

УДК 597.556.331.5.577.175.44.572.521

ВЛИЯНИЕ ГИПОТИРЕОИДИЗМА НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРОТИНОИДНОЙ ОКРАСКИ У САМОК *AMATITLANIA NIGROFASCIATA* (CICHLIDAE)

© 2023 г. Д. В. Праздников*

Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: pdvfish3409@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.03.2023 г.

После доработки 07.04.2023 г.

Принята к публикации 17.04.2023 г.

Показано, что гипотиреозидизм, вызванный обработкой рыб тиомочевинной, влияет на развитие обратного полового дихроматизма у *Amatitlania nigrofasciata* — неотропической цихлиды, у которой самки, в отличие от самцов, имеют яркую каротиноидную окраску. У гипотиреозидных рыб выявлено замедление темпов метаморфных преобразований пигментного рисунка, приводящее к росту фенотипической изменчивости. Взрослая окраска на основе каротиноидов начинала развиваться у самок только после прекращения подавления синтеза эндогенных тиреоидных гормонов. Полученные данные указывают на потенциально важную роль гормонально опосредованной пластичности в диверсификации каротиноидной окраски у неотропических цихлид.

Ключевые слова: тиреоидные гормоны, пигментный рисунок, фенотипическая изменчивость, половой дихроматизм, цихлиды.

DOI: 10.31857/S0042875223060206, **EDN:** ANLUEE

Цихлиды (Cichlidae) среди костистых рыб (Teleostei) отличаются большим разнообразием пигментных рисунков, что связано с важной ролью этого морфологического признака в адаптации и видообразовании этой многочисленной группы (Salzburger, 2009; Maan, Seft, 2013; Ronco et al., 2021).

Каротиноидные пигменты ответственны за многие жёлтые, оранжевые и красные оттенки кожных покровов рыб и запасаются в ксантофорах и эритрофорах (Seft et al., 2014). Среди неотропических цихлид есть виды с обратным половым дихроматизмом, у которых самки имеют на основе каротиноидов окраску, которой нет у самцов (Tobler, 2007). Ярким представителем таких видов является *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867), самки которой имеют в пигментном рисунке расположенные преимущественно в вентральной части тела ксантофорные (жёлто-оранжевые) пятна, цвет которых обусловлен главным образом каротиноидами (Brown et al., 2013; Prazdnikov, 2022). Меланистический рисунок, обусловленный чёрно-коричневыми меланофорами, у особей *A. nigrofasciata* обоих полов состоит из восьми посткраниальных вертикальных полос и пятна на жаберной крышке, обычно имеет незначительную вариабельность (Říčan et al., 2005; Праздников, 2020). Каротиноидная окраска у самок *A. nigrofasciata* может варьировать в зависимости от

окружающей среды и выполнять сигнальную функцию в меж- и внутривидовых взаимодействиях (Beeching et al., 1998; Anderson et al., 2016; Earley et al., 2020).

Тиреоидные гормоны (ТГ) являются важными сигнальными молекулами, которые регулируют многие онтогенетические процессы и действуют как связующее звено между окружающей средой и фенотипическим развитием костистых рыб (Deal, Volkoff, 2020; Lema, 2020). Тиреоидная сигнализация координирует широкий спектр процессов морфологического развития, включая метаморфоз, в основном за счёт связывания с ядерными рецепторами наиболее активного ТГ — трийодтиронина, что приводит к изменению транскрипции генов в различных тканях (Blanton, Specker, 2007; Campinho, 2019; Vancamp et al., 2019). ТГ могут влиять на развитие хроматофоров как прямо, так и опосредованно через каскад межклеточных взаимодействий, тем самым формируя различные пигментные рисунки у взрослых рыб (Saunders et al., 2019; Parichy, Liang, 2021). Например, у гипотиреозидных *Danio rerio* развивается избыток меланофоров, так как их пролиферация не ограничена, и, наоборот, недостаток дифференцированных ксантофоров вследствие неспособности этих клеток накапливать каротиноиды, необходимые для формирования жёлто-

оранжевой окраски, приводит к изменению меланистического рисунка (McMenamin et al., 2014; Saunders et al., 2019).

Сходный механизм наблюдается у гипотиреоидных *Andinoacara rivulatus*, у которых по мере развития взрослого пигментного рисунка увеличивается клеточная популяция меланофоров и резко уменьшается популяция ксантофоров (Праздников, Шкиль, 2019). Ранее было показано, что дефицит ТГ у *A. nigrofasciata* в процессе развития приводит к увеличению числа элементов меланистического рисунка и отсутствию обратного полового дихроматизма (Prazdnikov, Shkil, 2019). Кроме этого, каротиноидная окраска у самок неотропических цихлид может зависеть от гормональных изменений меланистического рисунка (Prazdnikov, 2022). Однако формирование каротиноидной окраски у самок *A. nigrofasciata* после отмены подавления синтеза эндогенных ТГ остаётся малоизученным. Изучение вопросов, связанных с влиянием ТГ на выраженность полового дихроматизма, способствует нашему пониманию роли эндокринной сигнализации в эволюции пигментного рисунка у цихлид. Цель настоящей работы — изучить развитие каротиноидной окраски у самок *A. nigrofasciata*, выращенных в условиях гипотиреоидизма до формирования дефинитивного меланистического рисунка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Лабораторную линию *A. nigrofasciata*, использованную в экспериментальной работе, приобрели в зоомагазине. Кладку оплодотворённой икры, полученную в результате естественного нереста, разделили на две равные группы (по 80 икринок в каждой), эмбриональное и постэмбриональное развитие которых до стадии поздней личинки проходило в одинаковых условиях. Затем рыб выращивали в разных гормональных режимах: эутиреоидном (контрольная группа — естественный уровень ТГ) и гипотиреоидном (дефицит ТГ). Состояние гипотиреоидизма у рыб достигали подавлением активности синтеза эндогенных ТГ за счёт растворения до концентрации 0.035% в аквариумной воде гойтрогена — тиомочевина ($\text{CS}(\text{NH}_2)_2$). Тиомочевина хорошо зарекомендовала себя в многочисленных работах как соединение, которое ингибирует синтез ТГ у рыб и вызывает устойчивое состояние гипотиреоидизма (Blanton, Specker, 2007). Рыб обрабатывали гойтрогеном до окончательного формирования взрослого меланистического пигментного рисунка. Концентрация тиомочевина и время обработки, используемые в настоящей работе, были подобраны на основе серии предварительных экспериментов по изучению влияния ТГ на изменчивость рисунка у *A. nigrofasciata* (Prazdnikov, Shkil, 2019). Более высокая концентрация тиомочевина ($\geq 0.04\%$) сильно за-

держивала развитие, включая метаморфные преобразования, вплоть до остановки формирования взрослого рисунка, в то время как более низкая концентрация тиомочевина ($\leq 0.01\%$) не способствовала заметным изменениям в онтогенезе и пигментном рисунке. Концентрация тиомочевина 0.035% в воде всегда примерно в два раза снижала уровень трийодтиронина в гипотиреоидной группе рыб по сравнению с эутиреоидной. Каждые три дня 1/2 объёма воды в аквариумах заменяли с добавлением тиомочевина до необходимой концентрации в ёмкости с опытной группой. В остальных условиях эксперимента были одинаковыми для обеих групп.

В развитии *A. nigrofasciata* выделяли пять стадий: зародыш — от оплодотворения до вылупления; ранняя личинка — до полной резорбции желточного мешка; поздняя личинка — до формирования брюшных плавников; малёк — до появления полового диморфизма; взрослая рыба (рис. 1). В качестве временной характеристики онтогенеза для сравнения формирования пигментного рисунка между гормональными группами использовали сутки после оплодотворения (сут п.о.).

Фотографировали рыб цифровой камерой Canon EOS 100D, особой на ранних стадиях развития — под стереомикроскопом Leica MS5, взрослых — непосредственно в аквариуме. Стандартную длину рыб (*SL*) измеряли с точностью до 0.1 мм. Самок из каждой гормональной группы фотографировали после первого нереста. Этот период считали окончанием формирования каротиноидной окраски. Тип хроматофоров определяли по цвету пигмента. Для элементов меланистического рисунка была использована классификация, предложенная ранее для неотропических цихлид (Říčan et al., 2005), согласно которой дополнительные вертикальные полосы в зависимости от расположения обозначали как антериорная (^a) и постериорная (^p).

В пигментном рисунке самок оценивали изменение числа меланистических элементов, а также площадь, занимаемую ксантофорными (жёлто-оранжевыми) пятнами на теле. В связи с тем, что основная популяция ксантофоров у самок располагается в вентральной части тела, была проведена количественная оценка относительной площади меланофорных и ксантофорных элементов в пределах определённого региона (рис. 1д), который был выбран в ходе предыдущих исследований (Brown et al., 2013; Prazdnikov, 2022). Для измерений элементов пигментного рисунка самок использовали программу Fiji (Schindelin et al., 2012). Полученные статистические данные оценивали с использованием непараметрического *U*-критерия Манна–Уитни.

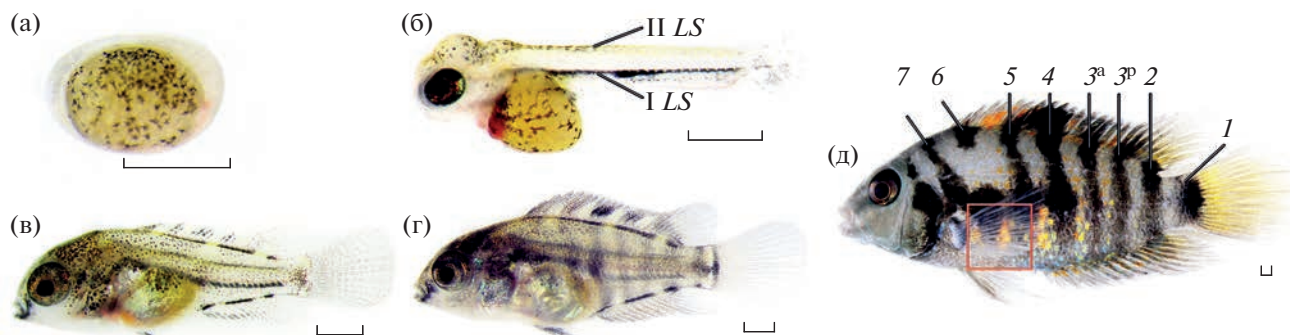


Рис. 1. Развитие пигментного рисунка у *Amatitlania nigrofasciata*: а — зародыш, б — ранняя личинка, в — поздняя личинка, г — малёк, д — взрослая самка; I LS, II LS — личиночные полосы; 1–7 — взрослые меланистические элементы (вертикальные полосы), (^a, ^p) — anteriорная и posteriорная полосы; (□) — область тела, используемая для количественной оценки относительной площади, занимаемой ксантоформными и меланоформными элементами. Масштаб: 1 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В контрольной группе *A. nigrofasciata* участки меланоформных вертикальных полос начинали формироваться с поздней личиночной стадии (рис. 1в). Во время личиночно-мальковых преобразований, сопровождающихся сменой личиночных элементов пигментного рисунка на взрослые элементы, происходило формирование всех регионов вертикальных полос, которое завершилось к 40-м сут п.о. (рис. 1г). Меланистический рисунок на теле, состоящий из восьми посткраниальных вертикальных полос, окончательно развился к концу мальковой стадии, к 95-м сут п.о. (рис. 2а). Между рыбами не наблюдали различий по числу полос. Ксантоформные пятна на спинном плавнике и вентральной части тела самок начали появляться к 124-м сут п.о. (рис. 2а, 2б). Формирование обратного полового дихроматизма у большинства особей завершилось к 190 сут п.о. (рис. 2в). Для самок из контрольной группы была характерна межиндивидуальная изменчивость по занимаемой площади меланоформными (коэффициент вариации 21.18%) и ксантоформными (37.51%) элементами на вентральном участке, а также ксантоформными пятнами на теле в целом (24.10%).

В гипотиреоидной группе наблюдалось замедление темпов личиночно-мальковых преобразований (рис. 2а). Формирование всех регионов вертикальных полос завершилось к 90-м сут п.о. Меланистический рисунок окончательно развился к 180-м сут п.о. Рисунок состоял из восьми–десяти посткраниальных полос и пятен (таблица). У рыб наблюдали следующие варианты расщепления полос: 1 (12.50%), 3^a (31.25%), 5 (31.25%), 1 и 3^a (6.25%), 3^a и 5 (18.75%). При этом полосы обычно сливались между собой в центральной части тела (рис. 2г). Первые скопления ксантоформов на спинном плавнике и вентральной части тела появились у большинства самок через 60 сут после прекращения подавления синтеза эндоген-

ных ТГ, к 240-м сут п.о. (рис. 2а). Ксантоформные пятна, как правило, развивались в межполосном пространстве и редко распространялись на участки, занятые меланоформными вертикальными полосами. Формирование обратного полового дихроматизма завершилось к 290-м сут п.о. (рис. 2д). У гипотиреоидных самок межиндивидуальная изменчивость по занимаемой площади анализируемых элементов рисунка была выше, чем у эутиреоидных самок из контрольной группы; коэффициент вариации для меланоформных и ксантоформных элементов на вентральном участке составил соответственно 23.01 и 47.08%, а для ксантоформных пятен по всему телу — 50.51%.

Между двумя гормональными группами самок обнаружены статистически достоверные различия по площади меланоформных и ксантоформных элементов в вентральной части тела ($p < 0.01$, *U*-критерий Манна–Уитни) (рис. 3а), а также по общей площади, занимаемой ксантоформными пятнами на теле ($p < 0.01$, *U*-критерий Манна–Уитни) (рис. 3б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показывают, что гипотиреоидизм у *A. nigrofasciata* приводил к замедлению темпов метаморфных преобразований личиночного пигментного рисунка во взрослый, что в свою очередь влияло на формирование обратного полового дихроматизма (рис. 2). В пигментном рисунке самок ксантоформные элементы начинали развиваться только после отмены подавления синтеза эндогенных ТГ. Ранее было показано, что гипотиреоидизм полностью подавляет развитие взрослой линии ксантоформов у *A. nigrofasciata* (Prazdnikov, Shkil, 2019). Эти данные свидетельствуют в пользу того, что ТГ могут напрямую участвовать в регуляции клеточной популяции ксантоформов у цихлид, вероятно, регулируя терминальную дифференцировку и накопление

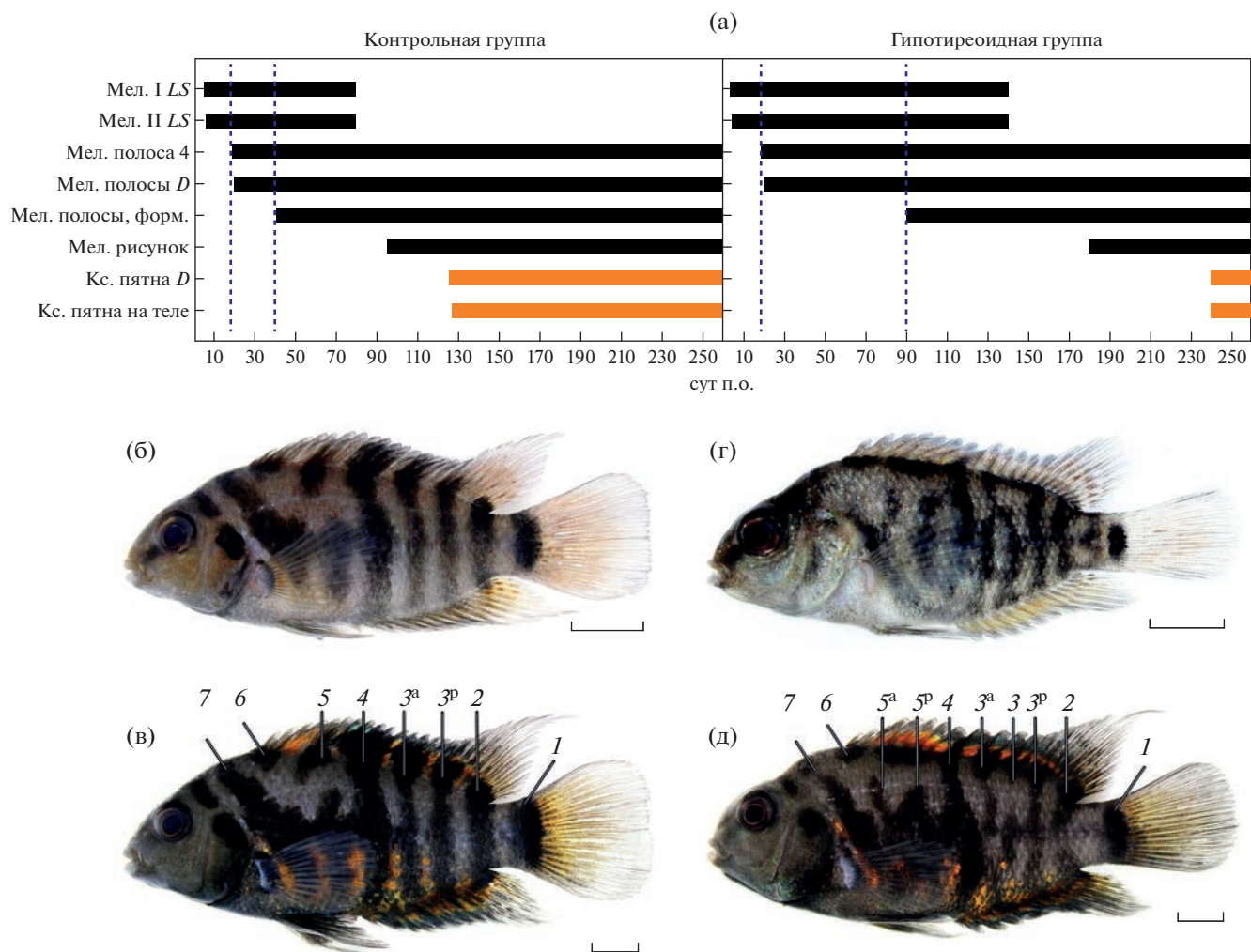


Рис. 2. Последовательность появления элементов в пигментном рисунке (а) и формирование каротиноидной окраски (б–д) у самок *Amatilania nigrofasciata*, выращенных в разных гормональных режимах: б, в — контрольная группа; г, д — гипотиреоидная группа; D — спинной плавник, Мел. — меланофоры, Кс. — ксантофоры, форм. — формирование регионов, сут п.о. — сутки после оплодотворения; (!) — период личиночно-мальковых преобразований в каждой группе. Ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб: 5 мм.

каротиноидов во время формирования взрослого пигментного рисунка теми же путями, что и у *Danio rerio* (Saunders et al., 2019).

Формирование меланистических вертикальных полос у цихлид связано с обширной дорсальной и вентральной миграцией недифференцированных меланофоров в коже с последующим увеличением плотности в результате пролиферации и синтеза меланина относительно межполосного пространства (Říčan et al., 2005; Hendrick et al., 2019; Liang et al., 2020). Изменения в миграции меланофоров и их пролиферации приводят к слиянию или расщеплению формирующихся участков полос, что в свою очередь вызывает изменчивость по числу полос и их расположению на теле во взрослом рисунке. Увеличение числа полос в рисунке гипотиреоидных *A. nigrofasciata* чаще все-

го было связано с расщеплением полос 3^a и 5. Эти вертикальные полосы наряду с полосами 2 и 4 демонстрируют вариации в развитии и несут ответственность за большую часть разнообразия меланистического рисунка у неотропических цихлид (Říčan et al., 2005, 2016). В глобальный контроль поведения хроматофоров во время формирования рисунка вовлечены не только ТГ, но и другие гормональные системы, связанные через гипоталамо-гипофизарный путь (Eskova et al., 2020; Bertolesi, McFarlane, 2021). В этой связи можно предположить, что ТГ могут участвовать в регуляции меланофоров путём разделения сигнальных путей с другими гормонами и совместного влияния на активность и распределение этих пигментных клеток.

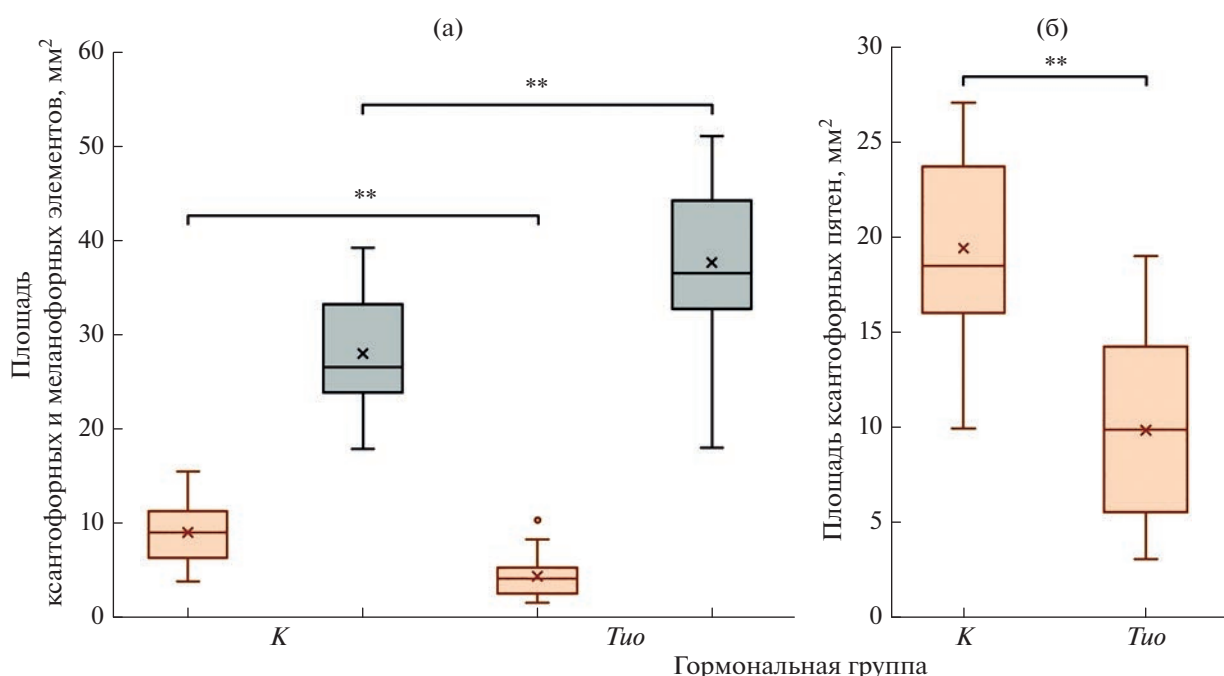


Рис. 3. Относительная площадь ксантофорных (□) и меланофорных (■) элементов пигментного рисунка в вентральной части тела (а) и общая площадь ксантофорных пятен на теле у самок *Amatitlania nigrofasciata*, выращенных в разных гормональных режимах (б): К – контрольная группа (25 экз.), Tuo – гипотиреодная группа (18 экз.). Показаны межквартильный диапазон (25–75%), (—) – медиана, (×) – среднее, (┐) – минимальное и максимальное значения, (○) – выброс; **различия достоверны при $p < 0.01$.

Расширение популяции ксантофоров во время развития каротиноидной окраски у самок *A. nigrofasciata*, по-видимому, ограничивается ранее сформированными меланистическими элементами на теле, как было показано для гипертиреодных самок этого вида (Prazdnikov, 2022). Статистически значимые различия по площади, занимаемой ксантофорными пятнами на теле, могут быть связаны с увеличением количества меланистических элементов в пигментном рисунке гипотиреодных самок. Изменения гормонального статуса у *A. nigrofasciata* приводят к росту изменчивости каротиноидной окраски, что может быть связано как с прямым влиянием ТГ на ксантофоры, так и

с опосредованным влиянием через каскад межклеточных взаимодействий и другие гормональные системы, необходимые для формирования взрослого пигментного рисунка. Изменение взаимодействия между хроматофорами, в частности между меланофорами и ксантофорами, а также иридофорами влияет на форму элементов пигментного рисунка и может играть важную роль в эволюции окраски у костистых рыб (Patterson, Parichy, 2019; Salis et al., 2019; Parichy, 2021). Полученные к настоящему времени данные по развитию хроматофоров у разных видов цихлид (Roberts et al., 2017; Hendrick et al., 2019; Liang et al., 2020; Prazdnikov, 2022) свидетельствуют как о схо-

Частота встречаемости (ЧВ) вертикальных полос на теле самок *Amatitlania nigrofasciata*, выращенных в разных гормональных режимах, и их стандартная длина (SL)

Число полос	Группа			
	контрольная ($n = 25$)		гипотиреодная ($n = 18$)	
	ЧВ, %	SL, мм	ЧВ, %	SL, мм
8	100	46.9 ± 6.6 (38.3–58.4)	11.1	45.4 ± 4.9 (40.5–50.3)
9	0		66.6	41.7 ± 3.0 (38.1–47.1)
10	0		22.3	42.4 ± 2.4 (38.8–45.5)

Примечание. n – число рыб; для SL приведены среднее значение, стандартное отклонение и (в скобках) пределы варьирования показателя.

жих с другими таксономическими группами рыб общих механизмах в межклеточных взаимодействиях, так и отличных, с совершенно другой динамикой. В связи с большим разнообразием пигментных рисунков у цихлид и типов их развития изучение механизмов взаимодействия между пигментными клетками и эндокринными осями у этой группы рыб требует дальнейших экспериментальных исследований.

Предполагается, что изменения относительных сроков развития (гетерохронии) и места дифференцировки хроматофоров (гетеротопии) могут играть важную роль в диверсификации пигментных рисунков у различных групп костистых рыб: неотропических цихлид (Праздников, Шкиль, 2019; Prazdnikov, Shkil, 2019), данио *Danio* (Parichy, Liang, 2021) и гуппи *Poecilia* (Prazdnikov, 2021). Так, гормонально индуцированные гетерохронии влияли на выраженность каротиноидной окраски у гипертиреоидных самок *A. nigrofasciata* и приводили к появлению фенотипов схожих с другими видами неотропических цихлид с обратным половым дихроматизмом (Prazdnikov, 2022). Отсутствие или уменьшение площади, занимаемой ксантофорными пятнами в пигментном рисунке гипотиреоидных самок *A. nigrofasciata* сходно с фенотипическими изменениями в природных популяциях самок из рода *Amatitlania*, у которых в зависимости от репродуктивного статуса, а также усиления поведенческих взаимодействий с хищниками и гетероспецифическими конкурентами каротиноидная окраска может значительно уменьшаться вплоть до полного её отсутствия во время ухаживания за потомством (Anderson et al., 2015; Robart, Sinervo, 2018). Принимая во внимание, что ТГ, обладая плеiotропным действием, позволяют костистым рыбам осуществлять комплексные адаптивные фенотипические ответы на изменения среды обитания (Lema, 2020), можно предположить, что тиреоидная сигнализация участвует в перераспределении каротиноидов между кожными покровами и внутренними органами.

Гормонально опосредованная пластичность может способствовать возникновению новых фенотипов и лежать в основе эволюционных изменений у разных таксономических групп костистых рыб. Например, изменения в тиреоидной сигнализации сыграли важную роль в последней адаптивной эволюции колюшек *Gasterosteus* (Kitano et al., 2010), в морфологической диверсификации больших африканских усачей *Labeobarbus* (Smirnov et al., 2012) и некоторых американских групп карпозубых рыб *Cyprinodon* (Lema, 2020), а также в адаптивной дивергенции зрительной системы *Amphilophus citrinellus* (Karagic et al., 2022).

Результаты настоящей работы вместе с другими ранее полученными данными по влиянию ТГ на формирование окраски цихлид (Праздников,

Шкиль, 2019; Prazdnikov, Shkil, 2019; Prazdnikov, 2022) позволяют предположить, что гормонально опосредованная пластичность может способствовать возникновению новых вариантов развития окраски с появлением очень разных фенотипов и играть важную роль в эволюции пигментного рисунка у неотропических цихлид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Праздников Д.В. 2020. Влияние тиреоидных гормонов на развитие асимметричного пигментного рисунка у костистых рыб: экспериментальные данные на примере *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae) и *Poecilia wingei* (Poeciliidae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 205–212. <https://doi.org/10.31857/S000233292002006X>
- Праздников Д.В., Шкиль Ф.Н. 2019. Роль гетерохроний в эволюции пигментного рисунка американских цихлид (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae): экспериментальный подход // Там же. № 1. С. 62–71. <https://doi.org/10.1134/S0002332919010107>
- Anderson C., Wong S.C., Fuller A. et al. 2015. Carotenoid-based coloration is associated with predation risk, competition, and breeding status in female convict cichlids (*Amatitlania siquia*) under field conditions // Environ. Biol. Fish. V. 98. № 4. P. 1005–1013. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0333-9>
- Anderson C., Jones R., Moscicki M. et al. 2016. Seeing orange: breeding convict cichlids exhibit heightened aggression against more colorful intruders // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 70. № 5. P. 647–657. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2085-3>
- Beeching S.C., Gross S.H., Bretz H.S., Hariatis E. 1998. Sexual dichromatism in convict cichlids: the ethological significance of female ventral coloration // Anim. Behav. V. 56. № 4. P. 1021–1026. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0868>
- Bertolesi G.E., McFarlane S. 2021. Melanin-concentrating hormone like and somatolactin. A teleost-specific hypothalamic-hypophyseal axis system linking physiological and morphological pigmentation // Pigment Cell Melanoma Res. V. 34. № 3. P. 564–574. <https://doi.org/10.1111/pcmr.12924>
- Blanton M.L., Specker J.L. 2007. The hypothalamic-pituitary-thyroid (HPT) axis in fish and its role in fish development and reproduction // Crit. Rev. Toxicol. V. 37. № 1–2. P. 97–115. <https://doi.org/10.1080/10408440601123529>
- Brown A.C., McGraw K.J., Clotfelter E.D. 2013. Dietary carotenoids increase yellow nonpigment coloration of female convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*) // Physiol. Biochem. Zool. V. 86. № 3. P. 312–322. <https://doi.org/10.1086/670734>
- Campinho M.A. 2019. Teleost metamorphosis: the role of thyroid hormone // Front. Endocrinol. V. 10. Article 383. <https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00383>
- Deal C.K., Volkoff H. 2020. The role of the thyroid axis in fish // Ibid. V. 11. Article 596585. <https://doi.org/10.3389/fendo.2020.596585>
- Earley R.L., Anderson C.T., Moscicki M.K. et al. 2020. Carotenoid availability and tradeoffs in female convict cichlids, a reverse sexually-dichromatic fish // Environ. Biol.

- Fish. V. 103. № 12. P. 1541–1552.
<https://doi.org/10.1007/s10641-020-01036-w>
- Eskova A., Frohnhöfer H.G., Nüsslein-Volhard C., Irion U.* 2020. Galanin signaling in the brain regulates color pattern formation in zebrafish // *Curr. Biol.* V. 30. № 2. P. 298–303.e3.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.033>
- Hendrick L.A., Carter G.A., Hilbrands E.H. et al.* 2019. Bar, stripe and spot development in sand-dwelling cichlids from Lake Malawi // *EvoDevo.* V. 10. № 1. Article 18.
<https://doi.org/10.1186/s13227-019-0132-7>
- Karagic N., Härer A., Meyer A., Torres-Dowdall J.* 2022. Thyroid hormone tinkering elicits integrated phenotypic changes potentially explaining rapid adaptation of color vision in cichlid fish // *Evolution.* V. 76. № 4. P. 837–845.
<https://doi.org/10.1111/evo.14455>
- Kitano J., Lema S.C., Luckenbach J.A. et al.* 2010. Adaptive divergence in the thyroid hormone signaling pathway in the stickleback radiation // *Curr. Biol.* V. 20. № 23. P. 2124–2130.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.10.050>
- Lema S.C.* 2020. Hormones, developmental plasticity, and adaptive evolution: endocrine flexibility as a catalyst for ‘plasticity-first’ phenotypic divergence // *Mol. Cell. Endocrinol.* V. 502. Article 110678.
<https://doi.org/10.1016/j.mce.2019.110678>
- Liang Y., Gerwin J., Meyer A., Kratochwil C.F.* 2020. Developmental and cellular basis of vertical bar color patterns in the East African cichlid fish *Haplochromis latifasciatus* // *Front. Cell Dev. Biol.* V. 8. Article 62.
<https://doi.org/10.3389/fcell.2020.00062>
- Maan M.E., Sefc K.M.* 2013. Colour variation in cichlid fish: developmental mechanisms, selective pressures and evolutionary consequences // *Semin. Cell Dev. Biol.* V. 24. № 6–7. P. 516–528.
<https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2013.05.003>
- McMenamin S.K., Bain E.J., McCann A.E. et al.* 2014. Thyroid hormone-dependent adult pigment cell lineage and pattern in zebrafish // *Science.* V. 345. № 6202. P. 1358–1361.
<https://doi.org/10.1126/science.1256251>
- Parichy D.M.* 2021. Evolution of pigment cells and patterns: recent insights from teleost fishes // *Curr. Opin. Genet. Dev.* V. 69. P. 88–96.
<https://doi.org/10.1016/j.gde.2021.02.006>
- Parichy D.M., Liang Y.* 2021. Evolution of pigment pattern formation in teleosts // *Pigments, pigment cells and pigment patterns.* Singapore: Springer. P. 309–342.
https://doi.org/10.1007/978-981-16-1490-3_10
- Patterson L.B., Parichy D.M.* 2019. Zebrafish pigment pattern formation: insights into the development and evolution of adult form // *Annu. Rev. Genet.* V. 53. P. 505–530.
<https://doi.org/10.1146/annurev-genet-112618-043741>
- Prazdnikov D.V.* 2021. Role of thyroid hormones in color diversity of male guppies: experimental data on Endler’s guppy (*Poecilia wingei*) // *Environ. Biol. Fish.* V. 104. № 6. P. 675–688.
<https://doi.org/10.1007/s10641-021-01102-x>
- Prazdnikov D.V.* 2022. Thyroid hormone signaling in the evolution of carotenoid coloration in Neotropical cichlids with reversed sexual dichromatism // *Ibid.* V. 105. №. 11. P. 1659–1672.
<https://doi.org/10.1007/s10641-022-01364-z>
- Prazdnikov D.V., Shkil F.N.* 2019. Experimental evidence of the role of heterochrony in evolution of the Mesoamerican cichlids pigment patterns // *Evol. Dev.* V. 21. № 1. P. 3–15.
<https://doi.org/10.1111/ede.12272>
- Říčan O., Musilová Z., Muška M., Novák J.* 2005. Development of coloration patterns in Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae) // *Folia Zool.* V. 54. Monogr. 1. 46 p.
- Říčan O., Piálek L., Dragová K., Novák J.* 2016. Diversity and evolution of the Middle American cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) with revised classification // *Vertebr. Zool.* V. 66. № 1. P. 1–102.
<https://doi.org/10.3897/vz.66.e31534>
- Robart A.R., Sinervo B.* 2018. Parental response to intruder females altered by ornamentation and mate quality in a biparental fish // *Behav. Ecol.* V. 29. № 3. P. 701–710.
<https://doi.org/10.1093/beheco/ary028>
- Roberts R.B., Moore E.C., Kocher T.D.* 2017. An allelic series at *pax7a* is associated with colour polymorphism diversity in Lake Malawi cichlid fish // *Mol. Ecol.* V. 26. № 10. P. 2625–2639.
<https://doi.org/10.1111/mec.13975>
- Ronco F., Matschiner M., Böhne A. et al.* 2021. Drivers and dynamics of a massive adaptive radiation in cichlid fishes // *Nature.* V. 589. № 7840. P. 76–81.
<https://doi.org/10.1038/s41586-020-2930-4>
- Salis P., Lorin T., Laudet V., Frédérick B.* 2019. Magic traits in magic fish: understanding color pattern evolution using reef fish // *Trends Genet.* V. 35. № 4. P. 265–278.
<https://doi.org/10.1016/j.tig.2019.01.006>
- Salzburger W.* 2009. The interaction of sexually and naturally selected traits in the adaptive radiations of cichlid fishes // *Mol. Ecol.* V. 18. № 2. P. 169–185.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03981.x>
- Saunders L.M., Mishra A.K., Aman A.J. et al.* 2019. Thyroid hormone regulates distinct paths to maturation in pigment cell lineages // *eLife.* V. 8. Article e45181.
<https://doi.org/10.7554/eLife.45181>
- Schindelin J., Arganda-Carreras I., Frise E. et al.* 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis // *Nat. Methods.* V. 9. № 7. P. 676–682.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.2019>
- Sefc K.M., Brown A.C., Clotfelter E.D.* 2014. Carotenoid-based coloration in cichlid fishes // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 173. P. 42–51.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.03.006>
- Smirnov S.V., Kapitanova D.V., Borisov V.B. et al.* 2012. Lake Tana large barbs diversity: developmental and hormonal bases // *J. Ichthyol.* V. 52. № 11. P. 861–880.
<https://doi.org/10.1134/S0032945212110082>
- Tobler M.* 2007. Reversed sexual dimorphism and courtship by females in the Topaz cichlid, *Archocentrus myrmae* (Cichlidae, Teleostei), from Costa Rica // *Southwest. Nat.* V. 52. № 3. P. 371–377.
[https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2007\)52\[371:RS-DACB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2007)52[371:RS-DACB]2.0.CO;2)
- Vancamp P., Houbrechts A.M., Darras V.M.* 2019. Insights from zebrafish deficiency models to understand the impact of local thyroid hormone regulator action on early development // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 279. P. 45–52.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.09.011>