

ЗООЛОГИЯ

УДК 597.551.2:591.488.9 : 57.017.645+57.044

DOI: 10.17072/1994-9952-2020-2-128-135.

Б. Г. Котегов

Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия

ВЛИЯНИЕ ПОВЫШЕННОГО СОДЕРЖАНИЯ Ca^{2+} , Mg^{2+} И Na^+ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧИСЛА ПОР В КРАНИАЛЬНЫХ КАНАЛАХ БОКОВОЙ ЛИНИИ У МАЛЬКОВ ПЛОТВЫ

В пятимесячном аквариумном эксперименте проведено выращивание молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) в различных гидрохимических условиях содержания. Икра плотвы собрана в нерестовый период на прибрежном мелководье небольшого изолированного и незагрязненного водоема и помещена в лабораторию для последующей инкубации. Вылупившиеся ранние личинки после перехода на экзогенное питание разделены на четыре группы для дальнейшего развития в контрольных гидрохимических условиях и в воде с общей минерализацией, повышенной в два раза относительно контроля за счет добавления хлоридных солей кальция, магния или натрия. По окончании эксперимента мальки плотвы, выросшие в трех группах в условиях повышенной минерализации воды, статистически значимо отличались от своих сверстников из контрольной группы меньшим средним числом пор в каналах боковой линии, расположенных на некоторых парных покровных костях головы. Также эти три группы плотвы в сравнении с контрольной характеризовались увеличением дисперсии флуктуирующей асимметрии суммарных значений изученных билатеральных счетных признаков. Полученные результаты объяснены в свете возможного влияния биологически значимых катионов на морфогенез сейсмочувствительной системы головы в периоды раннего индивидуального развития рыб.

Ключевые слова: плотва; сейсмочувствительная система; счетные признаки; изменчивость; флуктуирующая асимметрия.

B. G. Kotegov

Udmurt State University, Izhevsk, Russian Federation

THE INFLUENCE OF THE HIGH CONTENT OF Ca^{2+} , Mg^{2+} AND Na^+ ON VARIABILITY OF THE PORES NUMBER IN LATERAL LINE CRANIAL CANALS OF ROACH FINGERLINGS

In a five-month aquarium experiment, roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) fingerlings were grown under different hydrochemical conditions. Roach eggs were collected during the spawning period in the shallow coastal waters of a small isolated and unpolluted pond and placed in laboratory for subsequent incubation. Hatched early larvae after switching to exogenous nutrition were divided into four groups for further development in control hydrochemical condition and in the water with a total mineralization increased twice relative to the control due to the addition of calcium, magnesium or sodium chloride salts. At the end of the experiment, roach fingerlings grown in the three groups in conditions of increased water mineralization differed statistically significantly from their coevals in the control group by a smaller average number of pores in the lateral line canals located on some paired dermal bones of the head. Also, these three groups of roach in comparison with the control group were characterized by an increase in the dispersion of the fluctuating asymmetry of the total values of the studied bilateral counting features. The obtained results are explained in the light of the possible influence of the above biologically significant cations on the morphogenesis of the cranial seismosensory system during the early individual development of fishes.

Key words: roach; lateral line system; counting features; variability; fluctuating asymmetry.

Введение

Метамерные органы боковой линии у многих видов костистых рыб обладают выраженной внут-

ривидовой количественной изменчивостью, наблюдаемой при сравнении разных подвидов и географических рас [Ahnelt et al., 2004; Mikheev, 2010], репродуктивных форм [Vasil'eva, Vasil'ev,

2005] и экотипов, обитающих в различных гидрологических условиях [Michel et al., 2008; Wark, Reichel, 2010]. В последнем случае дифференцированные условия обитания могут обладать в большей степени гидрохимическими различиями, нежели выраженной гидродинамической спецификой. Это также приводит к значимым количественным изменениям в краниальных каналах боковой линии у некоторых полупроходных и эвригаллиных видов рыб, популяции которых существуют в водоемах с разной соленостью [Кожара, 2002; Trokovic et al., 2011]. Даже в пресных водоемах, расположенных в одной географической зоне и относящихся к одному водному бассейну, но различающихся по показателям общей минерализации воды и ее ионному составу, в силу локальных геохимических особенностей водосбора, могут присутствовать популяции ряда экологически пластичных видов рыб – речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), особи которых имеют заметные различия по числу пор в сейсмодатчиках на некоторых покровных костях головы [Баранов, 2013, 2017; Kotegov, 2017, 2018].

На примере плотвы получены также экспериментальные данные о влиянии ряда стрессорных физико-химических факторов среды на стабильность индивидуального развития и изменчивость числа пор в некоторых сейсмодатчиках головы ее сеголетков, однако каких-либо однозначных направленных тенденций при этом выявлено не было [Chebotareva, Izyumov, Talikina, 2009; Крылов и др., 2010]. Нами выдвинута гипотеза, что на количественное развитие краниальной сейсмодатчиковой системы в раннем онтогенезе плотвы могут значимо влиять подвижные химические элементы, которые, с одной стороны, являются важной составной частью природных гидрохимических условий, с другой – непосредственно участвуют в качестве внутренних кофакторов во многих биохимических процессах рыб. В первую очередь, к таковым относятся главные катионы поверхностных вод – Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ .

Цель работы – оценить последствия влияния повышенных водных концентраций ионов кальция, магния и натрия на изменчивость числа пор в сейсмодатчиках покровных костей головы у сеголетков плотвы в экспериментальных условиях.

Материалы и методы исследований

В качестве посадочного материала для аквариумного эксперимента использована оплодотворенная икра плотвы *R. rutilus*, собранная в начале нерестового периода (в середине мая 2018 г.) в небольшом изолированном и незагрязненном водоеме с прибрежного участка сплавины площадью

около 1 м². Растительный субстрат с приклеенными икринками и природной водой перемещен в лабораторные условия инкубации, фрагментирован и распределен случайным образом по кюветам с водой контрольного химического состава. В качестве контроля использована питьевая вода «Волжанка» высшей категории по ГОСТу с общей минерализацией около 190–200 мг/л и концентрациями Ca^{2+} 38–41 мг/л, Mg^{2+} 11–13 мг/л, Na^+ менее 20 мг/л. После вылупления и перехода на экзогенное питание ранние личинки плотвы рассажены случайным образом по четырем 32-литровым аквариумам с начальным объемом контрольной воды 10 л. Далее в аквариумы ежедневно добавляли по 2 л воды, дифференцированной по химическому составу: в одном из аквариумов гидрохимические параметры не изменяли (контрольная группа), а в других минерализацию воды постепенно в течение 10 дней увеличивали до 400 мг/л разными способами: добавлением очищенных хлоридных солей кальция, магния или натрия. В результате концентрация ионов кальция в одном из опытных аквариумов доведена до 117 мг/л (группа «Ca»), магния в другом – до 61 мг/л (группа «Mg»), натрия в третьем – до 95 мг/л (группа «Na»). Плотность посадки личинок плотвы в начале эксперимента составила 70–75 экз. на один аквариум, температурный режим выращивания соответствовал комнатным условиям (20–25°C). Воду в аквариумах постоянно аэрировали и очищали от осадка, два раза в месяц обновляли на 1/6 часть. Личинок выкармливали сначала мелким природным зоопланктоном (в течение двух недель), потом постепенно переводили на питание живыми науплиями артемий. Через два с половиной месяца после начала эксперимента «живой» рацион ранних мальков постепенно заменен сухим сбалансированным измельченным кормом для аквариумных карповых рыб. Заданные гидрохимические параметры условий выращивания сохраняли до конца эксперимента в пределах колебаний $\pm 10\%$ от исходных величин общей минерализации. Минерализацию воды измеряли кондуктометром-мультимонитором «PHТ-028» (Китай) и портативным солемером «TDS-meter HM Digital» (Корея). Общая продолжительность экспериментальных работ от сбора оплодотворенной икры до морфологического анализа подросших мальков составила около 5 месяцев (147 суток).

По окончании эксперимента у сформированных сеголетков плотвы измерена длина тела *SL* [Зиновьев, Мандрица, 2003]: у мальков этапа G (по В.В. Васнецову) – до заднего края чешуйного покрова, у ранних мальков этапа F с недоразвитым чешуйным покровом – до основания средних лучей хвостового плавника. Подсчет числа пор проведен только у мальков этапа G на полностью окостеневших участках сейсмодатчиковых каналов их го-

ловы после непродолжительной температурной обработки и очистки покровных костей от эпителиальных тканей под бинокулярным микроскопом. С левой и правой сторон головы подсчитано число боковых отверстий в надглазничных каналах на лобных и теменных костях (SO_f и SO_p), в предкрышечно-нижнечелюстных каналах на предкрышке и нижней челюсти (PM_{po} и PM_d) и в надвисочном канале-комиссуре на теменных костях (ST_p). Для каждой экспериментальной группы по совокупности этих признаков рассчитана средняя частота их асимметричных проявлений FA (в процентах). Также вычислены суммарные величины пяти изученных сейсмодатчиков признаков (ΣCS) отдельно для левой и правой сторон тела, и по этим величинам рассчитана дисперсия флуктуирующей асимметрии (SA) по формуле В.М. Захарова [1987].

Сравнительный статистический анализ экспериментальных групп плотвы по числу пор, сформированных на различных участках краниальной сейсмодатчиковой системы, проведен с использованием критериев Стьюдента (t) и Пирсона (χ^2). При этом в качестве единицы наблюдения рассмотрена каждая из двух сторон отдельной особи. Сравнение статистических характеристик линейных размеров и показателя FA проведено по критерию Стьюдента, SA – по критерию Фишера. Статистическая обработка количественных данных произведена с помощью компьютерных программ MS Excel и STATISTICA.

Результаты и их обсуждение

По итогам пятимесячного аквариумного эксперимента были получены четыре выборки сеголетков плотвы, имеющих средние размеры 25–30 мм (табл. 1). Статистический анализ результатов измерения длины тела у мальков, развивавшихся в различных гидрохимических условиях, выявил значимые отличия контрольной группы от групп «Ca» и «Na» по средним линейным размерам ($p < 0.01$) и от всех трех опытных групп по коэффициентам их вариации ($p < 0.001$). У особей из контрольного аквариума средние значения размеров тела были несколько больше при гораздо меньшей их внутрigrupповой изменчивости по сравнению с таковыми из других аквариумов. Наоборот, в группе «Na» мальки плотвы имели наибольшую вариабельность линейных размеров: по окончании эксперимента здесь отмечены особи с минимальными и максимальными значениями длины тела среди всех изученных групп. При этом в распределении особей из трех опытных групп по линейным размерам прослежены два «пика» с модальными значениями 22–23 мм и 29–30 мм, соответствовавшими двум разным мальковым этапам развития (F и G). В контрольной группе у мальков отмечен только второй максимум размерного распределения, а особи первого постларвального этапа к концу эксперимента практически отсутствовали.

Таблица 1

Количество и размерные характеристики мальков плотвы в четырех группах по окончании эксперимента

Характеристики	Группы			
	Контроль	«Ca»	«Mg»	«Na»
Общее количество особей в группах	75	58	65	73
- В том числе особи со сформированными участками каналов SO_f и PM_{po}	39 (52%)	26 (45%)	39 (60%)	34 (47%)
- В том числе особи со всеми сформированными участками краниальных каналов	22 (29%)	14 (24%)	23 (35%)	17 (23%)
Средняя длина, мм	29.3±0.3	27.1±0.7	28.4±0.6	25.5±0.7
Размерный диапазон, мм	24–38	19–40	18–40	14–43
Коэффициент вариации длин, %	10.3±0.8	19.8±1.9	17.7±1.6	22.8±1.9

Мальки плотвы размером 25 мм и менее ни в одной из групп еще не имели полностью закрытых участков каналов сейсмодатчиковой системы в покровных костях головы, поэтому они были исключены из дальнейшего морфологического анализа. Сформированные участки краниальных каналов в лобных и предкрышечных костях, представленные закрытыми и окостеневшими трубчатыми сегментами, частично или полностью сросшимися на протяжении всей кости с оставлением пор в местах их контакта, отмечены у некоторых мальков, имеющих линейные размеры 26–27 мм. Дефинитивное формирование аналогичных участков сейсмодатчиковых каналов в теменных костях и нижней че-

люсти, позволяющее подсчитать в них окончательное число промежуточных отверстий, зарегистрировано у ряда особей длиной 28–29 мм. Участки краниальных каналов SO_f и PM_{po} были полностью сформированы и доступны для количественного анализа у всех мальков размером более 30 мм, доля таких особей в разных группах составила 45–60% (табл. 1). Однако не все из них имели окончательно оформленные по протяженности и слитности SO_p , PM_d и ST_p . Только особи размером 33 мм и более во всех группах характеризовались полным образованием этих участков сейсмодатчиковой системы головы, за исключением одного экземпляра длиной 38 мм из группы «Mg», у кото-

рого они еще полностью не окостенели. Кроме того, один экземпляр из группы «Са» длиной 40 мм имел сформированный дистальный участок предкрышечно-нижнечелюстного канала лишь на левой зубной кости, тогда как на правой отсутствовала даже предканальная борозда.

Исходя из этих наблюдений, следует сделать вывод о том, что формирование разных участков краниальных каналов боковой линии в раннем онтогенезе плотвы идет не одновременно, а в определенной последовательности и его завершение во многом скоррелировано по времени с достижением растущими мальками тех или иных линейных размеров. Еще N.N. Disler [1971] указывал на то, что участки преоперкуло-мандибулярного сейсмоденситивного канала в предкрышке и нижней челюсти, а также слезный участок подглазничного канала и лобный участок надглазничного канала у мальков плотвы закрываются и окостеневают раньше других. Позднее всего у них формируются участки краниальных каналов, расположенные в височной области головы, в том числе надвисочная комиссура. Подобная асинхронность развития разных частей системы боковой линии головы в раннем онтогенезе отмечается и у других видов пресноводных рыб [Webb, Shirey, 2003; Webb et al., 2014]. В нашем случае можно отметить, что у экземпляров плотвы, выращенных экспериментально, в целом было синхронизировано завершение формирования участков каналов SO_f и PM_{po} , хотя в опытных группах отмечено по 1–2 особи, у которых только один из двух рассматриваемых участков (чаще PM_{po}) был сформирован. Дентальный участок предкрышечно-нижнечелюстного канала PM_d у изученных нами мальков плотвы заканчивал формироваться позднее, чем PM_{po} , при достижении ими несколько больших размеров. Такие же размеры, как правило, являлись признаком завершения формирования и двух участков сейсмоденситивных каналов на теменных костях головы.

Анализ количественных результатов развития сейсмоденситивной системы головы у мальков плотвы, выращенных в экспериментальных условиях, показал, что диапазон варьирования числа пор, оставшихся на участках различных краниальных каналов после окостенения и слияния их отдельных сегментов, в целом соответствовал аналогичным показателям, указанным для европейских пресноводных популяций этого вида [Касьянов, Изюмов, 1990]. Лишь значение 9, отмеченное у одной особи из группы «Na» для SO_f , в природе ранее зарегистрировано не было: по нашим наблюдениям и по известным нам литературным данным максимальное значение этого признака у плотвы из природных условий составляет не более 8. Сравнение контрольной экспериментальной группы мальков плотвы с тремя опытными груп-

пами по критериям Стьюдента и χ^2 выявило статистически значимые различия между ними по некоторым счетным признакам сейсмоденситивной системы головы (табл. 2). Так, во всех случаях парного сравнения с контролем величины SO_f в опытных группах оказались существенно меньше. Аналогично величины ST_p и суммы пяти признаков ΣCS были значимо меньше в группах «Са» и «Na» относительно контроля. Статистически значимое уменьшение средних значений PM_d во всех трех опытных группах по сравнению с контролем отмечено только по t -критерию, так же, как и ΣCS в группе «Mg».

Таким образом, результаты проведенного нами сравнительного анализа позволяют сделать вывод о направленном влиянии повышения концентраций основных биологически значимых катионов в пресной воде и соответственно увеличения ее общей минерализации на формирование числа пор в краниальных каналах боковой линии у развивающихся мальков плотвы. Редукционный эффект этого влияния в виде статистически значимого уменьшения средних значений рассматриваемых счетных признаков в наибольшей степени прослежен при повышении концентраций Ca^{2+} и Na^+ в несколько раз относительно их контрольных величин, соответствующих фоновым характеристикам природной, физиологически полноценной и незагрязненной пресной воды. Ранее подобный направленный эффект отмечался нами главным образом в отношении влияния повышенных концентраций Mg^{2+} на количественное проявление признаков сейсмоденситивной системы головы у некоторых массовых видов пресноводных рыб – по результатам натуральных и лабораторных исследований плотвы, речного окуня и золотого караса *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) [Котегов, 2018; Kotegov, 2018].

По данным Г.А. Виноградова [2000], у четырехдневных личинок плотвы уровень обмена кальция и натрия с водной средой более чем в 10 раз превышает величину обмена у взрослых рыб. Такой чрезвычайно высокий уровень ионного обмена с учетом недостаточного внутреннего резерва катионов и несовершенства механизмов ионной регуляции делает личинок пресноводных рыб весьма чувствительными к изменению концентраций основных ионов в воде и к другим внешним воздействиям, влияющим на ионообменные процессы. Как следствие, содержание биологически значимых катионов в химическом составе их внутренней среды также может варьировать, что неизбежно отражается не только на физиологическом состоянии развивающихся личинок, но и на протекании у них различных морфогенетических процессов, связанных с взаимодействием, миграцией, пролиферацией и дифференцировкой клеток. Так, общеизвестна биохимическая роль кальция как универсального вторичного мессенджера и ионного регулятора межклеточной адгезии, а магния как основного ко-

фактора АТФ-азной активности различных клеточных процессов [Alberts et al., 2015]. Натрий тоже принимает значимое участие в делении и росте клеток гидробионтов и, кроме того, способствует внутриклеточному транспорту аминокислот из внешней и межклеточной среды [Мартемьянов, 2017]. Известно также, что кальциевый сигналинг необходим для активации нейрогенеза позвоночных животных [Webb et al., 2005], а экстраклеточный магний в высоких концентрациях способен его модулировать и к тому же ингибировать образование костной ткани [Zhang et al., 2014]. Не исключена и косвенная роль повышенных водных концентраций солей главных катионов, как участников формирования осмотических

условий пресноводной среды, в регуляции морфогенеза личинок и мальков рыб. Например, выяснено, что параметры солености воды влияют на функции гипоталамо-гипофизарной системы и контролируемых ею эндокринных желез у пресноводных рыб [Гарлов, 2013], модулируя, в том числе, активность их тиреоидных гормонов [Peter, Leji, Peter, 2011]. В свою очередь, известно, что тиреоидные гормоны регулируют скорость раннего онтогенеза и сроки метаморфоза у личинок рыб [Blanton, Specker, 2007], влияя тем самым на дефинитивные особенности их фенотипа и определяя, в частности, количество сериальных элементов в некоторых метамерных скелетных структурах [Болотовский, 2018].

Таблица 2

Число пор в сейсмодатчиковых каналах головы у мальков плотвы из четырех групп и величины статистических критериев сравнения трех опытных групп с контрольной

Группы	Параметры и критерии	Признаки					
		SO _f	SO _p	PM _{po}	PM _d	ST _p	ΣCS
Контроль	Среднее	5.42±0.08	1.09±0.04	8.06±0.10	4.55±0.11	2.11±0.07	21.30±0.23
	Диапазон	4–8	1–2	7–10	3–7	1–3	19–25
«Ca»	Среднее	4.87±0.09	1.04±0.06	7.96±0.11	3.93±0.20	1.79±0.09	19.43±0.31
	Диапазон	4–6	0–2	6–10	0–5	1–3	15–22
	<i>t</i>	4.65***	0.72	0.69	2.74**	2.84**	4.85***
	χ^2	19.00***	1.65	2.34	10.56	8.22*	22.15*
«Mg»	Среднее	4.88±0.08	1.20±0.07	8.17±0.10	4.15±0.09	1.98±0.08	20.43±0.24
	Диапазон	3–7	0–2	6–11	3–5	1–3	17–24
	<i>t</i>	4.60***	1.31	0.74	2.80**	1.31	2.57*
	χ^2	21.40***	3.86	3.22	7.77	2.87	10.15
«Na»	Среднее	4.73±0.13	1.00±0.06	8.04±0.10	4.24±0.10	1.74±0.09	19.76±0.32
	Диапазон	3–9	0–2	6–10	3–6	1–3	16–26
	<i>t</i>	4.37***	1.23	0.14	2.10*	3.43***	3.90***
	χ^2	28.25***	2.86	1.80	5.37	11.22**	22.23*

* Значения критериев, соответствующие уровню значимости $p < 0.05$; ** то же для $p < 0.01$; *** то же для $p < 0.001$.

По данным N.N. Disler [1971], созревание «предполагаемых» (presumptive) канальных невромастов, которые в дальнейшем входят в состав закрытых краниальных каналов боковой линии, происходит у плотвы не одновременно и наблюдается вплоть до последнего личиночного этапа с постепенным увеличением их количества. Далее у ранних мальков подобная асинхронность и растянутость морфогенеза сейсмодатчиковой системы головы имеет место и при последующей оксификации сегментов каналов, закрывающих эти невромасты. Как мы предполагаем, биохимическое влияние избытка растворенных солей кальция, магния и натрия может распространяться на оба этих процесса, вероятно, с разной эффективностью в отношении действия разных катионов. Выявленный нами результат этого влияния в виде уменьшения числа пор в сейсмодатчиковых каналах головы у мальков плотвы, возможно, связан с изменением продолжительности или скорости протекания разных фаз последовательного формирования рассматриваемой системы, а также сбалансированности темпов ее морфогенеза и роста покровных ко-

стей головы.

Результаты сравнительного анализа показателей флуктуирующей асимметрии изученных парных счетных признаков, приведенных в табл. 3, свидетельствуют в пользу того, что дисбаланс в индивидуальном развитии личинок и мальков плотвы с увеличением общей минерализации пресной воды и содержания в ней главных катионов может нарастать. Если сравнение трех опытных групп с контролем по величине *FA* не выявило статистически значимых различий, то показатель *SA* в контрольной группе оказался значимо меньше в сравнении с группами «Ca» и «Mg» ($p < 0.05$) и тем более с группой «Na» ($p < 0.01$) по критерию Фишера. В последней группе мальков он превышал контрольные значения почти в три с половиной раза, и это на фоне рассмотренного выше двукратного увеличения относительно контроля вариабельности их размерных показателей, отражающих существенные различия отдельных особей по темпам линейного роста. Сохранение минимальной величины *SA* при достаточно высоком показателе *FA* в контрольной группе мальков плотвы

могло стать следствием частичной компенсации у них билатеральных флуктуаций развития одних участков сейсмодатированной системы головы аналогичными по степени количественного проявления, но противоположными по направленности флуктуациями развития других ее участков. У мальков из опытных групп подобная «согласованная» компенсация развития парных участков краниальных каналов боковой линии, по-видимому, была выражена в гораздо меньшей степени.

Таблица 3

Показатели флуктуирующей асимметрии числа пор в сейсмодатированных каналах головы у мальков плотвы из четырех групп

Показатель	Группы			
	Контроль	«Ca»	«Mg»	«Na»
FA, %	45.8±9.3	37.0±1.8	34.8±5.8	50.0±7.6
SA	1.742	3.912	3.929	5.882

Заключение

Таким образом, результаты экспериментального выращивания мальков плотвы в дифференцированных гидрохимических условиях показали, что двукратное увеличение общей минерализации пресной воды за счет повышения концентраций ионов кальция, магния или натрия в пределах, характерных для природных водоемов, приводит к формированию у них меньшего числа пор на некоторых участках сейсмодатированных каналов головы. Отмеченный в эксперименте редуцирующий морфогенетический эффект сопровождался значимым увеличением дисперсии флуктуирующей асимметрии суммарных величин изученных счетных признаков у сеголетков плотвы, развивавшихся в условиях повышенного содержания основных катионов, что могло быть связано со снижением стабильности их раннего индивидуального развития и ростом дисбаланса в онтогенетических процессах формирования рассматриваемой системы органов.

Библиографический список

Баранов В.Ю. Изменчивость признаков скелета речного окуня из водоёмов Южного Урала в условиях повышенной минерализации воды и радиационного загрязнения // Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биология. Экология. 2013. Т. 6, № 3. С. 48–57.

Баранов В.Ю. Разнообразие формы и структуры трех покровных костей леща в условиях техногенного загрязнения водоемов Среднего Урала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 154–171.

Болотовский А.А. Роль трийодтиронина в индивидуальном развитии и формировании фенотипа плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.): автореф. дис. ... канд. биол. наук,

Борок, 2018. 24 с.

Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.

Гарлов П.Е. Среда «критической» солёности как перспективная модель для изучения эустресса и развития аквакультуры // Труды Зоологического института РАН. 2013. Прил. № 3. С. 75–83.

Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.

Зиновьев Е.А., Мандрица С.А. Методы исследования пресноводных рыб. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 2003. 113 с.

Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. Изменчивость числа отверстий в сейсмодатированных каналах черепа у плотвы *Rutilus rutilus* // Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 30, № 1. С. 13–20.

Кожара А.В. Закономерности внутривидовой изменчивости у карповых рыб подсемейства ельцовых: экологические факторы и модусы формообразования // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63, № 5. С. 393–406.

Котегов Б.Г. Изменчивость счетных признаков сейсмодатированной системы головы у разных видов пресноводных рыб и ее связь с гидрохимическими факторами // Морской биологический журнал. 2018. Т. 3, № 3. С. 22–34.

Крылов В.В. и др. Влияние магнитного поля и ионов Cu^{2+} на раннее развитие плотвы *Rutilus rutilus* L. (Cyprinidae, Cypriniformes) // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. 2010. Т. 3, № 2. С. 199–210.

Мартемьянов В.И. Роль ионов натрия в обеспечении процессов жизнедеятельности гидробионтов // Труды ИБВВ РАН. 2017. № 78 (81). С. 102–117.

Ahnelt H. et al. Geographical variation in the cephalic lateral line canals of *Eucyclogobius newberryi* (Teleostei, Gobiidae) and its comparison with molecular phylogeography // Folia Zoologica. 2004. Vol. 53. № 4. P. 385–398.

Alberts B. et al. Molecular biology of the cell. New York: Garland Science, 2015. 1465 p.

Blanton M.L., Specker J.L. The hypothalamic-pituitary-thyroid (HPT) axis in fish and its role in fish development and reproduction // Critical Reviews in Toxicology. 2007. Vol. 37, № 1–2. P. 97–115.

Chebotareva Yu.V., Izumov Yu.G., Talikina M.G. Some morphological features of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) fry after exposure to toxicants in the early stages of ontogenesis (vertebral phenotypes, plastic features, and fluctuating asymmetry) // Journal of Ichthyology. 2009. Vol. 49, № 2. P. 200–207.

Disler N.N. Lateral line sense organs and their importance in fish behavior. Jerusalem, 1971. 328 p.

Kotegov B.G. Variability of quantitative features of the head seismosensory system in european perch *Perca fluviatilis* L. under conditions of anthropo-

- genic mineralization of ponds and medium-size reservoirs // *Russian Journal of Ecology*. 2017. Vol. 48, № 1. P. 51–59.
- Kotegov B.G. Variation in meristic characters of head seismosensory system in roach *Rutilus rutilus* (L.) under hydrochemical conditions of water bodies of Udmurtia // *Russian Journal of Ecology*. 2018. Vol. 49, № 3. P. 232–240.
- Michel C. et al. Distinct migratory and non-migratory ecotypes of an endemic New Zealand eleotrid *Gobiomorphus cotidianus* – implications for incipient speciation in island freshwater fish species // *BMC Evolutionary Biology*. 2008. Vol. 8, art. 49. P. 1–14.
- Mikheev P.B. Seismosensory system of the Lower Amur Grayling *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) from the Anyui river // *Journal of Ichthyology*. 2010. Vol. 50, № 9. P. 745–749.
- Peter M.C.S., Leji J., Peter V.S. Ambient salinity modifies the action of triiodothyronine in the air-breathing fish *Anabas testudineus* Bloch: Effects on mitochondria-rich cell distribution, osmotic and metabolic regulation // *General & Comparative Endocrinology*. 2011. Vol. 171, № 2. P. 225–231.
- Trokovic N. et al. Intraspecific divergence in the lateral line system in the nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) // *Journal of Evolutionary Biology*. 2011. Vol. 24, № 7. P. 1546–1558.
- Vasil'eva V.D., Vasil'ev V.P. Genetic and modification variation of quantitative characters in fish: a comparative analysis of clonal and bisexual forms of the goldfish *Carassius auratus* (Cyprinidae) // *Journal of Ichthyology*. 2005. Vol. 4, № 8. P. 555–565.
- Wark A.R., Peichel C.I. Lateral line diversity among ecologically divergent threespine stickleback population // *Journal of Experimental Biology*. 2010. Vol. 213, № 1. P. 108–117.
- Webb J.F., Shirey J.E. Postembryonic development of the cranial lateral line canals and neuromasts in zebrafish // *Developmental Dynamics*. 2003. Vol. 228, № 3. P. 370–385.
- Webb J.F. et al. Comparative development and evolution of two lateral line phenotypes in Lake Malawi cichlids // *Journal of Morphology*. 2014. Vol. 275, № 6. P. 678–692.
- Webb S.E. et al. Calcium transients and neural induction in vertebrates // *Cell Calcium*. 2005. Vol. 37, № 5. P. 375–385.
- Zhang L. et al. High extracellular magnesium inhibits mineralized matrix deposition and modulates intracellular calcium signaling in human bone marrow-derived mesenchymal stem cells // *Biochemical & Biophysical Research Communications*. 2014. Vol. 450, № 4. P. 1390–1395.
- canals of *Eucyclogobius newberryi* (Teleostei, Gobiidae) and its comparison with molecular phylogeography. *Folia Zoologica*. V. 53, Iss. 4 (2004): pp. 385–398.
- 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 Publ., 2015. 1465 p.
- Baranov V.Ju. [Variability of the skeleton features of the perch from the South Ural reservoirs in conditions of increased water mineralization and radioactive pollution]. *Izvestija Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija "Biologija. Ėcologija"*. V. 6, Iss. 3 (2013): pp. 48–57. (In Russ.).
- Baranov V.Ju. [Shape and structure diversity of three bones in *Abramis brama* (L.) under technogenic pollution of water reservoirs in the Middle Urals]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologija*. V. 39 (2017): pp. 154–171. (In Russ.).
- Blanton M.L., Specker J.L. The hypothalamic-pituitary-thyroid (HPT) axis in fish and its role in fish development and reproduction. *Critical Reviews in Toxicology*. V. 37, Iss. 1–2 (2007): pp. 97–115.
- Bolotovskij A.A. *Rol' trijodtironina v individual'nom razvitii i formirovanii fenotipa plotvy Rutilus rutilus (L.) i lešč'a Abramis brama (L.)*. Avtoref. diss. kand. biol. nauk [The role of triiodothyronine in the individual development and formation of the phenotype of roach *Rutilus rutilus* (L.) and bream *Abramis brama* (L.)]. Abstract Cand. Diss.]. Borok, 2018. 24 p. (In Russ.).
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Talikina M.G. Some morphological features of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) fry after exposure to toxicants in the early stages of ontogenesis (vertebral phenotypes, plastic features, and fluctuating asymmetry). *Journal of Ichthyology*. V. 49, Iss. 2 (2009): pp. 200–207.
- Disler N.N. Lateral line sense organs and their importance in fish behavior. Jerusalem, Israel Program for Scientific Translations Publ., 1971. 328 p.
- Garlov P.E. [Environment of "critical" salinity as a promising model for studying eustress and aquaculture development]. *Trudy Zoologičeskogo instituta RAN*. Ad. 3 (2013): pp. 75–83. (In Russ.).
- Kas'janov A.N., Izjumov Ju.G. [Variability of the pores number in cranial seismosensory canals of the roach *Rutilus rutilus*]. *Voprosy ichtiologii*. V. 30, Iss. 1 (1990): pp. 13–20. (In Russ.).
- 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*. V. 48, Iss. 1. (2017): pp. 51–59.
- Kotegov B.G. Variation in meristic characters of head seismosensory system in roach *Rutilus rutilus* (L.) under hydrochemical conditions of water bodies of Udmurtia. *Russian Journal of Ecology*. V. 49, Iss.

References

Ahnelt H., Göschl J., Dawson M.N., Jacobs D.K. Geographical variation in the cephalic lateral line

3. (2018): pp. 232-240.
- Kotegov B.G. [Variability of the countable features of head seismosensory system in different species of freshwater fishes and their dependence on hydrochemical factors]. *Morskoy biologičeskij žurnal*. V. 3, Iss. 3 (2018): pp. 22-34. (In Russ.).
- Kožara A.V. [Patterns of intraspecific variability in carp fishes of the daces subfamily: ecological factors and pathways of phenotypic transformation]. *Žurnal obščej biologii*. 2002. V. 63, Iss. 5 (2002): pp. 393-406. (In Russ.).
- Krylov V.V., Čebotareva Ju.V., Izjumov Ju.G., Osipova E.A. [Influence of magnetic field and Cu^{2+} ions on the early development in roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes)]. *Žurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Serija: Biologija*. V. 3, Iss. 2 (2010): pp. 199-210. (In Russ.).
- Martem'janov V.I. [Role of sodium ions as a security vital process hydrobionts]. *Trudy IBVV RAN*. Iss. 78 (81) (2017): pp. 102-117. (In Russ.).
- Michel C., Hicks B.J., Stölting K.N., Clarke A.C., Stevens M.L., Tana R., Meyer A., van der Heuvel M.R. Distinct migratory and non-migratory ecotypes of an endemic New Zealand eleotrid *Gobiomorphus cotidianus* – implications for incipient speciation in island freshwater fish species. *BMC Evolutionary Biology*. V. 8, art. 49 (2008): pp. 1-14.
- Mikheev P.B. Seismosensory system of the Lower Amur Grayling *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) from the Anyui river. *Journal of Ichthyology*. V. 50, Iss. 9 (2010): pp. 745-749.
- Peter M.C.S., Leji J., Peter V.S. Ambient salinity modifies the action of triiodothyronine in the air-breathing fish *Anabas testudineus* Bloch: Effects on mitochondria-rich cell distribution, osmotic and metabolic regulation. *General & Comparative Endocrinology*. V. 171, Iss. 2 (2011): pp. 225-231.
- Trokovic N., Herczeg G., Scott McCairns R.J., Izza ab Ghani N., Merilä J. Intraspecific divergence in the lateral line system in the nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*). *Journal of Evolutionary Biology*. V. 24, Iss. 7 (2011): pp. 1546-1558.
- Vasil'eva V.D., Vasil'ev V.P. Genetic and modification variation of quantitative characters in fish: a comparative analysis of clonal and bisexual forms of the goldfish *Carassius auratus* (Cyprinidae). *Journal of Ichthyology*. V. 4, Iss. 8 (2005): pp. 555-565.
- Vinogradov G.A. *Processy ionnoj regulacii u presnovodnyh ryb i bespozvonočnyh*. [The processes of ion regulation in freshwater fishes and invertebrates]. Moscow, Nauka Publ., 2000. 216 p. (In Russ.).
- Wark A.R., Peichel C.I. Lateral line diversity among ecologically divergent threespine stickleback population. *Journal of Experimental Biology*. V. 213, Iss. 1 (2010): pp. 108-117.
- Webb J.F., Shirey J.E. Postembryonic development of the cranial lateral line canals and neuromasts in zebrafish. *Developmental Dynamics*. V. 228, Iss. 3 (2003): pp. 370-385.
- Webb J.F., Bird N.C., Carter L., Dickson J. Comparative development and evolution of two lateral line phenotypes in Lake Malawi cichlids. *Journal of Morphology*. V. 275, Iss. 6 (2014): pp. 678-692.
- Webb S.E., Moreau M., Leclerc C., Miller A.L. Calcium transients and neural induction in vertebrates. *Cell Calcium*. V. 37, Iss. 5 (2005): pp. 375-385.
- Zacharov V.M. *Asimmetrija životnyh* [Animals asymmetry]. Moscow, Nauka Publ., 1987. 216 p. (In Russ.).
- Zhang L., Yang C., Li J., Zhu Y., Zhang X. High extracellular magnesium inhibits mineralized matrix deposition and modulates intracellular calcium signaling in human bone marrow-derived mesenchymal stem cells. *Biochemical & Biophysical Research Communications*. V. 450, Iss. 4 (2014): pp. 1390-1395.
- Zinov'jev E.A., Mandrica C.A. *Metody issledovanija presnovodnyh ryb* [Methods of freshwater fish research]. Perm, Perm State University Publ., 2003. 113 p. (In Russ.).

Поступила в редакцию 18.03.2020

Об авторе

Котегов Борис Георгиевич, кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии и природопользования ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»
ORCID: 0000-0003-0749-2899
 426034, Ижевск, ул. Университетская, 1;
 rutilus@yandex.ru; (3412)916433

About the author

Kotegov Boris Georgievich, candidate of biology, Associate professor of Department of ecology and nature management
 Udmurt State University.
ORCID: 0000-0003-0749-2899
 1, Universitetskaya str., Izhevsk, Russia, 426034;
 rutilus@yandex.ru; (3412)916433

Информация для цитирования:

Котегов Б.Г. Влияние повышенного содержания Ca^{2+} , Mg^{2+} и Na^+ на изменчивость числа пор в крациальных каналах боковой линии у мальков плотвы // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2020. Вып. 2. С. 128–135. DOI: 10.17072/1994-9952-2020-2-128-135.

Kotegov B.G. [The influence of the high content of Ca^{2+} , Mg^{2+} and Na^+ on variability of the pores number in lateral line cranial canals of roach fingerlings]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 2 (2020): pp. 128-135. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2020-2-128-135.

