

наблюдаются только в стенках артериол. У 35 % обследованных особей сельди имеются незначительные отклонения в морфологии селезенки.

Как и в предыдущие годы, сельдь заражена паразитами. В жабрах рыб встречается сельдевая вошь, а в кишечнике практически всех проанализированных рыб обнаружены нематоды.

В целом полученные показатели физиологического состояния сельди в 2007 г. в сравнении с результатами 2003-2006 гг. близки по своим значениям и находятся в оптимальных границах. Состояние особей исследованных выборок нерестовой части популяции черноморско-азовской проходной сельди в период нагула и нереста можно оценить как хорошее, что должно обеспечить ее высокий репродуктивный потенциал и увеличение численности.

Выполненные в 2006-2007 гг. исследования по оценке физиолого-биохимического состояния азовских промысловых рыб Азово-Черноморского бассейна показали, что в современных экологических условиях наблюдается сбалансированность трат веществ на рост, миграционную активность и размножение рыб с процессами их поступления и накопления запасных форм. У изученных видов отмечается 25 % особей с различной степенью выраженности разноуровневых изменений в состоянии органов, их структуры, клеточного и биохимического состава, что является отклонением от нормы и указывает на наличие негативного воздействия со стороны факторов среды обитания. Однако наличие таких особей в популяциях в современный период позволяет говорить об относительно слабой степени воздействия современного уровня загрязнения на физиологическое состояние ценных промысловых рыб.

Генетическая адаптация популяций мидии, пиленгаса, тарани к градиенту солености в Азовском море

В.А. Дехта, М.А. Махоткин, С.Г. Сергеева

Солености в Азовском море, как океанографическому фактору, принадлежит ведущая организующая роль в формировании биологического облика моря. Ее изменения под влиянием климатических и антропогенных факторов вызывают быстрые и глубокие преобразования экосистемы моря (Бронфман и др., 1979; Современное развитие..., 1999). Одной из специфических особенностей солености Азовского моря является ее градуальный характер изменчивости от нулевых значений у устья Дона до 12-14 ‰

в Керченском проливе. При этом, несмотря на специфику сезонных, годовых и многолетних вариаций солености в локальных участках моря, общий характер градуальности всегда сохраняется.

Полученные ранее факты корреляции генетических параметров (частоты аллелей и фенотипов, значения гетерозиготности по белковым локусам) с соленостью у мидии и пиленгаса (Дехта, 1987, 1998; Махоткин, Дехта, 2002; Омельченко и др., 2004) позволяют рассматривать последнюю как важный фактор, влияющий на формирование генетической структуры гидробионтов в условиях Азовского моря. Целью данной работы было определить характер влияния фактора солености на обобщенные показатели генетического сходства и различия внутривидовых структур гидробионтов (субпопуляции пиленгаса и тарани, поселения мидии) в Азовском море.

Материал и методы. Материалом для исследования служили данные, полученные в разные годы (1985-2005) при изучении популяционной генетики мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.), тарани (*Rutilus rutilus heckeli* Nordman) и пиленгаса (*Mugil soiyu* Bas.).

Сбор мидий проводили во время рейсов научно-исследовательских судов АзНИИРХ летом и осенью с глубин 6-9 м. На рисунке 1 представлена схема Азовского моря с указанием мест сбора материала. Выборки мидии, предназначенные для анализа, были представлены в основном особями одного возраста, который определяли по зонам роста на раковинах и сравнением с моллюсками известного возраста, выращенных на искусственных субстратах. Величина выборки составляла от 50 до 100 экземпляров. Места сбора моллюсков были привязаны к сетке станций гидрохимического контроля, который регулярно осуществляется АзНИИРХ. Данные по солености взяты только для придонного горизонта.

Сбор пиленгаса и тарани проводили в основном в период нерестового хода. В каждой локальности, обозначенной на рисунке 1, величина выборки была не менее 50 особей. Соленость в районах отбора рыб оценивали как среднюю величину за время, соответствующее возрасту изучаемых рыб.

При вычислении индексов генетического сходства и расстояния между выборками мидии использовали частоты аллелей по двум полиморфным локусам, эстеразылейцинаминопептидазы (Дехта, 1987); пиленгаса – по семи локусам: аспаратаминотрансферазы, алкогольдегидрогеназы, эстеразы-D, формальдегиддегидрогеназы, глицерол-3-фосфатдегидрогеназы, малик-энзима, фосфоглюкомутаза (Омельченко и др., 2004); тарани – по

четырем локусам: двум эстеразным и локусам, кодирующим трансферрин и лактатдегидрогеназу (Сергеева, 2000).

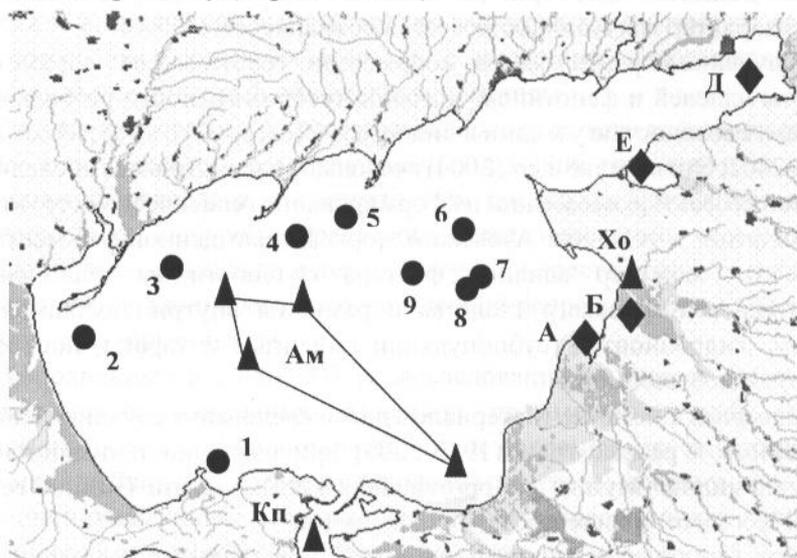


Рис. 1. Районы отбора биологического материала в Азовском море

Кружки – мидия (№ 1-9); треугольники – пиленгас (Кп – Керченский пролив, Ам – Азовское море, Хо – оз. Ханское); ромбы – тарань (Д – Донской, Е – Ейский, Б – Бейсугский, А – Ахтарский районы).

Индексы генетического сходства (I) и расстояния (D) рассчитывали по М. Нею (1972):

$$I = J_{xy} / (J_x * J_y)^{1/2},$$

где J_{xy} , J_x и J_y - арифметические средние по всем локусам, соответственно $\sum x_i y_i$, $\sum x_i^2$ и $\sum y_i^2$, а x_i и y_i - частоты i -того аллеля в популяциях x и y , соответственно.

$D = -\ln(I)$ — генетическое расстояние.

Поскольку индексы генетического сходства и расстояния являются характеристикой пары выборок, то для возможности анализировать их с экологической точки зрения соленость характеризовали как разницу значений между парами локальностей, откуда были взяты выборки.

Результаты и обсуждение.

Мидия. Географический ареал и характер расселения свидетельствуют о том, что мидии Азовского моря представляют собой краевую популяцию средиземноморской мидии. Было показано (Дехта, 1987), что в относительно неустойчивых условиях обитания пространственно-временная гетерогенность популяции мидии по аллозимным локусам в

основном обусловлена дифференцирующим действием естественного отбора на различных стадиях онтогенеза мидии. Активность отбора прямо связана с лимитирующим влиянием солености и концентрации кислорода в локальных местообитаниях мидий. В популяции мидии обнаружен дефицит гетерозигот. При этом лимитирующим влиянием солености можно объяснить около трети дисперсии его значений в популяции (Дехта, 1998). Также оказалось, что генетические параметры связаны не только с абсолютными значениями солености, но и с коэффициентами ее вариации в локальных поселениях мидии, которые характеризуют неустойчивость условий обитания. Последние были использованы при изучении связи их с индексами генетического расстояния и сходства между поселениями мидии (табл. 1).

Таблица 1

Матрица генетических расстояний (выше диагонали) и сходства (ниже диагонали) по М. Nei (1972) между поселениями мидии

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	cv S
1		0,0002	0,0034	0,0013	0,0032	0,0055	0,0110	0,0013	0,0097	2,8
2	0,9998		0,0037	0,0019	0,0037	0,0058	0,0116	0,0023	0,0102	3,4
3	0,9966	0,9963		0,0009	0,0006	0,0004	0,0023	0,0026	0,0017	5,3
4	0,9987	0,9981	0,9991		0,0005	0,0023	0,0052	0,0012	0,0048	5,0
5	0,9968	0,9963	0,9994	0,9995		0,0017	0,0031	0,0027	0,0033	5,0
6	0,9945	0,9942	0,9996	0,9977	0,9983		0,0013	0,0040	0,0006	7,5
7	0,9890	0,9885	0,9978	0,9948	0,9969	0,9987		0,0084	0,0003	6,3
8	0,9987	0,9977	0,9974	0,9988	0,9973	0,9960	0,9916		0,0071	4,4
9	0,9903	0,9898	0,9983	0,9952	0,9967	0,9994	0,9997	0,9929		6,3

Примечание: в последней колонке коэффициент вариации солености (cv S).

Результаты, приведенные в таблице 1, получены для выборок мидий четырехлетнего возраста. За этот же период были вычислены и коэффициенты вариации солености в локальных местообитаниях мидии, откуда были взяты выборки. Рисунок 2 показывает, как изменяются индексы генетического расстояния от различий в коэффициентах вариации солености между локальными местообитаниями мидии.

Очевидно, что чем больше локальности отличаются по параметру вариабельности солености, тем больше генетические расстояния между ними. Таким образом, мы фактически наблюдаем пространственную генетическую дифференциацию, обусловленную локальными векторами отбора в местообитаниях мидии. Вероятно, что именно экологически краевое расположение популяции мидии в Азовском море, где соленость является основным лимитирующим фактором, позволяет выявить наблюдаемую закономерность

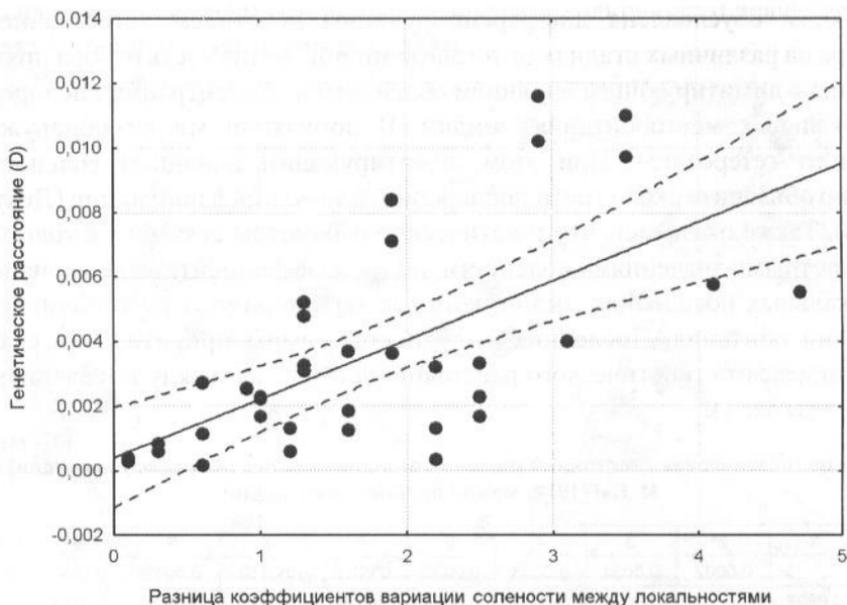


Рис. 2. Зависимость генетического расстояния от разницы значений коэффициента вариации солености между местообитаниями мидии; $r = 0,65$ ($p < 0,001$).

Пиленгас. При сравнении частот наиболее распространенных аллелей с таким важным для водных организмов фактором, как соленость, можно разделить изучаемые локусы на три группы. Частоты наиболее распространенных аллелей локусов первой группы, фосфоглюкомутазы и малик-энзима, положительно коррелируют с уровнем солености и при этом их частоты не превышают 0,8. Во вторую группу вошли три локуса: аспартаминотрансферазы, алкогольдегидрогеназы и формальдегиддегидрогеназы. Частоты их наиболее распространенных аллелей отрицательно связаны с соленостью воды. У локусов, эстеразы-D и глицерол-3-фосфатдегидрогеназы не выявлено определенной зависимости частот их аллелей от солености воды.

Характерно, что наибольшие генетические расстояния (табл. 2) соответствуют наиболее удаленным друг от друга выборкам пиленгаса и одновременно наибольшим различиям в солености между ними.

В наибольшей степени различаются выборки из Керченского пролива и из оз. Ханское. Выборка из Азовского моря занимает промежуточное положение между ними. Примечательным фактом является связь показателей генетических расстояний с фактором солености. Попарные сравнения выборок показаны на рисунке 3.

Матрица генетических расстояний (выше диагонали) и сходства (ниже диагонали) по М. Nei (1972) между выборками пиленгаса

	Хо	Ам	Кп	S ‰
Хо		0,0093	0,0129	4,0
Ам	0,9908		0,0067	10,0
Кп	0,9872	0,9934		14,0

Примечание: в последней колонке значения солености.

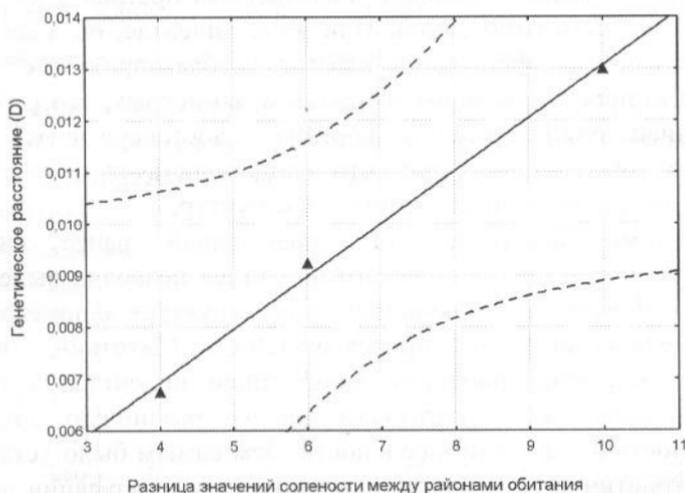


Рис. 3. Зависимость генетического расстояния от различия значений солености между районами обитания пиленгаса; $r = 0,997$ ($p=0,049$).

Чем выше различия в солености между районами исследования пиленгаса, тем больше индекс генетического расстояния (или меньше индекс генетического сходства). Учитывая, что в значениях этих индексов отражена информация о частотах аллелей полиморфных локусов, можно сделать вывод о том, что фактор солености способен существенно влиять на генотипический состав субпопуляций пиленгаса в Азовском море.

Обращает на себя внимание и постепенный характер изменения уровня генетического сходства с соленостью. Обычно постепенные изменения признаков в пределах ареала рассматриваются как свидетельство приспособления к местным условиям и называются клинальной изменчивостью или клиной. Есть две основные причины, обуславливающие клинальный характер изменчивости. Первая состоит в том, что изменение самих факторов среды носит клинальный характер (Майр, 1974). В нашем случае соленость действительно изменяется

клинально, увеличиваясь от Таганрогского залива к Керченскому проливу и Черному морю. Вторая причина состоит в том, что обмен генами между соседними популяциями (субпопуляциями) сглаживает все резкие различия. Таким образом, клины являются результатом действия двух сил: отбора, который стремится сделать каждую субпопуляцию адаптированной к локальной среде, и потока генов, сглаживающего различия между субпопуляциями.

Совершенно очевидно, что для обмена генами посредством миграции у пиленгаса в Азовском море нет значительных преград и популяция в целом должна быть гомогенной. При этом пиленгас, обладая высокой подвижностью, способен легко избегать неблагоприятных для него условий обитания. Однако мы наблюдаем, во-первых, его радиацию в широком диапазоне солености и, во-вторых, достоверные генетические различия в том же диапазоне, что свидетельствует о генетической адаптации на уровне субпопуляционных структур.

Необходимо заметить, что проведенный ранее системный морфометрический анализ азовского пиленгаса позволил выделить два адаптивных морфотипа, отличающихся по структуре аллометрического роста и средним значениям признаков (Дехта, Махоткин, 2002). При этом оказалось, что пропорции морфотипов пиленгаса в Азовском и Черном морях ясно указывают на их различную адаптивную направленность в отношении солености. Тем самым было установлено, что морфогенетические структурные компоненты популяции пиленгаса (морфотипы) различной экологической направленности являются основой адаптивного механизма его радиации в широком диапазоне солености.

Тарань. 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 реки Дон, в Ахтарском морском районе с Бейсугским и Ахтарскими лиманами, Ачуевском и Темрюкском морских районах. Размножается тарань в примыкающих к ним системах кубанских лиманов, дельте Дона и малых рек Приазовья. Для азовской тарани граница ареала определяется изогалиной 11 ‰ - верхней границей солевого оптимума. Распределение тарани в прибрежной зоне моря ограничивается глубинами 4-8 м.

Здесь также мы обнаруживаем наибольшие генетические расстояния между самыми удаленными выборками из Ахтарского и Донского районов (см. рис. 1). Различия в солености между этими районами максимальны (табл. 3).

Матрица генетических расстояний (выше диагонали) и сходства (ниже диагонали) по М. Nei (1972) между выборками тарани

	Д	Е	Б	А	S ‰
Д		0,0046	0,0052	0,0215	2,0
Е	0,9954		0,0058	0,0146	4,0
Б	0,9949	0,9942		0,0133	6,5
А	0,9788	0,9855	0,9867		9,5

Примечание: в последней колонке значения солености.

Корреляция между индексом генетического расстояния и разницей значений солености между местообитаниями тарани довольно высока ($r=0,81$), что свидетельствует о связи более 60 % дисперсии этих параметров (рис. 4).

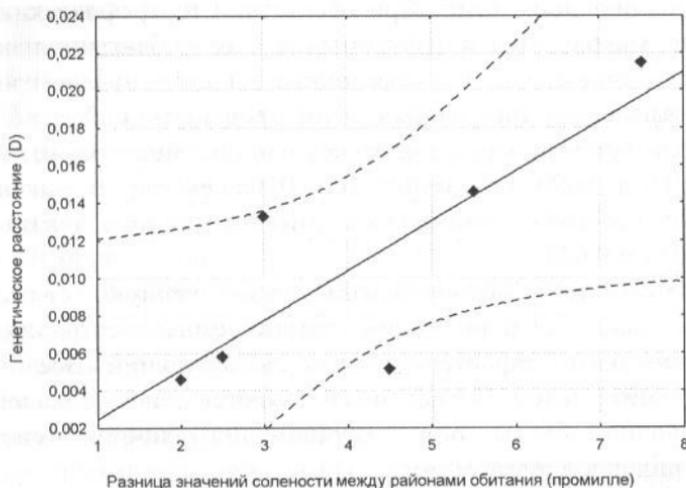


Рис. 4. Зависимость генетического расстояния от различия значений солености между местообитаниями тарани; $r = 0,81$ ($p=0,048$).

Здесь надо заметить, что проведенное ранее изучение изменчивости тарани по комплексу морфометрических индексов (Дехта и др., 1998) показало аналогичную картину. То есть, комплекс метрических признаков, имеющих полигенный характер наследования, также имеет клину, совпадающую с градиентом солености. При этом корреляция с соленостью составляет $r=0,98$, а с географическим расстоянием между сравниваемыми выборками $r=0,96$ при высоких уровнях значимости. Таким образом,

фактор солености в значительной мере оказывает влияние на структуру популяцию тарани в процессе ее адаптации к градиенту солености.

Мы проанализировали три вида гидробионтов, обитающих в Азовском море с целью выявить закономерности внутривидовой изменчивости индексов генетического сходства и расстояния М. Нея в зависимости от градиента солености в Азовском море. Из двух видов рыб пиленгас распространен практически по всему морю, а тарань – в его восточной и северо-восточной части. Мидия – прикрепленный моллюск, ее миграция осуществляется переносом свободно плавающей личинки. При различной биологии этих видов в нашем случае общим для них является то, что на их ареалах в Азовском море наблюдается градиент солености, и все они способны свободно обмениваться мигрантами на своих ареалах. Индексы генетического сходства и расстояния М. Нея основаны на различии в частотах аллелей белковых локусов, изменения которых как элементарное эволюционное событие отражает генетическую дифференциацию популяции. При отсутствии географических преград для обмена мигрантами в изучаемых видах наблюдается зависимость от солености генетическая дифференциация субпопуляций на уровне близком к локальным популяциям. Этот уровень по F. Ayala (1975) для беспозвоночных и рыб определяется величиной генетических расстояний М. Нея 0,016 и 0,020, соответственно. В нашем случае максимальные генетические расстояния составляют 0,010 для мидии, а для пиленгаса и тарани - 0,013 и 0,021.

При этом мы обнаруживаем существенную связь между градиентом солености и индексами генетического расстояния, а также морфометрическими характеристиками субпопуляций. Все это может свидетельствовать о том, что соленость является главным экологическим фактором водной среды, определяющим популяционно-генетические адаптации видов в Азовском море.

Санитарно-микробиологическое состояние рыбы в Азовском и Черном морях в 2007 г.

М.А. Сазыкина, М.А. Коленко, В.А. Чистяков, Г.А. Низова

Бактерии, грибы и вирусы - один из важных факторов, влияющих на заболеваемость и смертность рыб. Большая часть инфекционных болезней рыб - это результат оппортунистической инвазии ихтиофауны патогенными микроорганизмами, которые обычно сосуществуют с ними.