

УДК 594.381.5:591.3:577.175.2

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ДИНАМИКИ
СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ В РЕПРОДУКТИВНОМ ЦИКЛЕ
МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ, БРЮХОНОГИХ
И ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ**

Н.П. Кудикина

Аннотация

Описано количественное распределение стероидных гормонов – половых гормонов (прогестерон и тестостерон) и глюкокортикоидов (гидрокортизон) в органах и тканях некоторых разновидностей двустворчатых моллюсков, гастропод и головоногих в течение репродуктивных циклов. Уровень концентрации половых гормонов в различных группах моллюсков сходен. В предельных концентрациях глюкокортикоиды преобладали в репродуктивной системе и тканях тела головоногих. Высокие и устойчивые концентрации гормонов наблюдаются в сердечной мышце всех цефалопод на всех стадиях репродуктивного цикла. Наибольшие колебания концентрации гормонов отмечены в репродуктивной системе. Полученные результаты подтверждают гипотезу об аналогии систем «гипоталамус – гипофиз – эпителиальные железы» позвоночных и «нейросекреторные органы – нейрогемальные органы – гонады (= эпителиальные железы)» беспозвоночных.

Введение

Гормонам принадлежит важнейшая роль регуляторов и интеграторов метаболизма и самых разных функций в организме – от молекулярного уровня до уровня сложных органнх систем. Эндокринные железы и продуцируемые ими гормоны находятся в тесном взаимодействии с нервной системой, образуя общий интеграционный механизм регуляции. Имеющаяся информация о структуре эндокринной системы [1, 2 и др.] позволяет утверждать о сходстве основных интегративных механизмов у всех многоклеточных животных. По крайней мере, у высокоорганизованных групп беспозвоночных (моллюски, ракообразные, насекомые) выявлены все структурно-функциональные элементы, присущие эндокринной системе позвоночных. Так, у беспозвоночных и позвоночных выделены два основных типа составляющих ее тканей. Первый тип представлен нейросекреторной системой, а другой – специализированными эпителиальными железами, продуцирующими стероидные гормоны [1].

Развитые нейросекреторные системы у беспозвоночных и позвоночных обнаруживают хорошо выраженные черты сходства. У ракообразных нейросекреторные клетки сконцентрированы в так называемом Х-органе, а их аксоны концентрируются в нейрогемальном органе – синусной железе, где депонируют нейросекрет. У насекомых, также обладающих сложной эндокринной системой, имеются нейросекреторные клетки и нейрогемальные органы, где проис-

ходит накопление нейросекрета и осуществляются нейро-васкулярные контакты. Подобная схема нейрогормональной регуляции описана и для брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. В гораздо меньшей степени у беспозвоночных и, в частности, у моллюсков изучена вторая группа гормонов – стероидов. Длительное время считалось, что синтез и утилизация стероидных гормонов, продуцируемых эпителиальными железами, специфичны для позвоночных. Это объяснялось, в первую очередь, отсутствием у большинства беспозвоночных хорошо выраженных эпителиальных желез, сходных с железами позвоночных. Поэтому и отсутствовали попытки выделить и идентифицировать их стероидные гормоны. Между тем гормоны стероидной природы обладают высокой физиологической активностью, регулируя широкий круг процессов в организме позвоночных. В частности, половые стероиды отвечают за нормальное развитие и функционирование половой системы. Общее анаболическое действие половых стероидов призвано обеспечить наличие особей, способных к размножению. Гормоны группы глюкокортикоидов регулируют процессы обмена, участвуют в реализации защитно-приспособительных реакций в организме. Но впервые только в начале 1970-х годов вопрос о наличии стероидогенеза в гонадах и печени отдельных брюхоногих моллюсков и ракообразных был решен положительно.

В настоящее время в органах ряда беспозвоночных, в том числе и моллюсков, обнаружены стероидные гормоны и системы их метаболизма [2–5]. Однако их количественное распределение, характер и специфика этого распределения в различных органах и тканях представителей важнейших таксономических групп моллюсков на разных стадиях репродуктивного цикла до сих пор изучены недостаточно.

В связи с этим цель данной работы – описание основных результатов наших исследований динамики комплекса стероидных гормонов (половых и глюкокортикоидов) в ходе репродуктивного цикла представителей разных систематических групп моллюсков.

1. Материал и методика

Были изучены шесть видов моллюсков: Gastropoda – черноморская рапана *Rapana thomasi* (бухта Ласпи, Черное море, 1982 г.); Bivalvia – черноморская мидия *Mytillus galloprovincialis* и устрица съедобная *Ostrea edulis* (район поселка Большой Утриш, Черное море, 1985–1990 гг.); Cephalopoda – обыкновенный осьминог *Octopus vulgaris* и коренастый кальмар *Todaropsis eblanae* (побережье северо-западной Африки, 1978–1979 гг.), короткоперый ньюфаундлендский кальмар *Illex illecebrosus* (Северо-Западная Атлантика, 1978 г.). Для количественного определения стероидных гормонов у исследованных животных отдельно выделяли все органы репродуктивной системы и сердечную мышцу. Кроме того, дополнительно исследовали количество гормонов в мантии, мускуле-замыкателе (у двустворок), печени и жабрах. Извлеченные органы и ткани гомогенизировали и фиксировали двойным объемом ацетона. Разделение и очистку стероидов проводили по методике, разработанной совместно с кафедрой зоологии Калининградского государственного университета на приборной базе лаборатории физиологии и патологии эндокринной системы Института

физиологии АН СССР им. И.П. Павлова (г. Ленинград) и лаборатории биохимии Института биологии АН БССР (г. Минск) (см. обзор [3]). Количественное определение гормонов проводили методом радиоиммунологического анализа с использованием наборов «KIT», выпускаемых фирмой CEA-IRE-SORIN в Институте физиологии им. И.П. Павлова АН СССР в 1980-е годы. В работе использованы ткани от 5600 экз. моллюсков. Для каждой стадии зрелости исследованных видов моллюсков было изучено не менее 50–60 экз.

2. Результаты

У всех изученных представителей трех классов моллюсков, различающихся двигательной активностью, репродуктивной стратегией, сложностью строения репродуктивного аппарата и т.д., выделены и количественно определены стероидные гормоны двух групп: половые гормоны (тестостерон и прогестерон) и глюкокортикоиды (гидрокортизон). Независимо от систематической принадлежности головоногих моллюсков, в их сердечной мышце на всех стадиях репродуктивного цикла содержатся высокие и достаточно стабильные концентрации гормонов. Наиболее заметные изменения содержания гормонов обнаружены в репродуктивной системе всех изученных видов (табл. 1, 2).

У неполовозрелых и созревающих особей рапаны и головоногих (материал по незрелым двустворкам отсутствовал) наблюдалось максимальное количество гормонов в гонадах и аксессуарных органах. Далее у преднерестовых особей всех изученных видов моллюсков их содержание резко снижалось. В нашем материале посленерестовыми были только мидии и устрицы. У них уровень глюкокортикоидов в этот период существенно возрастает (табл. 1). Основная биохимическая характеристика посленерестового периода (половой покой) – интенсивное накопление энергетических запасов. Главной формой аккумуляции энергии в организме двустворчатых является гликоген. Учитывая роль глюкокортикоидов как основных регуляторов углеводного обмена, ответственных за синтез белковой части молекулы ферментов гликогенеза и глюконеогенеза, обнаруженная тенденция становится понятной. Уровень половых гормонов на стадии полового покоя очень низок: это связано, вероятно, с инертным состоянием половых желез.

Наиболее детальные материалы по разным стадиям репродуктивного цикла были получены для моноциклических головоногих (табл. 2). В ходе созревания (стадии зрелости от II до V-I) у всех представителей этой группы происходит снижение уровня гормонов. В начале стадии зрелости V-II формируются первая порция зрелых яиц и нормальных сперматофор. Далее, в течение зрелого состояния головоногих идет лишь накопление яиц в полости полового целома и овидуктах самок и сперматофор в сперматофорном мешке самцов. На этой зрелой стадии в органах репродуктивной системы обнаруживаются только следы гормонов, а сам механизм созревания половых продуктов уже запущен на преднерестовой стадии. Это естественно для моноциклических видов, которые после нереста сразу погибают. Относительно высокий уровень глюкокортикоидов, обнаруженный в этот период в печени головоногих, может быть следствием остаточной синтетической активности и депонирования, а также наступающим снижением активности ферментов их катаболизма.

Табл. 1

Концентрация стероидных гормонов в органах и тканях двустворчатых моллюсков и брюхоногих моллюсков (пМ/г)

Вид	Стадия зрелости	Ткань	Прогестерон		Тестостерон		Гидрокортизон	
			самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Преднерест.	гонада	2.0±0.4	0.5±0.08	0.3±0.04	0.6±0.04		2.2±0.9
		печень	1.8±0.7		0.4±0.07	0.3±0.07		11.5±2.0
	Посленерест.	гонада						7.2±1.2
		печень						16.8±2.1
<i>Ostrea edulis</i>	Преднерест.	гонада					14.7±2.2	10.3±2.9
		мантия					15.8±3.6	13.6±3.1
		жабры					10.9±2.6	12.1±2.7
	Посленерест.	мускул замыкатель					12.4±2.6	11.4±2.3
		гонада					25.9±8.6	28.3±5.9
		мантия					24.2±3.2	28.5±3.9
<i>Rapana thomasi</i>	Преднерест.	жабры					20.2±3.3	17.9±5.4
		мускул замыкатель					16.1±4.7	17.1±9.0
		гонада	4.9±0.8	6.3±0.9	2.9±1.1	5.1±0.9	1.2±0.8	2.2±1.6
		простата	14.9±2.0		3.8±1.4		0.08±0.06	
		печень					0.14±0.02	0.13±0.04
	почки					0.02±0.03	0.14±0.08	
	сердце					4.9±1.2	7.5±1.7	
	белковая железа		15.1±5.1		6.9±2.5		0.24±0.14	
	капсульная железа		11.6±1.3		2.1±0.6		0.05±0.02	

3. Обсуждение

У полициклических брюхоногих и двустворчатых моллюсков в преднерестовом состоянии и во время вымета половых продуктов уровень гормонов (половых и глюкокортикоидов) остается достаточно высоким не только в репродуктивной системе, но и в соматических тканях. Это необходимо как для обеспечения нормальной жизнедеятельности организма, так и для накопления ресурсов, обеспечивающих следующий цикл оогенеза и сперматогенеза.

Очень резко отличается содержание глюкокортикоидов в печени у активных мигрантов – нектонных кальмаров и остальных – малоподвижных моллю-

Табл. 2

Концентрация стероидных гормонов в органах и тканях головоногих моллюсков (пМ/г)

Ткань, орган	Гидрокортизон		Тестостерон		Прогестерон	
	Стадии зрелости		Стадии зрелости		Стадии зрелости	
	II	VII	II	VII	II	VII
<i>Illex illecebrosus</i> самки						
гонада	1076.0±3.3	0.1±0.02	1.9±0.8	0.1±0.006		
нидамент. железы	2621.0±2.4	0.04±0.001	16.2±1.1	0.4±0.04		
сердце	210.0±2.9	110.6±	21.8±1.4	4.8±0.03		
печень	1050.1±2.6	10714.0±	0.4±0.06	0.3±0.03		
<i>Illex illecebrosus</i> самцы						
гонада	1917.5±2.1	0.9±0.04	7.6±0.7	0.4±0.04		
сп. мешок	2676.2±4.3	0.1±0.01	4.3±0.9	0.1±0.06		
сердце	362.0±3.2	214.9±2.4	13.9±1.4	1.7±0.3		
печень	770.0±2.1	5016.7±4.2	0.3±0.05	0.3±0.04		
<i>Todaropsis eblanae</i> самки						
гонада	5411.5±3.8	101.0±2.8			1.44±0.9	0.13±0.06
нидамент. железы	1389.3±4.1	101.4±1.2			0.79±0.2	0.09±0.04
сердце	7621.4±3.8	2748.7±			5.41±1.2	1.8±0.4
печень	3268.0±4.1	8421±3.8			0.4±0.03	0.4±0.03
<i>Todaropsis eblanae</i> самцы						
гонада	5300.0±3.2	1.8±0.4			5.1±1.4	0.01±0.006
сп. мешок	4807.3±2.8	0.7±0.03			4.1±	0.07±0.02
сердце	1244.4±3.8	341.6±1.4			2.8±1.2	1.8±0.8
печень	3268.0±3.2	7917.4±3.2			0.3±0.01	0.3±0.01
<i>Octopus vulgaris</i> самки						
гонада	1151.8±3.4	0.2±0.04	1.2±0.02	0.1±0.001		
яйцеводн. железы	795.8±2.5	0.1±0.06	6.9±1.8	0.1±0.002		
сердце	2985.3±4.1	0.5±0.06	0.3±0.004	0.3±0.01		
печень						
<i>Octopus vulgaris</i> самцы						
гонада	9000.4±2.4	5076.6±1.9	12.4±1.0	6.2±3.8		
сп. мешок	8795.3±3.2	7042.5±2.1	13.4±2.6	3.5±1.2		
сердце	6921.4±4.3	4014.1±3.8				
печень	4120.1±3.5	521.3±2.9	0.4±0.7	0.4±0.5		

сков, включая осьминога: оно на порядок выше у кальмаров. Установлено, что у головоногих, в отличие от брюхоногих и двустворчатых, основным энергетическим субстратом является белок, используемый ими при крейсерском плавании. Жир и жировые запасы содержатся в печени в значительных количествах и выполняют роль запасного источника энергии, являясь дополнительным энергетическим субстратом. Жир депонируется в течение всего жизненного цикла в печени [6]. Изученные виды кальмаров являются моноциклическими видами, и с переходом к нересту активность питания у них резко снижается. Обеспечение жизнедеятельности в этот период осуществляется за счет расщепления запасенного в печени жира. У позвоночных основными организаторами

липолиза в жировой ткани и печени служат глюкокортикоиды. Так, гидрокортизон усиливает липолиз, стимулируя синтез белков ферментов на уровне транскрипции и трансляции. Этим возможно и объясняется рост концентрации гидрокортизона по мере созревания кальмаров. Изучение особенностей расходования разных энергетических веществ у nektonных кальмаров показало, что в качестве источника энергии при стрессовых ситуациях (бросковое плавание) используется гликоген. Его содержание в печени вдвое больше, чем в других тканях [6]. Учитывая значимость этого глюкокортикоида в регуляции синтеза гликогена, можно объяснить в целом его высокий уровень в этом органе. По отношению к синтезу белка глюкокортикоиды можно считать катаболическими гормонами, вызывающими распад белковых молекул. Это может быть еще одним подтверждением физиологической значимости этих гормонов в печени моллюсков, а также сходства их функций с позвоночными животными [1].

Сопоставление особенностей количественного распределения стероидов на разных стадиях репродуктивного цикла с процессами, происходящими в гонадах, подтверждает активное участие гормонов в их обеспечении. Анализируя динамику содержания стероидов у головоногих моллюсков и учитывая их функциональную значимость у позвоночных животных, высокий уровень половых стероидов на ранних стадиях зрелости можно объяснить присущим им влиянием на ход половой дифференцировки, включающей в себя как морфологические (половой диморфизм) так и физиологические признаки (образование того или иного типа гамет, спонтанная цикличность или ацикличность функций полового аппарата). Наряду с этим общее анаболическое действие половых гормонов обеспечивает активацию белкового синтеза. Активный синтез белка был, например, отмечен в яичниках неполовозрелых особей обыкновенного осьминога.

Активная регуляция метаболизма углеводов глюкокортикоидами и выявленная зависимость их содержания от стадий репродуктивного цикла позволяет предположить участие глюкокортикоидов в регуляции накопления гликогена в фолликулах. У самцов гидрокортизон принимает, по-видимому, участие в синтезе гликогена, накапливающегося в конце сперматогенеза вокруг головки сперматозоида, что обеспечивает в дальнейшем его подвижность. Это было показано на примере наружнераковинного наутилуса *Nautilus pompilius*.

Низкие концентрации половых гормонов, обнаруженные нами у головоногих в конце репродуктивного цикла, когда у самок доля зрелых ооцитов особенно высока, а у самцов идет активное формирование сперматофоров, возможно, объясняются еще и разницей во времени моментов секреции гормонов и реализации их эффектов. У черноморской мидии пики содержания ферментов, отвечающих за синтез гликогена, и самого гликогена расходятся во времени на несколько месяцев. Известно, что синтез ключевых ферментов глюконеогенеза обеспечивают именно глюкокортикоиды, к которым принадлежит гидрокортизон [1].

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о содержании идентичных стероидных соединений у моллюсков и позвоночных животных и показывают их высокую функциональную значимость у этих животных. Так же, как и у позвоночных, влияние нейрогормонов на те или иные процессы в организ-

ме моллюсков, по-видимому, сочетается со специфическим и обще-метаболическим действием стероидных гормонов. Наши результаты подтверждают гипотезу [5] об аналогии систем «гипоталамус – гипофиз – эпителиальные железы» позвоночных и «нейросекреторные органы – нейрогемальные органы – гонады (= эпителиальные железы)» беспозвоночных.

В заключение приношу глубокую благодарность С.М. Никитиной и Н.В. Чибисовой за помощь в сборе и обработке материала, и Ч.М. Нигматуллину – за консультации, обсуждение результатов и поддержку.

Summary

N.P. Kudikina. Ecological aspects of steroid hormones dynamics in reproductive cycles of bivalve, gastropod and cephalopod mollusks.

The quantitative distribution of steroid hormones – sex hormones (progesterone and testosterone) and glucocorticoids (hydrocortisone) in organs and tissues of some species of bivalves, gastropods and cephalopods are described during reproductive cycles. Level of sex hormones concentration in different groups of mollusks are similar. In terms of quantity the glucocorticoids are dominant in cephalopod's reproductive system and somatic tissues. High and stable concentrations of hormones contains in the cardiac muscle of all cephalopods in all stages of reproductive cycle. Most significance changes in hormones concentration is revealed in reproductive system. Obtained result corroborates of hypothesis on analogy of systems "hypothalamus – hypophysis – epithelial glands" of vertebrates and "neurosecretory organs – neurohemal organs – gonads (= epithelial glands)" of invertebrates.

Литература

1. Розен В.Б. Основы эндокринологии. – М.: Высш. шк., 1994. – 336 с.
2. Fingerman M., Nagabhushanam R., Sarojini K. Vertebrate-type hormones in crustaceans: localization, identification and functional signification // Zool. Sci. –1993. – V. 10, No 1. – P. 13–29.
3. Никитина С.М. Стероидные гормоны у беспозвоночных животных. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. – 169 с.
4. Carean S., Drosdowsky M. The in vitro biosynthesis of steroids by the gonad of the *Sepia officinalis* // Gen. and Comp. Endocrinol. – 1977. –V. 33, No 4. – P. 554–565.
5. Henry J., Boucaud-Camou E. In vitro stimulation by progesterone of the main nidamental glands biosyntheses in the mollusc cephalopod *Sepia officinalis* L. // Comp. Biochem. Physiol. – 1994. – V. 108A, No 1. – P. 25–30.
6. Shulman G.E., Chesalin M.V., Abolmasova G.I., Yuneva T.V., Kideys A. Metabolic strategy in pelagic squid of genus *Sthenoteuthis* (Ommastrephidae) as the basis of high abundance and productivity: an overview of the Soviet investigations // Bull. Mar. Sci. – 2002. – V. 71, No 2. – P. 815–836.

Поступила в редакцию
12.07.07

Кудикина Наталья Петровна – кандидат биологических наук, доцент Российского государственного университета им. И. Канта, г. Калининград.

E-mail: knatpost@mail.ru