

## ТИРЕОИДНЫЕ ГОРМОНЫ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2015 г. Н. Е. Бойко, С. И. Дудкин

*Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,  
Ростов-на-Дону, 344002  
E-mail: riasfp@aanet.ru*

Поступила в редакцию 11.09.2014 г.

Тиреоидные гормоны принадлежат к числу регуляторных молекул, участвующих в химическом взаимодействии между организмами различных систематических групп. В водной среде они передаются по трофическим цепям и могут корректировать процессы развития и жизненную стратегию организмов, в том числе рыб. Тиреоидный статус влияет на развитие и дефинитивное состояние морфологических признаков у гидробионтов. Обсуждается участие тиреоидных гормонов в формировании группировок рыб, обитающих в разных биотопах.

*Ключевые слова:* тиреоидные гормоны, водная среда, распространение, экологические взаимодействия.

В современный период эндокринология значительно расширила свои границы. Ранее представление о гормонах базировалось на изучении всех аспектов регуляции (механизмов биосинтеза, сигнальной передачи и гормональных эффектов) у объектов, обладающих сформированным мозгом и эндокринными железами. Впоследствии оказалось, что более простые организмы имеют те же гормоны в своем составе, что и высшие животные. Цепи биохимических превращений, запускаемые одинаковыми биорегуляторами, у высокоорганизованных и у примитивных организмов обладают не только структурным, но и функциональным сходством (Schultz, Appel, 2004). Гормональный сигнал, регулирующий у организмов развитие и метаболизм, не обязательно может являться продуктом их собственной жизнедеятельности (Csaba et al., 1980; Eales, 1997). Эти открытия не только утвердили единство органического мира, но и изменили прежнее классическое представление о гормонах как о сигнальных молекулах, секретируемых *специализированными* (эндокринными или нейроэндокринными) структурами животных и транспортируемых с помощью кровеносной системы или других

жидкостей в ткани-мишени. Насекомые получают гормоны или их предшественники из внешней среды (Nijhout, 1994). Паразитирующие формы, например цестоды, для регуляции своего жизненного цикла используют гормоны хозяина (Matsuda, 1987). Наконец, события жизненного цикла у многих водных организмов (позвоночных и беспозвоночных) напрямую зависят от возможности получить из окружающей среды тиреоидные гормоны или их предшественники (Heyland, Hodin, 2004; Heyland, Moroz, 2005; Miller, Heyland, 2010).

### СОСТАВЛЯЮЩИЕ ЙОДИРОВАННЫХ ТИРОЗИНОВ И ИХ ИСТОЧНИКИ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

Важнейшей составной частью тиреоидных гормонов является йод. Содержание йода в воде может значительно варьировать. В пресной воде йод содержится в малых количествах, всего от 0,1 до 7 мкг/л (Руководство ..., 1977), а в морской среде йод присутствует в относительно высоких

концентрациях — от 40 до 70 мкг/л (Вернадский, 1967; Tuesdale, 1994). В тропических морях с высокой соленостью, например в Красном и Средиземном, концентрация йода больше, чем в менее соленых морях (Азовском и Черном). Из соединений йода в морской воде доминируют йодаты и йодиды (соли йодноватой и йодистоводородной кислот) (Tuesdale, 1994).

Самые различные водные организмы содержат в своем составе соединения йода. Много йода накапливают макро- и микроводоросли, где большинство органических форм йода представляют собой его соединения с углеводородами: с метаном ( $\text{CH}_3\text{I}$ ,  $\text{CH}_2\text{I}_2$ ) и бутаном ( $\text{C}_4\text{H}_9\text{I}$ ) (Collen et al., 1994). Некоторые морские водоросли, например из рода *Laminaria*, а также микроводоросли содержат 0,2% йода в пересчете на сухое вещество, а его фактическое количество может, по некоторым данным, достигать 1% в зависимости от сезона, температуры воды и глубины (Saenko et al., 1978; Mairh et al., 1989; Wong et al., 2002).

Полагают, что биологический смысл накопления йода автотрофами заключается в использовании его органических форм для защиты от возможных врагов, поскольку некоторые соединения углерода с йодом весьма токсичны. Соединения йода могут также использоваться для связывания и удаления перекисей и супероксидов (свободных радикалов). Метаболические превращения соединений углерода у водорослей приводят к образованию реактивного кислорода, который с помощью йода выводится из организма в виде соединения  $\text{IO}_3$  (Collen et al., 1994). Установлено, что йод выполняет функции антиоксиданта у ламинарии (Kurrer et al., 2008). Таким образом, отрицательные свойства йода, его соединений и метаболитов уравновешиваются его полезными качествами для водорослей, а именно возможностью нейтрализации реактивного кислорода.

Другими важнейшими составляющими тиреоидных гормонов являются аминокислоты. Тирозин и фенилаланин в морской среде входят в состав растворенной органи-

ки, состоящей из молекул различного размера (от органических кислот до углеводов с короткими цепями). Органика служит источником питания для гидробионтов в морских и пресноводных экосистемах.

Объединение двух йодированных тирозинов в молекулу гормона выполняют различные пероксидазы, которые широко распространены в природе. Например, в водорослях галопероксидазы катализируют окисление галогенов в ходе синтеза летучих галоидоуглеродов (Gribble, 2003).

В синтезе тиреоидных гормонов могут участвовать не только пероксидазы позвоночных, но и пероксидазы низших организмов, например грибов. Хлорпероксидаза плесневого грибка *Caldariomyces fumago* в присутствии тиреоглобулина и йода может катализировать синтез большого количества тироксина (Taugog, 1999).

#### ОРГАНИЗМЫ, СОДЕРЖАЩИЕ В СВОЕМ СОСТАВЕ ТИРЕОИДНЫЕ ГОРМОНЫ ИЛИ РОДСТВЕННЫЕ ИМ МОЛЕКУЛЫ

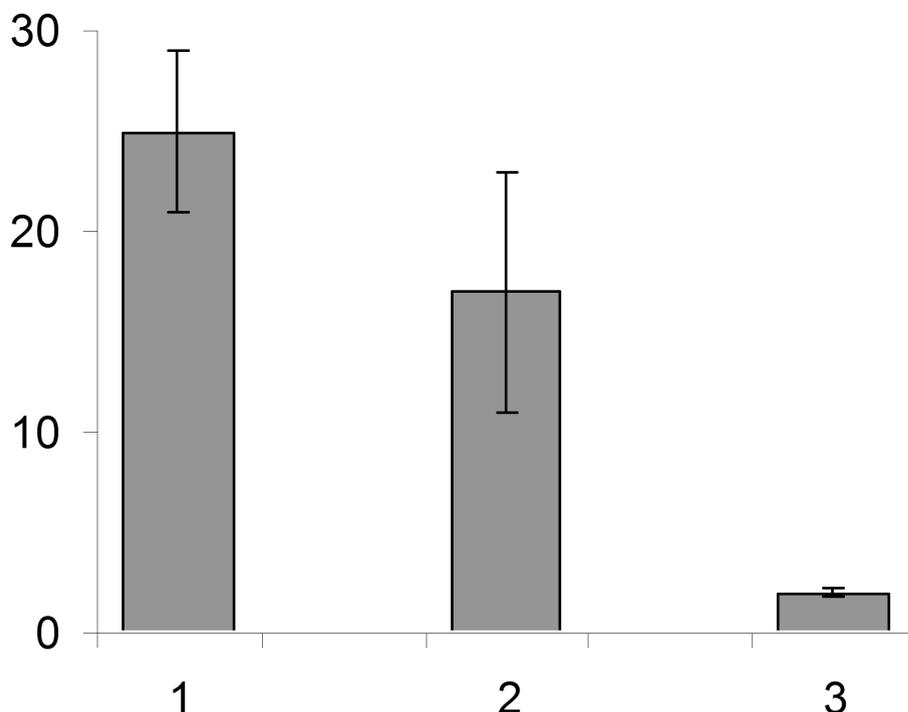
Органические формы йода в виде соединений с тирозином — тироксин ( $\text{T}_4$ ), небольшое количество трийодтиронина ( $\text{T}_3$ ) — присутствуют в диатомовых водорослях *Chaetoceras gracilis* (Chino et al., 1994).

Представители одноклеточных водорослей — золотистая микроводоросль *Isochrysis galbana* и красная водоросль *Rhodomonas lens* — содержат в своем составе  $\text{T}_4$  (Heyland, Moroz, 2005).

Зеленая водоросль из рода *Dunaliella*, *D. tertiolecta*, имеющая широкое экологическое распространение (Масюк и др., 2007), также содержит  $\text{T}_4$  (Heyland, Moroz, 2005) (рис. 1).

Йодированные аминокислоты, тиреоидные гормоны или родственные им молекулы распространены среди представителей животного мира (табл. 1).

Значительное количество 3,5-ди-йодтирозина ( $\text{T}_2$ ) содержат примитивные многоклеточные — морские губки (Porifera)



**Рис. 1.** Содержание тироксина в образцах трех видов микроводорослей (мкг × мл<sup>-1</sup> × г<sup>-1</sup> белка): 1 – *Dunaliella tertiolecta*, 2 – *Isochrysis galbana*, 3 – *Rhodomonas lens* (по: Hayland, Moroz, 2005).

(Виноградов, 1967). Моно- и дитирозины имеют в своем составе киндарии (Cnidarians), или кишечноротовые, представленные морскими анемонами, медузами и гидроидами. У морского анемона *Aiptasia pulchella* тирозин и еще шесть аминокислот (гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, фенилаланин и валин) поступают из водорослей, находящихся с ними в симбиозе (Wang, Douglas, 1999). У медузы *Aurelia aurita* органические формы йода необходимы для перехода от бентосного полипа к пелагической форме. Организм *A. aurita* не обладает настоящими тиреоидными гормонами (Т<sub>3</sub> или Т<sub>4</sub>), однако может синтезировать, как и гидроиды, их гормональные предшественники — моно- и дийодтирозины (Т<sub>1</sub> и Т<sub>2</sub>) (Sprangenberg, 1974; Leviev et al., 1997).

Тиреоидные гормоны регулируют жизненный цикл моллюсков (Mollusca), например *Haliotis* sp. (Fukazawa et al., 2001).

Среди членистоногих (Arthropoda) йодированные тирозины обнаружены у даф-

ний *Daphnia magna* из отряда Cladocera; циклопов *Cyclops strenuous* из отряда Copepoda, а также у насекомых, в частности у личинок хирономуса *Chironomus plumosus* сем. Chironomidae (табл. 2) (Бойко, 2008). Происхождение гормонов у этих видов неизвестно. В то же время имеются данные, что среди беспозвоночных некоторые виды артропод, аннелид, моллюсков и иглокожих синтезируют тиреоидные гормоны или подобные им молекулы (Eales, 1997; Heyland, Hodin, 2004; Heyland et al., 2004, 2005).

У современных представителей типа иглокожих Echinodermata (морские ежи Echinoidea; морские звезды Asteroidea, офиуры Ophiuroidea, голотурии Holothuroidea и морские лилии Crinoidea) тиреоидные гормоны встречаются, по меньшей мере, у видов двух классов: Asteroidea и Echinoidea (Heyland, Hodin, 2004). При расшифровке генома морского ежа *Strongylocentrotus purpuratus* обнаружены последовательности, кодирующие рецептор, аналогичный ядер-

**Таблица 1.** Распространение йодированных тирозинов\* среди представителей животного мира (по: Heyland et al., 2005, с изменениями)

Тип организмов	Тиреоидные гормоны или их предшественники	Литературный источник
Porifera (Spongia)	+?	Виноградов, 1967
Cnidaria (Coelenterata)	+	Spangenberg 1974; Wang, Douglas, 1999
Ctenophora	?	
Nematoda	?	
Arthropoda	+	Davey, 2004; Бойко, 2008
Platyhelminthes	?	
Nemertea	?	
Annelida	+?	Бойко, 2008
Echiura	?	
Mollusca	+	Fukazawa et al., 2001
Bryozoa	?	
Echinodermata	+	Eales, 1997; Heyland et al., 2004
Hemichordata	?	
Urochordata (Tunicata)	+?	Fredriksson et al., 1993; Davidson et al., 2002
Cephalochordata	+	Paris et al., 2008
Vertebrata	+	Eales, 1985; Shi et al., 1996; Youson, 1997

**Примечания.** \*Подразумеваются как собственно тиреоидные гормоны, так и родственные им молекулы; точная химическая идентификация требует использования специальных методов. «+» — включены в жизненный цикл (вылупление, личиночное развитие, метаморфоз и др.); «?» — нет данных о происхождении или функциях гормонов для этого типа организмов; «+?» — получены предварительные данные о наличии, происхождении или функциях гормонов.

**Таблица 2.** Содержание тиреоидных гормонов у некоторых представителей Arthropoda, нг/г

Вид организмов	Тироксин	Трийодтиронин
Дафния <i>Daphnia magna</i> , отр. Cladocera	32,2	0,38
Циклоп <i>Cyclops strenuous</i> , отр. Copepoda	51,2	0,33
Личинки хирономуса <i>Chironomus plumosus</i> , сем. Chironomidae	73,0	1,41

ному тиреоидному рецептору позвоночных (Sodergren et al., 2006). Однако синтезирующие гормон структуры, как и сам механизм гормональной регуляции, неизвестны.

У урохордовых (Urochordata) тиреоидные гормоны образуются в эндостиле, имеются ядерные рецепторы Т<sub>3</sub>, обладающие таким же средством к гормону, как и

рецепторы высших хордовых (Fredriksson et al., 1993). У оболочника *Boltenia villosa* синтезируются тиреоидные гормоны, регулирующие метаморфоз и оседание (расселение) (Davidson et al., 2004).

У ланцетника *Amphioxus lanceolatus* (Bilateria, Cephalochordata) имеются рецепторы тиреоидных гормонов, но к метаморфозу приводит не  $T_4$ , а близкий по структуре к тиреоидным гормонам триак (TRI-AC), или  $-L-3,5,3'$ -трийодтироацетатная кислота, (Paris et al., 2008).

Наконец, позвоночные (Vertebrata) способны синтезировать тиреоидные гормоны. У примитивных представителей — миног (Petromyzonidae) — имеется щитовидная железа, но у личинок миног, как у представителей типов Urochordata (Tunicata) и Cephalochordata, тиреоидные гормоны синтезируются в эндостиле — структуре, близкой к пищеварительной системе. Эндостиль функционирует как экзокринный, а не эндокринный орган:  $T_4$  секретируется в полость глотки, гормон абсорбируется и затем превращается в  $T_3$  (Youson, 1997).

## ТИРЕОИДНЫЕ ГОРМОНЫ В РАЗВИТИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Среди беспозвоночных животных функция тиреоидных гормонов в наилучшей степени изучена у иглокожих. Личинки морских ежей (плутеусы) обитают в толще воды и переносятся на различные расстояния морскими течениями. Питаясь фитопланктоном, они достигают метаморфоза. Под метаморфозом подразумевается завершение морфогенетической трансформации и готовность развивающегося индивидуума начать оседание. Взрослые особи ведут неподвижный образ жизни.

Обнаружение зависимости скорости и характера развития от интенсивности потребления иглокожими тиреоидных гормонов с кормовыми объектами оказалось неожиданным: эти гормоны ранее воспринимали только как эндогенный фактор. Однако опыты с обработкой голодающих личинок  $T_4$  показа-

ли, что такие особи могли достигать взрослого состояния даже еще быстрее и в большем количестве, чем их питающиеся сверстники (Heyland et al., 2004; Heyland, Moroz, 2005; Miller, Heyland, 2010). Оказалось также, что тиреоидные гормоны влияют как на личиночные, так и на ювенильные провизорные структуры, вызывая исчезновение известкового скелета плутеуса и одновременно стимулируя формирование ювенильных органов (Heyland, Hodin, 2004).

Питание не имеет первостепенного значения в онтогенезе иглокожих, обладающих наиболее крупными, богатыми желтком яйцами. У них формирование взрослого организма происходит в основном за счет гормональных резервов желтка. Чем крупнее размер яйцеклеток, тем выше вероятность сокращения личиночной фазы и, соответственно, времени пребывания организма в состоянии планктона.

Виды, которые синтезируют тиреоидные гормоны самостоятельно, например личинки морского бискупита *Clypeaster rosaceus* (Clypeastroidea), используют для этого находящиеся в окружающей среде йодсодержащие организмы. Обработка тиомочевинной (ингибитор пероксидазы) блокирует включение йода, синтез  $T_4$  и метаморфоз в целом. Ингибирующий эффект тиомочевинной на метаморфоз может быть устранен обработкой личинок  $T_4$  (Johnson, 1997; Heyland et al., 2004).

## СИГНАЛЬНАЯ ФУНКЦИЯ ТИРЕОИДНЫХ ГОРМОНОВ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Работы последнего десятилетия показали, что у водных животных йодированные тирозины могут выполнять несколько функций. Внутри организма они запускают цепочки реакций, обеспечивающих прохождение фаз жизненного цикла. Но одновременно они являются внешними сигналами, поскольку входят в состав объектов питания и, следовательно, передаются по трофиче-

ским цепям. В этом отношении хорошим примером являются морские ежи. У них  $T_4$ , поступающий в организм из водорослей, регулирует морфогенез, одновременно информируя о состоянии среды обитания. В соответствии с этими средовыми сигналами происходит корректировка времени и места расселения особей (Miller, Heyland, 2010). Например, у видов *Mellita tenuis* и *Clypeaster subdepressus* изобилие фитопланктона приводит к быстрому исчезновению личиночного облика и появлению ювенильных органов. При недостаточном количестве пищи метаморфоз задерживается, одновременно увеличиваются размеры личиночных органов, отвечающих за питание (длина «рук», несущих ресничные шнуры, направляющих своим биением в рот пищевые объекты). Такие же морфологические перестройки происходят при обработке голодающих личинок соответственно тиреоидными гормонами и тиомочевой (Reitzel, Heyland, 2007).

Похожие гормонозависимые приспособительные изменения в морфологии имеются у животных более высокого систематического положения. У амфибий рода *Scaphiopus* головастики при резком изменении экологического ландшафта, создающем угрозу популяции (высыхание водоема), становятся плотоядными. Наряду с водорослями они начинают поедать богатых тиреоидными гормонами ракообразных или же своих сородичей. Внешний облик особей резко меняется: увеличивается размер рта, появляются мощные челюсти, головастики быстро достигают метаморфоза. Приобретения облика хищных особей можно добиться искусственно, обрабатывая головастиков  $T_4$  (Pfennig, 1992; Heyland et al., 2005).

Личинки и молодь рыб по пищевым цепям получают не восполняемые другим способом, но необходимые для развития биорегуляторы, источниками которых в свою очередь являются микроорганизмы и водоросли, например, полиненасыщенные жирные кислоты, витамины. Их потребление необходимо для успешного перехода в ювенильное состояние и формирования важ-

нейших адаптаций, связанных с ориентацией (Koven, 2003; Masuda, 2003). Для рыб такие компоненты пищи считают ключевыми факторами развития. В частности, личинкам рыб семейства камбаловых (*Pleuronectidae*) требуется живой корм с высоким содержанием витамина А, необходимый для синтеза родопсина в сетчатке и формирования систем, ответственных за пигментацию.

Осетровые рыбы (*Acipenseridae*) на начальных стадиях развития питаются планктонными и бентосными организмами, такими как дафнии, циклопы, личинки хирономид, с преобладанием среди объектов питания значительной доли бентосных форм. Из практики осетроводства давно известно благоприятное воздействие живых кормов на личинок русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, севрюги *A. stellatus*, других представителей культивируемых видов осетровых рыб и гибридных форм. Показано, что в этом случае молодь по своему функциональному состоянию, выживаемости и поведению может вполне соответствовать или приближаться к таковой из естественных водоемов (Баденко, Чихачева, 1983; Dabrowsky et al., 1985). Живые корма в качестве поставщиков тиреоидных гормонов для личинок рыб ранее не рассматривали, как и не обсуждали возможное участие гормонов среды (пищи) в приспособительных реакциях рыб. Однако все пищевые объекты личинок и молоди осетровых рыб содержат тиреоидные гормоны в количествах, которые могут быть выше, чем показатели гормонов в организме потребителей. Так, тканевое содержание  $T_4$  у личинок русского осетра в конце желточного периода составляет 19,5 нг/г. У дафний оно составляет 32,2 нг/г, личинки хирономид (мотыль) содержат  $T_4$  в количестве 73,0 нг/г (табл. 2). Содержание  $T_4$  у трубочника *Tubifex tubifex* (*Oligochaeta*, *Annelida*) находится на уровне 17,3 нг/г. Если принять во внимание, что в первые дни питания масса потребляемого корма составляет до 50% от массы тела рыб (Гершанович и др., 1987), то вклад гормонов пищи по отношению к общему содержанию тиреоидных гормонов в организме должен

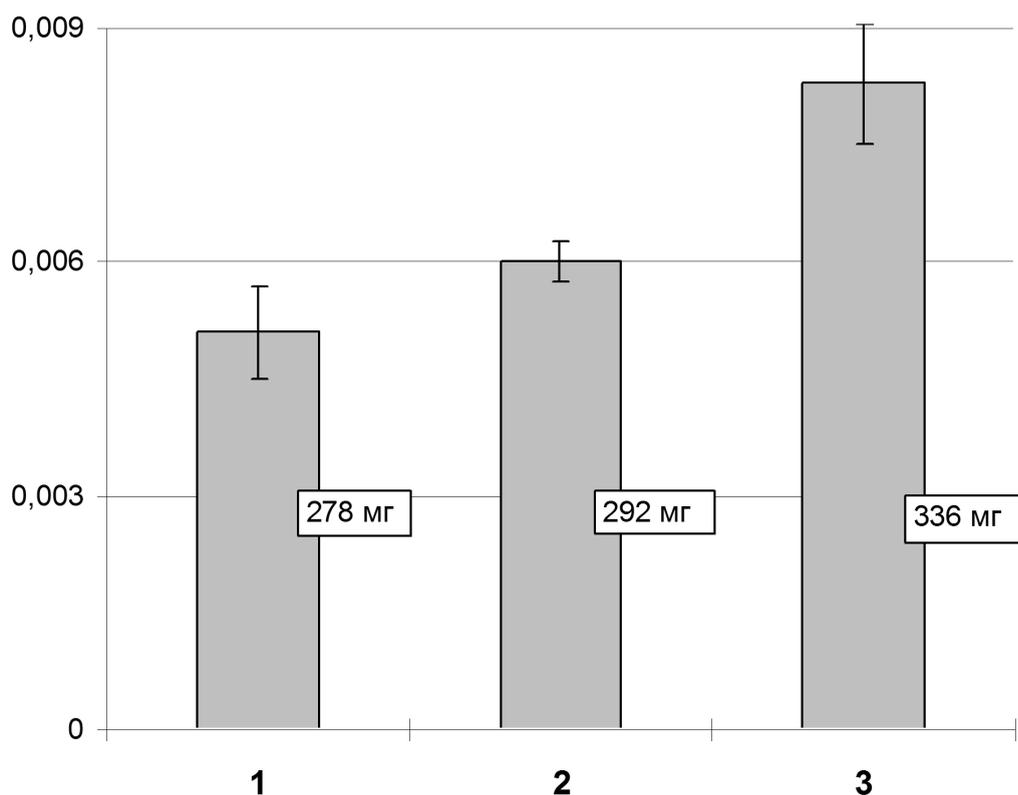
быть значительным. После потребления личинками бестера *Huso huso* × *Acipenser ruthenus* богатых гормонами личинок мотыля и живых дафний уже через три дня отмечается изменение тиреоидного статуса в направлении, свойственном молоди осетровых рыб с высокой интенсивностью роста (Бойко, 2004) (рис. 2).

Таким образом, у личинок рыб, как и у других водных организмов, имеется два источника тиреоидных гормонов: внутренний, в том числе щитовидная железа, а также внешний — пищевые объекты, что следует принимать во внимание при воспроизводстве. Высокий тиреоидный статус в раннем онтогенезе является одним из основных механизмов, обеспечивающих их приспособительные реакции, включая поведение (Бойко, 2008). В дикой природе гормональный дефицит может иметь серьезные последствия, поскольку

такие рыбы окажутся более легкой добычей для хищников (Collborn, 2002). Однако в настоящее время имеется мало прямых данных, указывающих на вклад «внешних» гормонов в экологическую приспособленность рыб.

### УЧАСТВУЮТ ЛИ ТИРЕОИДНЫЕ ГОРМОНЫ В ФОРМИРОВАНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП РЫБ?

У рыб в пределах одного вида имеется широкое разнообразие экологических групп со своими особенностями физиологии и поведения. Формы, разделенные по средам обитания, имеют различный тиреоидный статус, как, например, морская и речная формы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, различающиеся морфологией и физиологией. Для мест обитания с дефицитом кислорода и



**Рис. 2.** Соотношение содержания трийодтиронина к тироксину ( $T_3/T_4$ ) в тканях бестера *Huso huso* × *Acipenser ruthenus* в период начального питания (указана масса 10 экз. бестера): 1 — потребление комбикорма, 2 — без кормления (каннибализм), 3 — потребление живых личинок мотыля и дафний.

пониженными пищевыми ресурсами отмечен низкий уровень гормона, для активных форм, наоборот, повышенный (Kitano et al., 2007).

У кижуча *Oncorhynchus kisutch*, обитающего в разных биотопах, гормональные различия выявлены на уровне генеративной ткани (яйцеклеток) (Leatherland, 1989).

Анадромные виды лососевых рыб, в том числе кижуч, начинают жизненный цикл в речных условиях, а затем скатываются в море. В популяции наряду с анадромной могут присутствовать рыбы с иной жизненной стратегией. Например, у одной из камчатских популяций симы *Oncorhynchus masou* анадромная часть формируется за счет пестряток с быстрым темпом роста. Эти рыбы перед скатом в море проходят смолтификацию. Однако некоторые самцы остаются тугорослыми, направляя энергетические ресурсы на гаметогенез и созревая в пресной воде без смолтификации. Интересно, что особи с иной, отличающейся от анадромных рыб, жизненной стратегией могут появиться в одном поколении (Груздева и др., 2013).

Принято считать, что переключателями программы индивидуального развития выступают факторы внешней среды (Павлов, Савваитова, 2010). В отношении лососевых рыб полагают, что расхождения в морфофизиологических параметрах и поведении особей одного поколения могут быть вызваны различием температур в «родных» водоемах (многочисленных ручьях, притоках) в период нереста и пресноводной фазы жизненного цикла потомства. Также существует мнение о том, что в настоящее время недостаточно информации для выяснения действия физиологического механизма, отвечающего за образование экологических групп рыб, как и определения степени его универсальности (Груздева и др., 2013). Но все же здесь можно высказать некоторые предположения.

Известно, что в жизненном цикле лососевых рыб имеется несколько периодов подъема тиреоидной активности. Один из них совмещен с завершением абсорбции желтка, а второй — с периодом смолтификации, когда содержание  $T_4$  в крови многократно увели-

чивается и остается на высоком уровне продолжительное время. В обоих случаях за этим следует активизация роста, поскольку тиреоидные гормоны подготавливают системы организма к освоению новой среды обитания и новых источников энергии (Specker, 1988). Установлено, что рыбы, не прошедшие смолтификацию (не преадаптированные к морскому образу жизни) или прошедшие ее с запозданием (например, после перехода в соленую воду) имеют низкий тиреоидный статус. Они, как правило, характеризуются замедленным ростом. В отличие от смолтов у них снижен транспорт питательных веществ и воды через стенку желудочно-кишечного тракта, который является также и основным органом осморегуляции (Collie, 1985 — цит. по: Specker, 1988).

У холоднокровных животных эффекты тиреоидных гормонов зависят от экологически приемлемого температурного диапазона (Eales, 1985; Gurta, Thapliyal, 1991). Возможно, что появление в одном поколении групп рыб с различной жизненной стратегией может зависеть в том числе и от среды обитания, в частности температурной, настройки тиреоидной системы в раннем онтогенезе, когда определяется на долгий период статус и баланс гормональных взаимодействий (Бойко, 2008). В этом отношении также весьма интересны исследования Ямады с соавторами (Yamada et al., 1993 — цит. по: Нюгасен, 1998), показавшие, что у смолтифицирующихся рыб время активизации тиреоидной функции, продолжительность гормональной волны и высота ее «пика» зависят от качества воды в местах вылупления потомства. Принимая во внимание новые данные о присутствии гормонов в пищевых объектах, нельзя исключить вклада в тиреоидный статус взрослого организма спектра питания личинок в разных водоемах. Поиски доказательств в этом направлении, очевидно, требуют исследований динамики тиреоидных гормонов у потомств рыб на последовательных стадиях развития и в различных условиях среды. Также необходимо оценить влияние абиотических (и биотических) факторов

на функциональное состояние щитовидной железы, аденогипофиза и определить тканевую чувствительность к тиреоидным гормонам в разные периоды онтогенеза с учетом возможности влияний и со стороны других гормональных систем.

В последнее десятилетие активизировались исследования причин и механизмов морфологической изменчивости видов с особым вниманием к такому явлению, как гетерохрония в раннем развитии (Smith, 2003). У видов беспозвоночных животных (иглокожих), как уже было отмечено, гетерохрония в морфологии (раннее появление ювенильных структур) связана с «внешними» тиреоидными гормонами (Heyland, Hodin, 2004; Reitzel, Heyland, 2007). В отношении рыб недавно появились свидетельства того, что предпосылкой для возникновения характеристик, маркирующих экологические и видовые различия, может явиться различный уровень тиреоидных гормонов в раннем онтогенезе (Шкиль, Смирнов, 2009, 2010; Болотовский, Лёвин, 2011). Известно, что у рыб дефинитивное состояние ряда морфологических признаков, используемых в таксономии для видовой идентификации, например, формы черепа, пропорций тела, а также счетных элементов (глочных зубов, костных жучек, чешуи, супраневралий), характеризуется индивидуальной вариативностью, которая вызвана изменением последовательности их появления в раннем онтогенезе (гетерохронией). При гетерохрониях в развитии скелета у рыб происходит изменение формы головы, положения рта, формы плавников и основных пропорций тела. Сдвиг в закладке счетных элементов на более ранний или поздний срок влияет на число этих элементов. Например, у видов рыб, имеющих широкое экологическое распространение, количество чешуй в хвостовой части увеличивается с юга на север, что указывает на важную в этом процессе роль температурного фактора. Экспериментально же удалось замедлить и ускорить темпы развития перечисленных структур не только путем манипулирования температу-

рой, но и изменением уровней тиреоидных гормонов в среде обитания рыб. В частности, установлено, что причиной изменений формы головы является различный характер ответа элементов скелета на гормоны, часть из которых отвечает сдвигом сроков их появления. Интересно, что в экспериментах с применением тиреоидных гормонов, приводящих к гетерохрониям, у потомства от одних и тех же производителей удавалось добиться диапазона изменчивости, выходящего за пределы видového варьирования. Как полагают, в филогенезе это может являться возможным механизмом морфологической дивергенции (Шкиль, Смирнов, 2009, 2010; Борисов и др., 2010).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тиреоидные гормоны имеют самое широкое экологическое распространение, обнаружены у водорослей и у беспозвоночных животных. В водной среде представлены все компоненты, необходимые для их синтеза. Тиреоидные гормоны передаются по трофическим цепям и могут корректировать процессы развития и жизненную стратегию у животных различных систематических групп. Объекты питания личинок и молоди рыб имеют в своем составе тиреоидные гормоны. Исследование тиреоидного статуса рыб на разных стадиях жизненного цикла в естественных и искусственно формируемых популяциях перспективно как один из способов выявления причин и механизмов популяционного и видového разнообразия.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баденко Л. В., Чихачева В. П. Критерии и методы оценки жизнестойкости молоди азовских осетровых, выпускаемой осетровыми заводами // Рыбохозяйственное значение внутренних водоемов Азовского и Каспийского бассейнов. М.: ВНИРО, 1983. С. 41–55.

Бойко Н. Е. Изучение последствий тиреоидных гормонов и кортизола на рост,

тиреоидный статус и показатели крови молодого осетра // *Вопр. рыболовства*. 2004. Т. 5. № 3 (19). С. 500–513.

Бойко Н.Е. Физиологические механизмы адаптивных функций в раннем онтогенезе русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 2008. 31 с.

Болотовский А.А., Лёвин Б.А. Влияние тиреоидных гормонов на формирование дефинитивной формулы глоточных зубов у плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) // *Вопр. ихтиологии*. 2011. Т. 51. № 4. С. 559–568.

Борисов В.Б., Смирнов С.В., Шкиль Ф.Н. Влияние тиреоидных гормонов на ранний краниогенез *Barbus intermedius* (Teleostei; Cyprinidae) // Тез. докл. VIII Междунар. конф. по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных. Светлогорск, 2010. С. 19–20.

Вернадский В.И. Геохимия йода и брома. М.: Наука, 1967. 308 с.

Виноградов А.П. Введение в геохимию океана М.: Наука, 1967. 215 с.

Гершанович А.Д., Пегасов В.А., Шатуновский М.И. Экология и физиология молоди осетровых. М.: Агропромиздат, 1987. 215 с.

Груздева М.А., Малютина А.М., Кузищин К.В. и др. Закономерности формирования жизненной стратегии симы *Oncorhynchus tshawytscha* реки Коль (Западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // *Вопр. ихтиологии*. 2013. Т. 53. № 5. С. 587–602.

Масюк Н.П., Посудин Ю.И., Лилицкая Г.Г. Фотодвижение клеток *Dunaliella teod.* (Dunaliellales, Chlorophyceae, Viridiplantae). Киев: Академперіодика, 2007. 265 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А. Внутривидовая структура у рыб: к проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // *Актуальные проблемы современной ихтиологии*. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. С. 33–62.

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши / Под ред. А.Д. Семенова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 534 с.

Шкиль Ф.Н., Смирнов С.В. Тиреоидная реактивность большого африканского усача *Labeobarbus intermedius* (Teleostei; Cyprinidae): индивидуальная изменчивость и ее морфологические последствия // *Докл. РАН*. 2009. Т. 425. № 2. С. 283–285.

Шкиль Ф.Н., Смирнов С.В. Роль гормонов щитовидной железы в онто- и филогенезе больших африканских усачей *Barbus intermedius* sensu banister, 1973 (Teleostei; Cyprinidae) озера Тана (Эфиопия) // Тез. докл. VIII Междунар. конф. по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных. Светлогорск, 2010. С. 119–120.

Chino Y., Saito M., Yamasu K. et al. Formation of the adult rudiment of sea-urchins is influenced by thyroid-hormones // *Devel. Biol*. 1994. V. 161. P. 1–11.

Colborn T. Impact of endocrine disruptors on brain development and behavior // *Environm. Health Perspect. Suppl*. 2002. V. 110. № 3. P. 335–355.

Collen J., Ekdahl A., Abrahamsson K. et al. The involvement of hydrogen-peroxide in the production of volatile halogenated compounds by *Meristiella gelidium* // *Phytochemistry*. 1994. V. 36. P. 1197–1202.

Csaba G., Sudar F., Pados R. Binding and internalization of epinephrine-H-3 in *Tetrahyena* // *Endokrinologie*. 1980. V. 76. P. 340–344.

Dabrowski K., Kausik S.J., Fauconean B. Rearing of sturgeon *Acipenser baeri* Brandt larvae. I. Feeding trial // *Aquaculture*. 1985. V. 47. № 2/3. P. 17–29.

Davey K.G. Evolutionary aspects of thyroid hormone effects in invertebrates // *Environment, development, and evolution* / Eds. Hall B.K. et al. Cambridge: MIT Press, 2004. P. 279–295.

Davidson B., Jacobs M.W., Swalla B.J. The individual as a module: Metazoan evolution and coloniality // *Modularity in Development and Evolution* / Eds. Schlosser G.,

- Wagner G. P. University of Chicago Press, 2004. P. 443–465.
- Eales J. G. The peripheral metabolism of thyroid hormones and regulation of thyroidal status in poikilotherms // *Can. J. Zool.* 1985. V. 63. P. 1217–1231.
- Eales J. G. Iodine metabolism and thyroid-related functions in organisms lacking thyroid follicles: are thyroid hormones also vitamins? // *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 1997. V. 214. P. 302–317.
- Fredriksson G., Lebel J. M., Leloup J. Thyroid hormones and putative nuclear T3 receptors in tissues of the ascidian *Phallusia mammillata* Cuvier // *Gen. Comp. Endocrinol.* 1993. V. 92. P. 379–387.
- Fukazawa H., Hirai H., Hori H. et al. Induction of abalone larval metamorphosis by thyroid hormones // *Fish. Sci.* 2001. V. 67. P. 985–987.
- Gribble G. W. The diversity of naturally produced organohalogens // *Chemosphere.* 2003. V. 52. P. 289–297.
- Gurta B. B., Thapliyal J. P. Endocrine regulation of the oxidative metabolism in poikilothermic vertebrates // *Zool. Sci.* 1991. V. 8. P. 625–638.
- Heyland A., Hodin J. Heterochronic developmental shift caused by thyroid hormone in larval sand dollars and its implications for phenotypic plasticity and the evolution of nonfeeding development // *Evolution.* 2004. V. 58. P. 524–38.
- Heyland A., Moroz L. L. Cross-kingdom hormonal signaling: an insight from thyroid hormone functions in marine larvae // *J. Exp. Biol.* 2005. V. 208. P. 4355–4361.
- Heyland A., Reitzel A. M., Hodin J. Thyroid hormones determine developmental mode in sand dollars (Echinodermata: Echinoidea) // *Evol. Devel.* 2004. V. 6. P. 382–392.
- Heyland A., Hodin J., Reitzel A. M. Hormone signaling in evolution and development: a non-model system approach // *BioEssays.* 2005. V. 27. P. 64–75.
- Høgåsen H. R. Physiological changes associated with the diadromous migration of salmonids // *Can. Spec. Publ. Fish Aquat. Sci. Nat. Res.* 1998. № 127. 131 p.
- Johnson L. G. Thyroxines evolutionary roots // *Persp. Biol. Med.* 1997. V. 40. P. 529–535.
- Kitano J., Mori S. I., Peichel C. L. Phenotypic divergence and reproductive isolation between sympatric forms of Japanese threespine sticklebacks // *Biol. J. Linnean Soc.* 2007. V. 91. № 4. P. 671–685.
- Koven W. Key factors influencing juvenile quality in mariculture: a review // *Israeli J. Aquaculture.* 2003. V. 55. № 4. P. 283–297.
- Kupper F. C., Carpenter L. J., McFigans G. B. et al. Iodide accumulation provides kelp with an inorganic antioxidant impacting atmospheric chemistry // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2008. V. 105. P. 6954–6958.
- Leatherland J. F., Lin L., Down N. E., Donaldson E. M. Thyroid hormone content of eggs and early developmental stages of three stocks of goitred coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) from the Great Lakes of North America, and a comparison with a stock from British Columbia // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. V. 46. P. 2146–2152.
- Levieu I., Williamson M., Grimmlikhuijzen C. J. P. Molecular cloning of a preprohormone from *Hydra magnipapillata* containing multiple copies of Hydra-LWamide (Leu-Trp-NH<sub>2</sub>) neuropeptides: Evidence for processing at Ser and Asn residues // *J. Neurochem.* 1997. V. 68. P. 1319–1325.
- Mairh O. P., Ramavat B. K., Tewari A. et al. Seasonal variation, bioaccumulation and prevention of loss of iodine in seaweeds // *Phytochemistry.* 1989. V. 28. P. 3307–3310.
- Masuda R. The critical role of docosahexaenoic acid in marine and terrestrial ecosystems: from bacteria to human behavior // 26th Annual Larval Fish Conference. The Big Fish Bang. № 5817 / Ed. H. I. Browman et al. Bergen, Norway: Publ. Institute of Mar. Res., 2003. P. 249–256.
- Matsuda R. Animal Evolution in Changing Environments: with Special Reference to Abnormal Metamorphosis. N. Y.: John Wiley and Sons, 1987. 355 p.

- Miller A.E.M., Heyland A. Endocrine Interactions between plants and animals: Implications of exogenous hormone sources for the evolution of development // *Gen. Comp. Endocrinol.* 2010. V.166. № 3. P. 455–461.
- Nijhout H.F. *Insect Hormones*. New Jersey: Princeton Univ. Press, 1994. 310 p.
- Paris M., Escriva H., Schubert M. et al. Amphioxus postembryonic development reveals the homology of chordate metamorphosis // *Curr. Biol.* 2008. V. 18. P. 825–830.
- Pfennig D.W. Proximate and functional causes of polyphenism in an anuran tadpole // *Funct. Ecol.* 1992. V. 6. P. 167–174.
- Reitzel A.M., Heyland A. Reduction in morphological plasticity in echinoid larvae: relationship of plasticity with maternal investment and food availability // *Evol. Ecol. Res.* 2007. V. 9. P. 109–121.
- Saenko G.N., Kravtsova Y.Y., Ivanenko V.V. et al. Concentration of iodine and bromine by plants in seas of Japan and Okhotsk // *Mar. Biol.* 1978. V. 47. P. 243–250.
- Schultz J.C., Appel H.M. Cross-kingdom cross-talk: Hormones shared by plants and their insect herbivores // *Ecology*. 2004. V. 85. P. 70–77.
- Shi Y.B., Wong J., Puzianowska-Kuznicka M. et al. Tadpole competence and tissue-specific temporal regulation of amphibian metamorphosis: Roles of thyroid hormone and its receptors // *BioEssays*. 1996. V. 18. P. 391–399.
- Smith K.K. Time's arrow: heterochrony and the evolution of development // *Int. J. Devel. Biol.* 2003. V. 47. P. 613–621.
- Sodergren E., Weinstock G.M., Davidson E.H. et al. The genome of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* // *Science*. 2006. V. 314. P. 941–952.
- Spangenberg D.B. Thyroxine in early strobilation in *Aurelia aurita* // *Amer. Zool.* 1974. V. 14. P. 825–831.
- Specker J.L. Preadaptive role of thyroid hormones in larval and juvenile salmon: growth the gut and evolutionary considerations // *Ibid.* 1988. V. 28. P. 337–349.
- Taurog A. Molecular evolution of thyroid peroxidase // *Biochimie*. 1999. V. 81. P. 557–562.
- Truesdale V.W. Distribution of dissolved iodine in the Irish Sea, a temperate shelf sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 1994. V. 38. P. 435–446.
- Wang J.T., Douglas A.E. Essential amino acid synthesis and nitrogen recycling in an alga-invertebrate symbiosis // *Mar. Biol.* 1999. V. 135. P. 219–222.
- Wong G.T.F., Piumsomboon A.U., Dunstan W.M. The transformation of iodate to iodide in marine phytoplankton cultures // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002. V. 237. P. 27–39.
- Youson J.H. Is lamprey metamorphosis regulated by thyroid hormones? // *Am. Zool.* 1997. V. 37. P. 441–460.

## THYROID HORMONES IN WATER ECOSYSTEMS

© 2015 г. N. E. Boiko, S. I. Dudkin

*Azov Fisheries Research Institute, Rostov-on-Don, 344002*

Thyroid hormones are among the regulatory molecules involved in chemical interaction between organisms of different taxonomic groups. In the water media they are passed through food chains and can adjust organisms' development processes and life strategy, fish including. Thyroid status affects the development and the definitive state of morphological characters in hydrobionts. The participation of thyroid hormones in the formation of fish ecological groups is discussed.

*Keywords:* thyroid hormones, water media, distribution, ecological interactions.