

УДК 597.5:577:591.3

РОЛЬ ГОРМОНА ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ *Barbus intermedius sensu* ОЗЕРА ТАНА, ЭФИОПИЯ¹

© 2010 г. Ф. Н. Шкиль, В. Б. Борисов*, Белай Абдисса**, С. В. Смирнов*

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

119334 Москва, ул. Вавилова, д. 26

* Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

** Бахар-Дарский исследовательский центр рыбного хозяйства и аквакультуры, Эфиопия, Bahir-Dar Fishery and Other Aquatic Life Research Center, Bahir-Dar, Ethiopia

E-mail: fedorshkil@gmail.com

Поступила в редакцию 22.03.10 г.

Окончательный вариант получен 25.03.10 г.

Экспериментальными методами исследована роль гормона щитовидной железы в онтогенезе большого африканского усача *Barbus intermedius sensu* Banister, 1973 (Teleostei; Cyprinidae) – предполагаемого анцестрального вида, давшего начало пучку видов больших африканских усачей о. Тана (Эфиопия). Показано, что тиреоидный гормон оказывает влияние на сроки и темпы многих морфогенетических процессов, а изменение его уровня вызывает гетерохронии, отражающиеся на дефинитивной морфологии рыб. Это позволяет предположить, что даже незначительные изменения активности тиреоидной оси в ходе онтогенеза могут быть причиной широкой вариабельности морфологических признаков *B. intermedius* и лежать в основе быстрой диверсификации пучка видов больших африканских усачей о. Тана.

Ключевые слова: *Barbus intermedius*, тиреоидный гормон, скелетогенез, гетерохронии, морфологическая диверсификация.

Большие гексаплоидные африканские усачи рода *Barbus* (Teleostei, Cyprinidae) оз. Тана (Эфиопия) отличаются высоким морфологическим разнообразием: они различаются по форме и пропорциям головы и тела, положению рта, относительному размеру глаз и другим пластическим признакам (рис. 1). Различаются они и по экологии, многие являются рыбоядными формами (Nagelkerke, Sibbing, 2000; De Graaf et al., 2008), что в целом нехарактерно для карповых рыб. Систематический статус усачей о. Тана неясен. Банистер (Banister, 1973) считал их морфотипами фенотипически полиморфного *B. intermedius*, широко распространенного не только в бассейнах о. Тана и Голубого Нила, но и в других речных и озерных бассейнах Восточной Африки. Позднее 15 морфотипов танских усачей были описаны как самостоятельные виды, образующие пучок видов,

т.е. группу близкородственных форм, обитающих на ограниченной территории (Nagelkerke, Sibbing, 2000). Существует и “промежуточная” точка зрения: Мина с соавторами (Mina et al., 1996) полагают, что наряду с несколькими действительно видами в озере обитают несколько морфотипов полиморфного вида *B. intermedius*.

Предполагается, что танский пучок видов или комплекс форм имеет монофилетическое происхождение от *B. intermedius* и возник относительно недавно, около 15 тыс. лет назад (Nagelkerke, Sibbing, 1998; De Graaf, 2010). Эти оценки основаны на геологических данных, свидетельствующих о полном пересыхании оз. Тана в плейстоцене (Lamb et al., 2007) и на отсутствии четких генетических различий между морфотипами/видами больших танских усачей (Berrebi, Valiushok, 1998; De Graaf, 2010).

Учитывая молодой возраст пучка, высокую степень морфологического разнообразия и отсутствие четких генетических различий между формами, можно предположить, что формирование танских барбусов шло очень быстрыми темпами. Наиболее вероятным механизмом быстрой дивергенции

¹ Работа выполнена в рамках исследований совместной Российско-Эфиопской биологической экспедиции (JERBE III) и поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 08-04-00061-а, 07-04-00141-а), а также Программой Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов”.

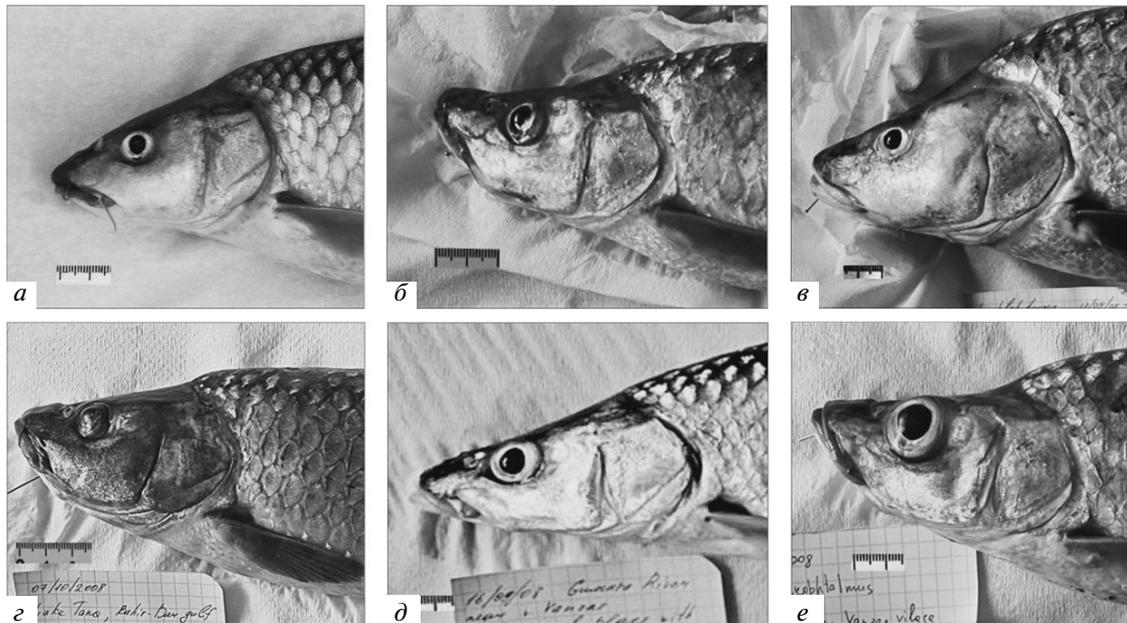


Рис. 1. Головы некоторых морфотипов/видов больших африканских усачей о. Тана: а – *B. intermedius*, б – *B. megastoma*, в – *B. platydorsus*, г – *B. gorguari*, д – *B. acutirostris*, е – *B. macrophthalmus*.

усачей считаются гетерохронии (Mina et al., 2001; Mina, Golani, 2004).

Гетерохронии – изменения относительных сроков и скорости процессов развития, приводящие к изменениям дефинитивной морфологии, согласно широко распространенной точке зрения, являются одним из важнейших механизмов эволюционных преобразований (Шмальгаузен, 1938; De Beer, 1958; Gould, 1977; Alberch P., Alberch J., 1981; McNamara, 1986). Так, согласно Рэффу и Кофману (1986), гетерохронии служат одним из самых могущественных и в то же время доступных механизмов эволюции форм.

Наиболее обстоятельно эволюционный потенциал гетерохроний исследован у амфибий, у которых темпы и сроки многих онтогенетических процессов, включая метаморфоз, находятся под контролем гормонов щитовидной железы – тиреоидных гормонов (ТГ). Показано, что относительно небольшие генетические изменения активности тиреоидной оси (влияющие на уровень ТГ, тиреоидный метаболизм, чувствительность тканей-мишеней к гормону, ТГ-реактивность тканей-мишеней и т.д.) сопровождаются изменениями темпов развития – гетерохрониями, которые могут приводить к мощным скоординированным изменениям в морфологии, физиологии и поведении животных, т.е. вызывать макроэволюционные преобразования (Рэфф, Кофман, 1986).

ТГ участвуют и в регуляции онтогенеза костистых рыб, влияя на скорость и время начала многих онтогенетических процессов, как правило, ускоряя их при высокой концентрации ТГ и замедляя – при дефиците (Brown, 1997; De Jesus et al., 1998; Blanton, Specker, 2007). Показано, что ТГ участвуют в метаморфных преобразованиях костистых рыб, как и у амфибий (Yamano et al., 1991; Hseu et al., 2002; Okada et al., 2005; Einarsdóttir et al., 2006). Можно предположить, что генетически обусловленные изменения активности тиреоидной оси могут через гетерохронии вызывать изменения в дефинитивной морфологии рыб и способствовать их быстрой морфологической дивергенции.

Однако влияние изменений активности тиреоидной оси на дефинитивную морфологию рыб остается практически не исследованным, а их эволюционная роль неизвестной.

В этих обстоятельствах представляется целесообразным исследовать роль ТГ в регуляции онтогенеза *B. intermedius* и влияние изменения активности тиреоидной оси на дефинитивную морфологию, а также оценить возможное участие ТГ в морфологической дивергенции танских барбусов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служил *Barbus intermedius* – предполагаемый анцестральный вид, давший начало всему пучку видов больших гексаплоидных

усачей о. Тана (Эфиопия) (Nagelkerke, Sibbing, 1998; De Graaf, 2010).

Для изучения изменчивости исследуемых меристических признаков (число чешуй в боковой линии (l.l.), число подглазничных костей (inf), число глоточных зубов, число лучей в парных и непарных плавниках (lpt)) в природной популяции мы обработали более 250 взрослых особей *B. intermedius*, пойманных в о. Тана и его притоках.

Для изучения роли ТГ в онтогенезе *B. intermedius* произведено пять скрещиваний диких производителей, выловленных во время нереста в притоке о. Тана р. Гумара. Оплодотворение икры проводили “сухим методом” в чашке Петри. Оплодотворенную икру перемещали в аквариумы (V = 180 л) с постоянной аэрацией, температурой воды +24°C, естественным освещением (фотопериод — день/ночь: 12/12), ежедневной сменой воды (20–40 л) и чистой дна. Воду для аквариумов брали из о. Тана и перед заливом в аквариумы подвергали УФ-обработке и фильтрации в течение суток. Кормление рыб осуществляли на ранних этапах (20–30 дней после оплодотворения, д.п.о.) науплиями *Artemia salina* и искусственным кормом Tetra BabyMin. В дальнейшем личинки и молодь кормили искусственным кормом Tetra AniMin в хлопьях.

Икра, а позднее личинки и молодь содержали в следующих средах: 1) чистой воде (контроль), 2) в 1 нг/мл щелочном растворе тиреоидного гормона трийодтиронина (Т₃) (повышенный уровень гормона) и 3) в 0.02%-ном растворе тиомочевины — гойтрогена, подавляющего активность щитовидной железы (дефицит ТГ).

Фиксацию личинок и молоди рыб (по 3–5 шт.) из контрольных и групп, содержащихся в среде с повышенной концентрацией ТГ, осуществляли ежедневно в 4%-ном растворе формалина. Личинки, выращиваемые при дефиците ТГ, фиксировались ежедневно только на ранних этапах — до 20 д.п.о. Затем интервалы между фиксациями были значительно увеличены в связи с большой продолжительностью эксперимента (3 года), поэтому представленные данные по развитию рыб при дефиците ТГ являются неполными. Измерение стандартной длины (SL) проводили с использованием электронного штангенциркуля (“Matrix”, Россия) и окуляр-микрометра. В таблицах приводится средняя для личинок величина SL в потомстве от разных скрещиваний, при которой происходило появление той или иной структуры или начало кальцинации структур. Временем (д.п.о.) появления или начала кальцинации скелетных структур считали время их появления у большинства особей в пробе.

Перед окрашиванием личинки и молодь вымачивали в водопроводной воде в течение суток. Окра-

шивание осуществляли согласно общепринятой методике: для кости и хряща использовали красители Alizarin Red S и Alcian Blue соответственно (“Sigma”, США) (Dewey, 2008). Просветление материала производили в 1%-ном КОН, потом в смеси 20%-ного глицерина и 0.25%-ного КОН (1 : 1), затем материал переводили в смесь 50%-ного глицерина и 0.25%-ного КОН (1 : 1) для окончательного просветления и хранения (Walker, Kimmel, 2007).

Обработку материала производили с использованием бинокля Leica MS5, Германия. Фотографирование препаратов осуществляли с помощью фотоаппарата Pentax K20, Япония с последующей обработкой фотографий в программе “Adobe Photoshop CS2”. Всего обработано более 1500 личинок и молоди *B. intermedius*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Реакция черепа. Личинки *B. intermedius* вылупляются из икринок на 3–4-й д.п.о. На момент вылупления у них отсутствуют какие-либо краниальные окостенения. Первые костные элементы operculum, dentale и exoccipitale появляются на 5–6-й д.п.о. В течение последующих 6 дней число костных элементов резко возрастает и достигает 26 к 11-му д.п.о. После этого в течение 7–11 дней новые окостенения в черепе не появляются, но кости, появившиеся ранее, продолжают расти. Затем, на 18–20-й д.п.о. одновременно возникают ectopterygoideum, metapterygoideum, sphenoticum и posttemporale, а в течение нескольких последующих дней появляются еще 14 новых костей черепа. После этого “всплеска” краниогенез черепа происходит плавно, и к 60–70-м д.п.о. (SL = 25.0–27.0 мм) рыбы приобретают дефинитивный набор костей.

Таким образом, ранний краниогенез у *B. intermedius* представлен двумя пиками остеогенеза, разделенными периодом стазиса — стадией, когда не происходит появления новых окостенений в черепе, но продолжается рост уже появившихся костей и организма в целом (рис. 2) (Шкиль и др., 2010).

Изменения уровня ТГ приводят к отклонениям от нормального развития черепа. Кости реагируют на этот гормон неоднородно: на повышение его уровня кости первого пика остеогенеза отвечают усилением кальцинации, а некоторые (например, dentale, parasphenoidium, operculum, brachioistegalia 1–3) и усиленным ростом. Часть костей второго пика остеогенеза демонстрируют сходную реакцию. Другие отвечают более ранними сроками появления. Наиболее ярко эта реакция выражена у подглазничных костей. Так, inf 1 (lacrimale) в контрольной группе появляется на 18–20-е д.п.о., а при содержании в среде с повышенной дозой ТГ — на 8–9-е д.п.о. Кость inf 3 появляется

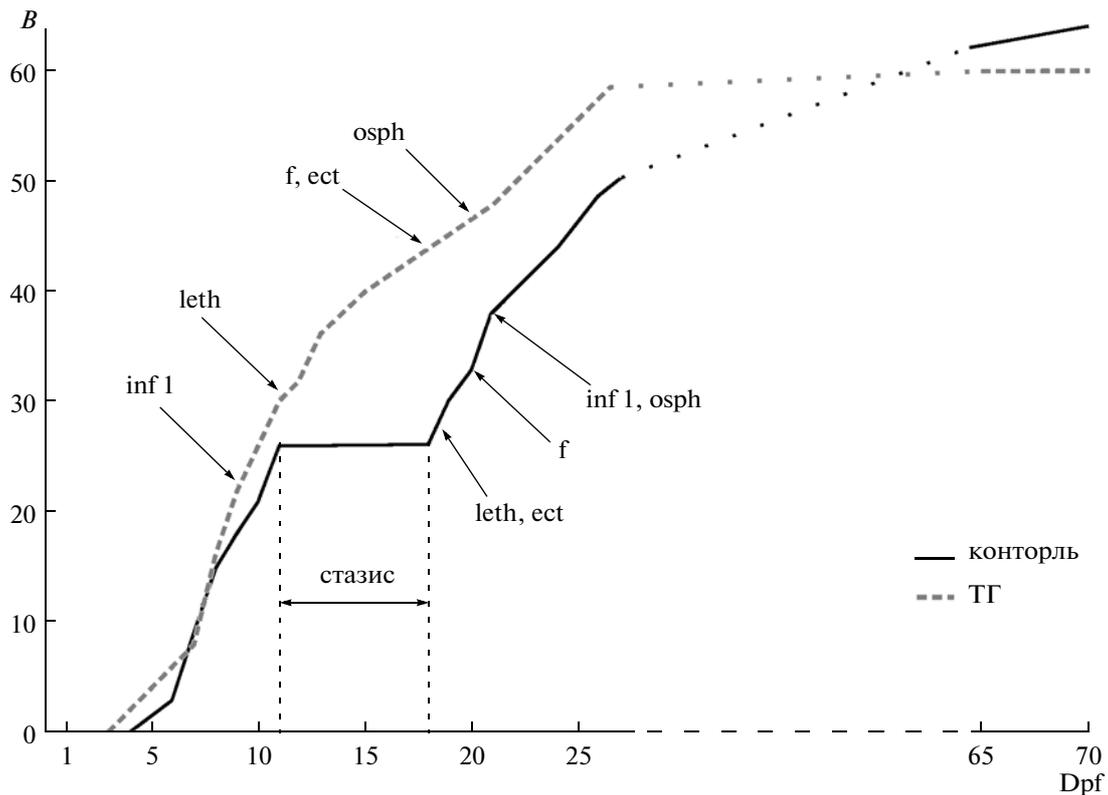


Рис. 2. Зависимость роста числа костей черепа *B. intermedium* (по оси ординат) от времени (по оси абсцисс, д.п.о.) в контрольных (—) и содержащихся в среде с повышенной дозой тиреоидного гормона (- - -) группах. (→) — появление некоторых сильно- (inf 1 — infraorbitale 1, leth — latero-ethmoideum) и слабозависимых (f — frontale, ect — ectopterygoideum, osph — orbitosphenoideum) от ТГ костей.

в контроле на 35–40-е д.п.о., а в среде с повышенной дозой ТГ — на 20–22-е. Кости inf 2, 4 в контроле появляются на 45–50-е д.п.о., а при повышенном уровне ТГ — на 25–28-е.

При подавлении активности собственной щитовидной железы тиомочевинной, большинство костей не обнаружили реакции на снижение уровня ТГ. Только на более поздних этапах крианиогенеза было отмечено замедление кальцинации и роста некоторых костей нейрокраниума (frontale, parietale) и существенная ретардация сроков появления inf 2–5. Так, inf 3 появляется на 70–80-е д.п.о., что на 30–40 дней позже, чем в кон-

трольной группе. Кости inf 2, 4 появляются на 110–130-е д.п.о., что на 60–85 дней позже, чем в контроле.

По характеру реакции на изменение уровня ТГ (ТГ-реактивности) мы условно разделили кости черепа *B. intermedium* на слабозависимые, не изменяющие сроков своего появления при изменении уровня ТГ, и сильнозависимые, значительно изменяющие сроки своего появления при изменении уровня ТГ. Ниже приводятся только те кости, реакция которых на изменение уровня ТГ в потомстве пяти скрещиваний была одинаковой.

ТГ-слабозависимые кости: operculum; basioccipitale; maxillare; dentale; parasphenoideum; ceratohyale; ceratobranchiale 5; praemaxillare; basibranchiale 1–3, exoccipitale; anguloarticulare; interoperculum; praeloperculum; suboperculum; entopterygoideum; quadratum; hyomandibulare; symplecticum; retroarticulare; hypohyale; epihyale; urohyale; basihyale; ectopterygoideum, parietale, orbitosphenoideum, supraoccipitale, supraorbitale.

ТГ-сильнозависимые кости: infraorbitale 1 (lacrimale), sphenoticum, latero-ethmoideum, supraethmoideum, ethmoideum, palatinum, vomer, pteroticum; infraorbitale 2–5 (реагируют на дефицит ТГ значимой ретардацией сроков своего появления).

Изменение сроков появления одних костей и относительная стабильность сроков появления других приводят к нарушению последовательности появления костей черепа при повышении уровня ТГ и к исчезновению периода стазиса (рис. 2).

Вызванные ТГ изменения в крианиогенезе приводят к серьезным последствиям в дефинитивной морфологии черепа. При содержании рыб в среде с повышенной дозой ТГ отмечалась ускоренная кальцинация большинства и усиленный рост отдельных

Таблица 1. Время появления и кальцинации некоторых структур спинного и анального плавников и средняя стандартная длина (SL) личинок *Barbus intermedius* в контрольных и развивавшихся при повышенной концентрации тиреоидного гормона группах

Структура	Время, д.п.о.	Длина SL, мм	Время, д.п.о.	Длина SL, мм
	контроль		опыт	
lepidotrichia I в плавнике:				
– спинном	10	9.5 ± 0.74	8	9.2 ± 0.41
– анальном	16	10.7 ± 0.11	13	9.6 ± 0.81
кальцинация proximal radialis в плавнике:				
– спинном	17	10.9 ± 0.8	13	9.6 ± 0.81
– анальном	21	11.2 ± 0.22	17	10.5 ± 0.41

костей, что влечет за собой нарушение основных пропорций и формы черепа.

Кроме того, изменения уровня ТГ приводят и к изменению набора краниальных элементов. Число подглазничных костей – широко используемый в систематике Teleostei признак (Nelson, 1969). Если в норме *B. intermedius* имеет 5 inf (хотя, по нашим данным, в природе встречаются рыбы и с 4 и с 6 inf), то при содержании рыб в условиях повышенного уровня ТГ мы отметили у большинства особей уменьшение числа inf до 4 и даже 3. При выращивании рыб в условиях дефицита ТГ у отдельных особей наблюдалось увеличение числа inf до 6 и даже 7.

Одной из ключевых морфофункциональных адаптаций карповых рыб является наличие kinethmoideum (keth) – кости, обеспечивающей протракцию (выдвижение вперед) praemaxillare (Fink S., Fink W., 1981; Hernandez et al., 2007). Keth формируется в результате эндохондрального окостенения cartilago rostralis, закладывающегося в соединительной ткани между вентральными отростками praemaxillare. У *B. intermedius* в норме cartilago rostralis появляется на 14–16-й д.п.о., а его кальцинация и формирование keth происходит на 19–21-й д.п.о. При повышенном уровне ТГ у рыб в большинстве случаев не происходит формирования хряща cartilago rostralis, что приводит к отсутствию в дальнейшем keth.

Реакция плавников. При нормальном развитии последовательность появления и кальцинации структур в непарных плавниках *B. intermedius* практически не отличается от таковой, подробно описанной ранее для *Danio rerio* (Bird, Mabee, 2003). При изменении уровня ТГ последовательность появления и кальцинации структур не изменяется. Наблюдается лишь незначительное изменение временных параметров развития под воздействием высокой дозы ТГ. Заметно ускоряется начало кальцинации хрящевых предшественников проксимальных радиалей (pr) в спинном и анальном плавниках (табл. 1). Кроме того, непарные плавники реагируют на по-

вышение уровня ТГ ускоренным появлением и быстрым ростом lpt, начинающимся на 11–12-й д.п.о., что приводит к их искривлению и деформации плавника в целом (табл. 1; рис. 3). У взрослых рыб, выращенных в условиях повышенного уровня ТГ, отмечались случаи слияния lpt в дистальной части, а у некоторых редукция одного, реже двух, первых неветвистых лучей в спинном плавнике (элементы, появляющиеся в онтогенезе наиболее поздно – 30–35 д.п.о.) (рис. 3).

Влияния дефицита ТГ на морфогенез и дефинитивную морфологию непарных плавников у *B. intermedius* не обнаружено.

У рыб контрольной группы последовательность появления скелетных элементов грудного плавника и пояса не отличается от таковой, описанной для *D. rerio* (Cubbage, Mabee, 1996; Grandel, Schulte-Merker, 1998). Сроки появления структур, формирующих личиночный грудной плавник и пояс (Grandel, Schulte-Merker, 1998), а также кости supracleithrum, не изменяются при повышении уровня ТГ.

При содержании рыб в среде с высокой дозой ТГ отмечается значительное ускорение перехода структур грудного плавника и пояса из личиночного во взрослое состояние. Наблюдается раннее появление posttemporale и lpt, раннее начало разделения прохондральной пластины на pr, появление дистальных радиалей, ранняя кальцинация scapula, coracoideum и pr (табл. 2). У многих личинок не происходит формирования хрящевого предшественника mesosoracoideum. Впервые его появление отмечено у личинки на 15-й д.п.о., в то время как у личинок контрольной группы хрящевой предшественник mesosoracoideum появляется на 12-й д.п.о. Кальцинация mesosoracoideum в случае его развития при высокой дозе ТГ отмечена на 22-й д.п.о. – значительно раньше, чем в контроле (30 д.п.о.). Раннее появление postcleithrum у особей, развивающихся при высоких дозах ТГ, приводит к нарушению последовательно-

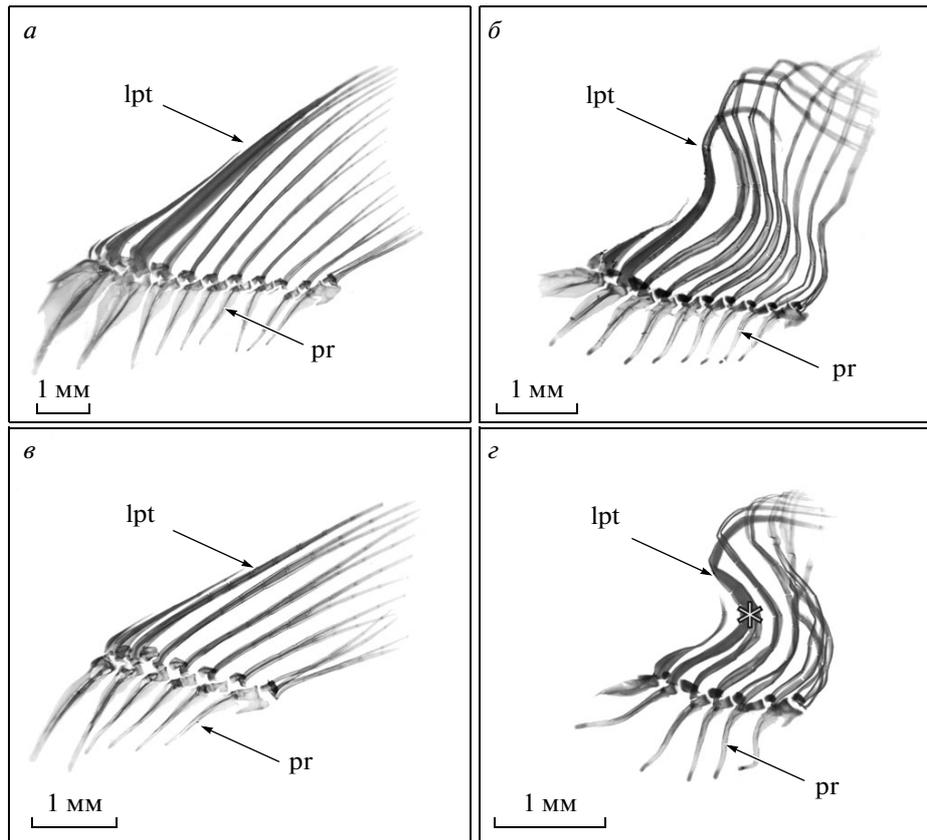


Рис. 3. Влияние ТГ на непарные плавники *B. intermedius*: а, в – спинной и анальный плавники рыб контрольных групп (70 д.п.о.; SL = 25.6 мм); б, з – спинной и анальный плавники рыб, выращенных в условиях повышенной дозы ТГ (70 д.п.о.; SL = 25.6 мм).

(*) – место слияния лучей; lpt – лучи плавника (lepidotrichia), pr – проксимальные радиалии (proximal radialia). Масштаб здесь и на рис. 4: 1 мм.

сти появления структур пояса грудного плавника, свойственной контрольной группе.

Содержание рыб в условиях повышенной дозы ТГ приводит к сокращению числа pr. Если в контрольной группе и природной популяции все рыбы имели 4 pr, то у рыб, выращенных при высокой дозе ТГ, число pr сокращается до 2–3. Схожая тенденция к сокращению числа отмечена и для lpt. В контрольной группе и в природной популяции число lpt варьирует от 16 до 18. При содержании в высоких дозах ТГ формируется не более 11–12 lpt (рис. 4). Влияния дефицита ТГ на морфогенез и дефинитивную морфологию грудных плавников и пояса грудных плавников обнаружено не было.

Развитие брюшных плавников и их пояса в нормальных условиях начинается с образования парной кожной складки и протекает в последовательности, описанной для *D. rerio* (Cubbage, Mabee, 1996; Grandel, Schulte-Merker, 1998).

При содержании личинок в среде с высокой дозой ТГ морфогенез брюшных плавников и пояса может остановиться на любом из этапов. У многих осо-

бей не происходит образования кожной складки с одной или обеих сторон, что приводит к отсутствию брюшных плавников и пояса во взрослом состоянии. Полный дефинитивный набор всех скелетных элементов (зачастую деформированных) формируется только у 5–10% особей, при этом наблюдается незначительное ускорение сроков появления и начала кальцинации различных структур (табл. 3; рис. 4). Влияния дефицита ТГ на морфогенез и дефинитивную морфологию брюшных плавников и пояса обнаружено не было.

Реакция чешуи. В природной популяции *B. intermedius* число прободенных чешуй в боковой линии (l.l.) варьирует от 28 до 40 (Смирнов, Левин, 2007). В контрольных группах первые чешуи появляются на 50–55 д.п.о. и через две-три недели формирование чешуйного покрова завершается. При содержании рыб в условиях повышенного уровня ТГ формирование чешуй начинается значительно раньше – на 24-й д.п.о. Полностью чешуйный покров тела формируется через одну–полторы недели (32–35-е д.п.о.). При выращивании рыб в

Таблица 2. Время появления и кальцинации некоторых структур грудного плавника и пояса грудных плавников и средняя стандартная длина личинок *Barbus intermedius* в контрольных и развивавшихся при повышенной концентрации тиреоидного гормона группах

Структура	Время, д.п.о.	Длина SL, мм	Время, д.п.о.	Длина SL, мм
	контроль		опыт	
scapulacoracoideum	3	8.8 ± 0.10	4	8.9 ± 0.39
cleithrum	6	9.2 ± 0.34	6	9.2 ± 0.51
supracleithrum	8	9.4 ± 0.05	8	9.2 ± 0.41
posttemporale	13	10.4 ± 0.07	10	9.3 ± 0.49
lepidotrichia 1	22	11.5 ± 0.33	11	9.4 ± 0.29
lepidotrichia 4–5	24	12.4 ± 0.29	12	9.5 ± 0.57
distal radialis 1	27	2.9 ± 0.33	12	9.5 ± 0.57
Кальцинация scapula	28	13.1 ± 0.23	13	9.6 ± 0.81
Кальцинация coracoideum	28	13.1 ± 0.23	15	10.0 ± 0.53
lepidotrichia 9	28	13.1 ± 0.23	15	10.0 ± 0.53
distal radialis 2–5	30	13.9 ± 0.25	17	10.5 ± 0.41
lepidotrichia 11–13	30	13.9 ± 0.25	22	11.6 ± 0.32
postcleithrum	30	13.9 ± 0.25	16	10.2 ± 0.39
Кальцинация proximal radialis	36	14.7 ± 0.28	22	11.6 ± 0.32
lepidotrichia 15–16	38	15.1 ± 0.56	—	

Таблица 3. Время появления и кальцинации некоторых структур брюшного плавника и пояса брюшных плавников и средняя стандартная длина личинок *Barbus intermedius* в контрольных и развивавшихся при повышенной концентрации тиреоидного гормона группах

Структура	Время, д.п.о.	Длина SL, мм	Время, д.п.о.	Длина SL, мм
	контроль		опыт	
Кожная складка	16	10.7 ± 0.11	12	9.5 ± 0.57
Хрящевой предшественник basipterygia	18	11.0 ± 0.05	15	10.0 ± 0.53
lepidotrichia 1	19	11.0 ± 0.41	17	10.5 ± 0.41
lepidotrichia 4–5	20	11.1 ± 0.25	18	10.7 ± 0.76
proximal radialis 1	22	11.5 ± 0.33	18	10.7 ± 0.76
Кальцинация basipterygia	22	11.5 ± 0.33	18	10.7 ± 0.76
lepidotrichia 6	22	11.5 ± 0.33	18	10.7 ± 0.76
proximal radialis 3	23	11.9 ± 0.35	18	10.7 ± 0.76
lepidotrichia 7	24	12.4 ± 0.29	20	11.2 ± 0.42
proximal radialis 2	26	12.7 ± 0.27	22	11.6 ± 0.32
lepidotrichia 8	26	12.7 ± 0.27	22	11.6 ± 0.32

условиях дефицита ТГ отмечается заметная ретардация начала и окончания формирования чешуйного покрова — 150 и 180 д.п.о. соответственно. Дефинитивное количество л.л. сильно различается у рыб, выращенных в разных гормональных режимах. В контрольных группах диапазон значений л.л. варьирует от 29 до 37. У рыб, выращенных в условиях повышенной концентрации ТГ, чешуи значительно крупнее, чем у контрольной группы и значения л.л. колеблются от 17 до 31. При выращивании особей в условиях де-

фицита ТГ отмечается увеличение значений л.л. до 35–42 (рис. 5), при этом чешуи заметно мельче, чем в контрольной группе (Смирнов и др., 2006).

Реакция глоточных зубов. Отсутствие зубов на челюстях и наличие глоточных зубов на трансформированной ceratobranchiale 5 (cbr 5) является одной из ключевых морфофункциональных адаптаций карповых рыб (Fink S., Fink W., 1981). В природной популяции и при нормальном развитии *B. intermedius* в большинстве случаев имеет трехрядную формулу

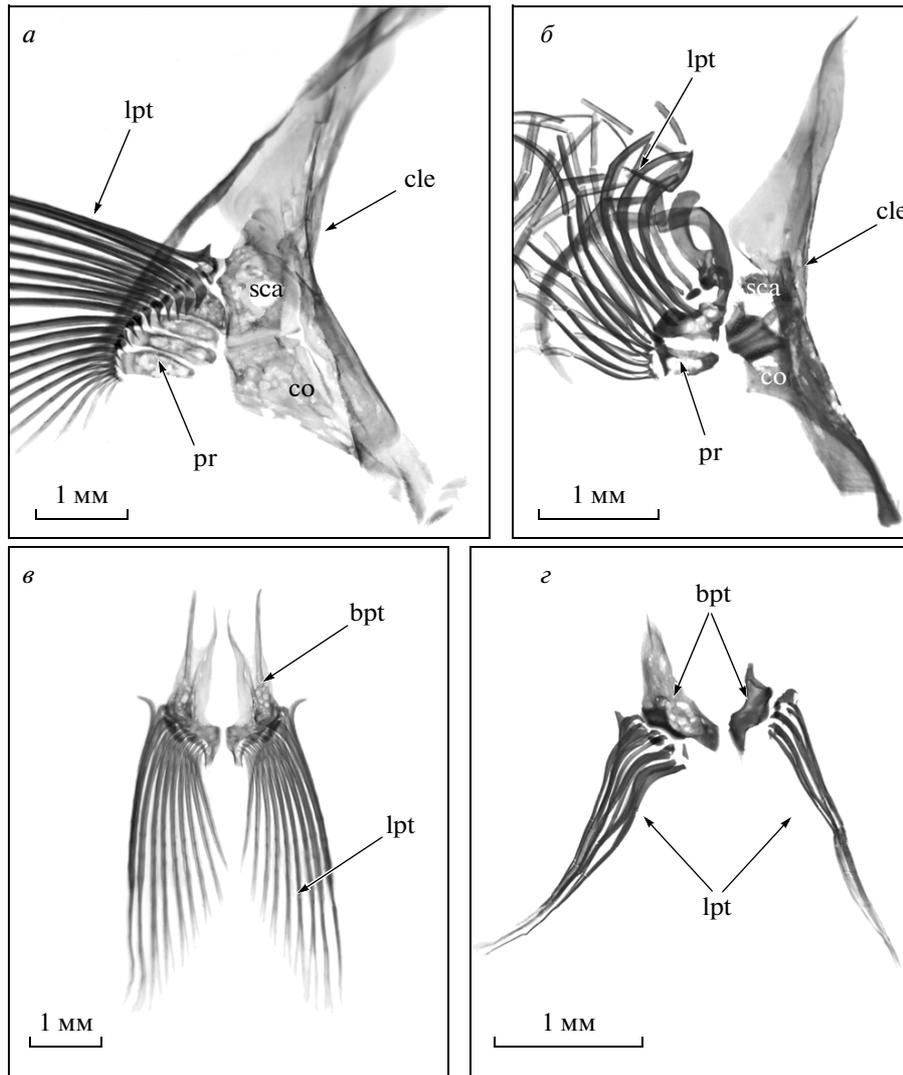


Рис. 4. Влияние ТГ на парные плавники и пояса парных плавников *B. Intermedius*: а, в – грудной плавник и пояс грудного плавника, а также брюшной плавник и пояс брюшного плавника соответственно у рыбы контрольной группы (70 д.п.о.; SL = 25.6 мм); б, з – грудной плавник и пояс грудного плавника, а также брюшной плавник и пояс брюшного плавника соответственно у рыбы, выращенной в условиях повышенной дозы ТГ (70 д.п.о.; SL = 25.6 мм).

lpt – лучи плавника (lepidotrichia), pr – проксимальные радиалии (proximal radialia), cle – cleithrum, sca – scapula, co – coracoideum, bpt – basipterygia.

плоточных зубов, т.е. озубление представлено тремя рядами по 2, 3 и 5 зубов в каждом (2.3.5–5.3.2). Однако встречаются и рыбы с четырехрядной формулой (1.2.3.5–5.3.2.1) (Шкиль, Левин, 2008).

В контроле хрящевой предшественник sbr 5 появляется на 4-й д.п.о. и начинает кальцинироваться на 7–8-й д.п.о., в это же время появляются и первые глоточные зубы. Формирование definitivoной зубной формулы завершается на 45–50-е д.п.о. У рыб, выращенных в условиях повышенной дозы ТГ, кальцинация и появление sbr 5, а также первых зубов происходит, как и в контроле. Формирование definitivoной зубной формулы у рыб завершается на 25–28-е д.п.о. При содержании рыб в

условиях дефицита ТГ не было отмечено изменения сроков появления и кальцинации sbr 5 и первых глоточных зубов по сравнению с контролем. Формирование definitivoной зубной формулы завершается на 110–140-е д.п.о.

Изменение уровня ТГ приводит к изменению definitivoной зубной формулы. Под воздействием высокой дозы ТГ отмечалось сокращение числа рядов глоточных зубов до двух и сокращение числа зубов в рядах. При дефиците ТГ, напротив, происходило увеличение числа рядов глоточных зубов до четырех (Смирнов, Левин, 2007; Шкиль, Смирнов, 2009; Shkil et al., 2010).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в ходе эксперимента данные указывают на важную роль ТГ в онтогенезе *B. intermedius*. ТГ принимает участие в регуляции формирования чешуйного покрова и влияет на сроки начала и продолжительность этого процесса у *B. intermedius*. Повышенные дозы ТГ вызывают раннее начало образования чешуй и уменьшают продолжительность формирования полного чешуйного покрова. Дефицит ТГ, наоборот, вызывает более позднее появление чешуй при большей продолжительности процесса формирования чешуйного покрова. В результате число чешуй в боковой линии при содержании рыб при высоких дозах ТГ сокращается, а в условиях дефицита ТГ — увеличивается относительно контроля. Учитывая, что число чешуй в боковой линии является важным систематическим признаком Teleostei, можно заключить, что выращенные в разных ТГ-режимах сибсы по этому признаку различаются как “хорошие” виды.

ТГ принимает участие в регуляции морфогенеза зубной системы *B. intermedius* и влияет на продолжительность этого процесса. Число глоточных зубов и их рядов показывают высокую степень зависимости от уровня ТГ (Shkil et al., 2010). При содержании в среде с высокой дозой ТГ происходит сокращение сроков формирования зубной формулы и снижается число рядов глоточных зубов и число зубов в рядах. При дефиците ТГ продолжительность процесса формирования зубной формулы возрастает и увеличивается число рядов глоточных зубов. Принимая во внимание, что формула глоточных зубов — признак, широко используемый в систематике Cyprinidae (Берг, 1912; Васнецов, 1939; Fink S., Fink W., 1981; Nakajima, 1987), сибсы, выращенные на фоне разного уровня ТГ, различались по данному признаку как представители разных родов и подсемейств.

ТГ участвует в регуляции краниогенеза и влияет на сроки появления костей черепа и темпы их роста. Кости, появляющиеся при нормальном развитии до периода стазиса, практически не изменяют сроков своего появления при изменении уровня ТГ. Это позволяет предположить, что время их появления не зависит или находится в слабой зависимости от уровня ТГ. Более поздние этапы формирования этих костей оказываются ТГ-зависимыми: при содержании рыб под воздействием экзогенного ТГ кальцинация и рост ранних костей происходит быстрее, чем в контрольной группе, что зачастую приводит к возникновению аномалий в дефинитивной морфологии черепа. У многих рыб отмечается недоразвитие и искривление operculum, непропорциональное удлинение dentale, искривление parashenoideum и других костей черепа.

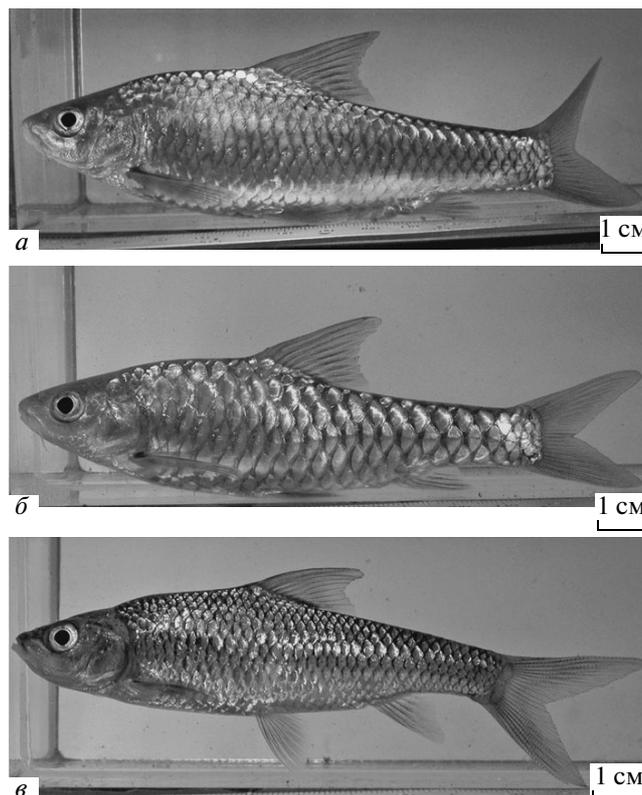


Рис. 5. Влияние ТГ на чешуйный покров *B. intermedius*: а — контрольная особь (l.l. = 29–37); б, в — рыбы, выращенные в условиях высокой дозы (l.l. = 17–31 и дефицита ТГ (l.l. = 35–42) соответственно. Масштаб: 1 см.

Кости черепа, появляющиеся при нормальном развитии после стазиса, демонстрировали разную реакцию на изменение уровня ТГ. Наиболее ярко на ТГ реагируют inf, появляющиеся значительно раньше срока при высоких дозах ТГ и замедляющие свое появление при дефиците ТГ, что позволяет говорить об их высокой ТГ-зависимости. Сходную реакцию демонстрируют и некоторые другие кости черепа (см. выше), что позволяет отнести их к группе ТГ-сильнозависимых. Остальные кости черепа практически не изменяют сроков своего появления при разных уровнях ТГ. Таким образом, экспериментально показано, что кости черепа *B. intermedius* различаются по ТГ-реактивности.

Неоднородность реакции костей черепа на изменение уровня ТГ приводит к нарушению последовательности появления их, которая традиционно считается устойчивым видоспецифическим признаком костистых рыб (Cubbage, Mabee, 1996) и используется в филогенетических построениях (Strauss, 1990). Из-за различий в реакции изменяется порядок и время появления костей, а также относительные темпы их кальцинации и роста. Эти изменения вре-

менных параметров приводят в свою очередь к изменениям строения черепа (в частности, меняется набор краниальных окостенений), его формы и пропорций.

ТГ принимают участие в регуляции развития плавников, причем, подобно краниальным элементам, разные плавники и разные элементы внутри одного плавника демонстрируют разную реакцию на ТГ. Так, непарные плавники слабо реагируют на изменение уровня ТГ. Повышенная доза ТГ приводит к ускоренному росту лучей и ранней кальцинации радиалей, иногда к слиянию лучей и сокращению числа неветвистых лучей.

Реакция парных плавников на изменение уровня ТГ выражена сильнее. В поясе грудных плавников и самих плавниках рыб, содержащихся в среде с повышенной дозой ТГ, отмечается ускоренный переход от личиночного состояния ко взрослому за счет изменения сроков появления отдельных структур и начала кальцинации. В результате изменяется последовательность морфогенетических событий и дефинитивная морфология плавников (сокращается число радиалей и лучей, у многих особей отсутствует *mesosoracoideum*).

Реакция брюшных плавников на увеличение уровня ТГ еще более яркая. У многих личинок вообще не происходит развития плавника и его пояса, у других они недоразвиты и/или деформированы.

Таким образом, ТГ влияют на скорость, время начала и продолжительность многих морфогенетических процессов. При этом структуры, даже близкие по строению и функциям, различаются по своей реакции на ТГ, т.е. по ТГ-реактивности; соответственно ТГ по-разному изменяет временные параметры морфогенетических процессов. В результате изменяется естественная последовательность онтогенетических событий и временные соотношения между разными онтогенетическими процессами. Если же структуры, участвующие в этих процессах, связаны морфогенетической индукцией, то изменяется время и продолжительность их взаимодействия. Согласно Шмальгаузену (1938), такие изменения могут приводить к утрате структур, их недоразвитию или гиперморфозу в зависимости от того, насколько изменились эти временные соотношения. Очевидно, что чем сильнее влияние ТГ, тем значительнее изменения временных соотношений и их морфогенетические последствия.

Такие скелетные элементы как чешуи, лучи в плавниках и глоточные зубы у костистых рыб образуются в результате эпителиально-мезенхимных взаимодействий — индукций (Sire, Huysseune, 2003). Известно, что ТГ регулирует экспрессию ряда ключевых генов и сигнальных каскадов (*sonic hedgehog*, *Wnt*, *β -catenin*, *WMP4*), участвующих в эпителиаль-

но-мезенхимном взаимодействии (Stolow, Shi, 1995; Ishizuya-Oka et al., 2001; Sire, Akimenko, 2004; Shannon, Hyatt, 2004; Mulholland et al., 2005; Plateroti et al., 2006; Yoshizato, 2007; Wang et al., 2007). Можно предположить, что изменение уровня ТГ приводит к нарушению межтканевых индукционных взаимодействий за счет изменения сроков и/или продолжительности экспрессии генов, что в свою очередь, выражается в изменении дефинитивного числа указанных сериальных элементов.

В ходе эксперимента было обнаружено, что различия в ТГ-реактивности встречаются на уровне не только отдельных структур, но и организма в целом. При выращивании в высоких дозах ТГ большинство рыб формировались с описанными выше отклонениями развития и строения. Однако отдельные особи реагировали на повышенный уровень ТГ значительно слабее, их дефинитивная морфология практически не отличалась от нормальной (Шкиль, Смирнов, 2009). Подобные эффекты были обнаружены и при содержании рыб в условиях дефицита ТГ. Лишь треть рыб имела дополнительный ряд глоточных зубов, остальные сохранили трехрядную зубную формулу (Shkil et al., 2010). Далеко не все рыбы реагировали на дефицит ТГ увеличением числа прободенных чешуй в боковой линии (Смирнов и др., 2006).

В большинстве случаев сильная или слабая реакция на изменение ТГ носила системный характер — затрагивала все или большую часть исследуемых признаков. Рыбы, у которых отмечалось сильное сокращение числа глоточных зубов и их рядов, зачастую имели меньшее число подглазничных костей и чешуй в боковой линии и, как правило, не имели брюшных плавников (Шкиль, Смирнов, 2009).

Полученные результаты указывают на высокую степень индивидуальной изменчивости ТГ-реактивности у *B. intermedius*, которая может быть следствием индивидуальной изменчивости в чувствительности к гормону или/и изменчивости в синтезирующей активности щитовидной железы, т.е. следствием индивидуальной изменчивости в активности тиреоидной оси. Эта вариабельность в активности тиреоидной оси приводила в эксперименте к значительной индивидуальной изменчивости таких ТГ-зависимых признаков, по нашим данным, как число зубов, лучей, чешуй и подглазничных костей. Учитывая, что именно эти признаки наиболее вариабельны в природной популяции *B. intermedius* (Vanister, 1973), можно предположить, что и в природе особи различаются по активности тиреоидной оси, а широкий диапазон различий в значениях меристических признаков хотя бы отчасти обусловлен этой вариабельностью.

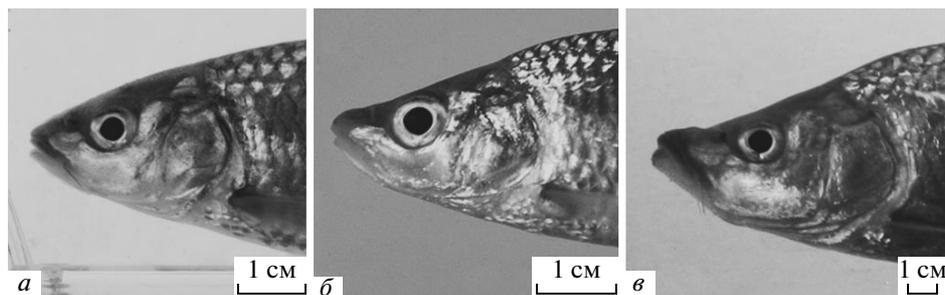


Рис. 6. Влияние дефицита ТГ на пластические признаки головы *B. intermedius*: *a* – контрольная особь, *б* – рыба, выращенная в условиях дефицита ТГ, *в* – *B. megastoma* – типичный хищный морфотип/вид усачей о. Тана.

В природной популяции *B. intermedius* наблюдается широкая вариабельность пластических признаков, таких как положение рта, пропорции и форма головы и тела. При проведении экспериментов выяснилось, что эти признаки являются ТГ-зависимыми. Рыбы, выращенные в контрольных группах, имели нормальную для *B. intermedius* морфологию (рис. 1, б). При содержании в условиях повышенной дозы ТГ у большинства рыб отмечались ярко выраженная мопсовидность, непропорциональное удлинение нижней челюсти (*dentale*), изменение общих пропорций головы и тела, изменение положения рта на верхний, иногда нижний (родители и рыбы контрольной группы имеют конечный рот) и т.д. (Smirnov et al., 2008). Однако часть рыб имела морфологию более-менее схожую с рыбами контрольной группы. Необходимо отметить, что и по меристическим признакам эти рыбы продемонстрировали слабую реакцию на ТГ.

При содержании рыб в условиях дефицита ТГ примерно у половины особей отмечены изменения пластических признаков: положение рта на верхнее или полуверхнее, изменение формы головы и основных пропорций тела (рис. 6). В результате эти рыбы стали больше похожи на некоторые хищные формы танских усачей, чем на *B. intermedius* (рис. 1, б). Остальные сохранили морфологию, свойственную *B. intermedius*.

Положение рта, форма и пропорции головы и тела являются диагностическими признаками морфотипов/видов больших танских усачей (Nagelkerke, Sibbing, 2000). Соответственно сибсы, выращенные при разных ТГ-режимах, различались по данным признакам на уровне морфотипов/видов танских усачей.

Проведенные эксперименты показали, что ТГ играет важную роль в регуляции онтогенеза *B. intermedius*, определяя сроки и темпы многих морфогенетических процессов. Изменение уровня ТГ вызывает гетерохронии, отражающиеся на дефинитивной морфологии рыб. Это позволяет предположить,

что даже незначительные изменения активности тиреоидной оси в ходе онтогенеза могут быть причиной широкой вариабельности морфологических признаков *B. intermedius* и лежать в основе быстрой диверсификации пучка видов больших африканских усачей о. Тана.

Полученные данные говорят в пользу гипотезы Гольдшмидта (Goldshmidt, 1940), согласно которой даже незначительные генетические изменения, затрагивающие активность гормонов, могут приводить к серьезным макроэволюционным последствиям и в тоже время позволяют предположить, что по крайней мере часть из описанных редких и плохо диагностируемых морфотипов/видов больших африканских усачей о. Тана представлены особями, отклонившимися от нормального развития в результате изменений активности тиреоидной оси, т.е. являются, используя терминологию Медникова (2005. С. 194), не более чем “гормонными видами”.

Авторы искренне признательны А.А. Даркову, К.Ф. Дзержинскому, Б.А. Левину, Д.В. Щепоткину, Д.В. Капитановой, Ванди Зелалему, а также директору и всем сотрудникам Бахар-Дарского исследовательского центра рыбного хозяйства и аквакультуры (Эфиопия) за помощь в организации и проведении исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Т. 3. Ostariophysi. Вып. 1. СПб.: Изд-во Имп. АН, 1912. 336 с.
- Васнецов В.В. Эволюция глоточных зубов карповых рыб // Сб. ст. памяти акад. А.Н. Северцова. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 439–480.
- Медников Б.М. Избранные труды: Организм, геном, язык. М.: КМК, 2005. 452 с.
- Рэфф Р., Кофман Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 404 с.
- Смирнов С.В., Левин Б.А. Редукция числа сериальных элементов при ускорении онтогенеза у африканского усача *Barbus intermedius*: новый тип педоморфоза // Докл. АН. 2007. Т. 413. № 3. С. 427–429.

- Смирнов С.В., Держинский К.Ф., Левин Б.А. О зависимости числа чешуй в боковой линии у африканского усача *Barbus intermedius* (Cyprinidae) от скорости онтогенеза: данные эксперимента // *Вопр. ихтиологии*. 2006. Т. 46. № 1. С. 134–138.
- Шкиль Ф.Н., Левин Б.А. О наследовании формулы глоточных зубов у африканского усача *Barbus intermedius* Ruppell, 1836 // Там же. 2008. Т. 48. № 5. С. 716–720.
- Шкиль Ф.Н., Смирнов С.В. Тиреоидная реактивность большого африканского усача *Labeobarbus intermedius* (Teleostei; Cyprinidae): индивидуальная изменчивость и ее морфологические последствия // Докл. АН. 2009. Т. 425. № 2. С. 283–285.
- Шкиль Ф.Н., Борисов В.Б., Смирнов С.В. Влияние тиреоидного гормона на последовательность появления костей черепа в раннем онтогенезе большого африканского усача (*Labeobarbus intermedius*; Cyprinidae; Teleostei) // Там же. 2010. В печати.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.
- Alberch P., Alberch J. Heterochronic mechanisms of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical salamander, *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae) // *J. Morphol.* 1981. V. 167. P. 249–264.
- Banister K.E. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Studies of African Cyprinidae. Pt. II // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*. 1973. V. 26. № 1. P. 1–148.
- Berrebi P., Valiushok D. Genetic divergence among morphotypes of Lake Tana (Ethiopia) barbs // *Biol. J. Linn. Soc.* 1998. V. 64. P. 369–384.
- Bird N.C., Mabee P.M. Developmental morphology of the axial skeleton of the zebrafish, *Danio rerio* (Ostariophysi: Cyprinidae) // *Devel. Dyn.* 2003. 228. P. 337–357.
- Blanton M.L., Specker J.L. The hypothalamic–pituitary–thyroid (HPT) axis in fish and its role in fish development and reproduction // *Crit. Rev. Toxicol.* 2007. V. 37. P. 97–115.
- Brown D.D. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1997. V. 94. P. 13011–13016.
- Cubbage C.C., Mabee P.M. Development of the cranium and paired fins in the zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi; Cyprinidae) // *J. Morphol.* 1996. V. 229. P. 121–160.
- De Beer G.R. Embryos and ancestor. Oxford: Clarendon Press, 1958. 197 p.
- De Graaf M., Eshete Dejen, Osse J.W.M., Sibbing F.A. Adaptive radiation of Lake Tana's (Ethiopia) *Labeobarbus* species flock (Pisces, Cyprinidae) // *Mar. Freshwater Res.* 2008. V. 59. P. 391–407.
- De Graaf M., Megens H.-J., Samallo J., Sibbing F. Preliminary insight into the age and origin of the *Labeobarbus* fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using the mtDNA cytochrome b gene // *Mol. Phylogen. Evol.* 2010. V. 54. P. 336–343.
- De Jesus E.G.T., Toledo J.D., Simpás M.S. Thyroid hormones promote early metamorphosis in grouper (*Epinephelus coioides*) larvae // *Gen. Comp. Endocrinol.* 1998. V. 112. P. 10–16.
- Depew M.J. Analysis of skeletal ontogenesis through differential staining of bone and cartilage // *Mol. Embryol. Methods Protocols (Ser. Methods Mol. Biol.)*. 2008. V. 46. P. 37–45.
- Einarsdóttir I.E., Silva N., Power D.M. et al. Thyroid and pituitary gland development from hatching through metamorphosis of a teleost flatfish, the Atlantic halibut // *Anat. Embryol.* 1996. V. 211. P. 47–60.
- Fink S.V., Fink W.L. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1981. V. 72. P. 297–353.
- Goldschmidt R.B. The material basis of evolution, silliman milestones in science. New Haven: Yale Univ. Press, 1940. 438 p.
- Gould S.J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.
- Grandel H., Schulte-Merker S. The development of the paired fins in the zebrafish (*Danio rerio*) // *Mech. Devel.* 1998. V. 79. P. 99–120.
- Hernandez L.P., Bird N.C., Staab K.L. Using zebrafish to investigate cypriniform evolutionary novelties: functional development and evolutionary diversification of the kinethmoid // *J. Exp. Zool.* 2007. V. 308B. P. 625–640.
- Hseu J.-R., Chang H.-F., Ting Y.-Y. Inducing effects of hormones in metamorphosis-arrested grouper larvae // *J. Fish. Soc. Taiwan*. 2002. V. 29. P. 79–83.
- Ishizuya-Oka A., Ueda S., Amano T. et al. Thyroid-hormone-dependent and fibroblast-specific expression of BMP-4 correlates with adult epithelial development during amphibian intestinal remodeling // *Cell Tiss. Res.* 2001. V. 303. P. 187–195.
- Lamb H.F., Bates C.R., Coombes P.V. et al. Late Pleistocene dessication of Lake Tana, source of the Blue Nile // *Quat. Res.* 2007. V. 26. P. 287–299.
- McNamara K.J. A guide to the nomenclature of heterochrony // *J. Paleontol.* 1986. V. 60. P. 4–13.
- Mina M.V., Golani D. Changes of skull proportions in ontogeny of *Barbus canis* from Lake Kinneret and of the Lake Tana large-mouthed barbs, *Barbus intermedius* complex // *Env. Biol. Fish.* 2004. 70. P. 315–320.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Y.Y. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // *J. Fish Biol.* 1996. V. 48. P. 383–404.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golani D. Consequences and modes of morphological diversification of East African and Eurasian barbines (genera *Barbus*, *Varicorhinus* and *Capoeta*) with particular reference to *Barbus intermedius* complex // *Env. Biol. Fish.* 2001. V. 61. P. 241–252.
- Mulholland D., Dedhar S., Coetzee G., Nelson C. Interaction of nuclear receptors with the Wnt/ β -catenin/Tcf signaling axis: Wnt – you like to know? // *Endocr. Rev.* 2005. V. 26. № 7. P. 898–915.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. The 'Barbus' *intermedius* species flock of lake Tana (Ethiopia). I. The ecological and evolutionary significance of morphological diversity // *Ital. J. Zool.* 1998. V. 65. P. 3–7.
- Nagelkerke L.J., Sibbing F.A. The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a

- description of a new species, *Barbus osseensis* // Neth. J. Zool. 2000. V. 50. P. 179–214.
- Nakajima T.* Development of pharyngeal dentition in the cobitid fishes, *Misgurnus misgurnus* and *Cobitis biwae*, with a consideration of evolution of cypriniform dentitions // Copeia. 1987. № 1. P. 208–213.
- Nelson G.J.* Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of osteoglossomorph fishes // Am. Museum Novitates. 1969. № 2394. P. 32–37.
- Okada N., Morita T., Tanaka M., Tagawa M.* Thyroid hormone deficiency in abnormal larvae of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* // Fish. Sci. 2005. V. 71. P. 107–114.
- Plateroti M., Kress E., Mori J.I., Samarut J.* Thyroid hormone receptor directly controls transcription of the β -catenin gene in intestinal epithelial cells // Mol. Cell. Biol. 2006. V. 26. P. 3204–3214.
- Shannon J.M., Hyatt B.A.* Epithelial-mesenchymal interactions in the developing lung // Ann. Rev. Physiol. 2004. V. 66. P. 625–645.
- Shkil F.N., Levin, B.A., Belay Abdissa, Smirnov S.V.* Variability in the number of tooth rows in the pharyngeal dentition of *Barbus intermedius* (Teleostei; Cyprinidae): genetic, hormonal and environmental factors // J. Appl. Ichthyol. 2010. In press.
- Sire J.Y., Akimenko M.A.* Scale development in fish: a review, with description of sonic hedgehog (shh) expression in the zebrafish (*Danio rerio*) // Int. J. Devel. Biol. 2004. V. 48. P. 233–247.
- Sire J.Y., Huyseune A.* Formation of dermal skeletal and dental tissues in fish: a comparative and evolutionary approach // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2003. V. 78. P. 219–249.
- Smirnov S.V., Belay Abdissa, Shkil F.N. et al.* Developmental timing and heterochrony in the morphological variation of the large African barb, *Labeobarbus intermedius* (Teleostei, Cyprinidae): an experimental study // Proc. Jubilee Meeting “Joint Ethio-Russian Biological Expedition: 20 Years of Scientific Cooperation” / Eds. Pavlov D.S. et al. M.: KMK, 2008. P. 61–68.
- Stolow M., Shi Y.* *Xenopus* sonic hedgehog as a potential morphogen during embryogenesis and thyroid hormone-dependent metamorphosis // Nucl. Acids Res. 1995. V. 23. № 13. P. 2555–2562.
- Strauss R.E.* Heterochronic variation in the developmental timing of cranial ossifications in poeciliid fishes (Cyprinodontiformes) // Evolution. 1990. V. 44. № 6. P. 1558–1567.
- Walker M.B., Kimmel C.B.* A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae // Biotech. Histochem. 2007. V. 82. P. 23–28.
- Wang L., Shao Y., Ballock T.* Thyroid hormone interacts with the Wnt/ β -catenin signaling pathway in the terminal differentiation of growth plate chondrocytes // J. Bone Mineral Res. 2007. V. 22. № 12. P. 1988–1995.
- Yamano K., Tagawa M., de Jesus E.G. et al.* Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel // J. Comp. Physiol. 1991. V. 161. № 4. P. 371–375.
- Yoshizato K.* Molecular mechanism and evolutionary significance of epithelial-mesenchymal interactions in the body and tail dependent metamorphic transformation of anuran larval // Int. Rev. Cytol. 2007. V. 260. P. 213–260.

The Role of the Thyroid Gland Hormone in Ontogenesis and Morphological Diversification of *Barbus intermedius sensu* of Lake Tana in Ethiopia

F. N. Shkil^a, V. B. Borisov^b, Belai Abdissa^c, and S. V. Smirnov^b

^a Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia
e-mail: fedorshkil@gmail.com

^b Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia

^c Bahir-Dar Fishery and Other Aquatic Life Research Center, Bahir-Dar, Ethiopia

Abstract—The role of thyroid gland hormone in the ontogenesis of the Large African Barb *Barbus intermedius sensu* Banister, 1973 (Teleostei; Cyprinidae)—the supposed ancestral species which produced the species flock of the large African Barbs of the Lake Tana (Ethiopia)—has been studied. It has been shown that the thyroid hormone influences the period of many morphological processes and a change in its level causes heterochrony, reflecting on the definitive morphology of fish. Thus, it can be assumed that even a slight change in activity of the thyroid axis in the process of ontogenesis can be the cause of wide variability of the morphological features of *B. intermedius* and is at the basis for the fast diversification of the species flock of Big African Barbs of Lake Tana.

Keywords: *Barbus intermedius*, thyroid hormone, skeletogenesis, heterochrony, morphological diversification