
КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3

**ВЛИЯНИЕ ТРИЙОДТИРОНИНА НА СТРАТЕГИИ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ
Gasterosteus aculeatus L. (Gasterosteidae: Osteichthyes)**

© 2019 г. Н. А. Панкова^{a, *}, А. А. Болотовский^a, Б. А. Лёвина^{a, b}, **В. А. Непомнящих^a**

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Вологодская обл., Россия

*e-mail: stellaria1985@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.06.2018 г.

После доработки 09.08.2018 г.

Принята к публикации 24.12.2018 г.

Изучено влияние тиреоидных гормонов на организацию исследовательского поведения рыб на примере трехиглой колюшки. Под действием трийодтиронина изменяются стратегии поведения рыб при исследовании крестообразного лабиринта. Рыбы, содержащиеся в его растворе, в отличие от таковых контрольной группы, предпочитают челночные перемещения между коридорами лабиринта, а также беспорядочные перемещения, что приводит к снижению эффективности исследовательского поведения.

Ключевые слова: тиреоидные гормоны, трийодтиронин, *Gasterosteus aculeatus*, исследовательское поведение, лабиринт

DOI: 10.1134/S0320965219060111

ТГ — регуляторы многих биологических процессов в организмах, относящихся к нескольким царствам (Eales, 1997). У рыб ТГ участвуют в регуляции базового метаболизма, гонадогенеза, роста, развития и метаморфоза (Laudet, 2011; Leatherland, 1982; Levin, Levina, 2014; Smirnov et al., 2006). Недавнее исследование транскриптомов мозга карповой рыбы синца *Ballerus ballerus* L., развивавшейся в растворе ТГ, показало сильный плейотропный эффект ТГ на регуляцию экспрессии генов (Rastorguev et al., 2016). При этом регуляции оказались подвержены и гены, участвующие в морфогенезе разных отделов мозга.

Влияние ТГ на многие системы организма (включая нервную) означает, что эти гормоны могут воздействовать и на его поведение. На участие ТГ в регуляции поведения рыб одной из первых указала Баггерман (Baggerman, 1962), которая установила у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. предпочтение пресной или солоноватой воды в зависимости от уровня ТГ. Также она обнаружила увеличение двигательной активности при действии экзогенного ТТГ. ТГ участвуют в смолтификации и формировании покатной миграции молоди лососевых рыб (Iwata, 1995). В период размножения ТГ способствуют локомоторной активности. У рыб часто отмечается преднерестовый пик уровня ТГ, который связывают как

с созреванием половых продуктов, так и с преднерестовыми миграциями (Bolotovskiy, Levin, 2015; Pavlidis et al., 2000). На примере плотвы *Rutilus rutilus* L. показано, что изменение уровня ТГ приводит к изменениям двигательной активности при исследовании незнакомой обстановки (Gerasimov et al., 2012).

Однако влияние ТГ на поведение может не исчерпываться изменениями двигательной активности. Известно, что при исследовании незнакомой обстановки животные используют различные стратегии. Например, в крестообразном лабиринте с четырьмя слепыми коридорами, расходящимися от центральной площадки под углом 90° друг к другу, каждая стратегия заключается в определенном порядке посещения коридоров. В частности, различные стратегии характерны для лабораторных линий мышей. При этом разные биологически активные вещества могут влиять на частоту использования мышами той или иной стратегии и тем самым на эффективность исследовательского поведения (Салимов, Ковалев, 2008; Salimov, 1999; Salimov et al., 1995).

Ранее у рыб, включая трехиглых колюшек, было обнаружено чередование трех стратегий при исследовании крестообразного лабиринта. Первая из них заключается в систематическом обходе коридоров лабиринта по часовой стрелке или в противоположном направлении, вторая — в повторяющихся челночных переходах между какими-либо двумя коридорами, третья — в беспоря-

Сокращения: ТГ — тиреоидные гормоны; ТТГ — тиреотропный гормон; Т₃ — трийодтиронин.

Таблица 1. Влияние T_3 на средние показатели размеров и поведения колюшек

Показатель	Контроль	Опыт	<i>p</i>
Длина тела, TL , мм	14.65 ± 0.33	16.47 ± 0.28	0.01
Число посещений коридоров	103.65 ± 9.84	102.88 ± 8.76	0.95
Доля посещений:			
в обходах	0.57 ± 0.04	0.36 ± 0.05	0.002
в челночных переходах	0.27 ± 0.04	0.31 ± 0.04	0.51
в беспорядочных последовательностях	0.16 ± 0.02	0.33 ± 0.04	0.0002

Примечание. Для средних величин указаны ошибки средней; средние показатели в контроле и опыте сравнивали с помощью двустороннего критерия Стьюдента; *p* – вероятность ошибки различий между контролем и опытом.

дочной последовательности посещений коридоров (Непомнящих и др., 2016).

В данной работе был проведен эксперимент с 17 особями в опыте и таким же количеством рыб в контроле, в возрасте от 29 до 32 сут после оплодотворения. Половые продукты пресноводной формы трехиглой колюшки получены от производителей, пойманных в оз. Машинное, близ пос. Чкаловский (Республика Карелия). Икру от нескольких самок оплодотворяли половыми продуктами нескольких самцов и сразу после оплодотворения разделяли на две группы: контрольную и опытную. В опыте икру содержали в растворе T_3 в концентрации 0.5 нг/мл, что близко к используемой ранее дозе в исследовании по его действию на поведение молоди карповых рыб (Gerasimov et al., 2012). Условия содержания в контроле и опыте были одинаковы. Вылупление личинок отмечено на 10–11-е сут после оплодотворения. Рыб, перешедших на внешнее питание, кормили до полного насыщения сухим кормом Sera Micron, затем, по мере роста рыб, живыми науплиусами артемии. В аквариумах ежедневно меняли 1/2 объема воды на свежую с поддержанием заданной концентрации T_3 в опыте.

Каждую рыбу по отдельности помещали в крестообразный лабиринт, изготовленный из блоков LEGO белого матового цвета, и вели видеозапись ее перемещений в течение 25 мин. Выбор крестообразного лабиринта вызван тем, что ранее его неоднократно использовали для анализа стратегий поведения грызунов (Салимов, Ковалев, 2008; Salimov, 1999; Salimov et al., 1995) и рыб (Непомнящих и др., 2016). Длина каждого коридора лабиринта была 25 мм, ширина – 15 мм, размеры центральной площадки – 15×15 мм, уровень воды в лабиринте – 15 мм. Небольшие размеры лабиринта ограничивали передвижение рыб входом в коридор, разворотом внутри него и выходом. Это позволило анализировать передвижение как последовательность дискретных действий – посещений коридоров. Лабиринт был освещен сверху рассеянным белым светом и изолирован от внешних объектов, которые могли бы использоваться рыбами в качестве ориентиров. Каждую рыбу помещали в лабиринт только один раз, без предварительной адаптации к нему, чтобы стимулировать исследование незнакомой обстановки.

При обработке видеозаписей двигательную активность рыб измеряли как число посещений коридоров за время наблюдения. Предварительный анализ данных показал, что рыбы очень редко сразу возвращаются в коридор, из которого они только что вышли. Поэтому такие двойные посещения учитывали как одно посещение. Количественную оценку стратегий (обходов, челночных переходов и беспорядочных последовательностей) проводили следующим образом. “Минимальный” обход засчитывался, если рыба проходила по периметру минимум 4 коридора (например, 1234 или 3214), а “минимальный” челночный переход – если колюшка минимум 2 раза переходила из одного коридора в другой и обратно (1212 или 1313). Все остальные посещения были отнесены к беспорядочным последовательностям. Долю каждой из стратегий вычисляли как отношение количества коридоров, входящих в ту или иную стратегию, к общему количеству посещенных коридоров.

Данные эксперимента приведены в табл. 1. Ко времени проведения эксперимента рыбы в опыте достигли большей длины, чем в контроле. Добавление экзогенного T_3 не влияло на двигательную активность колюшек. В то же время, средняя доля обходов в опыте была значительно ниже контрольной. При этом уровень T_3 не сказывался на средней доле челночных переходов. Доля посещений, приходящихся на беспорядочные последовательности, в опыте значительно превышала таковую в контроле.

Полученные данные показывают, что ТГ на примере T_3 оказывают влияние на стратегии исследовательского поведения рыб. При повышении уровня ТГ поведение рыб становится менее упорядоченным. Следует отметить, что стратегия обходов позволяет рыбам за минимальное время систематически исследовать весь лабиринт, тогда как беспорядочные перемещения приводят к повторным возвращениям в недавно посещенные коридоры. Изменение количественного соотношения стратегий в пользу беспорядочных перемещений способствует снижению эффективности исследовательского поведения (Салимов, Ковалев, 2008).

Показано (Салимов, Ковалев, 2008), что некоторые препараты воздействуют на стратегии ис-

следовательского поведения мышей, не изменяя при этом их двигательной активности, как это наблюдалось и в нашем эксперименте с колюшками. Очевидно, анализ влияния гормонов не только на двигательную активность животных, но и на стратегии их поведения позволяет лучше понять функцию этих гормонов.

Выводы. Добавление экзогенного T_3 изменяет организацию исследовательского поведения трехиглой колюшки. При повышении уровня ТГ меняется количественное соотношение используемых стратегий, что может приводить к снижению эффективности исследовательского поведения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № АААА-А18-118012690101-2 при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 15-04-06379-а, 15-34-20416, 15-04-03586-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Непомнящих В.А., Панкова Н.А., Осипова Е.А. и др. 2016. Спонтанная организация поведения животных в незнакомой обстановке // Труды XVIII Международной научно-технической конференции "Нейроинформатика-2016". Москва: Национальный ядерный университет МИФИ. С. 171.
- Салимов Р.М., Ковалев Г.И. 2008. Влияние лигандов никотиновых холинорецепторов и ноотропных веществ на спонтанное поведение обследования лабиринта у мышей // Экспериментальная и клиническая фармакология. Т. 71. № 3. С. 3.
- Baggerman B. 1962. Some endocrine aspects of fish migration // Gen. Comp. Endocrinol. Suppl. 1. P. 188.
- Bolotovskiy A.A., Levin B.A. 2015. Thyroid hormone divergence between two closely related but ecologically diverse cyprinid fish species (Cyprinidae) // Biochem. Syst. Ecol. V. 59. P. 305.
- Eales J.G. 1997. Iodine metabolism and thyroid-related functions in organisms lacking thyroid follicles: are thyroid hormones also vitamins? // Experim. Biol. Med. V. 214. P. 302.
- Gerasimov Y.V., Smirnova E.S., Levin B.A. 2012. The role of thyroid hormones in the formation of behavioral responses in juvenile roach (*Rutilus rutilus* (L.)) (Cyprinidae) // Inland Water Biology. V. 5. № 1. P. 96. <https://doi.org/10.1134/S1995082911040067>
- Iwata M. 1995. Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: A review // Aquaculture. V. 135. P. 131.
- Laudet V. 2011. The Origins and Evolution of Vertebrate Metamorphosis // Curr. Biol. V. 21. P. 726.
- Leatherland J.F. 1982. Environmental physiology of the teleostean thyroid gland: a review // Environ. Biol. Fishes. V. 7. P. 83.
- Levin B.A., Levina M.A. 2014. Poly and oligomerization of scales in the blue bream *Ballerus ballerus* (Cyprinidae) as a consequence of thyroid status regulation // J. Appl. Ichthyol. V. 30. P. 809.
- Pavlidis M., Greenwood L., Mourot B. et al. 2000. Seasonal variations and maturity stages in relation to differences in serum levels of gonadal steroids, vitellogenin, and thyroid hormones in the Common Dentex (*Dentex dentex*) // Gen. Comp. Endocrinol. V. 118. P. 14.
- Rastorguev S.M., Nedoluzhko A.V., Levina M.A. et al. 2016. Pleiotropic effect of thyroid hormones on gene expression in fish as exemplified from the blue bream *Ballerus ballerus* (Cyprinidae): Results of transcriptomic analysis // Dokl. Biochem. Biophys. V. 467. P. 124.
- Salimov R.M. 1999. Different behavioral patterns related to alcohol use in rodents: a factor analysis // Alcohol. V. 17. № 2. P. 157.
- Salimov R., Salimova N., Shvets L., Shvets N. 1995. Effect of chronic piracetam on age-related changes of cross-maze exploration in mice // Pharmacol., Biochem. Behav. V. 52. № 3. P. 637.
- Smirnov S.V., Dzerzhinskii K.F., Levin B.A. 2006. On the relationship between scale number in the lateral line in the African Barbel *Barbus intermedius* and the rate of ontogeny (by Experimental Data) // J. Ichthyol. V. 46. № 1. P. 129.

Influence of Triiodothyronine on Research Behavior of the Threespined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae: Osteichthyes)

N. A. Pankova^{1,*}, A. A. Bolotovskiy¹, B. A. Levin^{1,2}, and V. A. Nepomnyashchikh¹

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

²Cherepovets State University, Cherepovets, Russia

*e-mail: stellaria1985@yandex.ru

Thyroid hormones affect many traits in fish biology including behavior. We designed an experiment of thyroid level manipulation in three spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* to test whether thyroid hormones influence on organization of research behavior in fishes. Fish exposed to triiodothyronine solution were significantly divergent from control in an organization of research behavior tested in the cross-shaped maze but not the motor activity. Triiodothyronine exposed sticklebacks preferred to use such behavioral strategies as shuttle movements between corridors of the labyrinth as well as erratic movements that can contribute to the inefficiency of research behavior.

Keywords: thyroid hormones, triiodothyronine, *Gasterosteus aculeatus*, research behavior, maze