



УДК 597.2/.5:591.18+551.464

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЧЁТНЫХ ПРИЗНАКОВ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОВЫ У РАЗНЫХ ВИДОВ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ И ЕЁ СВЯЗЬ С ГИДРОХИМИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ^{*)}

© 2018 г. Б. Г. Котегов

Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия
E-mail: rutilus@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.02.2018; после доработки 22.05.2018;
принята к публикации 09.08.2018; опубликована онлайн 28.09.2018.

Изучались счётные морфологические признаки у трёх массовых видов рыб — плотвы, речного окуня и золотого карася, обитающих в небольших искусственных водоёмах центрально-восточной части Удмуртии. У отловленных рыб произведён подсчёт числа отверстий сейсмодатчиков каналов в некоторых парных покровных костях скелета головы и вычислена сумма значений этих счётных признаков (ΣSS) с усреднением для левой и правой сторон. В исследованных водоёмах измерялась также общая минерализация воды и оценивалось содержание в воде ионов кальция и магния. Для изученных видов рыб выявлен общий тренд внутривидовой изменчивости: с увеличением концентрации Mg^{2+} в пресной воде уменьшалось среднее значение ΣSS в исследованных популяциях. Для популяций плотвы, окуня и карася, обитающих в водоёмах с наибольшими отличиями в содержании магния, отмечены статистически значимые различия средних величин и частотных распределений дискретных вариантов этого признака сейсмодатчиковой системы. В дополнение к натурным исследованиям проведены лабораторные эксперименты по аквариумному выращиванию мальков окуня и плотвы в различных гидрохимических условиях. Сформированные в воде с повышенным содержанием Mg^{2+} мальки окуня и плотвы характеризовались меньшим числом отверстий в окостеневших сейсмодатчиковых каналах головы по сравнению с таковым контроля, а также взрослых особей из материнских популяций. Повышенные концентрации Na^+ не оказали подобного влияния на формирование изученных признаков. Для объяснения наблюдаемых онтогенетических эффектов рассматривается возможность прямого влияния ионов магния на скорость развития личинок пресноводных рыб, а также косвенного влияния на их морфогенез конкурентных биохимических отношений этого элемента с кальцием.

Ключевые слова: рыбы, сейсмодатчиковая система, счётные признаки, ионы магния

В настоящее время накоплено много данных, отражающих связи внутривидовой изменчивости рыб с экологическими факторами водной среды [3, 10, 11]. Из абиотических факторов, влияющих на изменчивость морфологических признаков рыб разных видов, лучше всего изучена температура воды, которая отличается значительной неоднородностью в пространстве и времени и влияние которой успешно моделируется в лабораторных экспериментах. Достаточно вспомнить известное правило Жордана об уменьшении среднего числа позвонков в популяциях рыб одного вида, обитающих или развивающихся при более высоких температурах [21].

^{*)}Статья по материалам докладов Всероссийской конференции с международным участием «Научные чтения, посвящённые 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (11–15 октября 2017 г., Севастополь).

В то же время попытки найти аналогичную общую закономерность при влиянии фактора солёности воды на этот признак дают противоречивые результаты, в частности для морских и эвригалинных видов [5].

У пресноводных видов рыб из подсемейства Leuciscinae отмечаются противоположные тренды изменчивости некоторых счётных признаков в географическом градиенте увеличения общей минерализации водоёмов. Так, у лещей рода *Abramis* и густеры *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) при образовании ими в континентальных водоёмах Евразии полупроходных и солоноватоводных форм среднее число отверстий сейсмодатчиков каналов в некоторых парных покровных костях головы уменьшается, тогда как у плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) — наоборот, увеличивается [4, 8, 19]. Последний факт может быть связан с большей степенью таксономической дивергенции полупроходных форм плотвы — воблы и тарани, которые в настоящее время рассматривают как самостоятельные виды *R. caspicus* (Yakovlev, 1870) и *R. heckelii* (Nordmann, 1840) [18] или объединяют в монофилетическую группу видового ранга вместе с другими южными популяциями *R. rutilus sensu lato*, а также плотвой водоёмов Сибири [20]. В последнем случае естественность выделения такой группы, включающей как дельтаво-эстуарные и полупроходные, так и чисто пресноводные формы из разных речных бассейнов, вызывает определённые сомнения.

По нашим данным, даже в водоёмах, принадлежащих к одному речному бассейну и расположенных в сходных зонально-климатических условиях, счётные признаки сейсмодатчиков системы головы у ряда экологически пластичных видов рыб могут демонстрировать высокую межпопуляционную вариабельность средних значений и статистически значимую связь с некоторыми интегральными химическими параметрами пресноводной среды, в частности с общей минерализацией [6, 16, 17]. При этом в пределах одной природной зоны различия небольших пресных водоёмов по суммарному содержанию и соотношению концентраций различных растворённых веществ обусловлены, как правило, локальными особенностями их водосборов (удельные размеры, состав рыхлых почвообразующих и коренных горных пород, степень антропогенной трансформации почвенно-растительного покрова, наличие организованных источников химического загрязнения). В отличие от морских, пресные воды с общей минерализацией не более 1 г·дм⁻³ характеризуются значительно более разнообразным соотношением концентраций главных ионов в сухом остатке, особенно трёх катионов — кальция, магния и натрия [9]. В свою очередь, эти металлы являются важными макроэлементами, определяющими различные аспекты жизнедеятельности всех организмов, включая рыб, поэтому недостаток или избыток их ионов в водной среде может изменять биохимические процессы и физиологические реакции последних. У пресноводных рыб интенсивный катионный обмен с внешней средой наблюдается сразу после выклева их личинок (предличинок) из икры [2], следовательно, можно ожидать последствий изменения ионного состава воды на уровне структурных результатов морфогенеза развивающихся особей, а далее — и на популяционно-морфологическом уровне.

Цель настоящей работы — выявить основные гидрохимические факторы и общие тренды внутривидовой изменчивости счётных признаков сейсмодатчиков системы головы у разных видов рыб в условиях локальной дифференциации пресноводной среды и изменения её ионного состава.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор ихтиологического материала проводили в 2009–2017 гг. в 16 небольших антропогенных водоёмах (плотинные пруды, копани), расположенных в центральных и восточных районах Удмуртской Республики и принадлежащих к бассейнам правобережных притоков Средней и Нижней Камы. Площадь водоёмов — от 0,4 до 62,0 га, воды по химическому составу — пресные гидрокарбонатные кальциевые или кальциево-магниевые, доминирующие виды рыб — плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 или золотой карась *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758).

Всего отловлено и подвергнуто морфологическому анализу 564 экз. плотвы размером 70–183 см в возрасте 2⁺–9⁺ лет, 250 экз. окуня размером 65–185 см в возрасте 2⁺–10⁺ лет и 183 экз. карася 56–84 см в возрасте 2⁺–4⁺ года. Длину тела рыб измеряли до заднего края чешуйного покрова у основания хвостового плавника, возраст определяли по годовым кольцам на клейтруме и жаберной крышке. Osteологический материал от каждого экземпляра получен после его вываривания и освобождения костей от мягких тканей. В покровных костях скелета головы подсчитывали число отверстий сейсмодатчиков каналов слева и справа (без учёта отверстий на стыках костей):

- CSO^f — надглазничный канал в лобных костях;
- CSO^p — надглазничный канал в теменных костях (у плотвы);
- CST^p — надвисочный канал в теменных костях (у плотвы и карася);
- CPM^p — предкрышечно-нижнечелюстной канал в предкрышечных костях;
- CPM^d — предкрышечно-нижнечелюстной канал в нижнечелюстных костях;
- CIO^l — подглазничный канал в слёзных костях (у окуня).

Далее вычислялись сумма значений этих дискретных сейсмодатчиков признаков (ΣSS) для каждой стороны головы и полусумма ΣSS для обеих сторон.

Общую минерализацию воды в водоёмах измеряли кондуктометром-мультимонитором РНТ-028 в натуральных условиях в течение пяти вегетационных сезонов 2013–2017 гг., с мая по сентябрь, со средней периодичностью один раз в месяц. Пробы воды для определения содержания главных катионов, кальция и магния, отбирали в окупёво-плотвичных водоёмах в мае 2015–2017 гг. после окончания фазы весеннего половодья, в карасёвых водоёмах — в конце июня (начале июля) 2016–2017 гг., с привязкой к периодам протекания раннего онтогенеза вышеуказанных видов рыб. Анализ воды провели в химической лаборатории Удмуртского государственного университета по аттестованным методикам.

Статистическая обработка количественных данных выполнена с применением программ Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 7. Использовали критерии Стьюдента (t), Пирсона (χ^2) и Манна — Уитни (U), а также ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

В 2017 г. в дополнение к полевым исследованиям были проведены лабораторные эксперименты по аквариумному выращиванию мальков окуня и плотвы в различных гидрохимических условиях. Несколько лентовидных кладок оплодотворённой икры окуня было собрано на нерестилище в одном из прудов с минерализацией воды около 200 мг·дм⁻³ в начале мая, а фрагменты прибрежных растительных субстратов с приклеенной оплодотворённой икрой плотвы — в небольшом заливе другого водоёма с минерализацией воды 100 мг·дм⁻³ в середине мая. Инкубация икры окуня проведена при естественных суточных колебаниях температуры от 15 до 17 °С в кюветах с постепенной акклимацией к контрольному химическому составу воды: сначала — двое суток в природной прудовой воде, затем — двое суток в смеси природной и контрольной воды (1:1). Далее ленты икры были фрагментированы, полученные фрагменты перемешаны и разложены приблизительно поровну по трём 15-литровым аквариумам с начальным объёмом воды 2 л. Она была предварительно подготовлена по следующей схеме: в контрольном аквариуме — бутилированная вода высшей категории (общая минерализация 190–200 мг·дм⁻³, содержание Ca²⁺ 48–50 мг·дм⁻³, Mg²⁺ — 8–14 мг·дм⁻³, Na⁺ — менее 20 мг·дм⁻³), в других аквариумах исходные значения минерализации контрольной воды были удвоены добавлением хлорида магния или натрия. В течение последующих 25 дней объёмы воды с заданными в начале эксперимента гидрохимическими параметрами постепенно увеличивали до максимальных, аквариумы содержали в одинаковых условиях температуры и освещения, постоянно аэрировали и периодически очищали от осадков и обрастаний. Личинок окуня выкармливали живым кормом. Так, сначала их выкармливали природным зоопланктоном (коловратками, науплиями циклопов), затем постепенно переводили на питание более крупными, искусственно выращенными науплиями артемий. Далее выживших и подросших поздних личинок пересадили в 32-литровые

аквариумы и подращивали ещё один месяц в тех же гидрохимических условиях при 25–26 °С до морфологически сформированных особей второго малькового этапа по Н. Н. Дислеру [14], выкармливая их трубочником. После двух месяцев эксперимента у оставшихся в живых выросших мальков окуня (23 экз.) была измерена длина тела до основания хвостового плавника *SL* и под бинокулярным микроскопом произведён подсчёт числа выходных отверстий в окостеневших сейсмодатчикских каналах головы с предварительным окрашиванием их метиленовой синью. Количество мальков окуня в контроле составило 13 экз., в опытной группе “+Mg” — 7, в опытной группе “+Na” — 3.

Инкубация икры плотвы была проведена в кюветах в аналогичных условиях температуры и освещения с постепенной акклимацией в течение недели к воде контрольного химического состава, в качестве которой использована такая же бутилированная вода, разбавленная дистиллятом до минерализации 150 мг·дм⁻³. После перехода на этап *B* по Васнецову [1] подвижные ранние личинки плотвы были рассажены в пять аквариумов: с контрольным химическим составом и с минерализацией воды, повышенной до значений 250 и 400 мг·дм⁻³ в каждом случае двумя способами — добавлением хлорида магния или натрия. Личинок выкармливали сухим сбалансированным кормом для молоди аквариумных рыб и живым природным зоопланктоном, который постепенно замещали науплиями артемий. Далее эксперимент с плотвой продолжался по той же схеме, что и с окунем, но был более растянут во времени. Общая продолжительность выращивания мальков из оплодотворённой икры у плотвы составила пять месяцев. Суммарное количество выживших к концу эксперимента мальков плотвы на этапах развития *F* и *G* во всех группах составило 67 экз., в том числе с полностью окостеневшими сейсмодатчикскими каналами головы в лобных и предкрышечных костях — 27 экз. (контроль — 6 экз., опытные группы — 5, 6, 5 и 5 экз.). В сравнительном анализе экспериментальных групп по отдельным парным признакам за единицу наблюдения принимали каждую сторону особи, в результате чего число степеней свободы при расчёте средних значений увеличено вдвое.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных водоёмах общая минерализация воды колебалась от 80 до 610 мг·дм⁻³. В большинстве плотинных прудов с весны до осени она изменялась синхронно в зависимости от фазы водного режима и степени разбавления воды талыми или дождевыми стоками, постепенно повышаясь к концу вегетационного сезона, а в обводнённых карьерах с небольшим удельным водосбором была относительно постоянна. Колебания этого показателя в одни и те же месяцы летне-осенних межженных периодов разных лет были выражены слабо. Аналогичным межгодовым постоянством характеризовалось в конце весны и начале лета содержание ионов кальция и магния. За период исследований минимальная концентрация Ca²⁺ была отмечена в небольшом заполненном водой песчаном карьере — 26,1 мг·дм⁻³, максимальная зарегистрирована в пруду-отстойнике, расположенном на территории старого месторождения нефти, — 116,0 мг·дм⁻³. Для концентрации Mg²⁺ аналогичные минимальные и максимальные значения составили 4,9 и 32,2 мг·дм⁻³.

В поверхностных пресных водах величина общей минерализации определяется в первую очередь содержанием гидрокарбонатных анионов, а также катионов кальция и магния [9]. В нашем случае связь данного гидрохимического показателя с концентрацией ионов кальция и магния в исследованных водоёмах была тесной и статистически значимой ($p < 0,01$; $r_S = 0,825$ и $0,745$ соответственно). При этом минерализация воды изменялась практически линейно с содержанием Ca²⁺, тогда как её зависимость от содержания Mg²⁺ имела нелинейный характер. Относительная концентрация ионов магния была наибольшей (свыше 10 % общего солесодержания) в нескольких прудах с величинами минерализации около 200 мг·дм⁻³, соответствовавшими средним «фоновым» значениям этого гидрохимического

параметра для поверхностных вод рассматриваемого региона. В других водоёмах с повышенной или пониженной минерализацией воды относительное содержание магния было меньше в среднем в 1,5–2,0 раза.

Сопоставление результатов оценки средневыборочных значений ΣSS у особой плотвы, речного окуня и золотого карася с локальными гидрохимическими особенностями тех водоёмов, в которых они обитали, выявило статистически значимые связи этого признака с изученными химическими параметрами воды (табл. 1). Для всех трёх видов пресноводной ихтиофауны наблюдался один общий тренд внутривидовой изменчивости: с увеличением концентрации ионов магния в пресной воде у рыб уменьшалось среднее число отверстий сейсмодатчиков каналов в покровных костях головы (рис. 1а–в). Аналогичный отрицательный тренд в градиенте увеличения общей минерализации пресной воды удалось выявить только для сейсмодатчиков признаков окуня и карася, тогда как у плотвы связи признака ΣSS с этим показателем не обнаружено.

Таблица 1. Коэффициенты ранговой корреляции средних выборочных значений признака ΣSS у трёх видов рыб с некоторыми гидрохимическими параметрами

Table 1. Coefficients of rank correlation of mean sample values of ΣSS feature in three fish species with some hydrochemical parameters

Вид	<i>M</i>	[Ca ²⁺]	[Mg ²⁺]	[Ca ²⁺]/ <i>M</i>	[Mg ²⁺]/ <i>M</i>	[Ca ²⁺]/[Mg ²⁺]
<i>R. rutilus</i>	–0,139	–0,079	–0,705	0,207	–0,790	0,842
<i>P. fluviatilis</i>	–0,867	–0,964	–0,857	0,643	–0,214	0,321
<i>C. carassius</i>	–0,975	–0,667	–0,975	0,667	–0,308	0,462

Примечание. *M* — минерализация воды. Полужирным шрифтом выделены показатели, соответствующие уровню значимости $p < 0,05$.

Note. *M* – mineralization of water. In bold – values corresponding to the level of significance $p < 0.05$.

Для локальных популяций плотвы, окуня и карася, обитающих в водоёмах, которые в наибольшей степени отличаются по содержанию Mg²⁺, отмечены статистически значимые ($p < 0,01$) различия как по средним значениям признака ΣSS (*t*-критерий), так и по частотным распределениям его отдельных вариантов (критерий χ^2). Реальные географические расстояния между водоёмами с такими популяциями оценены нами для плотвы в 30 км, для окуня — в 25 км, для карася — в 20 км при общем разбросе местоположений исследованных водоёмов в широтном направлении до 50 км, а в меридиональном — до 80 км. Таким образом, именно разнообразие локальных условий, которое проявилось в гидрохимической специфике отдельных небольших водоёмов, могло обусловить выявленный размах внутривидовой изменчивости изученных сейсмодатчиков признаков у трёх массовых видов рыб, обитающих в пределах одного речного бассейна в практически идентичных климатических условиях. При этом межпопуляционный размах варьирования признака ΣSS у плотвы на исследованном локальном уровне оказался шире диапазона, рассчитанного по литературным данным [4] для популяций плотвы всего Волжско-Камского бассейна: 20,53–21,94 и 20,78–21,47 соответственно. Для сравнения: аналогичный диапазон у пресноводных популяций плотвы в пределах всей европейской части бывшего СССР, включая бассейны Чёрного, Балтийского, Белого и Баренцева морей, составляет 20,47–22,39.

Графическое сопоставление частотных распределений величин признака ΣSS у речного окуня, плотвы и золотого карася из водоёмов, различающихся по содержанию ионов магния, приведено на рис. 2а–в. Из анализа графиков следует, что по мере увеличения концентрации Mg²⁺ в воде во всех трёх случаях сдвигается влево нижняя граница распределения значений ΣSS и мода этого признака. Только у золотого карася, обитающего в пруду с наибольшим содержанием магния,

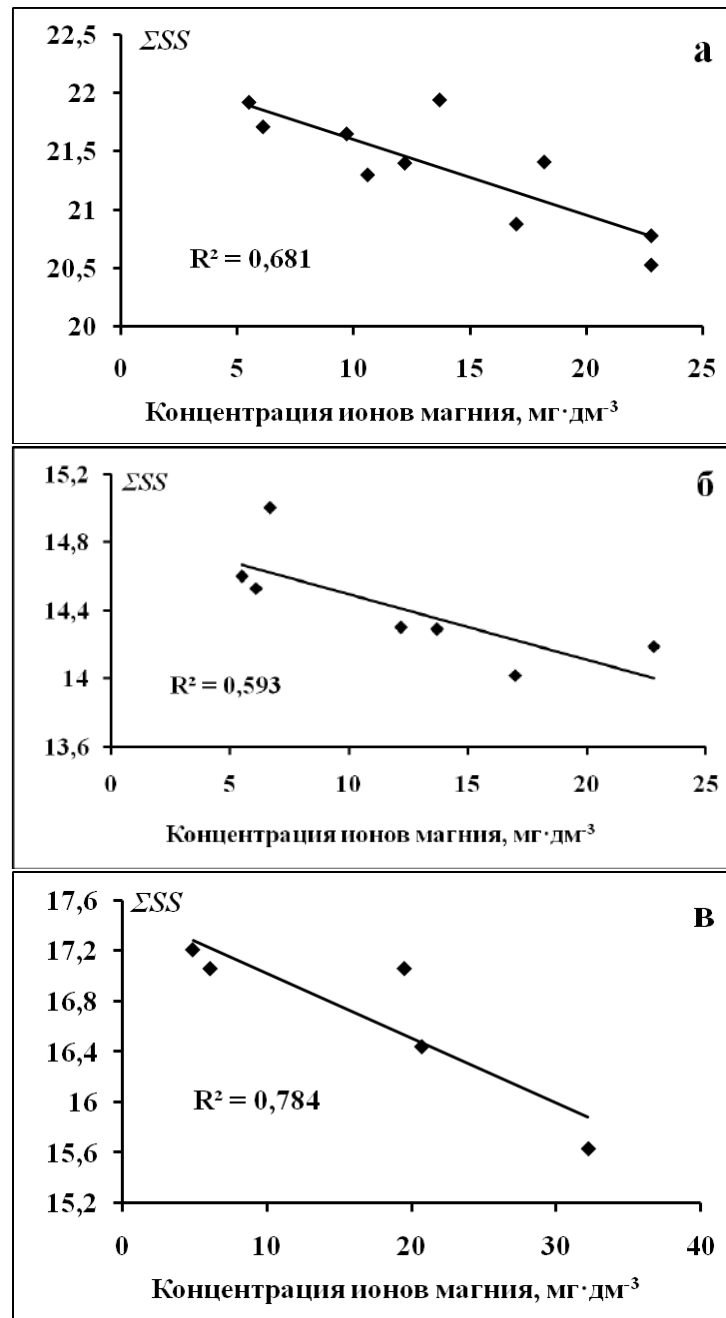


Рис. 1. Линейные тренды изменения средневывборочных значений суммарного счётного признака сейсмоденсорной системы ΣSS в зависимости от концентрации ионов магния в водной среде для трёх видов рыб: а — плотва, б — речной окунь, в — золотой карась

Fig. 1. Linear trends of the change of average values of the total countable feature of seismosensory system ΣSS depending on the concentration of magnesium ions in water for three species of fishes: а – roach, б – perch, в – crucian carp

в левом направлении перемещается и верхняя граница распределения. На основании этого можно предположить, что уменьшение средних величин рассматриваемого сейсмоденсорного признака в популяциях рыб, обитающих в условиях повышенной концентрации ионов магния, происходит главным образом за счёт появления и закрепления в их составе отдельных особей с новыми наименьшими значениями этого признака и лишь отчасти — за счёт отсутствия или быстрой элиминации из состава популяций особей с его наибольшими значениями. Вероятно, существуют какие-то онтогенетические механизмы, которые приводят к редукции числа признаков сейсмоденсорной системы головы у части особей рыб при увеличении содержания Mg^{2+} в воде.

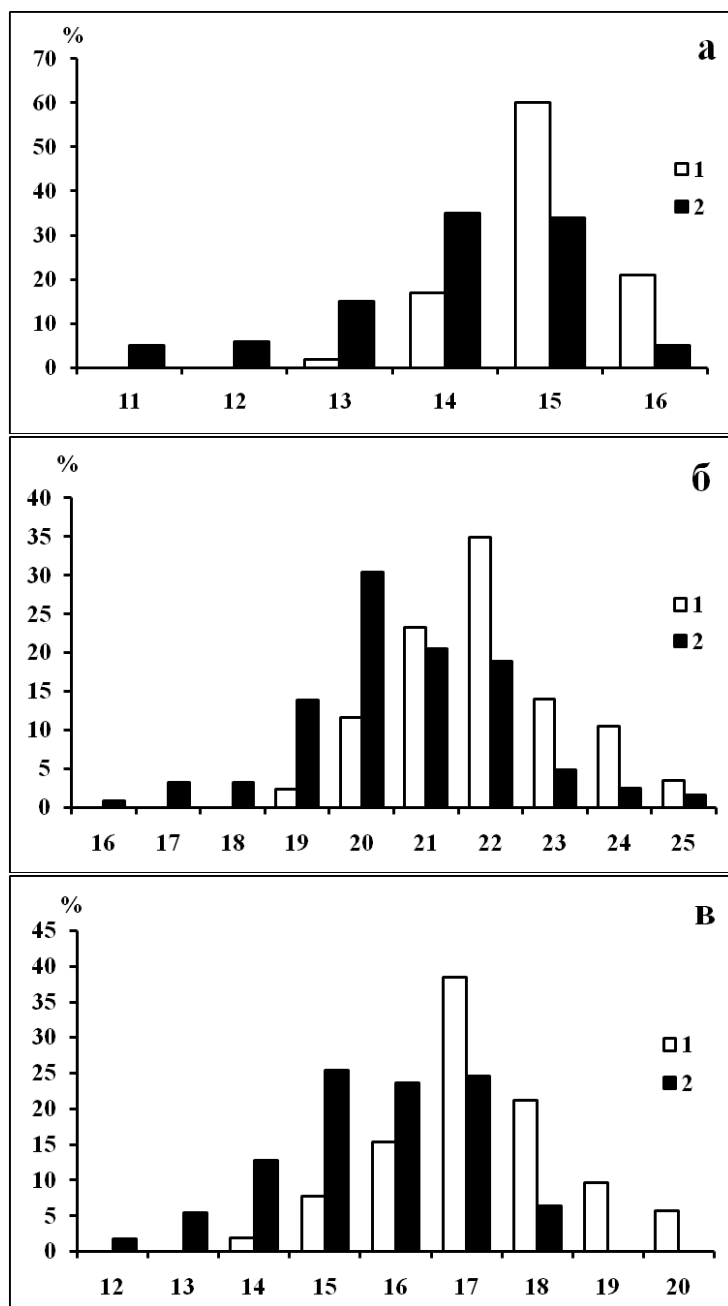


Рис. 2. Частотные распределения дискретных значений суммарного счётного признака ΣSS в популяционных выборках из водоёмов с минимальной (1) и максимальной (2) концентрацией ионов магния для трёх видов рыб: а — речной окунь, 6,7 и 17,0 мг·дм⁻³; б — плотва, 5,5 и 22,8 мг·дм⁻³; в — золотой карась, 4,9 и 32,2 мг·дм⁻³

Fig. 2. Frequency distributions of discrete values of the total countable feature ΣSS in population samples from ponds with a minimum (1) and maximum (2) concentration of magnesium ions for three species of fishes: а – perch, 6.7 and 17.0 mg·dm⁻³; б – roach, 5.5 and 22.8 mg·dm⁻³; в – crucian carp, 4.9 and 32.2 mg·dm⁻³

По нашему мнению, в диапазоне величин общей минерализации, соответствующих категории пресных вод, её влияние на гидробионтов не может рассматриваться как действие единого и однородного химического фактора солёности в традиционном его понимании. В аутоэкологическом аспекте этого влияния, прежде всего, следует выяснять реакции пресноводных организмов на отдельные ионы (группы ионов), растворённые в воде, которые, с одной стороны, определяют её общую минерализацию, с другой — обладают различными биологическими эффектами. Если рассматривать ионы магния в качестве самостоятельного химического фактора пресноводной среды,

то механизмы их прямого или косвенного влияния на морфологическую изменчивость организмов рыб необходимо искать, как нам представляется, на уровне биохимической регуляции протекания различных процессов их раннего онтогенеза. В этом смысле возможные популяционные эффекты, связанные с дифференциальной смертностью развивающихся в воде организмов рыб от избытка или недостатка растворённых форм магния, являются вторичными (дополнительными) по отношению к онтогенетическим.

Выявленные морфологические различия у пресноводных рыб, обитающих в неодинаковых локальных гидрохимических условиях, могли быть обусловлены разной степенью количественного проявления в их онтогенезе самих сейсмоденситивных признаков или эпигенетически скоррелированных с ними других морфофизиологических характеристик. Мы попытались в эксперименте по выращиванию плотвы и окуня оценить прямые онтогенетические эффекты воздействия воды с различным ионным составом на морфогенез сейсмоденситивной системы головы у этих видов рыб. Выращенные нами в воде с повышенным содержанием Mg^{2+} мальки окуня характеризовались меньшими значениями CSO^f и CPM^d , чем мальки, выращенные в воде с такой же общей минерализацией ($400 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$), но с повышенным содержанием Na^+ , а также чем молодёжь контрольной группы (минерализация воды $200 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$) и взрослые особи окуня из пруда, откуда была взята для инкубации оплодотворённая икра этого вида (рис. 3а–б). Сравнения по U -критерию и критерию χ^2 выявили статистически значимые различия ($p < 0,05$) по признаку CSO^f первой группы мальков с «контролем» и с прудовой выборкой.

Таким же образом мальки из двух групп плотвы, выращенные в условиях повышенного содержания Mg^{2+} в пресной воде с минерализацией 250 и $400 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$, имели статистически значимо ($p < 0,05$) меньшие значения счётного признака CPM^p , чем мальки, выращенные в воде аналогичной минерализации с добавлением Na^+ , а также мальки контрольной группы (минерализация воды $150 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$) и взрослые прудовые особи плотвы (рис. 4а–б). По признаку CSO^f значимых различий выявлено не было, а признаки CSO^p , CST^p и CPM^d у многих мальков плотвы этапа G по завершении пятимесячного эксперимента ещё не сформировались, так как соответствующие участки сейсмоденситивных каналов у них окостенели не полностью.

Проведённые лабораторные эксперименты подтверждают наше предположение, основанное на результатах натурных исследований, о значимой роли ионов магния в формировании внутривидовой изменчивости структур сейсмоденситивной системы головы у пресноводных рыб в локальных гидрохимических условиях. Не исключено, что механизмы влияния магния на дифференциальное состояние этих структур в природе и в эксперименте имеют различия, так как в первом случае влияние ионного состава воды опосредовано генотипической спецификой каждой из популяций и, в конечном итоге, её эпигенетическим ландшафтом. Однако едва ли в данном случае можно говорить о фенотипировании по типу классических морфов под воздействием необычных или экстремальных условий развития [22], поскольку в эксперименте мы ориентировались именно на естественные пределы содержания Mg^{2+} , наблюдаемые в водах Удмуртии, и работали с концентрациями магния не более $50 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, которые лишь немногим выше действующих федеральных нормативов ПДК этого элемента в пресных водоёмах рыбохозяйственного значения ($40 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$).

В эксперименте с окунем помимо выявленных различий значений сейсмоденситивных признаков у сформированных мальков из разных групп были отмечены статистически значимые различия по длине тела ($p < 0,05$; U -критерий). Средние значения их линейных размеров по окончании двухмесячного эксперимента составили в контрольной группе ($33,2 \pm 0,7$) мм, в группе “+Mg” — ($37,3 \pm 1,9$) мм, в группе “+Na” — ($29,0 \pm 0,6$) мм. Скорее всего, отмеченные нами отличия в темпах роста у личинок окуня из разных групп были заложены ещё на эмбриональных этапах их развития во фрагментированных икрных «лентах», что проявилось, в частности, в более поздних сроках окончания выклева личинок в контрольной группе и в опытной группе с добавлением

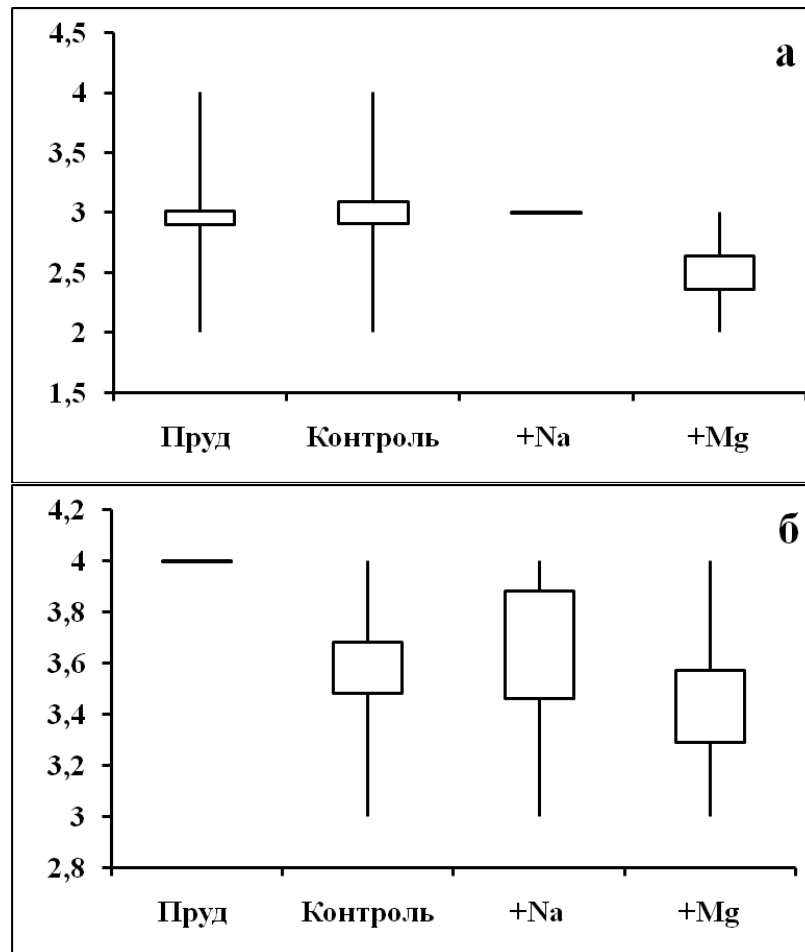


Рис. 3. Ошибки средних значений и диапазоны варьирования счётных признаков CSO^f (а) и CPM^d (б) у мальков окуня из трёх экспериментальных групп при различных гидрохимических условиях выращивания и у взрослых особей этого вида из материнской прудовой популяции ($n = 23$)

Fig. 3. Errors of the average values and variation ranges of the countable features CSO^f (a) and CPM^d (б) of the perch fry from three experimental groups with different hydrochemical conditions of growing and adult individuals of the species from the parent pond population ($n = 23$)

в воду Na^+ по сравнению со сроками группы, содержащейся в условиях повышенной концентрации Mg^{2+} . Задержка окончания выклева в первых двух группах составила примерно одни сутки, хотя его начало во всех трёх группах совпадало по времени. При этом у мальков плотвы, выросших и перешедших на этап G в пяти разных экспериментальных группах, статистически значимых различий по длине тела выявлено не было. Отсутствие у молоди плотвы в конце эксперимента межгрупповых различий по линейным размерам было связано, вероятно, с более поздним, чем в эксперименте с окунем, созданием групп, а также с большей длительностью эксперимента, обуславливающей появление возможностей для компенсационного роста особей.

Биохимические функции магния как иона, активирующего многие АТФ-зависимые реакции синтеза и энергетического обмена, в том числе связанные с ростовыми процессами, хорошо известны [15]. Как мы полагаем, в одинаковых условиях температурного и светового режимов именно гидрохимические особенности — повышенное содержание Mg^{2+} в воде — могли привести к ускорению развития эмбрионов окуня и линейного роста его личинок в сравниваемых экспериментальных группах. Не исключено, что магний может участвовать в ускорении не только линейного роста, но и морфогенеза костистых рыб посредством энергетической активации регуляторов клеточного метаболизма. В качестве таковых хорошо изучены тиреоидные гормоны [13]. Экспериментально

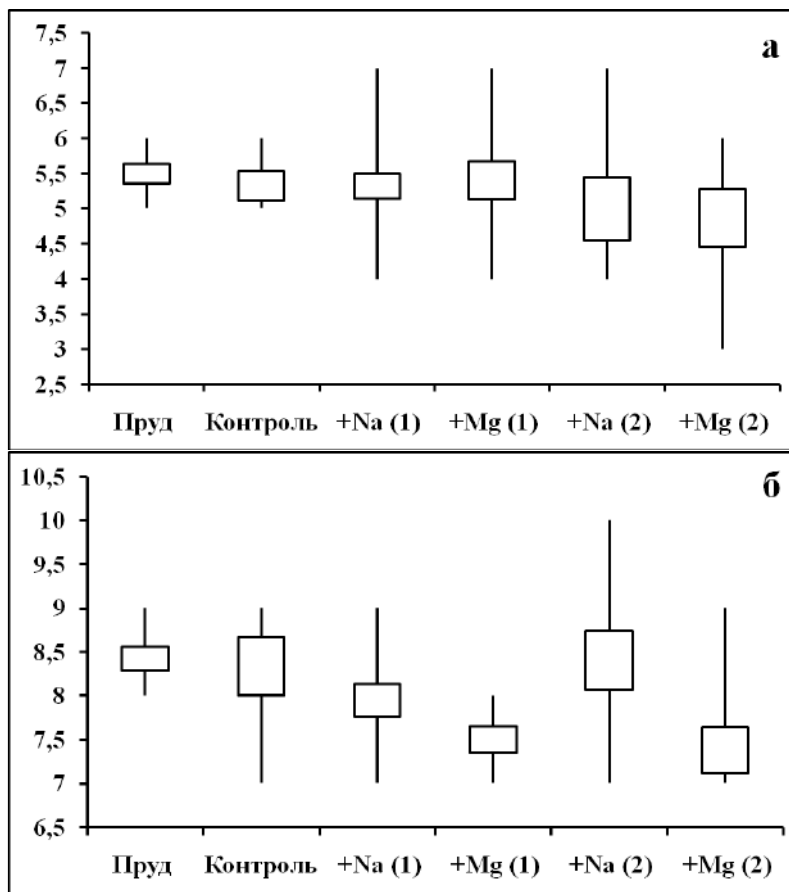


Рис. 4. Ошибки средних значений и диапазоны варьирования счётных признаков CSO^f (а) и CPM^p (б) у мальков плотвы из пяти экспериментальных групп при различных гидрохимических условиях выращивания и у взрослых особей этого вида из материнской прудовой популяции ($n = 17$): 1 – минерализация воды $250 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$, 2 – $400 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$

Fig. 4. Errors of the average values and ranges of variation of the countable features CSO^f (a) and CPM^p (б) of the roach fry from five experimental groups with different hydrochemical conditions of growing and adult individuals of this species from the parent pond population ($n = 17$): 1 – mineralization of water $250 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$, 2 – $400 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$

показано, что акселерация онтогенеза при воздействии экзогенного трийодтирониона на раннюю молодь рыб приводит к олигомеризации таких метамерных структур, как чешуи в боковой линии, глоточные зубы, лучи в парных и непарных плавниках [23]. Если магний действительно способен влиять на синтез или активность тиреоидных гормонов у костистых рыб, то это влияние, подобно таковому других простых ионов, может в наибольшей степени реализовываться на ранних личиночных этапах онтогенеза рыб, обычно протекающего во внешней водной среде, до полного формирования у них систем органов, обеспечивающих эффективную ионную регуляцию на уровне целого организма.

Из табл. 1 видно, что средние величины суммарного признака ΣSS в изученных выборках плотвы имеют статистически значимую связь не только с абсолютным и относительным содержанием Mg^{2+} в водоёмах, но и с отношением концентраций двух главных катионов — кальция и магния, что заставляет обратить внимание также на их возможное взаимодействие в морфогенезе рыб. Известно, что магний, являясь изоморфным заменителем, биохимическим конкурентом и физиологическим антагонистом кальция, может влиять на кальциевый обмен, в частности на скорость поступления его ионов в организмы животных из внешней среды. По данным Г. А. Виноградова [2], подавление сорбции кальция наблюдается у пресноводных рыб при минимальной концентрации магния

около $50 \text{ мкмоль} \cdot \text{дм}^{-3}$ ($1,2 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$), что существенно меньше значений, зарегистрированных нами в исследованных водоёмах, а дальнейшее её увеличение уменьшает поглощение ионов кальция из воды на 70–80 %. В свою очередь, кальций регулирует процессы пролиферации и дифференцировки клеток, выполняет роль универсального «вторичного мессенджера» гормональных и иных внеклеточных сигналов. Также кальций необходим при передаче нервных импульсов и для остеогенеза позвоночных [7]. Учитывая то, что формирование зачатков сейсмочувствительной системы на ранних этапах онтогенеза рыб начинается в базальном слое эпидермиса ещё до окостенения каналов в покровных костях скелета головы, можно предположить, что важную роль в определении числа закладываемых невромастов играют и Ca^{2+} -зависимые морфогенетические механизмы межклеточной адгезии, хорошо изученные как раз на примере эпителия кожи [12]. Роль ионов магния в таком случае является скорее косвенной и сводится к ограничению биологического доступа к ионам кальция у развивающихся в воде организмов рыб. Это ограничение, в свою очередь, может привести к досрочному завершению некоторых процессов их морфогенеза, активируемых с участием кальция, и в итоге — к снижению числа элементов метамерных структур.

Заключение. Таким образом, гидрохимическая специфика пресных водоёмов даже в пределах относительно небольшой территории, сопоставимой с площадью бассейна средней реки, может приводить к существенным внутривидовым различиям у рыб по признакам сейсмочувствительной системы, размах которых сравним с диапазоном их изменчивости во всём Волжско-Камском бассейне. Эти различия сильнее всего связаны с особенностями ионного состава воды: в первую очередь — с содержанием ионов магния, в меньшей степени — с её общей минерализацией. Они проявляются в уменьшении числа отверстий в сейсмочувствительных каналах головы при повышении значений этих гидрохимических показателей. Аналогичная зависимость наблюдается и в экспериментах по искусственному выращиванию молоди рыб в воде с разным ионным составом. Механизмы реализации выявленного тренда связаны, вероятно, с морфогенетическими эффектами ионной регуляции биохимических процессов в раннем онтогенезе костистых рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // *Очерки по общим вопросам ихтиологии*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1953. С. 207–217. [Vasnetsov V. V. Etapy razvitiya kostistyx ryb. In: *Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii*. Moscow ; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1963, pp. 207–217. (in Russ.)].
2. Виноградов Г. А. *Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных*. Москва : Наука, 2000. 216 с. [Vinogradov G. A. *Protsessy ionnoi regulatsii u presnovodnykh ryb i bespozvonochnykh*. Moscow: Nauka, 2000, 216 p. (in Russ.)].
3. Дгебуадзе Ю. Ю. *Экологические закономерности изменчивости роста рыб*. Москва : Наука, 2001. 276 с. [Dgebuadze Yu. Yu. *Ekologicheskie zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb*. Moscow: Nauka, 2001, 276 p. (in Russ.)].
4. Касьянов А. Н., Изюмов Ю. Г. Изменчивость числа отверстий в сейсмочувствительных каналах черепа у плотвы *Rutilus rutilus* // *Вопросы ихтиологии*. 1990. Т. 30, № 1. С. 13–20. [Kas'yanov A. N., Izyumov Yu. G. Variability of the holes number in seismosensory channels of the skull at roach *Rutilus rutilus*. *Voprosy ikhtiologii*, 1990, vol. 30, no. 1, pp. 13–20. (in Russ.)].
5. Кирпичников В. С. *Генетика и селекция рыб*. Ленинград : Наука, 1987. 520 с. [Kirpichnikov V. S. *Genetika i selektsiya ryb*. Leningrad: Nauka, 1987, 520 p. (in Russ.)].
6. Котегов Б. Г. Изменчивость счетных признаков золотого карася – *Carassius carassius* (L.) (Cyprinidae, Actinopterygii) из малых прудов с разным уровнем антропогенного загрязнения // *Поволжский экологический журнал*. 2017. № 1. С. 46–53. [Kotegov B. G. Counting features variability of the crucian carp *Carassius carassius* (L.) (Cyprinidae, Actinopterygii) from small ponds with various levels of anthropogenic pollution. *Povolzhskij ekologicheskij zhurnal*, 2017, no. 1, pp. 46–53. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-46-53>.

7. Левицкий Д. О. *Биохимия мембран*. Кн. 7. *Кальций и биологические мембраны*. Москва : Высшая школа, 1990. 124 с. [Levitsky D. O. *Biokhimiya membran*. Кн. 7. *Kal'tsiy i biologicheskie membrany*. Moscow: Vysshaya shkola, 1990, 124 p. (in Russ.)].
8. Мироновский А. Н. Особенности изменчивости популяционной структуры некоторых карповых рыб Волго-Каспийского и сопредельных районов. 2. Анализ изменчивости признаков // *Вопросы ихтиологии*. 1991. Т. 31, № 5. С. 734–742. [Mironovsky A. N. Features of variability of population structure of some carp fishes of the Volga-Caspian and adjacent areas. 2. Analysis of signs variability. *Voprosy ikhtiologii*, 1991, vol. 31, no. 5, pp. 734–742. (in Russ.)].
9. Никаноров А. М. *Гидрохимия*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1989. 351 с. [Nikanorov A. M. *Gidrokimiya*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1989, 351 p. (in Russ.)].
10. Никольский Г. В. *Структура вида и закономерности изменчивости рыб*. Москва : Пищевая промышленность, 1980. 187 с. [Nikolsky G. V. *Struktura vida i zakonomernosti izmenchivosti ryb*. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1980, 187 p. (in Russ.)].
11. Поляков Г. Д. *Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб*. Москва : Наука, 1975. 157 с. [Polyakov G. D. *Ekologicheskie zakonomernosti populyatsionnoi izmenchivosti ryb*. Moscow: Nauka, 1975, 157 p. (in Russ.)].
12. Alberts B., Johnson A., Lewis J., Morgan D., Raff M., Roberts K., Walter P. *Molecular biology of the cell*. 6th ed. New York: Garland Science, 2015, 1465 p.
13. Brown D. D. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 1997, vol. 94, pp. 13011–13016. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.24.13011>.
14. Disler N. N. *Lateral line sense organs and their importance in fish behavior*. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations, 1971, 328 p.
15. *Inorganic biochemistry* / G. L. Eichhorn (Ed.). Amsterdam ; London ; New York: Elsevier, 1973, 1263 p.
16. Kotegov B. G. Trends of interpopulation variation in meristic characters of seismosensory canals on the head of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in anthropogenically polluted environments. *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no. 2, pp. 169–173. <https://doi.org/10.1134/S1067413612020087>.
17. Kotegov B. G. Variability of quantitative features of the head seismosensory system in European perch *Perca fluviatilis* L. under conditions of anthropogenic mineralization of ponds and medium-size reservoirs. *Russian Journal of Ecology*, 2017, vol. 48, no. 1, pp. 35–44. <https://doi.org/10.1134/S106741361701009X>.
18. Kottelat M., Freyhof J. *Handbook of European freshwater fishes*. Cornol ; Berlin: Kottelat and Freyhof, 2007, 646 p.
19. Kozhara A. V. Patterns of intraspecific variability in carp fishes of the dace subfamily: ecological factors and pathways of phenotypic transformation. *Zhurnal obshchei biologii*, 2002, vol. 63, no. 5, pp. 393–406.
20. Levin B. A., Simonov E. P., Ermakov O. A., Levina M. A., Interesova E. A., Kovalchuk O. M., Malinina Y. A., Mamilov N. S., Mustafayev N. J., Pilin D. V., Pozdeev I. V., Prostakov N. I., Roubenyan H. R., Titov S. V., Vekhov D. A. Phylogeny and phylogeography of the roaches, genus *Rutilus* (Cyprinidae), at the Eastern part of its range as inferred from mtDNA analysis. *Hydrobiologia*, 2017, vol. 788, iss. 1, pp. 33–46. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2984-3>.
21. McDowall R. M. Jordan's and other ecogeographical rules, and the vertebral number in fishes. *Journal of Biogeography*, 2008, vol. 35, no. 3, pp. 501–508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01823.x>.
22. Schmalhausen I. I. *Factors of evolution: the theory of stabilizing selection*. Philadelphia: Blakiston Publ., 1949, 327 p.
23. Smirnov S. V., Levin B. A. Reduced number of serial elements in the african barb *Barbus intermedius* with accelerated ontogeny: A new type of paedomorphosis. *Doklady Biological Sciences*, 2007, vol. 413, iss. 1, pp. 140–142. <https://doi.org/10.1134/s0012496607020147>.

**VARIABILITY OF THE COUNTABLE FEATURES
OF HEAD SEISMOSENSORY SYSTEM
IN DIFFERENT SPECIES OF FRESHWATER FISHES
AND THEIR DEPENDENCE ON HYDROCHEMICAL FACTORS^{*)}**

B. G. Kotegov

Udmurt State University, Izhevsk, Russian Federation

E-mail: rutilus@yandex.ru

Countable morphological features in individuals of three mass species of fishes – roach, perch and crucian carp, living in small ponds of the Central-Eastern part of Udmurtia – were studied. The number of holes of seimosensory channels in some paired cover bones of the head skeleton of the caught fishes was counted and the sum of the values of these countable features (ΣSS) was calculated with averaging for the left and right sides. The total mineralization of water was also measured in the investigated reservoirs and the content of calcium and magnesium ions was estimated in the water. For all three fish species, one trend of interpopulation variability was revealed: with an increase of the concentration of Mg^{2+} in fresh water, the average value of ΣSS decreased in fish individuals from the studied populations. Statistically significant differences in mean values and frequency distributions of discrete variants of this seimosensory feature were observed for populations of roach, perch and crucian carp, living in water bodies with the greatest differences in the content of magnesium. In addition to full-scale research, laboratory experiments on aquarium cultivation of juvenile perch and roach in various hydrochemical conditions were carried out. Formed in fresh water with a high content of Mg^{2+} , perch and roach juveniles had a smaller number of holes of seimosensory channels in some head bones in comparison with juveniles from the control groups and adult individuals of these fish species in reservoirs, where fertilized fish eggs for incubation were taken. Increased concentrations of Na^+ did not have a similar effect on the formation of the studied signs. To explain the observed ontogenetic effects, we consider the possibility of direct influence of magnesium ions on the rate of larvae development of the freshwater fishes, as well as indirect influence on their morphogenesis of the competitive biochemical relations of this element with calcium.

Keywords: fish, seimosensory system, countable features, magnesium ions

^{*)}Scientific communication on the materials of the reports of All-Russian conference with international participate, devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) “Prospects and directions of aquatic ecology development” (11–15 October, 2017, Sevastopol).