

## ОБ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЧИНАХ И МЕХАНИЗМА ФОРМИРОВАНИЯ РАЗЛИЧИЙ В ЧИСЛЕ ЧЕШУИ У РЫБ

© 2011 г. Б. А. Лёвин<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
152742 Борок, Ярославская область

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
119071 Москва, Ленинский пр., 33  
E-mail: borislyovin@mail.ru

Поступила в редакцию 27.09.10  
Окончательный вариант получен 28.12.10

Чешуйный покров у рыб формируется довольно поздно в онтогенезе. В связи с этим на его характеристики (число чешуи) значительное влияние оказывают условия развития. В настоящей статье рассмотрено влияние факторов внешней среды и внутренних факторов на варьирование числа чешуи. Влияние данных факторов на число чешуи опосредовано изменением общего темпа развития, который и приводит к изменению в числе чешуи у рыб. При ускорении развития число чешуи сокращается, а при замедлении развития – увеличивается. В экспериментах по регуляции тиреоидного статуса рыб показано, что конкретный механизм изменения числа чешуи связан с гетерохрониями – смещением сроков закладки чешуйного покрова. При ускоренном развитии очешуение начиналось раньше и при меньшей длине тела, при замедлении развития, наоборот, очешуение начиналось позднее и при большей длине тела. Приводятся сведения в пользу гетерохронии как возможного объяснения различий в числе чешуи у близкородственных видов рыб. Между тем, другим механизмом изменений числа чешуи у рыб (особенно филетически далеких видов) могут быть изменения дистанции между закладывающимися чешуями (морфогенетический счет). Выдвигается гипотеза об участии посткраниальной сейсмочувствительной системы в разметке чешуйного покрова.

*Ключевые слова:* онтогенез, чешуйный покров, число чешуи в боковой линии, гетерохронии, рыбы

Чешуи у рыб наряду с другими дермальными образованиями (костными щитками, жучками, лучами плавниками) формируют посткраниальный дермальный скелет (postcranial dermal skeleton). Покрывая тело рыб, чешуи совместно со слизью выполняют важную защитную функцию, как механическую, так и иммунную, улучшают параметры локомоции, а также служат в качестве депо кальция (Бурдак, 1979; Flik et al., 1986). Чешуя представляет также значительный интерес как регистрирующая и диагностическая структура (Дгебуадзе, Чернова, 2009). Существует множество работ, посвященных онтогенезу отдельных чешуи и развитию чешуйного покрова в целом, гистологии чешуи, эпидермально-дермальным взаимодействиям, происхождению и эволюции посткраниального дермального скелета костных рыб (Park, Lee, 1988; Sire, Arnulf, 1990; Sire et al., 1997, 2009; Sire, Akimenko, 2004; Able et al., 2008). Намного меньше работ связано с выяснением механизмов изменчивости числа чешуи. Чешуйный покров представлен отдельными дискретными элементами (чешуями) и легко поддается описанию путем подсчета этих элементов. Счетные признаки че-

шуйного покрова (число чешуи в боковой линии, вокруг хвостового стебля, число предорсальных, преанальных чешуи и др.) издавна используются при морфологических описаниях и прочно вошли в число признаков, применяемых в таксономии и филогении рыб. Различия в числе чешуи между исследуемыми выборками служат определенным маркером для признания этих выборок относящимися к разным популяциям, подвидам или видам в зависимости от масштаба различий.

В литературе накоплен значительный объем данных по варибельности числа чешуи в боковой линии, “главного” счетного признака, используемого в ихтиологических описаниях. Прежде всего, это относится к пределам внутривидовой изменчивости на ареале. Говоря об изменчивости числа чешуи, следует выделять два компонента этой изменчивости. Никто не сомневается в том, что различия в числе чешуи могут иметь генетическую причину, по крайней мере, у разных видов. Есть данные о наследовании числа чешуи на внутривидовом уровне (Villwock, 1963; Ненашев, 1966; Кирпичников, 1979). Однако имеется также ряд работ, свидетельствующих о том, что в варьировании

числа чешуи могут сказаться и условия развития, изменяющие темп онтогенеза (Hubbs, 1922, 1926, 1927; Mottley, 1934; Татарко, 1968; Смирнов и др., 2006; Levin, 2010). Роль условий онтогенетического развития в формировании варибельности числа чешуи предстает более значительной в свете довольно поздней закладки и формирования чешуйного покрова в онтогенезе (Sire, Akimenko, 2004). Цель настоящей статьи – оценить роль онтогенетического фактора в формировании различий в числе чешуи у рыб, опираясь на ряд литературных и собственных данных.

Факторы, влияющие на формирование числа чешуи через изменение параметров развития, можно условно подразделить на две группы: факторы внешней среды и внутренние факторы. Рассмотрим их влияние по отдельности.

#### *Роль факторов внешней среды*

**Температура.** Из факторов внешней среды температура в наибольшей степени сказывается на продолжительности развития (Павлов, 2007). Одним из первых на связь числа чешуи в боковой линии с температурой, проанализировав природные ситуации, указал Хаббс (Hubbs, 1922). Им показано, что у нотрописа *Notropis atherinoides* (сем. Cyprinidae) и у синежаберного солнечника *Lepomis macrochirus* (сем. Centrarchidae) при развитии разных поколений при разных температурах впоследствии число чешуи оказалось различным. При повышенных температурах число чешуи было меньше, а при пониженных – больше. Хаббс (1926) связывал влияние температуры (и других факторов) на число гомодинамных элементов счетных признаков с регуляцией темпа развития рыб, ускорением и замедлением развития. В дальнейшем, влияние температуры на число чешуи было подтверждено рядом экспериментальных работ. Так, отмечена обратная зависимость числа чешуи от температуры воды у микижи *Oncorhynchus mykiss* (Mottley, 1931, 1934) и у карпа *Cyprinus carpio* (Татарко, 1968), хотя в последнем случае не все опыты показали достоверные различия. Обратная зависимость числа чешуи от температуры воды проявляется в клинальной широтной изменчивости в умеренных широтах у широкоареальных видов. Например, в пределах ареала леща *Abramis brama* число чешуи в боковой линии достоверно увеличивается в ряду выборок, расположенных с юга на север (Кожара, Изюмов, 1991).

В литературе имеются данные, что при повышении температуры воды у микижи *Oncorhynchus mykiss* увеличивается утилизация тироксина, усиливается его конверсия в трийодтиронин (более активную форму), что приводит в целом к повышению тиреоидного статуса рыб (Eales et al., 1982). О влиянии тиреоидных гормонов на темп развития и состоянии морфологических признаков см. ниже.

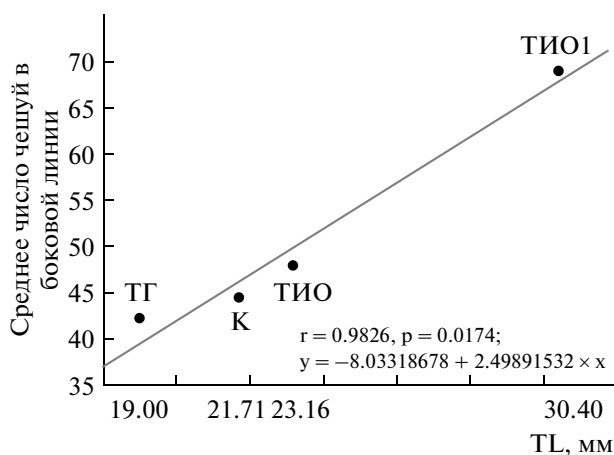
**Соленость.** Подмечена зависимость числа элементов некоторых счетных признаков от степени миренализации воды (см. обзор у Павлова, 2007). Согласно данным Мироновского (1985, 1988) средние значения счетных признаков, в числе которых и число чешуи в боковой линии, в популяциях карповых видов рыб, нагуливающих в соленых водах Северного Каспия, существенно отличаются от таковых у близкорасположенных пресноводных популяций тех же видов. Характерно, что изменение числа чешуи в популяциях, обитающих в соленых и солоноватоводных водоемах, если и отмечается, то идет в сторону их сокращения. Есть экспериментальные данные, что у самок тилапии *Oreochromis niloticus* при содержании в солоноватой воде (10‰) повышается уровень трийодтиронина (Fontainhas-Fernandez et al., 2000), ответственного за скорость морфогенеза (см. ниже). А при избытке тиреоидного гормона темп онтогенеза ускоряется, что приводит к закладке меньшего числа чешуи (Смирнов и др., 2006; Levin, 2010).

**Индустриальное загрязнение водоемов** – комплексный фактор, воздействующий на целый ряд морфологических, физиологических, репродуктивных показателей. Как показано Яковлевым (1992) у плотвы *Rutilus rutilus*, обитающей в загрязненных водоемах г. Москвы, существенно изменились счетные признаки, имеющие важное таксономическое значение. При этом средние значения числа чешуи в боковой линии были ниже, чем в выборках вне города и на всем ареале данного вида. У исследованных особей не было паразитов в мышцах и кишечнике, а содержание тяжелых металлов в печени и мышцах было на порядок ниже, чем в контрольных выборках при обратном соотношении в пробах воды и грунта. Яковлевым (1992) предполагается морфологическая дивергенция популяции плотвы из р. Москвы вследствие отбора в условиях повышенного загрязнения (предложен термин “индустриальная раса”). Повидимому, загрязнение вызывает изменения в числе элементов счетных структур опосредованно через изменения/нарушения в эндокринной системе, контролирующей морфогенетические процессы, например работы щитовидной железы (thyroid disfunction). Подобные нарушения отмечались в популяциях пресноводных рыб, обитающих в сильно загрязненных водоемах (Leatherland, 1993; Jobling, Tyler, 2003; Theodorakis et al., 2006). О роли тиреоидных гормонов в морфогенезе чешуйного покрова см. ниже.

#### *Роль внутренних факторов*

Нам известны два основных внутренних фактора, влияющих через изменение темпа онтогенеза на число чешуи:

**Паразитизм** – Хаббс (Hubbs, 1927) подметил эффект замедления развития у карповой рыбы



Зависимость среднего числа чешуи в боковой линии в экспериментальных группах плотвы *Rutilus rutilus* от средней длины тела, при которой появляются первые чешуи: ТГ – ускоренная группа, К – контроль, ТИО – замедленная группа, ТИО1 – еще более замедленная группа (из: Levin, 2010, с изменениями).

*Platygobio gracilis*, сильно пораженной несколькими видами паразитов, преимущественно трематодами. Зараженная молодь сильно отличалась от не зараженной также экстерьером и показателями счетных признаков. Пораженные экземпляры, в отличие от нормальных, имели экстремально больше число чешуи в поперечном ряду (в среднем 54.3 vs. 44.7 соответственно). Хаббс (op. cit.) предположил в качестве причины изменения в числе чешуи у пораженной молоди задержку (сдвиг) закладки чешуи, которая наступает позднее и при большем размере тела, а поскольку, по его мнению, расстояние между закладываемыми чешуями не изменилось, то число чешуи, соответственно, увеличилось. Есть данные, что паразитизм вызывает нарушения в работе эндокринных желез (endocrine disruption). Например, *Ligula intestinalis* воздействует на гипоталамус, вызывая снижение концентрации гормонов, таких как гонадотропин, а также половые стероидные гормоны (Kerr, 1948; Carter et al., 2005; Trubirohaa et al., 2010). Гипоталамус вырабатывает также тиреотропный гормон, который стимулирует выработку тиреоидных гормонов в щитовидной железе (MacKenzie et al., 2009).

**Изменение уровня тиреоидных гормонов.** Тиреоидные гормоны (ТГ) – важные регуляторы морфогенеза у рыб. Довольно давно известно, что при избытке ТГ темп развития рыб ускоряется, а при дефиците, наоборот, замедляется (Pickford, Atz, 1957; Brown, 1997; de Jesus et al., 1998). При гормональной регуляции темпа онтогенеза (hormonal manipulation) получены сильные различия в числе чешуи в боковой линии у африканского усача *Labeobarbus intermedius*, плотвы обыкновенной *Rutilus rutilus* и леща *Abramis brama* (Смирнов и др., 2006; Levin,

2010; Лёвин и др., 2010). Полученные различия выходили за пределы известной видовой “нормы реакции”, а отдельные экспериментальные группы различались между собой по числу чешуи со значительным хиатусом. Экспериментальные рыбы различались по темпу развития: особи группы ТГ (с добавлением экзогенного гормона) развивались быстрее контрольных, а особи группы ТИО (с добавлением гойтрогена тиомочевины, блокирующей активность щитовидной железы и вызывающей дефицит ТГ) – медленнее контрольных. При этом морфогенез чешуйного покрова при избытке ТГ начинался раньше, чем в контроле. В то же время при дефиците ТГ морфогенез был отсрочен, и первые чешуи появились значительно позже, чем в контроле. У всех трех видов карповых рыб, участвовавших в эксперименте, в “ускоренной” группе чешуй было меньше, а в “замедленной” группе – больше. Какова же причина различий в числе чешуй? Почему при ускорении развития чешуй становится меньше, а при замедлении – больше? Прав ли Хаббс (1927), выдвинувший гипотезу о смещении сроков закладки чешуйного покрова (гетерохронии) на более поздний срок как изменяющий число чешуй фактор при замедлении развития?

Как показало наше исследование на плотве (Levin, 2010), морфогенез чешуйного покрова, который оценивали по появлению первых чешуй на теле, начинался раньше в ускоренной группе плотвы при меньшей длине тела, а в замедленной группе – позднее и при большей длине тела, соответственно. При этом отмечена очень строгая зависимость, корреляция среднего числа чешуй в экспериментальных группах с длиной тела, при которой появлялись первые чешуйки (рисунок). У этой зависимости есть два следствия. Первое: на число чешуй влияют гетерохронии – разновременная закладка чешуй, однако при условии, что закладка происходит также и на разноразмерном теле. Второе: дистанция между закладываемыми чешуями – одна и та же в разных экспериментальных группах, иначе коэффициент корреляции не был бы близок к единице. То есть разметка дистанции между закладываемыми чешуями не зависит от внешних и эндогенных факторов, а число откладываемых элементов, в данном случае чешуй, зависит от размера тела, на котором осуществляется инициация и закладка счетных элементов.

Таким образом, негенетическую внутривидовую часть изменчивости в числе чешуи можно объяснить вариабельностью размеров тела, на котором происходит разметка чешуи и идет очешуение. Сир с соавт. (Sire et al., 1997) исследовали развитие чешуйного покрова у полосатого данио *Danio rerio* и показали, что появление чешуй приурочено к определенному интервалу длины тела (8.1–9.6 мм SL). Однако наряду с этим было подмечено, что

некоторое влияние на появление чешуй оказывал и возраст. В самых молодых группах (20 dpf) очешуение начиналось при большей длине тела (8.7–9.6 SL), в то время как у более старших по возрасту, оно начиналось при меньшей длине (8.1–9.0 SL в группе возрастом 25 dpf и 8.1–8.6 SL в группе 30 dpf). Авторы (Sire et al., 1997) объясняют это тем, что если быстрый рост и способствует быстрому увеличению в длину (т.е. осевого скелета), он не способствует непосредственно быстрому развитию чешуи в коже. Отсутствие чешуи у крупных, но молодых данио рерио позволяет полагать, что нечто отсутствует в коже и чешуи не могут развиваться, хотя рыбы достигли адекватного размера. Появление чешуи у маленьких, но “старых” особей также указывает и на то, что процессы, приводящие к образованию чешуи, продолжают происходить, хотя рыбы имеют меньший темп роста. Результаты Сира с соавт. (1997) указывают на то, что рост в длину и развитие чешуи напрямую не скоррелированы. По всей видимости, именно в интервале соотношения рост/морфогенез и осуществляется внутривидовая вариабельность по числу чешуй.

#### Эволюционные заключения

Причиной различий в числе чешуи между близкородственными видами вполне могут быть гетерохронии закладки чешуй. Например, у леща *Abramis brama* первые чешуйки отмечаются на теле при длине 19–20 мм TL (наши данные), а пределы колебания числа чешуи в боковой линии – 49–60 (Атлас пресноводных рыб, 2003). В то время как у синца *A. ballerus* чешуя закладывается на большем по размеру теле, в частности первые чешуйки отмечены при длине без хвоста 21.3 мм (*l*) (Маврин, 1988). Если же эту длину реконструировать до абсолютной (TL), то она достигнет 25 и > мм, число чешуй у синца при этом 63–75 (Атлас пресноводных рыб, 2003). Подобные примеры различий в числе чешуй и в размере тела, при котором отмечаются первые чешуи можно найти и в других родах, например *Rutilus*. С другой стороны, сомнительно сводить все разнообразие в числе чешуй, наблюдаемое между разными видами (особенно филетически не очень близкими), лишь к гетерохрониям в сроках закладки чешуй. Действительно, у плотвы и леща первые чешуи на теле появляются при одном и том же размере (ок. 20 мм TL – Levin, 2010; наши неопубликованные данные), а число чешуй значительно различается (41–48 у плотвы vs. 49–60 у леща – Атлас пресноводных рыб, 2003). Данное наблюдение можно объяснить следующим: 1) дистанция между закладывающимися чешуями может быть разной у различных видов; 2) если дистанция одна и та же, то разметка чешуи и само появление чешуи могут быть разнесены во времени по-разному у различных видов. Не исключено, что возможны оба варианта событий.

#### Обсуждение гипотез о разметке (преддетерминации) числа чешуи

Несмотря на наличие довольно подробных гистологических сведений о морфогенезе чешуйного покрова, в особенности эласмоидного типа чешуй (Sire, Arnulf, 1990; Sire et al., 1997, 2009; Sire, Akimenko, 2004), до сих пор нет ответа на вопрос, чем объясняется разметка чешуйного покрова, какие факторы (вещества) предопределяют (ответственны) за формирование ровного расположения числа чешуи в шахматном порядке (паттерн очешуения). Ясно лишь, что кожа “размечена” (pre-patterned) еще перед началом морфогенеза чешуи, то есть перед первыми, видимыми на гистологическом уровне изменениями (подробнее см. у Sire, Akimenko, 2004). Выяснено также, что в инициации и морфогенезе чешуи участвуют такие морфогены как *apolipoprotein E*, *sonic hedgehog* и *ectodysplasin A* (Monnot et al., 1999; Kondo et al., 2001; Sire, Akimenko, 2004; Harris et al., 2008). Тиреоидные гормоны, также признаваемые за первичные морфогены (Opitz, Kloas, 2010), как показывают недавние результаты, прямо или (скорее) опосредованно принимают участие в морфогенезе чешуйного покрова (Смирнов и др., 2006; Levin, 2010).

Рабочей гипотезой о механизме преиницирующей разметки предполагается, что в разметке могут принимать участие сухожилия миосептов, состоящие из коллагеновых тяжей, которые, видимо, являются проводниками каких-то сигнальных молекул дальнего действия (Sire, Akimenko, 2004). Вертикальные коллагеновые тяжи, которые формируются в первичной дермальной строге задолго до инициации чешуй, могут быть связаны с закориванием сухожилий миосептов и, таким образом, участвовать в разметке кожи. Но мы предполагаем, что разметка числа чешуй вероятнее связана с разметкой сейсмочувствительной системы. Данное предположение основано на том, что в экспериментах по ускорению и замедлению темпа онтогенеза при манипулировании тиреоидным статусом изменения в числе чешуи были скоррелированы с изменением в числе отверстий сейсмочувствительной системы боковой линии. При уменьшении или увеличении числа чешуй каждая чешуя была нормально прободена как и в контроле. Число невромастов в боковой линии, таким образом, коррелирует с числом заложившихся чешуй. Известно, что система невромастов на теле *Danio rerio* в основном уже сформирована к моменту появления чешуи (Nuñez et al., 2009). Характерно также, что в большинстве случаев первые чешуи появляются как раз в области боковой линии (Neave, 1936; Маврин, 1988; Sire, Akimenko, 2004; наши данные), что, говорит о возможном влиянии нервной системы на инициацию чешуи.

Таким образом, главным онтогенетическим механизмом изменения числа чешуи являются гете-

рохронии — смещение сроков закладки. Причем на внутривидовом уровне это смещение небольшое, его пределы ограничиваются соотношением темпа роста и темпа созревания кожи, в которой эпидермально-дермальные взаимодействия контролируют развитие чешуй. Возможно, что различия в числе чешуй у близкородственных видов объясняются гетерохронной закладкой чешуйного покрова, в то время как на различия между видами филогенетически более далекими могут влиять и изменения в морфогенетическом счете (размер дистанции между закладываемыми чешуями). Любые факторы внешней и внутренней среды, изменяющие темп развития, могут приводить к изменению в числе чешуи. Наибольшее влияние, по всей видимости, имеет уровень тиреоидных гормонов. Не исключено, что другие факторы (температура, соленость, паразитизм) изменяют темп развития не непосредственно, а через изменение гормонального статуса. Имеются наблюдения, на основе которых нами выдвигается гипотеза о предетерминации числа чешуи постериальной сейсмочувствительной системой.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. Под ред. Ю.С. Решетникова. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Бурдак В.Д. Функциональная морфология чешуйного покрова рыб. Киев: Наукова думка, 1979. 164 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с. + 81 с. приложения.
- Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб Л.: Наука, 1979. 392 с.
- Кожара А.В., Изюмов Ю.Г. О внутривидовой систематике леща *Abramis brama* (Cypriniformes, Cyprinidae) // Зоол. журн. 1991. Т. 70. Вып. 4. С. 74–84.
- Лёвин Б.А., Болотовский А.А., Левина М.А. Роль гетерохронии в формировании числа счетных элементов посткраниального дермального скелета рыб // Тезисы докладов VIII Международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных. Светлогорск, 19–23 апреля 2010. Калининград. С. 60–62.
- Маврин А.С. Формирование чешуйного покрова у синца *Abramis ballerus* в первый год жизни // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 6. С. 998–1006.
- Мироновский А.Н. К вопросу о популяционной структуре леща (*Abramis brama*) Каспийско-Волжского района // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 2. С. 307–311.
- Мироновский А.Н. О географической изменчивости карповых рыб: особенности микроэволюции популяций дельтово-эстуарных участков // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 7. С. 1013–1024.
- Ненашев Г.А. Наследуемость некоторых морфологических (диагностических) признаков ропшинских карпов // Известия ГосНИОРХ. 1966. Т. 61. С. 125–135.
- Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 2007. 264 с.
- Смирнов С.В., Дзержинский К.Ф., Левин Б.А. О зависимости числа чешуй в боковой линии у африканского усача *Barbus intermedius* (Cyprinidae) от скорости онтогенеза: данные эксперимента // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. Вып. 1. С. 134–138.
- Татарко К.М. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8. Вып. 3. С. 425–439.
- Яковлев В.Н. “Индустриальная раса” плотвы *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae) // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 6. С. 81–85.
- Able K.W., Sakowicz G.P., Lamonaca J.C. Scale formation in selected fundulid and cyprinodontid fishes // Ichthyol. Res. 2008. V. 56. P. 1–9.
- Brown D.D. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development // PNAS. 1997. V. 94. P. 13011–13016.
- Carter V., Pierce R., Dufour S. et al. The tapeworm *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidea) inhibits LH expression and puberty in its teleost host, *Rutilus rutilus* // Reproduction. 2005. V. 130 (6). P. 939–945.
- de Jesus E.G.T., Toledo J.D., Simpas M.S. Thyroid hormones promote early metamorphosis in grouper (*Epinephelus coioides*) larvae // Gen. Comp. Endocrinol. 1998. V. 112. P. 10–16.
- Eales J.G., Chang J.P., van der Kraak G. et al. Effects of temperature on plasma thyroxine and Iodide kinetics in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // General and Comparative Endocrinology. 1982. V. 47. Is. 3. P. 295–307.
- Flick G., Fenwick J.C., Kolar Z. et al. Effects of low ambient calcium levels on wholebody Ca<sup>2+</sup> flux rates and internal calcium pools in the freshwater cichlid teleost, *Oreochromis mossambicus* // J. Exp. Biol. 1986. V. 120. P. 249–264.
- Fontainhas-Fernandez A., Monteiro M., Gomes E. et al. Effect of dietary sodium chloride acclimation on growth and plasma thyroid hormones in tilapia *Oreochromis niloticus* (L.) in relation to sex // Aquaculture Research. 2000. V. 31. P. 507–517.
- Harris M.P., Rohner N., Schwarz H. et al. Zebrafish *eda* and *edar* mutants reveal conserved and ancestral roles of ectodysplasin signaling in vertebrates // PLoS Genet 4(10): e1000206. doi: 10.1371/journal.pgen.1000206. 2008.
- Hubbs C.L. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development // Amer. Nat. 1922. V. 56. P. 360–372.
- Hubbs C.L. The structural consequences of modifications of the developmental rate in fishes, considered in reference to certain problems of evolution // Amer. Nat. 1926. V. 60. P. 57–81.
- Hubbs C.L. The related effects of a parasite on a fish // J. Parasitology. 1927. V. 24 (2). P. 75–84.
- Jobling S., Tyler C.R. Endocrine disruption in wild freshwater fish // Pure Appl. Chem. 2003. V. 75. № 11–12. P. 2219–2234.
- Kerr T. The pituitary in normal and parasitized roach, *Leuciscus rutilus* Flem. // Q. J. Microsc. Sci. 1948. V. 89. Pt 2. P. 129–137.

- Kondo S., Kuwahara Y., Kondo M. et al.* The medaka rs-3 locus required for scale development encodes ectodysplasin-A receptor // *Curr. Biol.* 2001. V. 11. P. 1202–1206.
- Leatherland J.F.* Field observations on reproductive and developmental dysfunction in introduced and native salmonids from the Great Lakes // *J. Great Lakes Res.* 1993. V. 19(4). P. 737–751.
- Levin B.A.* Drastic shift in the number of lateral line scales in common roach *Rutilus rutilus* as a result of heterochronies: experimental data // *Journal of Applied Ichthyology.* 2010. V. 26. P. 303–306.
- MacKenzie D.S., Jones R.A., Miller T.C.* Thyrotropin in teleost fish // *General and Comparative Endocrinology.* 2009. V. 161(1). P. 83–89.
- Monnot M.J., Babin P.J., Poleo G. et al.* Epidermal expression of *apolipoprotein E* gene during fin and scale development and fin regeneration in zebrafish // *Dev. Dyn.* V. 214. P. 207–215.
- Mottley C.M.* The effect of temperature on the number of scales in trout // *Science.* 1931. V. 74. № 1917. P. 316.
- Mottley C.M.* The effect of temperature during development on the number of scales in the Kamloops trout, *Salmo kamloops* Jordan // *Contr. Canad. Biol.* 1934. V. 8. P. 254–263.
- Neave F.* Origin of the teleost scale pattern and the development of the teleost scale // *Nature.* 1936. V. 137. № 3477. P. 1034–1035.
- Núñez V.A., Sarrazin A.F., Cubedo N. et al.* Postembryonic development of the posterior lateral line in the zebrafish // *Evolution and Development.* 2009. V. 11 (4). P. 391–404.
- Opitz R., Kloas W.* Developmental regulation of gene expression in the thyroid gland of *Xenopus laevis* tadpoles // *General and Comparative Endocrinology.* 2010. V. 168(2). P. 199–208.
- Park E.-H., Lee S.-H.* Scale growth and squamation chronology for the laboratory-reared hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus* (Cyprinodontidae) // *Jap. J. Ichthyol.* 1988. V. 34. P. 476–482.
- Pickford G.E., Atz J.W.* The Physiology of the Pituitary Gland of Fishes. New York Zoological Society. New York. 1957. P. 613.
- Sire J.-Y., Arnulf I.* The development of squamation in four teleostean fishes with a survey of the literature // *Jap. J. Ichthyol.* 1990. V. 37. P. 133–143.
- Sire J.-Y., Donoghue Ph.C.J., Vickaryous M.K.* Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates // *J. Anat.* 2009. V. 214. P. 409–140.
- Sire J.-Y., Allizard F., Babiar O. et al.* Scale development in zebrafish (*Danio rerio*) // *J. Anat.* 1997. V. 190. P. 545–561.
- Sire J.-Y., Akimenko M.A.* Scale development in fish: A review, with description of sonic hedgehog expression in the zebrafish (*Danio rerio*) // *Int. J. Dev. Biol.* 2004. V. 48. P. 233–247.
- Theodorakis C.W., Rinchard J., Carr J.A. et al.* Thyroid endocrine disruption in stonerollers and cricket frogs from perchlorate-contaminated streams in east-central Texas // *Ecotoxicology.* 2006. V. 15 (1). P. 31–50.
- Trubiroha A., Kroupova K., Wuertz S. et al.* Naturally-induced endocrine disruption by the parasite *Ligula intestinalis* (Cestoda) in roach (*Rutilus rutilus*) // *General and Comparative Endocrinology.* 2010. V. 166. Is. 2. P. 234–240.
- Villwock W.* Genetische Analyse des Merkmals “Beschuppung” bei anatolischen Zahnkarpfen (Pisces, Cyprinodontidae) im Aufloserversuch // *Zool. Anz.* V. 170. № 1–2. P. 23–45.

## Ontogenetic Causes and Mechanisms for Formation of Differences in Number of Fish Scales

B. A. Levin<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup> Papanin Institute of Biology of Land Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia

<sup>b</sup> Severtsov Institute of Ecological and Evolution Problems, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia

e-mail: borislyovin@mail.ru

**Abstract**—Fish scale cover forms in late ontogenesis. Therefore, the conditions of development significantly affect its characteristics (number of scales). This study is aimed at considering the influence of external and internal factors on variation of the number of scales in fish. Acceleration of development results in decrease of the number of scales, while it increases with deceleration. Experiments on regulation of thyroid status of fish showed that the certain mechanism of alteration of the number of scales is related with heterochrony, such as a shift of the laying period of scale cover. Accelerated development is caused by early scale development at smaller body length, while decelerated development is characterized with later scale development and greater body length. Data considering heterochrony as the possible reason for deviations in the number of scales in related fish species are represented. Moreover, alterations of the distance between scales (morphogenetic calculation) can serve as another alteration mechanism of the number of scales in fish (especially phylogenetically far species).

**Keywords:** ontogenesis, scale cover, number of scales in the lateral line, heterochrony, fish