенности формирования экосистемы Азовского моря как среды жизни в значительной мере определялись ростом антропогенного загрязнения водной толщи и донных отложений (Volovik, Dubinina and Semenov, 1993). К 1993 году стала очевидной тенденция снижения уровня антропогенного загрязнения, тем не менее, уровень его и в настоящее время остается высоким. В жизненно важных органах промысловых рыб, в том числе и тарани, отмечены достаточно высокие концентрации токсикантов (Макаров, Семенов, 1997).

Нарушение условий воспроизводства тарани — это одно из необратимых последствий зарегулирования стока рек. Что же касается условий обитания в море, то они не лимитировали формирование ее запасов, потенциальная рыбопродуктивность моря и Кубанских лиманов сохранялась высокой. Однако существенные изменения режима и биоты экосистемы Азовского бассейна не замедлили сказаться на численности популяции и величине ареала азовской тарани.

В 80-ые годы тарань нагуливалась преимущественно в центральной части Таганрогского и Ясенского заливов, тогда как в 60-ые годы, до начала осолонения моря, нагул происходил в прибрежной зоне восточной части моря и в Таганрогском заливе — во всей западной его части. В маловодные годы значительная часть кубанской тарани нагуливалась в лиманах.

В период нереста в 80-ые годы разобшенность популяции тарани усилилась. Около 70% производителей нерестились в Челбасско-Бейсугской системе лиманов на Кубани и в Ейском лимане в Таганрогском заливе.

В начале 90 - х годов ареал тарани занимал прибрежную зону восточной и северо-восточной частей Азовского моря, в пределах которого основная масса рыб распределялась в Таганрогском заливе, включая Ейский лиман, и дельту р. Дон, Ахтарском морском районе с Бейсугским и Ахтарским лиманами, Ачувеском и Темрюкском морских районах. Распределение тарани в прибрежных районах ограничивалось глубинами 5—7 м. Площадь ареала в 1991–1995 годах, рассчитанная с учетом плотности уловов по результатам траловых съеомок, менялась от 5,5 до 10,5 тыс. км², составляя в среднем 8,3 тыс. км² (Агапов, 1997).

Из-за существующей в 80-ые годы разобшенной локализации популяции тарани запасы кубанской группировки использовались более интенсивно, чем донской, что явилось причиной снижения доли старшевозрастных рыб в Азово-Кубанском районе и, в совокупности с низким темпом пополнения, привело к снижению промыслового запаса.

В настоящее время ареал тарани занимает прибрежную зону восточной и северо-восточной части Азовского моря. Основная часть ее поколений распределяется в Таганрогском заливе, включая Ейский лиман и дельту р. Дон, в Ахтарском морском районе с Бейсугским и Ахтарскими лиманами, Ачувеском и Темрюкском морских районах. Размножается тарань в примыкающих к ним системах кубанских лиманов, дельте р. Дон и малых рек Приазовья.

Популяцию азовской тарани можно разделить на более мелкие субпопуляции, характеризующиеся специфическими чертами.

Популяция тарани, как и вся экосистема Азовского моря в целом, долгие годы находится под мощным прессом антропогенного воздействия. С 1986 года отмечалось крайне неблагоприятное состояние ее запасов. По нашим данным, одной из причин такой ситуации является нарушение сложной популяционной структуры тарани вследствие резкого изменения экологических условий в ареале обитания, а также вследствие организации промысла без учета подразделенности вида на репродуктивно изолированные группировки.

Структура и методы исследования. Изучение популяционной структуры азовской тарани состояло из нескольких этапов, каждый из которых требовал использования определенных методов. Общая схема исследования, отражающая наиболее важные структурные компоненты, представлена на рисунке 1.

Сбор материала был организован таким образом, чтобы охватить биологическую и экологическую неоднородность исследуемого объекта не только по местам обитания, но и по жизненным циклам, ежегодно повторяя стандартные анализы на одних и тех же нерестилищах, в один и тот же период.

С 1990 по 1999 год изучено 6000 образцов от 1200 рыб для популяционно-генетического анализа, у 512 рыб проведено по двадцать замеров для морфометрического анализа, около 500 самок и самцов подвергнуты физиолого-биохимическому и гистологическому анализам.

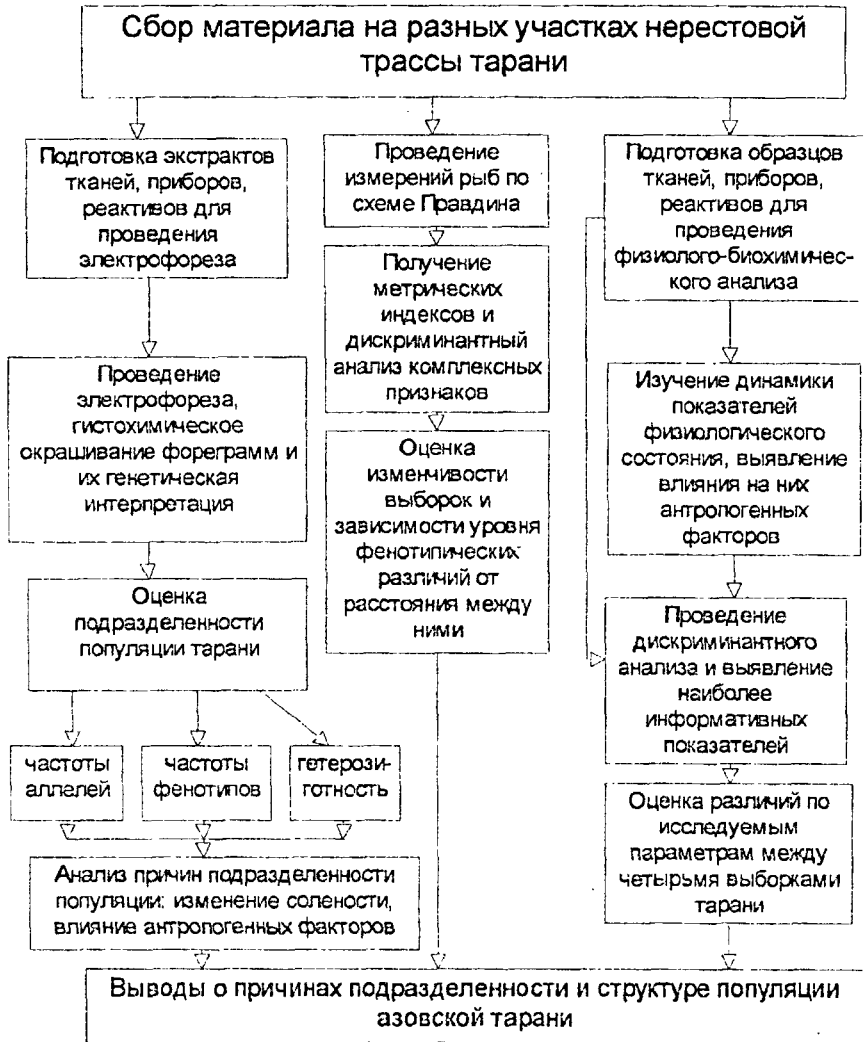


Рис. 1. Схема исследования популяционной структуры тарани

Работы осуществлялись в пяти регионах Азовского бассейна.

Донской район: низовья р. Дон — в пределах х.Обуховка, тона Казачья; в пределах г. Ростова-на-Дону, тона Зеленая и тона Оселедняя; на шлюзах Ейского нерестово-выростного хозяйства (ЕНВХ) — Ейский лиман.

Кубанский район: на шлюзах Бейсугского нерестово-выростного хозяйства (БНВХ) — Бейсугский лиман; на шлюзах Восточно-Ахтарского нерестово-выростного хозяйства (АНВХ) — Ахтарский лиман; в выростных водоемах Черноерковского нересто-выростного хозяйства (ЧЕНВХ).

При изучении белкового полиморфизма использовались сыворотка крови и мышцы. Исследовали следующие белковые системы: сывороточные белки, миогены, эстеразы, супероксиддисмутазу, лактатдегидрогеназу и малатдегидрогеназу мышц. Электрофорез и гистохимическое выявление белков в гелевых блоках проводили по общепринятым методикам (Маурер, 1971; Корочкин и др., 1977). Полученные результаты анализировали по таким критериям генетической изменчивости, как частота аллеля, частота аллозимного фенотипа (генотипа), уравнение Харди-Вайнберга, уровень гетерозиготности, дефицит гетерозигот, t -критерий Стьюдента, тест χ^2 на гетерогенность, индексы генетического подобия Джеффриса-Магуситы.

В качестве индикаторов физиологического состояния рыб использовались следующие показатели: концентрация гемоглобина и сывороточного белка; содержание белка в мышцах и икре; содержание влаги в мышцах и икре; содержание общих липидов в сыворотке, мышцах и икре, уровень токоферола в печени и гонадах. Гонады и печень подвергли гистологическому анализу. Определение проводили по общепринятым методикам (Ромейс, 1951; Кривобок, Тарковская, 1962; Пушкина, 1963; Тодоров, 1966; Турдаков, 1972; Taylor et al., 1976; Лопухин и др., 1983).

Измерение рыб производили на основе модифицированной схемы И.Ф.Правдина (1966).

Морфометрические и физиологические данные подвергались дискриминантному анализу.

Результаты исследования и их обсуждение

Анализ популяционной структуры таранн по частотам аллелей и фенотипов исследуемых белковых систем. Биохимический полиморфизм тарани изучен в локусах сывороточных белков, миогенов, лактатдегидрогеназы, супероксиддисмутазы и эстераз мышц. Электрофоретическое исследование пяти белковых систем позволило идентифицировать девятнадцать локусов, кодирующих эти белки. Полиморфны четырнадцать локусов, из них интерпретированы пять. В сывороточных белках полиморфизм отмечен в зоне трансферрина, выявлено восемь аллелей, из них три — редкие. Из тридцати шести возможных вариантов расшифрован двадцать один фенотип.

Полиморфизм лактатдегидрогеназы описывается трехаллельной системой, найден полный набор изозимов. Полиморфизм малатдегидрогеназы обусловлен наличием двух аллелей, из двух гомозиготных вариантов выявлен только один. Из трех зон эстеразной активности расшифрованы локусы эстеразы-1 (четыре аллеля, один редкий) и эстеразы-3 (два аллеля, один редкий), локус эстеразы-2 обладает наибольшей изменчивостью, картина полиморфизма сложная, генетическая природа не выяснена, идентифицировано двадцать фенотипов.

Анализ соответствия эмпирических и теоретически ожидаемых распределений частот аллелей и фенотипов по материалам 1991 года показал, что основная их часть по локусу трансферрина находится в состоянии генетического равновесия Харди-Вайнберга. Не было соответствия в выборке из р. Дон. Отмечен достоверный дефицит гетерозигот по локусам эстеразы-3 и лактатдегидрогеназы для всех выборок.

Выявление значительного числа редких аллелей (пять) при изучении небольшого числа локусов может быть связано с тем, что исследуемый вид за последние тридцать лет испытывал резкие падения численности с последующим ее возрастанием (так называемый «эффект бутылочного горлышка»). Такие процессы, происходящие в популяции, приводят к сильной гомозиготности с последующим увеличением изменчивости в фазе роста численности (Chakraborty, 1977), подтверждением этому является отмеченный статистически достоверный дефицит гетерозигот (табл. 1). Дефицит гетерозигот может быть также объяснен результатом смешения популяций, инбридингом, положительным ассортативным скрещиванием или, наконец, отбором против гетерозигот. При вычислении «показателя непанмиктичности» Y (Никоро, 1976) получаем значения меньше 1 ($Y \leq 1$), что говорит о возможном отборе против гетерозигот.

Попарный анализ с помощью t -критерия Стьюдента показал, что имеются достоверные различия между четырьмя выборками тарани по частотам аллелей и фенотипов (по тридцати восьми позициям). Соответствующий тест на гетерогенность дает значение χ^2 , равное 48,51 ($df = 15$) при $P = 0,999$. В соответствии с полученными результатами, исследуемые нами нерестовые группировки имеют разные генофонды. Отсутствие различий по отдельным локусам и фенотипам не может повлиять на сделанный вывод: чтобы считать гетерогенность доказанной, ее достаточно обнаружить по любому полиморфному гену (Алтухов, 1983). Для других же генов, особенно если полиморфизм не выражен внешне и нет оснований допускать дифференциальную миграцию генотипов, межпопуляционная изменчивость может быть замаскирована действием стабилизирующего отбора.

Попарные индексы генетического подобия, вычисленные по формуле Джеффриса-Матуситы по частотам фенотипов, находятся в интервале от 85,0 % до 73,5 % (при $p \leq 0,01$), что также указывает на достоверные различия генофондов исследованных выборок. На основании индексов построена дендрограмма (рис. 2),

иллюстрирующая степень пространственной изменчивости исследуемых выборок.

Таблица 1

Гетерозиготность по белковым локусам для четырех выборок тарани

Локус	Tf	Est-1	Est-2	LDH
Дон				
Фактическая	0,433±0,004	0,0164±0,016	0,131±0,043	0,328±0,06
Расчетная	0,719±0,058	0,0164±0,016	0,4054±0,063	0,463±0,0064
ΔH	-0,286	0	-0,2744	-0,135
ЕНВХ				
Фактическая	0,52±0,051	0,03±0,07	0,250±0,043	0,320±0,047
Расчетная	0,6731±0,05	0,068±0,025	0,4121±0,05	0,464±0,05
ΔH	-0,1531	-0,038	-0,1621	-0,144
БНВХ				
Фактическая	0,660±0,048	0	0,110±0,031	0,240±0,043
Расчетная	0,7514	0	0,379±0,028	0,483±0,05
ΔH	-0,0914	0	-0,269	-0,243
АНВХ				
Фактическая	0,640±0,050	0,020±0,014	0,280±0,045	0,230±0,040
Расчетная	0,723±0,050	0,020±0,014	0,467±0,050	0,433±0,050
ΔH	-0,083	0	-0,187	-0,203
И _{ср}	0,564	0,0164	0,192	0,305

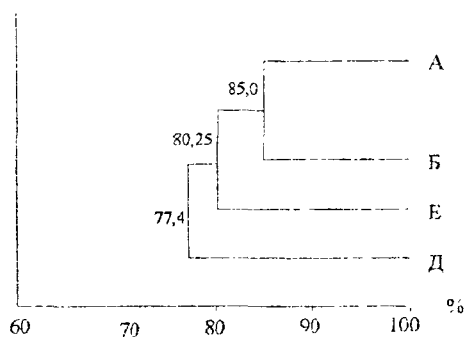


Рис. 2. Дендрограмма, построенная на основании индексов генетического подобия, для четырех выборок тарани

А- Ахтарский район, Б- Бейсугский район, Е- Ейский район, Д- Донской район.

При изучении трех выборок, анализируемых в 1992 году, уровень межгодовой дифференциации не изменился. При попарном сравнении их по *t*-критерию Стьюдента также выявлены достоверные различия по частотам аллелей между выборками по тридцати позициям, по уровню гетерозиготности по восьми позициям. Индексы генетического подобия трех выборок находятся в диапазоне от 74,0 % до 63,0 % (при $p \leq 0,01$).

Анализ структуры популяции азовской тарани по частотам аллелей, фенотипов и уровню гетерозиготности с учетом географической логики показал, что исследуемые нами выборки относятся к различным локальным стадам.

Межгодовые колебания частот аллелей и фенотипов и причины, их вызывающие. Изучение используемых нами белковых локусов выявило отсутствие устойчивого равновесия частот аллелей в разные годы (1990, 1991, 1992 гг.), особенно хорошо статистически значимая гетерогенность отмечена для локусов трансферрина и эстеразы-3. Межгодовые колебания частот аллелей и фенотипов разных локусов имеют независимый характер у всех выборок.

Известно, что факторами, влияющими на генетическую структуру популяции, являются отбор, дрейф генов и миграция. Влияния дрейфа генов на структуру популяции за такой короткий промежуток наблюдений (три года) не может быть заметно, поскольку на нерест в данные нерестовые водоемы заходят сотни тысяч производителей. К тому же колебания генных частот при дрейфе совершенно случайны, и этот процесс только после некоторого числа поколений приобретает направленный характер (Алтухов, 1983). Следует признать определенное значение миграции в проявлении межгодовых колебаний частот, так как любая популяция существует во взаимодействии через обмен геномами с другими такими же группировками. Примесь производителей, размножающихся на других нерестовых участках, может обусловить резкое усиление межгодовых различий частот лишь при очень большом потоке иммигрантов. Однако нет оснований рассматривать миграцию как основной фактор, поддерживающий разнообразие частот белковых локусов на ареалах изучаемых субпопуляций. Поскольку миграция не может быть неравномерной по отношению к разным локусам, отличия соответствующих генных частот могут быть объяснены неодинаковой подверженностью различных локусов отбору, который может варьировать как по направлению, так и по интенсивности.

По нашему мнению, прослеживающиеся на изучаемом объекте сдвиги генных частот определяются также, кроме указанных выше факторов, резкими колебаниями численности популяции и изменениями условий на нерестилищах.

Динамика численности тарани в шестидесятых-семидесятых и восьмидесятых-девяностых годах по учету в море осенью выглядит следующим образом:

1967 г. — 223,5 млн. шт.	1987 г. — 156,5 млн. шт.
1968 г. — 137,8 млн. шт.	1988 г. — 192,6 млн. шт.
1969 г. — 139,5 млн. шт.	1989 г. — 32,0 млн. шт.
1970 г. — 98,0 млн. шт.	1991 г. — 38,7 млн. шт.
1971 г. — 299,5 млн. шт.	1993 г. — 10,2 млн. шт.
1972 г. — 378,1 млн. шт.	1994 г. — 35,5 млн. шт.
1973 г. — 161,5 млн. шт.	1995 г. — 18,5 млн. шт.
1974 г. — 104,2 млн. шт.	1996 г. — 24,5 млн. шт.
1975 г. — 146,4 млн. шт.	1997 г. — 7,3 млн. шт.
1976 г. — 34,9 млн. шт.	
1977 г. — 16,5 млн. шт.	

Если в конце шестидесятых годов произошла массовая гибель тарани, связанная с резко ухудшившейся экологической обстановкой в бассейне, то в настоящее время такие резкие изменения численности в значительной мере обусловлены нерациональным ведением промысла и браконьерским ловом. В ситуации затянувшейся депрессии и нестабильности численности популяции принципиально ставится вопрос о нарушении сложной популяционной структуры азовской тарани.

Оценка физиологического состояния тарани в современных условиях.

Десятилетний мониторинг физиологического состояния популяции тарани подтвердил его тесную связь с абиотическими факторами среды, такими как температурный режим года, изменение солености, pO_2 , pCO_2 и другие, а также с условиями и качеством нагула, где основную роль играет кормовая база. Однако большое количество токсикантов, попадающих в Азовское море в последние десятилетия, с полным основанием может быть причислено к экстремальным воздействиям внешней среды.

Различная антропогенная нагрузка на районы, где отбирались пробы для анализов и, как уже отмечалось выше, различные промысловые усилия, могли привести и к различным темпам приспособляемости организма рыб, что обусловило более четкое проявление различий между локальными стадами тарани по комплексу физиолого-биохимических показателей.

В результате длительной химизации сельского хозяйства, а также многоотраслевого комплексного использования пресного стока большинства рек Азовского бассейна была отмечена высокая степень загрязнения практически всех нерестилищ многочисленными токсическими веществами, причем их количество возрастало от Ейского морского района к Темрюкскому морскому району (это зона, где расположены основные нерестовые площади) (Цуникова, 1997). Соответственно происходило накопление ядохимикатов в теле рыб, особенно в печени и гонадах, причем в гонадах самцов отмечены более высокие концентрации хлорорганических продуктов и ГХЦП. Содержание стойких ХОП в начале 90-х годов в органах и тканях производителей тарани были следующими (нг/г): печень — 265, гонады — 195, мышцы — 165. К 1997 году содержание

их в печени уменьшилось в 7,3 раза, в мышцах — в 10 раз, однако по-прежнему осталось высоким в гонадах (Цуникова, 1998).

По материалам 1994 года средние значения концентрации сывороточного белка у тарани по обследованным районам были довольно однородны, индивидуальная вариабельность этого показателя незначительная. Сильно выражены различия в содержании белка в мышечной ткани. Для рыб из Ейского НВХ средние значения этого показателя для самок 122 мг/г, для самцов — 112 мг/г (60% от оптимального уровня). У 50% рыб из Черноерковского НВХ этот показатель меньше 100 мг/г. Содержание белка у рыб из Ахтарского НВХ достаточно высокое — до 200 мг/г. Для сравнения используются показатели, считающиеся оптимальными для популяции тарани, определенные в шестидесятые годы (200 — 220 мг/г). Для 40% рыб из Черноерковского НВХ отмечено ярко выраженное нарушение обменных процессов в организме, для них характерно низкое содержание белка в тканях и высокие концентрации общих липидов в мышцах и гонадах.

Уровень токоферола в гонадах у обследованных рыб очень нестабилен и варьирует от 208,27 до 1659,85 мкг/г сырой ткани. Наибольшее содержание токоферола отмечено для производителей из Ейского НВХ, минимальное — для рыб из Черноерковского НВХ, Ахтарское НВХ занимает промежуточное положение. Количество его в печени значительно ниже, чем в гонадах. Содержание токоферола в печени, как и в гонадах, выше у рыб из Ейского НВХ, ниже у рыб из Черноерковского НВХ. По полученным данным, более предпочтительными, по сравнению с другими районами, выглядят условия Ейского НВХ.

Наиболее значительно на функционирование печени воздействуют такие органические соединения, как полиароматические углеводороды, ряд инсектицидов, пестицидов. Количество этих поллютантов гораздо выше в районе Черноерковского и Ахтарского НВХ, чем в Ейском лимане, что объясняет худшее физиологическое состояние производителей из двух первых районов.

В гонадах самцов тарани отмечено высокое содержание общих липидов, значительно превышающее норму для других видов рыб (2-4 %) (Шульман, 1972). У обследованных нами самцов значение этого показателя превышало в 5-10 раз количество липидов у самок. На гистограмме (рис. 3) приведены средние значения содержания липидов в гонадах самок и самцов тарани, обследованных в 1995 - 1999 годах в Ахтарском промысловом районе. Как видно из рисунка, максимальные значения этого показателя выявлены в 1997 году (57,39 %), в это время были отмечены высокие значения накопления ХОП и ГХЦГ в гонадах самцов.

По нашему мнению, накопление поллютантов в гонадах влияет на липидный обмен, что вызывает выраженную аккумуляцию липидов в половых

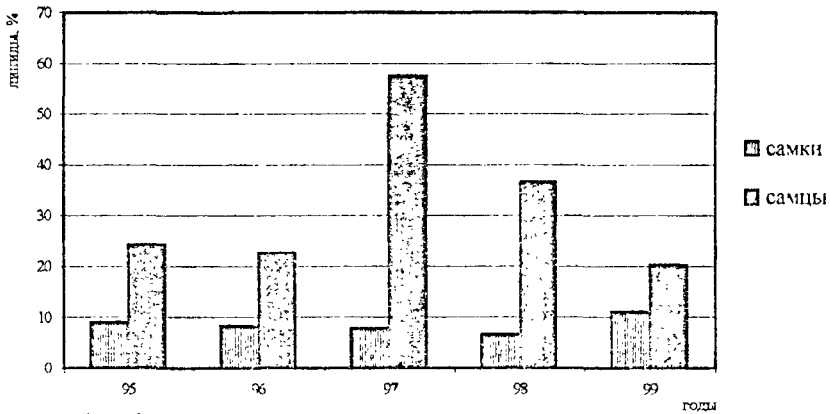


Рис. 3. Содержание липидов в гонадах самок и самцов тарани в Ахтарском районе (1995-1999 гг.)

железах. У рыб, характеризующихся значительным ожирением гонад, отмечены значительные поражения печени. На всех участках печени развивается фиброз в результате некроза, поражения носят диффузный характер. Фиброзные изменения могут сопровождаться печеночно-клеточной дисплазией или активным ростом клеток. При развитии некроза просматриваются участки паренхимы с воспалительной инфильтрацией, ожирением, нуклеарной вакуолизацией, расширением межклеточных пространств, гиперемией.

Таким образом, исследование физиологических показателей производителей тарани в начале 90-х годов свидетельствовало о неудовлетворительном состоянии популяции.

Различия между выборками тарани по физиологическому состоянию. Анализ четырех исследуемых выборок проводился для самок по восьми переменным: содержание белка сыворотки крови, белка, влаги, общих липидов мышц и гонад, гемоглобина крови. Данные были обработаны с помощью дискриминантного анализа. Наиболее информативными при оценке различий между группировками являются такие показатели, как содержание белка в сыворотке крови, влага мышц и гонад, липиды мышц и гонад, гемоглобин. Результаты дискриминантного анализа приведены в таблице 2.

Классификационный результат для четырех исследуемых выборок тарани показал наличие четырех четко выделенных групп, центроиды хорошо отделены друг от друга, перекрытия совокупностей незначительны (рис.4, табл. 3).

К группе 1 отнесено 93% рыб из Бейсугского НВХ, к группе 2–86,4% рыб из Ейского НВХ, к группе 3–86,67% рыб из Ахтарского НВХ, а к группе 4–

Таблица 2

Дискриминантный анализ

Дискриминантные функции	Собственные значения	Процентное содержание	Каноническая корреляция
1	1,5269954	39,83	77735
2	1,4186993	37,01	76587
3	0,8877512	23,16	68576

Таблица 3

Классификационный результат для четырех выборок тарани

Группы	1		2		3		4		Р	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
БНВХ 1	14	93,33	0	0	1	6,67	0	0	15	100
ЕНВХ 2	1	6,67	13	86,67	0	0	1	6,67	15	100
АНВХ 3	1	6,67	0	0	13	86,67	1	6,67	15	100
Дон 4	1	9,09	0	0	0	0	10	90,91	11	100

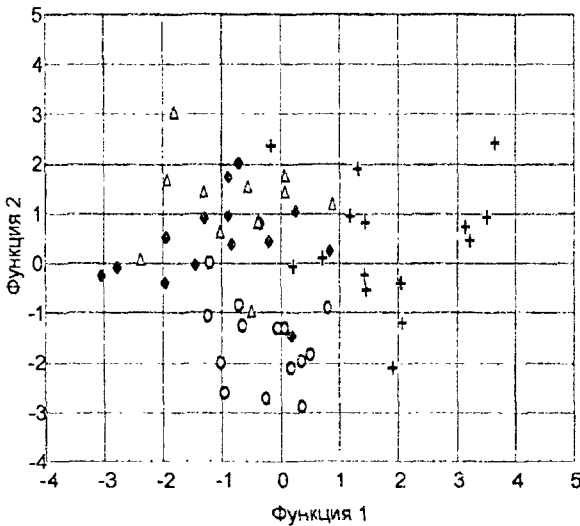


Рис. 4. Дискриминантный анализ физиологических показателей тарани.

◆ — АНВХ, ○ — ЕНВХ, + — Дон, Δ — БНВХ

90,9% рыб из р. Дон. Не исключено, что в условиях Азовского моря, находящегося под прессом антропогенного воздействия, возможно изменение путем миграции характерных особенностей части особей из отдельных локальных стад, способствующее уменьшению фенотипических различий их преднерестовых группировок.

Таким образом, физиолого-биохимические показатели обладают не только индивидуальной, но и популяционной спецификой. Проведенный дискриминантный анализ позволил получить еще одно подтверждение тому, что все четыре исследуемые нами выборки относятся к разным локальным стадам тарани, они хорошо различаются по исследованным параметрам.

Изменчивость популяции азовской тарани по комплексу фенотипических признаков. При анализе двадцати метрических вариантов у 512 рыб из тех же мест обитания использовали индексы, которые выражали величину пластического признака в процентах от длины рыбы, а признаки головы – в процентах от ее длины. Применение пошагового дискриминантного анализа позволило выявить семь наиболее значимых признаков, вклад которых определяет расхождения между группами (табл. 4).

Таблица 4

Средние значения семи метрических признаков

Признак	Район исследования			
	Ахтарский	Бейсугский	Ейский	Донской
ao	34,1 (0,18)	35,0 (0,25)	33,6 (0,16)	34,1 (0,26)
lm	63,3 (0,64)	57,9 (0,77)	57,3 (0,56)	58,1 (0,52)
an	29,8 (0,18)	30,3 (0,23)	30,6 (0,18)	32,5 (0,23)
d	45,7 (0,36)	45,8 (0,54)	45,5 (0,45)	43,5 (0,51)
gh	42,3 (0,23)	42,8 (0,40)	43,9 (0,26)	44,0 (0,45)
zy	32,9 (0,20)	33,1 (0,21)	33,4 (0,20)	35,0 (0,29)
ej	21,6 (0,13)	22,0 (0,14)	22,3 (0,15)	22,4 (0,23)

Примечание: ao — длина головы, lm — высота головы у затылка, an — длина рыла, d — ширина лба, gh — наибольшая высота тела, zy — расстояние между брюшным и анальным плавниками, ej — наибольшая высота анального плавника. В скобках — ошибка средней.

Дискриминантный анализ, проведенный по этому комплексу признаков, также выявил различия между изучаемыми районами. На рисунке 5 показано распределение объектов в пространстве двух функций. Очевидна очень большая трансгрессия изучаемых групп, что обусловлено спецификой фенотипической изменчивости и, вероятно, определенным обменом мигрантами, что согласуется с данными дискриминантного анализа физиологических показателей. Это учитывается в точности классификации особей тарани по группам (рис. 5, табл. 5).

Результаты классификации тарани по группам

Исходные Группы	Всего	Предполагаемые группы			
		Ахтарская	Бейсугская	Ейская	Донская
Ахтарская	215 (100%)	117 (54,4%)	52 (24,2%)	25 (11,6%)	21 (9,8%)
Бейсугская	116 (100%)	30 (25,9%)	44 (37,9%)	28 (24,1%)	14 (12,1%)
Ейская	154 (100%)	19 (12,3%)	23 (14,9%)	76 (49,4%)	36 *(23,4%)
Донская	60 (100%)	4 (6,7%)	3 (5%)	11 (18,3%)	42 (70%)

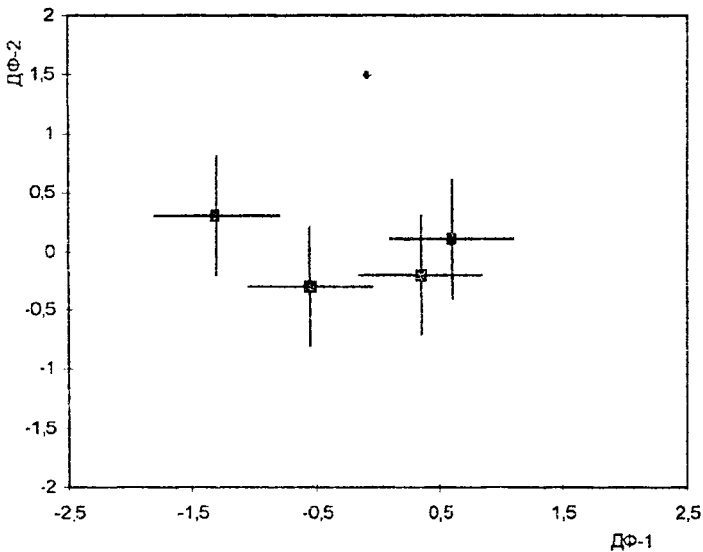


Рис. 5. Распределение изучаемых групп тарани в пространстве двух дискриминантных функций (Центронды и стандартные отклонения).

Наиболее удаленными друг от друга группами оказались рыбы из Донского и Ахтарского районов с промежуточными группами из Ейского и Бейсугского районов. Полученная картина распределения изучаемых выборок по признакам, имеющим полигенный характер наследования, полностью совпала с генетическими расстояниями, рассчитанными на основе признаков, контролирующихся единичными генами (биохимические маркеры).

Таким образом, при изучении метрических признаков удалось подтвердить дифференцированность азовской тарани, по крайней мере, на четыре относительно обособленные группировки.

При сравнении «расстояния» между центроидами распределений в пространстве первой дискриминантной функции, которые измеряются числом межгрупповых стандартных отклонений, и географических расстояний в километрах между районами исследования очевидна прямая зависимость уровня фенотипических различий от расстояния (рис.6)

Уравнение линейной регрессии имеет следующий вид:

$$Y = 0,1139 + 0,006512 X,$$

где Y — фенотипические различия, выраженные в межгрупповых стандартных отклонениях;

X — расстояние в километрах между популяциями.

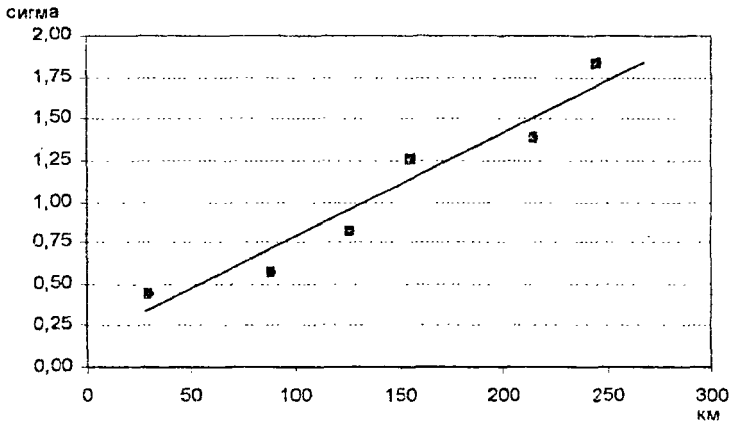


Рис. 6. График линейной регрессии фенотипических различий между локальными популяциями тарани (ось Y) от географического расстояния между ними (ось X)

Меры значимости полученной зависимости позволяют говорить о неслучайном ее характере: уровень доверительной вероятности составляет 0,998%, коэффициент детерминации — 93,2%.

Такие постепенные изменения признаков рассматриваются как свидетельство приспособления популяций к местным условиям и называются клинальной изменчивостью, или клиной. Существует несколько причин, обуславливающих клинальный характер изменчивости на ареале вида. Первая — это изменение факторов среды, которые приводят к отбору по фенотипическим признакам или вызывают негенетические модификации. Вторая причина состоит в том, что миграция между локальными стадами сглаживает различия между ними. В конечном итоге наблюдаемая нами клина по комплексу признаков представляет результат взаимодействия двух факторов: миграции и условий среды в районах обитания локальных популяций тарани. Совпадение общей картины

изменчивости популяции азовской тарани по генетическим маркерам, показателям физиологического состояния и экофенотипическим модификациям говорит о ведущей роли экологических факторов.

Влияние экологических факторов на подразделенность азовской тарани. Паличие описываемых нами расхождений между локальностями мы связываем с усилением изолированности отдельных субпопуляций за счет сокращения эффективной численности и ареала, вызванных существенными изменениями режима и биоты экосистемы Азовского моря с начала семидесятых годов. В связи с крупномасштабными изменениями в бассейне локализация тарани, зависящая от пространственно-временной структуры распределения полей солености, резко изменилась. В результате современного осолонения моря резко сократилась акватория солоноватых вод, наиболее благоприятных для обитания ценных промысловых рыб, и в частности, азовской тарани. В конце 60-х — начале 70-х годов были отмечены наиболее высокие значения солености, как в море, так и в Таганрогском заливе. В 1972 году изогалина 11 ‰ проходила по акватории Таганрогского залива, а в собственно море соленость составила 12,5 ‰, в 1976 году (в период максимального осолонения моря) изогалина 13 ‰ разграничивала Таганрогский залив и собственно море, в котором, в свою очередь, средние значения солености составляли 14 ‰. Именно в этот период часть популяции оказалась «запертой» в Таганрогском заливе, другая часть была рассредоточена узкой полосой вдоль Кубанского побережья. В период максимального осолонения эта обособленная группировка нагуливалась в Кубанских лиманах. В течение 8-10 лет эти локальности были разделены, нагульные ареалы не пересекались, были невозможны из-за наличия естественных барьеров такие генетические процессы, как обмен мигрантами и, соответственно, генофондами. В результате такой изоляции усилилась степень различий между локальными стадами тарани.

В конце восьмидесятых годов в результате растущего антропогенного воздействия на биоту моря, повлекшего за собой ухудшение условий обитания, снизилась общая численность азовской тарани со 192,6 млн. шт. в 1988 году до 10,2 млн. шт. в 1992 году. Плотность рыб в ареале уменьшилась с 14,1 до 2,2 млн. шт. (Агапов, 1998), что и позволило выделить ряд локальных группировок с почти неперекрывающимися ареалами. В донской части популяции (географически) обособилась собственно донская группировка, обитающая в восточной части Таганрогского залива и р. Дон, и ейская, приуроченная к перестилищам Ейского лимана и небольших рек северной стороны Таганрогского залива, нагуливающаяся в его западных районах. В кубанской части популяции выделяются бейсугская, ахтарская, ачужевская и темрюкские группировки, тяготеющие к различным группам лиманов.

Изменения в экосистеме вызывают сдвиг вариационных кривых и, если сукцессия идет в постоянном направлении, можно ожидать определенных изменений морфоэкологической структуры популяций. В стабильных условиях окружающей среды при отсутствии заметного антропогенного воздействия популяция сохраняет свой природный гомеостаз в результате стабилизирующего отбора, отсекающего крайние варианты. Оценка изменений состояния популяции азовской тарани в условиях антропогенной трансформации Азовского моря обнаружила появление различий в морфологической структуре локальных стад. Сравнительный анализ фенотипического сходства (различия) по совокупности всех исследованных морфофизиологических признаков методом дискриминационного анализа, как уже отмечалось выше, выявил различия между группировками тарани, чего не отмечалось в ранних исследованиях И.Я. Сыроватского (1962) и Т.М. Аведиковой (1975) и других авторов. Причем наибольшие различия выявлены для донской и ахтарской группировок, которые географически наиболее отдалены друг от друга. Донская тарань нагуливается преимущественно в акватории Тагаирского залива, а ахтарская - в прилегающих районах акватории моря и кубанских лиманов.

Таким образом, четко просматривается экологически зависимая направленность в формировании генетически подразделенных субпопуляций азовской тарани.

Используя в комплексе несколько подходов к изучаемой нами проблеме, в частности морфобиологический, физиолого-биохимический и генетический, мы установили, что азовская тарань имеет сложную популяционную структуру, причем структурные элементы различаются не только по экологии мест размножения, но и по функциональному состоянию, экстерьерным показателям и уровню пространственной и временной изменчивости аллельных частот исследуемых белковых систем.

Выводы

1. Изучена генетическая изменчивость по 19 белковым локусам азовской тарани. Выявлен полиморфизм по локусам трансферрина, эстеразы-1, эстеразы-3, лактатдегидрогеназы, малатдегидрогеназы. По локусам эстераз, лактат- и малатдегидрогеназы выборки неравновесные, отмечен статистически достоверный дефицит гетерозигот.
2. Парное сравнение с помощью критерия χ^2 гетерогенности по частотам аллелей трансферрина, лактатдегидрогеназы, эстераз-1 и эстераз-3 выявило достоверные различия по частотам аллелей и фенотипов между исследуемыми выборками.
3. Межгодовые колебания частот аллелей и фенотипов разных локусов имеют независимый характер во всех выборках. Частоты исследуемых локусов не проявляют согласованных изменений аллельных частот.

4. Генетический анализ структуры популяции азовской тарани показал, что исследуемые выборки принадлежат к различным локальным стадам, причем наибольшим сходством обладают ахтарская и бейсугская группировки, ближе к ним ейская тарань, наиболее отдалена донская.
5. Дискриминантный анализ физиолого-биохимических параметров и метрических признаков подтвердил дифференцированность популяции азовской тарани из экологически разных районов Азовского моря на четыре относительно обособленные группировки. Обнаружена тесная зависимость степени морфологических различий изучаемых групп тарани от географического расстояния между местами их нерестовой локализации, то есть клинальная изменчивость в направлении Дон — Кубань.
6. Совпадение общей картины изменчивости популяции азовской тарани по генетическим маркерам, физиологическому статусу и экофенотипическим модификациям свидетельствует об определяющей роли экологических факторов. Критическое состояние популяции тарани в современный период объясняется нарушением сложной популяционной структуры вследствие изменения экологических условий в ареале обитания и интенсивного промысла.

Практические предложения

При распределении промысловых нагрузок и лимитов на лов тарани в Азовском бассейне, который базируется на нерестовых скоплениях, необходимо учитывать подразделенность популяции тарани на дискретные единицы воспроизводства. Предлагается разделить общую величину сырьевых запасов вида на запасы, приуроченные к отдельным участкам ареала, равномерно распределить промысловые нагрузки на локальные стада, что не позволит нарушить способность этих стад к восстановлению.

Данные по физиологическому состоянию нерестовой части популяции на разных этапах жизненного цикла рекомендуется учитывать при составлении ежегодных ихтиологических прогнозов вылова, а также при оценке эффективности воспроизводства тарани.

Список публикаций по теме диссертации

1. Чихачев А.С., Цветненко Ю.Б., Дехта В.А., Борякин В.А., Сергеева С.Г., Хлобыстов В.В. Значение полиморфизма белков в процессах адаптации популяций // В кн.: «V Всесоюзный биохимический съезд». — Т.3. — 1985. — С. 187-188.
2. Чихачев А.С., Дехта В.А. Цветненко Ю.Б., Сергеева С.Г. Наблюдение действия отбора в популяциях гидробионтов // В кн.: Вопросы эволюционной физиологии, 9 совещ. по эвол. физиологии, тез. сообщ. — Л.: «Наука», 1986. — С.312.

3. Чихачев А.С., Цветненко Ю.Б., Дехта В.А., Сергеева С.Г., Айтнетдинова А.И., Борякина Т.Г. Характеристика уровней генетической изменчивости основных объектов промысла и марикультуры азовского бассейна // Современное состояние и перспективы рационального использования и охраны рыбного хозяйства в басс. Азовского моря. — Ч. 2. — Марикультура. — М., 1987. — С. 119-120.
4. Сергеева С.Г. Борякина Т.Г. О дифференциации трех симпатрических субпопуляций азовской тарани // Тез. докл. X Всесоюзного совещ. по эвол. физиологии пам. Л.А.Орбели. Л., 1990. — Л., «Наука», 1990. — С.35.
5. Сергеева С.Г., Борякина Т.Г. Генетическая структура популяции азовской тарани // Тез. докл. Всес. научн. конф. молодых ученых и специалистов, Ростов-на-Дону, 1990. — С. 139-140.
6. Сергеева С.Г. Биохимический полиморфизм и популяционно-генетический анализ азовской тарани // Тез. Второго симп. по экол. биохимии рыб, Ростов Великий, 1990. — Ярославль. 1990. — С. 215-216.
7. Сергеева С.Г. Генетический мониторинг популяционной структуры азовской тарани // Основные проблемы рыбного хоз. и охраны рыбохоз. водоемов Азовского бассейна. — Ростов-на-Дону: Полиграф, 1996. — С. 254-256.
8. Сергеева С.Г. Физиолого-биохимическое состояние производителей тарани в Азово-Кубанском районе // Основные проблемы рыбного хоз. и охраны рыбохоз. водоемов Азовского бассейна. — Ростов-на-Дону: Полиграф, 1996. — С. 254-256.
9. Дехта В.А., Сергеева С.Г., Борякина Т.Г. Изменчивость популяции азовской тарани по комплексу фенотипических признаков // Основные проблемы рыбн. хоз. и охраны рыбохоз. водоемов Азово-Черноморского бассейна. — Ростов-на-Дону: Полиграф, 1998. — С.301-307.
10. Дехта В.А., Сергеева С.Г. Структура популяции азовской тарани // Тез. докл. XI Всерос. конф. по промысл. океанологии, Калининград, 1999. — С. 112-113.
11. Сергеева С.Г., Дехта В.А. Структурная организация популяции азовской тарани // Тез. II съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров, Санкт-Петербург. 2000. — Т.2. — С. 57-58.

Подписано в печать 20.09 2000

Формат 60x84/16. Бумага газетная Печать офсетная. Объем 1,0 печ. л. Тираж 100 экз.
Заказ № 2-90 Ротапринт. 344082. г. Ростов-на-Дону ул. Б Садовая 33