

ВЛИЯНИЕ ТЕМПА РАЗВИТИЯ НА ФОРМУЛУ ГЛОТОЧНЫХ ЗУБОВ ЛЕЩА *Abramis brama* (L.): ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

© 2011 г. А. А. Болотовский¹, Б. А. Лёвин^{1, 2}

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

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.К. Северцова РАН,
119071 Москва, Ленинский пр., 33

E-mail: leha-bolot@mail.ru, borislyovin@mail.ru

Поступила в редакцию 20.09.10
Окончательный вариант получен 28.12.10

В эксперименте по ускорению и замедлению онтогенеза при манипулировании тиреоидным статусом, получены направленные изменения в дефинитивном озублении глоточных костей у леща *Abramis brama*. При ускорении развития число зубов редуцируется до формулы 5–4, а при замедлении увеличивается (6–5), кроме того, появляется дополнительный, минорный, ряд (1.6–5.1, 2.6–5.2). Выявленная изменчивость выходит за пределы известной изменчивости в природе. Предполагается, что механизмом, ответственным за направленное изменение в числе зубов, являются гетерохронии.

Ключевые слова: тиреоидные гормоны, гойтроген, рыбы, глоточные зубы, темп развития, Cyprinidae.

ВВЕДЕНИЕ

Гормоны щитовидной железы (T_3 и T_4) оказывают влияние на раннее развитие рыб. Изменяя тиреоидный статус рыб можно ускорить или замедлить онтогенез, что ведет к изменениям в сроках начала или окончания органогенеза (Miwa, Inui, 1987; Brown, 1997; de Jesus et al., 1998; Okada et al., 2005). Как показано недавно, смещение сроков закладки может приводить к формированию разных состояний морфологических признаков (Смирнов и др., 2006; Levin, 2010). Одним из важных таксономических признаков в систематике карповых рыб (Cyprinidae) является число и расположение глоточных зубов, называемое формулой. Известно, что при гормональном изменении темпа онтогенеза крупного африканского усача *Labeobarbus intermedius*, формула глоточных зубов проявляла высокую степень вариативности (Смирнов, Лёвин, 2007; Shkil et al., 2010). Причем изменения затрагивали, не только число зубов в каждом ряду, но и количество их рядов. У леща *Abramis brama* (L.) формула глоточных зубов чаще всего однорядная – 5–5 (пять зубов на левой глоточной кости и столько же на правой) (Решетников, 2003), но изредка встречаются и двурядные формулы (Голубцов, Ильин, 1983).

Цель настоящей статьи – выяснить, влияет ли темп онтогенеза на изменчивость формулы глоточных зубов у леща.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Производители отловлены в Рыбинском водохранилище вблизи пос. Борок, Ярославской области. Оплодотворение производили сухим способом 7 мая 2009 года, через 10 минут после осеменения икру поместили в разные среды:

- 1) раствор экзогенного трийодтиронина 1 нг/мл (группа ТГ);
- 2) 0.015% раствор тиомочевины – гойтрогена, блокирующего синтетическую активность щитовидной железы (группа ТИО);
- 3) природная вода (контроль).

До вылупления икру содержали в кристаллизаторах, затем личинок перенесли в 40-литровые аквариумы с принудительной аэрацией. Аквариумные условия содержания (температура, кислород, световой режим, плотность посадки, кормление) были одинаковы для всех экспериментальных групп. Ежедневно в аквариумах меняли около 1/3 объема воды, поддерживая концентрацию действующих веществ в группах ТГ и ТИО. Рыб кормили зоопланктоном и сухим кормом для аквариумных рыб.

Рыб фиксировали в 4% формалине через два месяца после начала эксперимента, после достижения дефинитивного характера озубления глоточных костей, а затем окрашивали на кость алizarинном красным. После окраски рыб помещали для просветления в щелочной раствор (КОН).

Распределение вариантов формул глоточных зубов леща в экспериментальных группах

Группы	Варианты формул	5–4	5–5	1.5–5	1.5–5.1	6–5	1.6–5.1	2.6–5.2
	ТГ ($n = 26$)		26					
КОНТРОЛЬ ($n = 23$)		1	16	3	3			
ТИО ($n = 14$)			1		2	4	4	3

Для окончательного просветления, обработки и дальнейшего хранения все экземпляры помещали в 100% глицерин.

Из просветленных препаратов через жаберные щели извлекали глоточные зубы с окружающими их тканями, которые просматривали под бинокляром Motic DM 143-FBGG. Фотографии глоточных зубов сделаны с использованием электронного сканирующего микроскопа Carl Zeiss, Leo 1420. Изображения просветленных препаратов рыб получены с помощью цифровой камеры для микроскопа SCOPETEK DCM510.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одновозрастные сибсы леща, содержащиеся в разных экспериментальных условиях, заметно различались по степени развития морфологических признаков, особенно плавников и осевого скелета (рис. 1). Так, в возрасте 31 дней после оплодотворения (dpf) у особей леща из контрольной группы отмечено девять лучей в спинном, 17 лучей в анальном и 4–5 лучей в грудных плавниках, лучи брюшных плавников отсутствовали. Особи группы ТГ имели 11 лучей в спинном, 18 лучей в анальном, 9–10 лучей в грудных и четыре луча в брюшных плавниках. В то же время у особей группы ТИО отмечено лишь семь лучей в спинном и восемь в анальном плавниках, а в грудных и брюшных плавниках лучей не было. Эти данные говорят об ускоренном развитии особей группы ТГ и о замедленном в группе ТИО по сравнению с рыбами из контроля. Подобные результаты получены с применением метода гормонального манипулирования тиреоидным статусом (искусственно вызванный гипо- и гипертиреозидизм) на полосатом данио *Danio rerio* (Brown, 1997), группе *Epinephelus coioides* (de Jesus et al., 1998), японской камбале *Paralichthys olivaceus* (Okada et al., 2005), крупном африканском усаче

Labeobarbus intermedius (Смирнов и др., 2006; Смирнов, Лёвин, 2007).

У родителей экспериментального потомства леща формулы глоточных зубов однорядные: у самца 5–5, а у самки 6–5. Ускорение и замедления развития под воздействием экзогенного трийодтиронина и гойтрогена сказались и на дефинитивных формулах глоточных зубов подопытных рыб (рис. 2). В контроле большинство рыб имели типичную формулу 5–5 (69.6%), но помимо этого отмечены и двурядные формулы (1.5–5, 1.5–5.1), доля которых составила 26%, что почти в два раза больше, чем в природных популяциях (Шутов, 1967; Голубцов, Ильин, 1983). Все особи группы ТГ имели редуцированное число зубов – 5–4 (табл. 1). В природе данная формула отмечена как очень редкая (1–3.3%) лишь в нескольких популяциях леща (Кожара, Изюмов, 1991). В группе ТИО большинство особей имели формулы глоточных зубов, которые не отмечены в других группах – 6–5, 1.6–5.1, 2.6–5.2 (78.6%), лишь одна особь имела типичную формулу 5–5. Данных о наличии в природных популяциях формул 1.6–5.1 и 2.6–5.2 нами не найдено.

Глоточные зубы наряду с дермальными костями черепа, чешуйным покровом, лучами плавников и др. элементами относятся к дермальному скелету (Sire, Huysseune, 2003). Недавно показано, что развитие этих элементов находится под контролем одних и тех же факторов (Смирнов и др., 2006; Смирнов, Лёвин, 2007; Harris et al., 2008; Levin, Smirnov, 2008; Levin, 2010; Shkil et al., 2010). В настоящем эксперименте различия в темпах развития личинок и молоди леща индуцированы с помощью манипулирования тиреоидным статусом, что вызвало изменения в скорости развития целого ряда признаков – лучей плавников, чешуйного покрова. По всей видимости, именно воздействие экзогенным трийодтиронином и

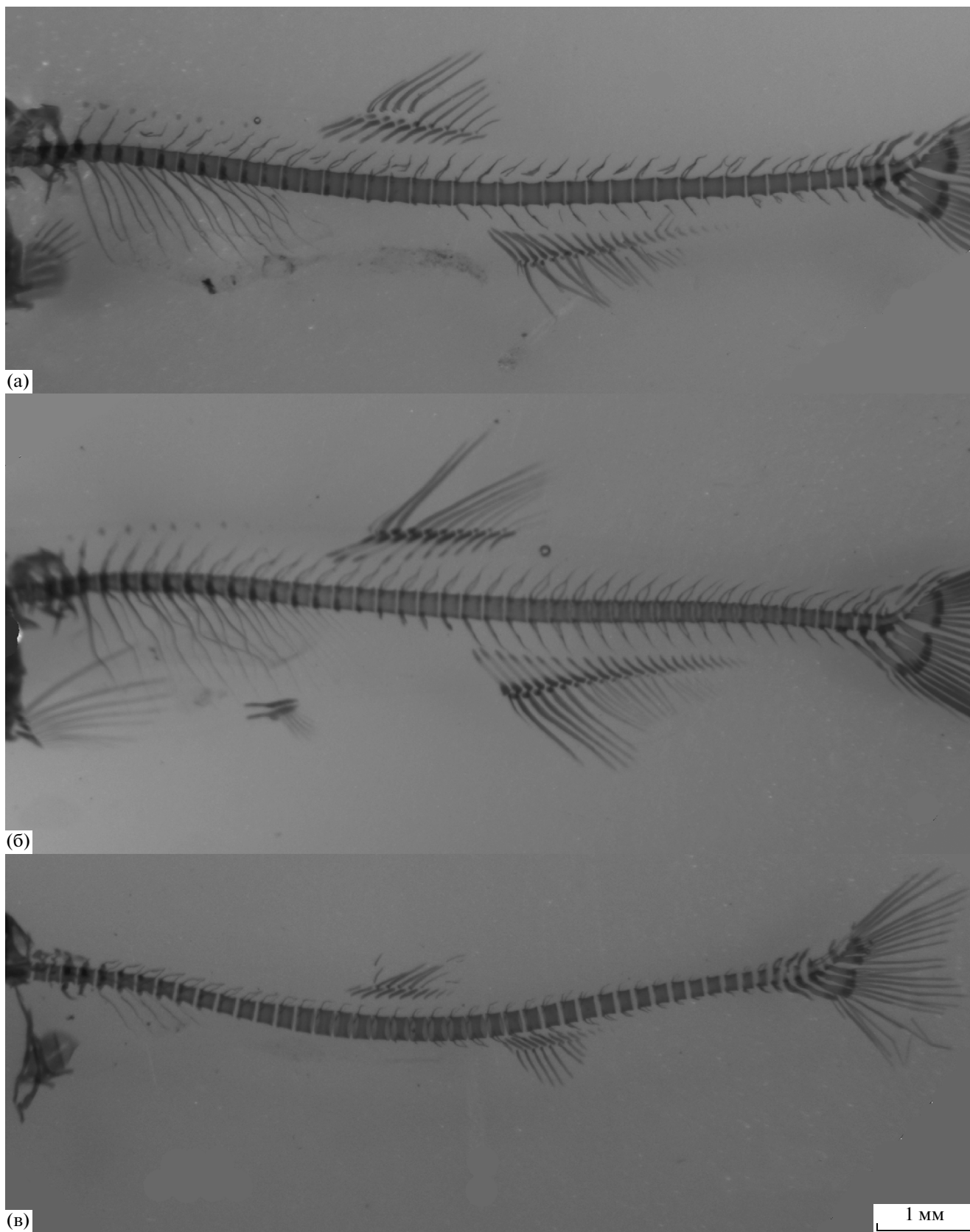


Рис. 1. Тотальные препараты одновозрастных сибсов леща (31 dpf) из разных экспериментальных групп: (а) контроль; (б) ТГ; (в) ТИО.

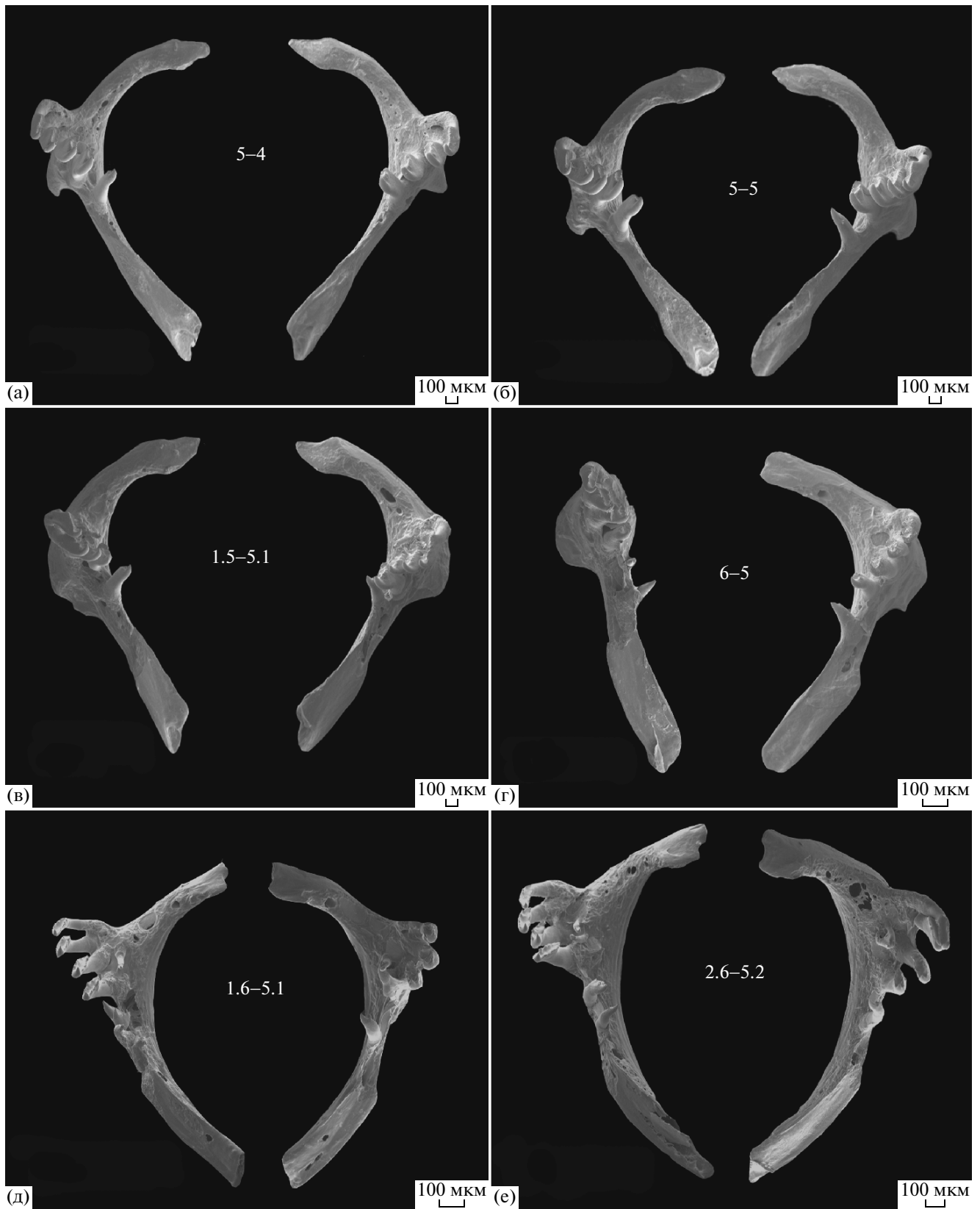


Рис. 2. Варианты формул глоточных зубов леща: (а) группа ТГ 156 дрф; (б) контроль 156 дрф; (в) контроль 70 дрф; (г) группа ТИО 65 дрф; (д) группа ТИО 96 дрф; (е) группа ТИО 110 дрф.

гойтрогеном привели к направленному изменению дефинитивной формулы глоточных зубов. При ускоренном онтогенезе (группа ТГ) произошла редукция числа глоточных зубов до формулы 5—4, а при замедленном (группа ТИО) число зубов увеличилось, как и доля двурядных формул. Хотя нами не исследован непосредственно процесс развития озубления глоточных костей у леща, подобное исследование выполнено на плотве *Rutilus rutilus* (Болотовский, Лёвин, в печати). В частности, показано, что развитие озубления глоточных костей (порядок появления коронок, их прирастание к глоточной кости и резорбция зубов) происходило быстрее в гормональной группе и закончилось раньше в среднем на пять суток, чем в контроле. И, наоборот, в группе с замедленным онтогенезом озубление глоточных костей отставало, в результате чего формула глоточных зубов достигла дефинитивного состояния примерно на пять суток позже контроля. У плотвы это сказалось на дефинитивных формулах: ускорение развития привело к снижению числа зубов, замедление развития — к их увеличению. Сходные изменения в дефинитивном озублении глоточных костей у плотвы и леща позволяют предположить, что в обоих случаях за эти изменения ответствен темп онтогенеза. Более подробное изучение развития озубления глоточных костей у леща позволит яснее ответить на вопрос о роли темпа развития в модификации формулы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие леща в средах с трийодтиронином и тиомочевинной идет с разным темпом. При этом направленно изменяется формула глоточных зубов: в случае ускорения развития число зубов сокращается, а в случае замедления увеличивается число зубов и появляется дополнительный, мигрирующий, ряд.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болотовский А.А., Лёвин Б.А. (в печати). Влияние тиреоидных гормонов на формирование дефинитивной формулы глоточных зубов у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 2.
- Голубцов А.С., Ильин И.И. Сравнение электрофореграмм некоторых белков леща *Abramis brama* (L.) и густеры *Blicca bjoerkna* (L.) Можайского водохранилища: проверка гипотезы межвидовой гибридизации // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23. № 4. С. 629—638.
- Жошара А.В., Изюмов Ю.Г. О внутривидовой систематике леща *Abramis brama* (Cypriniformes, Cyprinidae) // Зоол. ж. 1991. Т. 70. № 4. С. 74—84.
- Решетников Ю.С. Атлас пресноводных рыб России: В 2-х т. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Смирнов С.В., Держинский К.Ф., Лёвин Б.А. О зависимости числа чешуи в боковой линии у Африканского усача *Barbus intermedius* (Cyprinidae) от скорости онтогенеза (по экспериментальным данным) // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 1. С. 134—138.
- Смирнов С.В., Лёвин Б.А. Редукция числа сериальных элементов при ускорении онтогенеза у Африканского усача *Barbus intermedius*: новый тип пedomорфоза // Доклады Академии Наук. 2007. Т. 413. № 3. С. 427—429.
- Шутов В.А. Лещ с двурядными глоточными зубами в бассейне озера Селигер // Докл. АН СССР. 1967. Т. 173. № 3. С. 715—717.
- Brown D.D. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 13011—13016.
- de Jesus E.G., Toledo J.D., Simpas M.S. Thyroid hormones promote early metamorphosis in grouper (*Epinephelus coioides*) larvae // Gen. Comp. Endocrinol. 1998. V. 112. № 1. P. 10—16.
- Harris M.P., Rohner N., Schwarz H. et al. Zebrafish *eda* mutants reveal conserved and ancestral roles of ectodysplasin signaling in vertebrates // PLoS Genet. 2008. V. 4. № 10. P. 1—15.
- Levin B.A. Drastic shift in number of lateral line scales in common roach *Rutilus rutilus* as a result of heterochronies: experimental data // J. Appl. Ichthyol. 2010. V. 26. № 2. P. 303—306.
- Levin B.A., Smirnov S.V. 2008. Reduction of infraorbital bone numbers and openings of seismosensory system in the labeobarb *Barbus intermedius* under acceleration of ontogeny rate // Book of abstracts. African Fishes and Fisheries: Diversity and Utilization. 4th International Conference of the Pan African Fish and Fisheries Association (PAFFA). Addis-Abeba, Ethiopia. 22—26 September, 2008. P. 54.
- Miwa S., Inui Y. Effects of various doses of thyroxine and triiodothyronine on the metamorphosis of flounder (*Paralichthys olivaceus*) // Gen. Comp. Endocrinol. 1987. V. 67. № 3. P. 356—363.
- Okada N., Morita T., Tanaka M., Tagawa M. Thyroid hormone deficiency in abnormal larvae of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* // Fisheries Sci. 2005. V. 71. № 1. P. 107—114.
- Shkil F.N., Levin B.A., Belay Abdissa, Smirnov S.V. Variability of the pharyngeal dentition in *Barbus intermedius* (Teleostei; Cyprinidae): genetic, hormonal and environmental factors // J. Appl. Ichthyol. 2010. V. 26. № 2. P. 315—319.
- Sire J.-Y., Huyseune A. Formation of dermal skeletal and dental tissues in fish: a comparative and evolutionary approach // Biol. Rev. 2003. V. 78. № 2. P. 219—249.

Influence of Development Pace on Pharyngeal Teeth Formula in *Abramis brama* (L.) Bream: Experimental Data

A. A. Bolotovskii^a and B. A. Levin^{a, b}

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia

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

e-mail: leha-bolot@mail.ru, borislyovin@mail.ru

Abstract—An experiment on acceleration and retardation of ontogenesis with thyroid manipulation has revealed direct changes in definitive dentition of pharyngeal bones in *Abramis brama* bream. As development pace accelerates, the number of teeth reduces to the formula 5–4. When development pace slows down, this number increases to the formula 6–5. Moreover, an additional minor row of teeth (1.6–5.1, 2.6–5.2) is formed. The observed changes transcend typical changes happening in nature. It is assumed that heterochronies provoke changes in the number of teeth.

Keywords: thyroid hormones, goitrogen, fish, pharyngeal teeth, rate of development, Cyprinidae