

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЧЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ ЗОЛОТОГО КАРАСЯ –
CARASSIUS CARASSIUS (L.) (CYPRINIDAE, ACTINOPTERYGII)
ИЗ МАЛЫХ ПРУДОВ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ
АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

Б. Г. Котегов

*Удмуртский государственный университет
Россия, 426034, Ижевск, Университетская, 1
E-mail: rutilus@yandex.ru*

Поступила в редакцию 15.05.15 г.

Изменчивость счетных признаков золотого карася – *Carassius carassius* (L.) (Cyprinidae, Actinopterygii) из малых прудов с разным уровнем антропогенного загрязнения. – Котегов Б. Г. – Изучена внутри- и межпопуляционная изменчивость десяти счетных признаков внешней морфологии и скелета у особей золотого карася из трех малых прудов, различающихся по уровню антропогенного загрязнения. Для пяти меристических признаков выявлена статистически значимая тенденция уменьшения их среднепопуляционных значений с увеличением минерализации воды в малых прудах.

Ключевые слова: золотой карась, изменчивость, счетные признаки, малые пруды, антропогенное загрязнение.

Counting feature variability of the crucian carp *Carassius carassius* (L.) (Cyprinidae, Actinopterygii) from small ponds with various levels of anthropogenic pollution. – Kotevov B. G. – The intrapopulation and interpopulation variability of ten counting features of the external morphology and skeleton in individuals of the crucian carp from three small ponds differing by their anthropogenic pollution level was studied. A statistically significant trend of the decreasing average population values with increasing the water salinity in the small ponds was revealed for five non-metric osteological signs.

Key words: crucian carp, variability, counting features, small ponds, anthropogenic pollution.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-46-53

ВВЕДЕНИЕ

Небольшие пруды, образованные в верховьях малых рек с различными хозяйственными целями, не только обеспечивают потребности водопользования и водопотребления на локальном экономическом уровне, но и способствуют увеличению биотопической гетерогенности пресноводных экосистем речных бассейнов. Это сопровождается формированием пространственно ограниченных лимнофильных биоценозов, которые во многих случаях относительно быстро проходят все стадии олиготрофно-эвтрофной сукцессии, чему способствует поступление в воду малых прудов биогенных и органических загрязняющих веществ сельскохозяйственного и коммунально-бытового происхождения. При усилении антропогенного эвтрофирования многих прудов площадью менее 10 га в условиях Удмуртской Республики (УР) происходит смена доминирующих видов ихтиофауны, проявляющаяся в пос-

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЧЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ ЗОЛОТОГО КАРАСЯ

тепленном выпадении из состава сообществ этих водоёмов обыкновенного пескаря *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) и усатого гольца *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758) и росте численности золотого карася *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) (Котегов, 2005). Золотой карась является одним из наиболее экологически пластичных аборигенных видов рыб, устойчивым к различным неблагоприятным факторам природной среды, таким как дефицит кислорода, экстремальные значения температуры и плохие кормовые условия. В подобных условиях этот вид часто образует низкотелую карликовую форму *C. c. morpha humilis* Heckel, 1840, демонстрируя широкий размах изменчивости ряда своих биологических и морфологических признаков (Берг, 1949; Атлас..., 2003).

Цель настоящей работы – изучить особенности изменчивости некоторых счетных признаков золотого карася, обитающего в малых прудах с разным уровнем антропогенного загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в 2010 – 2014 гг. на трех малых прудах, образованных на ручьевых участках притоков разных порядков р. Камы в условиях суббореальной природной зоны равнинного Предуралья.

Пруд № 1 площадью около 2 га образован в 2.5 км ниже истока безымянного ручья – притока второго порядка р. Сива, впадающей в Каму с правого берега в 329 км от ее устья. Водосбор пруда расположен в Большесосновском районе Пермского края к юго-востоку от д. Вахрино и имеет площадь около 2.9 км². Залесенность водосбора составляет 40%, в том числе водоохранных зон – 100%, остальная его часть представлена полями, лугами и залежными землями. Ихтиофауна пруда включает золотого карася, карпа *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, линя *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), верховку *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) и усатого гольца. Водоём используется для любительского рыболовства.

Пруд № 2 (копань) площадью около 0.5 га образован в 0.5 км ниже истока безымянного ручья – притока четвертого порядка р. Иж, впадающей в Каму с правого берега в 124 км от ее устья. Водосбор пруда расположен на северо-восточной окраине г. Ижевска и имеет площадь 0.8 км². Залесенность водосбора составляет 10%, в том числе водоохранных зон – 30%, остальная часть водосбора представлена землями садово-огородных массивов. Ихтиофауна пруда включает золотого карася, серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), верховку, обыкновенного пескаря и усатого гольца. Водоём используется для любительского рыболовства, летней рекреации и в противопожарных целях.

Пруд № 3 площадью около 1 га образован в 8.5 км от истока малой р. Докшанка, впадающей в Каму с правого берега в 318 км от ее устья. Водосбор пруда расположен в Завьяловском районе Удмуртской Республики к западу от с. Докша и имеет площадь 22.5 км². Залесенность водосбора составляет 20%, в том числе водоохранных зон – 50%, остальная часть водосбора представлена полями, землями садово-огородных массивов и д. Колношево, а также участками действующего Гремехинского месторождения нефти. Ихтиофауна пруда включает золотого карася, серебряного карася, линя, плотву *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) и обыкновен-

ного пескаря. Водоём используется как отстойник-нефтеловушка для приема неорганизованных стоков с территорий добычи, хранения и транспортировки нефти, а также для любительского рыболовства и в противопожарных целях.

Отловы рыб в прудах производили в летние сезоны ставными жаберными сетями с ячеей 18 и 25 мм, сетевыми экранами с ячеей 12 и 15 мм и крючковыми снастями. Общая выборка золотого карася составила 171 экз., в том числе из пруда № 1 – 59 экз., из пруда № 2 – 54 экз., из пруда № 3 – 58 экз. У отловленных рыб измерялась длина тела (до основания хвостового плавника), определялся возраст по *os cleithrum* и пол, а также оценивались значения следующих меристических признаков (Правдин, 1966; Яковлев и др., 1988): D – число ветвистых лучей в спинном плавнике; A – число ветвистых лучей в анальном плавнике; V_a – число позвонков в туловищном отделе позвоночника (без Веберова аппарата); V_i – число позвонков в переходном отделе позвоночника; V_c – число позвонков в хвостовом отделе позвоночника (с уростилом); ll – число прободенных чешуй в боковой линии тела слева и справа; CSO_{fr} – число боковых выходных отверстий надглазничной ветви сейсмодатчика канала в лобных костях черепа слева и справа; CST_{par} – число боковых выходных отверстий надвисочной ветви сейсмодатчика канала в теменных костях черепа слева и справа; CPM_{pop} – число боковых выходных отверстий предкрышечно-нижнечелюстной ветви сейсмодатчика канала в предкрышечных костях слева и справа; CPM_{den} – число боковых и терминальных выходных отверстий предкрышечно-нижнечелюстной ветви сейсмодатчика канала в нижнечелюстных костях слева и справа.

Статистическая обработка полученных количественных результатов произведена на базе компьютерных программ MS Excel и STATISTICA с использованием общепринятых методов сравнительного, корреляционного и однофакторного дисперсионного анализов (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Особь золотого карася в выборке из пруда № 1 имели линейные размеры от 46 до 122 мм (80.0 ± 3.0), возраст от 1⁺ до 5⁺ лет, соотношение самцов и самок около 1:2 при наличии нескольких ювенильных особей размером менее 58 мм. В выборке из пруда № 2 особи карася характеризовались длиной 60 – 95 мм (72.9 ± 0.9), возрастом 2⁺ – 4⁺ года и соотношением самцов и самок около 2:1. В выборке карася из пруда № 3 наблюдалось сходное распределение линейных размеров особей – от 56 до 91 мм (70.6 ± 1.0) в возрасте 2⁺ – 3⁺ года со значительным сдвигом соотношения полов в пользу самцов (5:1) и наличием около 40 % ювенильных особей.

Ранговый корреляционный анализ по Спирмену связи значений десяти счетных признаков золотого карася с линейными размерами, возрастом и половой принадлежностью выявил в первой выборке статистически значимую на уровне $p < 0.05$ положительную связь признаков A , V_i и CST_{par} с длиной тела и признака V_c с возрастом. Аналогичная связь признака CST_{par} с линейными размерами карася отмечена также в третьей выборке, а во второй выборке была выявлена статистически значимая на уровне $p < 0.05$ отрицательная связь признака D с длиной тела. Какой-либо связи значений счетных признаков у особей золотого карася с их половой принадлежностью в исследованных нами выборках выявлено не было.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЧЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ ЗОЛОТОГО КАРАСЯ

По нашему мнению, отмеченная выше положительная связь некоторых меристических признаков с размерами золотого карася могла быть обусловлена поздним окончанием их морфогенеза, что проявилось в неполной дифференцировке некоторых метамеров этих дискретных признаков у особей меньшего размера. У многих мелких особей карася возраста $1^+ - 2^+$ года из пруда № 1 последний луч в анальном плавнике, разветвленный до основания, учитывался нами как один, тогда как у ряда более крупных особей наблюдалось явное расхождение этих ветвей на два отдельных луча, зарегистрированных соответственно как две счетные единицы. Так же и для признака CST_{par} : у некоторых самых мелких особей на окостеневших трубках надвисочных ветвей сейсмодатчиков каналов теменных костей были отмечены боковые отверстия сильно вытянутой формы, иногда с более или менее выраженной перетяжкой посередине, каждое из которых учтено нами как одна счетная единица. Не исключаем, что по мере линейного роста рыб такие костные перетяжки продолговатых отверстий смыкаются, что приводит к появлению двух изолированных отверстий, которые в нашем случае регистрировались у более крупных особей карася и подсчитывались как две дискретные счетные единицы. Положительная связь числа позвонков переходного отдела позвоночника с длиной тела у карася из первой выборки скорее всего была вызвана тем, что у наиболее мелких особей первый позвонок этого отдела с еще неразвитыми парапофизами мог быть учтен нами как последний позвонок туловищного отдела. Это подтверждается тесной и статистически значимой ($p < 0.01$) отрицательной корреляцией значений признаков V_a и V_i у особей карася из пруда № 1. Причины статистически значимой положительной корреляции числа позвонков в хвостовом отделе позвоночника карасей с их возрастом в первой выборке и отрицательной корреляции числа ветвистых лучей в спинном плавнике с длиной тела карасей второй выборки нами не выяснены.

Во всех трех выборках золотого карася наблюдалась статистически значимая ($p < 0.01$) положительная корреляция значений числа прободенных чешуй в боковой линии с линейными размерами. При этом большинство особей карася имели неполную боковую линию, не достигающую заднего края чешуйного покрова тела на хвостовом стебле, что характерно для тугорослой формы *humilis*. У рыб размером менее 60 мм из первой выборки число чешуй в боковой линии не превышало 10 с каждой стороны. В то же время во всех трех выборках единично встречались и крупные экземпляры в возрасте $3^+ - 4^+$ года размером более 90 мм с полной боковой линией в количестве 32 – 34 прободенных чешуй, которое соответствует диагнозу типичной формы этого вида (Берг, 1949; Атлас..., 2003). Вероятно, число прободенных чешуй в боковой линии тела у медленно растущих особей золотого карася увеличивается постепенно в течение нескольких первых лет жизни и принимает дефинитивные значения лишь при достижении ими определенных линейных размеров.

Для изучения особенностей межпопуляционной изменчивости неметрических признаков золотого карася, обитающего в малых прудах с разным уровнем антропогенного загрязнения, нами был проведен однофакторный дисперсионный анализ распределений значений девяти изученных остеологических признаков (кроме *l.l*)

по трем градациям фактора, соответствующим трем разным прудам. В качестве фактора, позволяющего различать эти водоёмы по уровню антропогенного загрязнения и задавать направление межпопуляционной изменчивости золотого карася, нами использован показатель минерализации воды, рассматриваемый в качестве приближенной оценки ее суммарного химического загрязнения растворенными неорганическими веществами в случае превышения этим показателем фоновых значений. Значения минерализации воды трех малых прудов, измеренной портативным мультимонитором несколько раз в течение вегетационного сезона с мая по сентябрь в поверхностных слоях их прибрежной части, приведены в табл. 1.

Таблица 1

Значения минерализации воды (S) и счетных признаков золотого карася из трех прудов, также критериев Фишера (F) и Краскела – Уоллиса (H), соответствующие уровню значимости $p < 0.05$

Признак	№ пруда			F	H
	1	2	3		
S , ‰	0.14–0.18	0.17–0.26	0.35–0.67		
D	17.10 ± 0.17 15–19 (29*)	16.85 ± 0.11 16–19 (48)	16.40 ± 0.11 15–19 (58)	8.153	14.426
A	5.90 ± 0.07 5–7 (29*)	6.19 ± 0.06 5–7 (54)	6.00 ± 0.05 5–7 (58)	5.483	9.372
V_a	13.30 ± 0.07 13–14 (50)	13.31 ± 0.07 12–14 (49)	13.19 ± 0.06 12–14 (48)	–	–
V_i	2.68 ± 0.09 2–3 (28*)	2.67 ± 0.07 2–3 (49)	2.44 ± 0.07 2–3 (54)	3.585	6.895
V_c	12.80 ± 0.12 12–14 (25**)	13.12 ± 0.08 12–14 (41**)	12.86 ± 0.14 12–14 (14**)	3.214	6.118
CSO_{fr}	4.22 ± 0.08 2–6 (96)	4.00 ± 0.08 2–7 (108)	3.82 ± 0.06 2–5 (114)	8.822	14.033
CST_{par}	2.28 ± 0.09 1–4 (56*)	2.33 ± 0.07 1–4 (108)	2.17 ± 0.08 1–4 (116)	–	–
CPM_{pop}	7.21 ± 0.09 5–9 (92)	6.82 ± 0.10 5–9 (108)	6.47 ± 0.07 5–8 (114)	22.268	28.676
CPM_{den}	3.57 ± 0.09 1–6 (86)	3.33 ± 0.07 2–5 (104)	3.18 ± 0.06 1–4 (116)	5.756	8.499

Примечание. * – только особи размером 56 – 95 мм, ** – только особи возраста 3⁺ года; в числителе – средние выборочные значения признаков с ошибкой, в знаменателе – диапазоны их варьирования и объемы выборок.

С учетом предварительно выявленных статистически значимых отличий выборочных распределений значений некоторых счетных признаков золотого карася от нормального распределения по критериям асимметрии и эксцесса в дополнение к параметрическому дисперсионному анализу по Фишеру был проведен непараметрический ранговый анализ по Краскелу – Уоллису. Кроме того, чтобы исключить влияние выявленной размерно-зависимой изменчивости признаков D , A , V_i и CST_{par} золотого карася на результаты однофакторного анализа, в расчетах по трех-

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЧЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ ЗОЛОТОГО КАРАСЯ

выборочному статистическому комплексу значений этих признаков был использован уменьшенный объем первой выборки без учета самых мелких (менее 56 мм) и самых крупных (более 95 мм) особей. Это позволило добиться схождения всех трех выборок карася по средним линейным размерам рыб. Также с учетом выявленной возрастной изменчивости признака V_c в однофакторном анализе по данному признаку были использованы только одновозрастные особи карася (3⁺ года), преобладающие по численности в суммарной выборке из трех прудов.

Проведенный нами однофакторный дисперсионный анализ выявил статистически значимые различия между выборками золотого карася из трех малых прудов по семи из девяти изученных меристических признаков скелета. Сходные результаты продемонстрировал и ранговый однофакторный анализ по Краскелу – Уоллису (см. табл. 1). Насколько выявленные различия между исследованными выборками карася могли быть связаны с антропогенным загрязнением прудов, показал дополнительный попарный сравнительный анализ этих выборок по семи счетным признакам его особей с использованием непараметрического рангового критерия Манна – Уитни (табл. 2).

В нашем случае по уровню минерализации воды в наибольшей степени различались пруд № 1, подверженный лишь слабому воздействию рекреационного характера, и пруд № 3, куда помимо смывов с сельхозугодий и приусадебных участков поступали и неорганизованные техногенные стоки с участков нефтедобычи. Значения минерализации воды в пруду № 3 в 2 – 5 раз превышали ее средние фоновые значения (100 – 200 мг/л), характерные для естественного гидрохимического состояния пресных водоёмов в природной зоне смешанных лесов (Китаев, 1984), и пруда № 1 в том числе. При этом пруд № 2, подверженный только сельскохозяйственному загрязнению, имел промежуточные значения минерализации воды, в среднем немного превышающие фоновые (см. табл. 1). Попарный ранговый сравнительный анализ выборок показал, что существенным различиям прудов № 1 и 3 по уровню химического загрязнения соответствовали статистически значимые ($p < 0.05$) различия золотого карася этих двух водоёмов по числу ветвистых лучей в спинном плавнике D , позвонков в переходном отделе позвоночника V_i и выходных боковых отверстий в сейсмодатчиках на трех парных покровных костях головы CSO_{fr} , CPM_{pop} и CPM_{den} (см. табл. 2). Эти пять меристических признаков золотого карася наиболее явно проявили направленную межпопуляционную изменчивость с уменьшением их средних выборочных значений в тренде повышения уровня минерализации воды от пруда № 1 к пруду № 3 (см. табл. 1).

Таблица 2
Значения критерия Манна – Уитни, соответствующие уровню $p < 0.05$, при сравнении выборок золотого карася из трех прудов по счетным признакам

Признак	Пары прудов		
	1-й, 2-й	2-й, 3-й	1-й, 3-й
D	–	985.5	478
A	578.5	–	–
V_i	–	1020	579
V_c	–	372.5	–
CSO_{fr}	1013.5	1245	828.5
CPM_{pop}	818.5	1124	506
CPM_{den}	–	–	895

Примечание. Объемы выборок см. табл. 1.

Известно, что в популяциях некоторых видов карповых (*Cyprinidae*) из солоноватых водоёмов наблюдается в среднем меньшее количество ветвистых лучей в непарных плавниках и пор в сейсмодатчиках по сравнению с пресноводными популяциями этих же видов рыб (Мироновский, 1991; Кожара, 2002; Kozhara, 1997). Снижение среднего числа отверстий в сейсмодатчиках головы было отмечено также для речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 при усилении антропогенной минерализации пресноводных прудов (Котегов, 2013, 2017). Аналогичное уменьшение средних значений этих признаков было выявлено у плотвы с повышением уровня антропогенного химического воздействия, который оценивался по индексу загрязнения воды (ИЗВ) для некоторых рек и прудов Удмуртии (Котегов, 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ выявил параллельную изменчивость ряда меристических признаков золотого карася, связанную с уровнем минерализации воды. У некоторых видов пресноводных рыб наблюдаются сходные тренды изменения этих же признаков, обусловленные гидрохимическими особенностями водоёмов. Такая сонаправленность векторов межпопуляционной изменчивости по морфологическим признакам разного функционального назначения и у разных видов рыб в градиенте абиотических условий среды, по нашему мнению, свидетельствует о изначально модификационном (онтогенетическом) характере этой изменчивости. Механизмы подобных изменений предположительно могут быть связаны с химической регуляцией процессов морфогенеза на ранних стадиях развития особей рыб, проявляющейся в увеличении или уменьшении продолжительности тех личиночных этапов, на которых последовательно закладываются метамерные зачатки рассматриваемых счетных морфологических признаков. В результате у мальков формируются дискретные признаки с большим или меньшим количественным проявлением, сохраняющимся и у взрослых особей популяции. Не исключено, что такая модификационная изменчивость в ряде случаев может приводить к появлению фенотипов, обладающих селективным преимуществом в измененных гидрохимических условиях, и последующей инициации направленного отбора на закрепление генетического своеобразия этих фенотипов в генофонде популяции (эффект Болдуина – Уоддингтона). Однако убедительных аргументов в пользу последнего предположения у нас нет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России : в 2 т. / под ред. Ю. С. Решетникова. М. : Наука, 2003. Т. 1. 379 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран : в 3 ч. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 467 – 926.
- Кутаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон / под ред. Г. Г. Винберга. М. : Наука, 1984. 208 с.
- Кожара А. В. Закономерности внутривидовой изменчивости у карповых рыб подсемейства ельцовых : экологические факторы и модусы формообразования // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 5. С. 393 – 406.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЧЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ ЗОЛОТОГО КАРАСЯ

Котегов Б. Г. Сообщества рыб малых прудов Удмуртии : структурные особенности и направления антропогенных сукцессий // Экология. 2005. № 6. С. 408 – 413.

Котегов Б. Г. Тренды межпопуляционной изменчивости меристических признаков сейсмочувствительных каналов головы у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в условиях антропогенного загрязнения // Экология. 2012. № 2. С. 150 – 155.

Котегов Б. Г. Влияние антропогенной минерализации пресных водоемов на меристические признаки сейсмочувствительной системы рыб // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов : материалы науч. шк. / под ред. А. М. Орлова, О. А. Булатова. М. : ВНИРО, 2013. С. 374.

Котегов Б. Г. Изменчивость количественных признаков сейсмочувствительной системы головы речного окуня *Perca fluviatilis* L. в условиях антропогенной минерализации прудов и средних водохранилищ // Экология. 2017. № 1. С. 35 – 44.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.

Мироновский А. Н. Особенности изменчивости и популяционной структуры некоторых карповых рыб Волго-Каспийского и сопредельных районов. Сообщение 2. Анализ изменчивости признаков // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, № 5. С. 734 – 742.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищепромиздат, 1966. 374 с.

Яковлев В. Н., Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Зеленецкий Н. М. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня // Фенетика природных популяций. М. : Наука, 1988. С. 53 – 64.

Kozhara A. V. Regular phenotypic changes accompanying osmotic adaptations in some Cyprinids : micro vs macroevolution // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58, № 3. С. 17 – 26.