



УДК 564.1:631.811.982

**Н. П. Кудикина****СТЕРОИДНЫЕ ГОРМОНЫ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ  
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ**

Описан характер количественного распределения стероидных гормонов группы глюкокортикоидов – гидрокортизона и кортикостерона – на разных стадиях жизненного цикла черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*) и съедобной устрицы (*Ostrea edulis*). Выявлена общая для двух видов закономерность динамики гормонов, заключающаяся в снижении уровня гормонов у моллюсков по мере созревания. Обнаружены межвидовые различия в соотношении уровня гормонов. Высказано предположение об участии глюкокортикоидов в регуляции гаметогенеза у изученных видов.

*This article describes the features of quantitative distribution of glucocorticoid steroid hormones – hydrocortisone and corticosterone – at different stages of the life cycle of the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) and the European flat oyster (*Ostrea eduliss*). The author identifies a common pattern of hormone dynamics consisting in a reduction in the level of hormones in molluscs in the course of maturation. Interspecies differences in the ratio of hormone levels are described. It is suggested that glucocorticoids participate in the regulation of gametogenesis of the investigated species.*

**Ключевые слова:** двустворчатые моллюски, нейросекреторные гормоны, стероидные гормоны, гаметогенез.

**Key words:** bivalves, neurosecretory hormones, steroid hormones, gametogenesis.

Гормоны регулируют и координируют все жизненно важные функции организма – метаболизм, размножение, иммунитет, сезонные циклы активности и т.д. Можно выделить три основные функции этих соединений: поддержание постоянства внутренней среды организма, обеспечение развития организма и реализация его защитно-приспособительных функций [1].

Наряду с другими группами высших беспозвоночных (ракообразные, насекомые), у моллюсков обнаружены две основные группы гормонов, участвующих в реализации главных жизненных функций [1–3]. Первая объединяет нейросекреторные гормоны, являющиеся по химической природе белками, а вторая – стероидные гормоны – половые, продуцируемые гонадами, и гормоны коры надпочечников – глюкокортикоиды [4; 5].

Эндокринная система двустворчатых изучена в меньшей степени по сравнению с другими группами моллюсков. Наиболее подробно описано у них явление нейросекреции. Нейросекреторные клетки присутствуют во всех ганглиях ЦНС [6]. Секретируемые ими гормоны обеспечивают нормальный ход гаметогенеза [7], участвуют в регуляции углеводного обмена и синтеза белков. Гормоны, продуцируемые нейросекреторными клетками церебральных и висцеральных ганглиев, определяют интенсивность соматического роста двустворок [8; 9].



Механизм реализации эффектов нейросекреторных гормонов проявляет черты сходства с таковым у позвоночных — у двустворок обнаружены элементы аденилатциклазной системы [10; 11].

Группа стероидных гормонов изучена в меньшей степени. У ряда двустворчатых моллюсков показано наличие отдельных этапов стероидогенеза и (или) его ферментного обеспечения [12; 13]. Количественное содержание половых стероидов и гормонов группы глюкокортикоидов определено в отдельных органах 10 видов пресноводных и морских двустворчатых моллюсков. В одноименных тканях выявлены межвидовые различия содержания гормонов. Найдены существенные отличия количественного содержания стероидов в органах, несущих разную функциональную нагрузку. У некоторых видов выявлен половой диморфизм в распределении гормонов и зависимость их концентраций от стадии полового цикла [14].

Совокупность этих данных позволяет предполагать физиологическую значимость разных групп стероидов в организме двустворчатых моллюсков. Таких сведений в литературе немного. Они ограничены в основном данными о влиянии экзогенных половых стероидов и гидрокортизона позвоночных на гормональный гомеостаз и активность гаметогенеза у отдельных видов двустворчатых моллюсков [14; 15].

Целью данной работы стало изучение количественного содержания гормонов группы глюкокортикоидов — гидрокортизона и кортикостерона — в органах черноморской мидии (*Mytillus galloprovincialis*) и съедобной устрицы (*Ostrea edulis*) на разных стадиях жизненного цикла.

### Материал и методика

Объектом исследования послужили собранные нами в районе пос. Утриш (Черное море, окрестности г. Анапа) черноморская мидия *Mytillus galloprovincialis* Lam, 1819 (Bivalvia, Mytillidae) и съедобная устрица *Ostrea edulis* L, 1758 (Bivalvia, Ostreidae).

Для определения количественного содержания глюкокортикоидов (гидрокортизона и кортикостерона) использовали животных одного размера, массы, пола и физиологического состояния.

У мидий стадию жизненного цикла определяли согласно классификации С. А. Горомосовой и А. З. Шапиро [16]. У устриц учитывали состояние гонад по прижизненным мазкам и наличие в воде их личинок и половых продуктов.

Концентрацию гормонов определяли в гонадах, мантии, жабрах и мускуле-замыкателе самцов и самок пред- и посленерестовых устриц. У мидий динамику стероидов исследовали в гонадах самок в ходе летнего периода полового покоя (июль — август) и осеннего репродуктивного периода (сентябрь — октябрь).

Препаративная очистка и разделение стероидов осуществлялись методом тонкослойной хроматографии. Методика количественного определения стероидов в тканях беспозвоночных была подробно описана нами ранее [17].

Количественные данные обрабатывали стандартными методами вариационной статистики [18].



## Результаты исследований

### Динамика глюкокортикоидов в жизненном цикле *Mytilus galloprovincialis*

Максимальные концентрации гидрокортизона в гонадах мидий обнаружены в начале периода полового покоя. Минимальное содержание гормона отмечено в конце осеннего репродуктивного периода. Динамика количественного содержания гидрокортизона в ходе периода полового покоя характеризуется постепенным снижением концентрации гормона. В начале осеннего репродуктивного периода, связанного с активизацией процессов гаметогенеза, отмечено резкое снижение уровня гормона. В дальнейшем, по мере усиления репродуктивной активности, уровень гормона продолжал снижаться, достигая своего минимального значения к концу периода репродукции. В целом концентрация гормона снизилась в 5 раз.

Уровень кортикостерона в гонадах мидий значительно ниже по сравнению с гидрокортизоном. Исключение составляет завершающий этап осеннего репродуктивного периода, когда наблюдалась обратная картина. Общий ход изменения концентрации исследованных гормонов сходен. Отличительная особенность динамики кортикостерона — отсутствие резкого снижения концентрации при переходе к периоду активного гаметогенеза. В результате за исследованный период уровень гормона снизился только в 2 раза (табл. 1.)

81

Таблица 1

**Концентрация (пмоль/г) глюкокортикоидов в гонадах черноморской мидии на разных стадиях жизненного цикла**

Глюкокортикоид	Июль		Август		Сентябрь	Октябрь
	I дек.	IV дек.	I дек.	IV дек.	I дек.	I дек.
Гидрокортизон	8,2 ± 0,8	7,9 ± 0,6	6,5 ± 0,5	6,2 ± 0,8	2,8 ± 0,7	1,6 ± 0,6
Кортикостерон	6,7 ± 0,3	5,1 ± 0,6	4,5 ± 0,8	4,3 ± 0,7	3,6 ± 0,7	6,7 ± 0,9

### Динамика глюкокортикоидов в жизненном цикле *Ostrea edulis*

Общий уровень глюкокортикоидов в тканях устриц на два порядка выше их концентраций у мидий.

Ткани преднерестовых самок существенно не различались по количеству содержащегося в них гидрокортизона. После нереста его количество в гонадах и мантии выросло почти в 3 раза. Уровень гормона в жабрах и мускуле-замыкателе увеличился в 1,5 раза и был представлен сходными величинами.

Содержание кортикостерона у самок выше, чем гидрокортизона, во всех тканях пред- и посленерестовых животных.

Характер изменения количества двух изученных гормонов сходен: на стадии полового покоя содержание кортикостерона существенно увеличивалось во всех тканях. Наиболее высокие концентрации были



зафиксированы в гонадах и мантии самок. Такой же тип распределения кортикоостерона по тканям свойственен и преднерестовым устрицам.

В тканях пред- и посленерестовых самцов абсолютно преобладал кортикоостерон. Связанные с полом различия в содержании двух глюкокортикоидов отсутствовали.

Максимальные концентрации гидрокортизона обнаружены у преднерестовых самцов в мантии. Близкий уровень гормона зарегистрирован в гонадах. Содержание гидрокортизона в других органах ниже почти в 2 раза и представлено близкими величинами. После нереста количество гормона во всех тканях увеличивалось, особенно резко – в гонадах и мантии, где был отмечен максимальный уровень гормона.

После нереста максимальное количество кортикоостерона содержалось в половой железе самцов. В мантии, жабрах и мускуле-замыкателе были зафиксированы сходные и более низкие концентрации гормона. Переход моллюсков к посленерестовой стадии сопровождался заметным ростом уровня кортикоостерона. Вместе с этим менялся характер распределения гормона в тканях моллюсков. Наиболее резко содержание гормона увеличивалось в жабрах, где были зафиксированы максимальные значения. Более низкие и сходные между собой концентрации гормона обнаружены в гонадах и мантии. Минимальный уровень кортикоостерона был зарегистрирован у самцов после нереста в мускуле-замыкателе (табл. 2).

Таблица 2

**Концентрация (пмоль/г) глюкокортикоидов в тканях съедобной устрицы на разных стадиях жизненного цикла**

Ткань	Гидрокортизон		Кортикоостерон	
	стадия		стадия	
	преднерест.	посленерест.	преднерест.	посленерест.
<i>Самки</i>				
Гонада	103,2 ± 28,6	283,2 ± 59,0	447,6 ± 31,9	680,1 ± 21,2
Мантия	136,8 ± 31,3	285,0 ± 39,7	314,0 ± 34,9	607,2 ± 39,1
Жабры	120,8 ± 26,7	179,2 ± 54,7	279,2 ± 56,2	523,8 ± 10
Мускул-замыкатель	114,3 ± 22,6	171,6 ± 10,9	227,6 ± 48,4	450,5 ± 38,4
<i>Самцы</i>				
Гонада	147,1 ± 22,4	259,4 ± 46,4	383,7 ± 27,5	622,6 ± 69,4
Мантия	158,8 ± 36,3	242,8 ± 32,9	319,9 ± 35,5	615,3 ± 32,9
Жабры	109,2 ± 25,9	202,9 ± 33,2	295,6 ± 37,7	752,6 ± 67,3
Мускул-замыкатель	123,7 ± 26,3	161,3 ± 47,4	305,5 ± 26,9	500,8 ± 54,4

**Обсуждение результатов**

Обнаружены два существенных различия содержания глюкокортикоидов у изученных видов. Это более высокий общий уровень гормонов у устриц, и специфика доминирования каждого из них у разных видов. Устрицы, в отличие от мидий, содержались в специальном бас-



сейне, сообщаемся с морем через водоводы. Гидрологические условия в таких бассейнах отличались от естественных. Необходимость адаптации к ним могла вызвать рост уровня глюкокортикоидов, так как именно они определяют развитие общего адаптационного синдрома, повышая резистентность организма к действию различных стрессоров [1]. Увеличение уровня глюкокортикоидов в условиях стресса отмечено и у других видов двустворок [14].

Преобладание в гонадах устриц кортикостерона может быть свидетельством того, что концентрация гормонов служит весьма чувствительным индикатором даже незначительных различий репродуктивных характеристик двух близкородственных и относительно близких по экологии видов. Известно, что они различаются размерами яиц, плодовитостью и некоторыми другими репродуктивными характеристиками [19].

Наряду с этим существует общая закономерность распределения изученных гормонов на разных этапах жизненного цикла самцов и самок двух этих видов. Для всех исследованных тканей характерна общая тенденция к увеличению уровня определяемых гормонов после завершения нереста.

Биологическая и биохимическая характеристика отдельных стадий жизненного цикла наиболее полно изучена у мидий. Летний период полового покоя связан с отсутствием у них процессов гаметогенеза и резким замедлением линейного роста.

Основная биохимическая характеристика периода полового покоя — интенсивное накопление энергетических запасов в форме углеводов. Главной формой аккумуляции энергии в теле мидии и других двустворчатых моллюсков служит гликоген [16]. Среди гормонов, участвующих в регуляции углеводного обмена у позвоночных, центральное место наряду с несколькими другими (СТГ, инсулин, глюкагон) занимают глюкокортикоиды. Их относят к гипергликемическим гормонам, индуцирующим на уровне транскрипции синтез ключевых ферментов глюконеогенеза и увеличивающим активность синтеза гликогена благодаря росту концентрации глюкозо-6-фосфата в процессе глюконеогенеза [1].

Сопоставление сезонной изменчивости активности ключевых ферментов глюконеогенеза (ФДФазы) и гликогенеза (Гсазы) с динамикой гидрокортизона в гонадах мидий показало, что изменение концентрации гормона полностью совпадает с колебаниями уровня Гсазы. Наиболее высокая активность ферментов глюконеогенеза (ФДФазы) определена в весенний и осенний репродуктивные периоды, что обратно характеру динамики исследуемого гормона. Очевидно, процессы синтеза самого гормона и реализация его функции отстоят друг от друга во времени, что вполне закономерно. Об этом же свидетельствует обратная зависимость между содержанием гликогена и интенсивностью его синтеза, обнаруженная у мидий и устриц [16]. По-видимому, гидрокортизон у двустворчатых моллюсков принимает такое же участие в регуляции углеводного обмена, как и у позвоночных.

Наиболее интенсивные процессы синтеза гликогена протекают в гепатопанкреасе и соединительной ткани мантии [16]. С одной сторо-



ны, это подтверждается высокими концентрациями гормона в мантии, особенно у посленерестовых устриц. С другой — позволяет предположить, что активный синтез углеводов идет и в гонаде моллюсков, где обнаружен такой же высокий уровень гормона. Накопление здесь запасов гликогена необходимо, вероятно, для обеспечения процесса гаметогенеза, который начинается осенью.

Осенний репродуктивный период по биологическим признакам характеризуется интенсивным гаметогенезом, линейным ростом и последующим размножением. Преднерестовые устрицы по физиологическому состоянию соответствуют этапу, предшествующему ему. Направленность биохимических процессов у изученных видов тесно связана с репродуктивным циклом: уровень глюкокортикоидов в гонадах снижается по мере завершения гаметогенеза. Можно предположить, что это обусловлено активным использованием их в гонадах, где они обеспечивают синтез гликогена. Снижение содержания гормонов в других органах устриц объясняется, скорее всего, мобилизацией их для этих же целей. Тенденция к снижению уровня гидрокортизона по мере созревания обнаружена и у головоногих моллюсков [4].

У позвоночных животных показано и непосредственное влияние глюкокортикоидных гормонов на ход оогенеза. В опытах с мечеными гормонами в тканях яичника у нескольких видов рыб было доказано образование глюкокортикоидов. У млекопитающих гидрокортизон вызывает увеличение массы яичников за счет увеличения количества фолликулов [20]. Это значит, что глюкокортикоиды вполне могут трансформировать действие гонадотропных гормонов на гаметогенез. Возможно, что в гонадах двустворчатых моллюсков данный гормон тоже принимает непосредственное участие в регуляции процессов гаметогенеза. Об этом говорит само его наличие у изученных видов и закономерное изменение количества гормона, связанное с изменением физиологического состояния гонады.

Наличие у двустворчатых моллюсков нейроэндокринных центров, обеспечивающих нормальный ход гаметогенеза, позволяет предположить, что действие нейросекреторных гормонов на гонаду опосредуется у них, как и у позвоночных, стероидными гормонами. В качестве рабочей гипотезы мы предполагаем наличие у них двухуровневой системы эндокринного контроля созревания гонад.

### Список литературы

1. Баранов В.Г. Физиология эндокринной системы. Л., 1979.
2. Fingerman M., Nagabhushanam R., Sarojini K. Vertebrate-type hormones in crustaceans: localization, identification and functional signification // Zool. Sci. 1993. Vol. 10, №1. P. 13–29.
3. Boer H.H., Montagne-Wajer C., Smith F.G. Funcional morhyology light yellow cell and yellow cell (sodium in flax-stimulating peptide) neuroendocrine systems of the pond snail *Lymnea stagnalis* // Cell and Tissue Res. 1994. Vol. 275, №2. P. 361–368.
4. Кудикина Н.П. Экологические аспекты динамики стероидных гормонов в репродуктивном цикле морских двустворчатых, брюхоногих и головоногих моллюсков // Уч. записки Казанского ун-та. 2007. Т. 9, №3. С. 214–224.



5. Gottfried H., Dorfman R. Steroids of invertebrates. V. The in vitro biosynthesis of steroids by the male phase ovotestis of the slug (*Ariolimax californicus*) // Gen. and Comp. Endocrinol. 1970. Vol. 6 b, №1. P. 120–138.

6. Morishita F., Furukawa Y., Matsushima O. et al. Regulatory actions of neuropeptides and peptide hormones on the reproduction of molluscs // Can. J. Zool. 2010. Vol. 88, №9. P. 825–845.

7. Bucher J., Lubet P. Etude de la active neurosecretoria au cour cycle sexuel annuel de la moule (*Mytillus edulis* L) Mollusquen lamtlibranches // Bull. Soc. Zool. France. 1980. Vol. 105. P. 141–45.

8. Robbins J., Lenoir F., Mathieu M. A pultative neuroendocrine factor stimulates-glykogen cells from the marine mussel *Mytillus edulis* // Gen. and Comp. Endocrinol. 1990. Vol. 79. P.123–129.

9. Tollec J.Y., Lenoir F., Van Wormhout A. Approche experimentale du controle de la croissance chez les bivalves // Oceanis. 1989. Vol. 15. P. 511–517.

10. Перцева М.Н. Молекулярные основы развития гормонокомпетентности. Л., 1987.

11. Кузнецова Л.А., Плеснева С.А. Влияние биогенных аминов и полипептидных гормонов на активность протеинкиназы А и аденилатциклазы в мышцах моллюска *Anodonta cygnea* // Ж. эволюц. биохимии и физиол. 2001. Т. 37, № 5. С. 395–400.

12. Idler D.R., Khalil M.W., Dooks C.J. Steroid desmolase in gonads of marine invertebrate *Placopecten magelanicus* // Gen. Comp. Endocrinol. 1969. Vol. 12, №2. P. 222–230.

13. Longcamp D., Drosdowsky N.A. Biosynthese des steroides cyez les mollusques. Mise d'une 17-β hydrosteroides des hydrogenese les gonades de *Mytillus edulis* L. // 4<sup>th</sup>. Intern. Congr. Endocrinol. 1972. P. 1564–1566.

14. Никитина С.М. Стероидные гормоны у беспозвоночных животных. Л., 1982.

15. Никитина С.М., Кудикина Н.П. Влияние гидрокортизона на содержание стероидных гормонов в гонадах мидии // Пластический обмен у рыб : сб. науч. тр. Калининград, 1985. С. 109–113.

16. Горомосова С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. М., 1984.

17. Никитина С.М., Кудикина Н.П. Гидрокортизон и кортикостерон в органах репродуктивной системы короткопорого кальмара // Сессия NAFO, SCR: DOC, 8/11147. USA. 1987. С. 1018–1021.

18. Плохинский Н.А. Биометрия. М., 1970.

19. Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л., 1989.

20. Колпаков М.Г. Механизмы кортикостероидной регуляции функций организма. Новосибирск, 1978.

#### Об авторе

Наталья Петровна Кудикина – канд. биол. наук, доц., Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Калининград.

E-mail: knatpost@mail.ru

#### About the author

Dr Natalya Kudikina, Ass. Prof., Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad.

E-mail: knatpost@mail.ru