

УДК 592:591.147

КОМПЛЕКС СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ГИДРОБИОНТОВ

© 2024 г. С. М. Никитина^a, Ю. Ю. Полунина^{a, b, *}

^aБалтийский Федеральный университет им. И. Канта, Калининград, Россия

^bИнститут океанологии им. П.П. Шишова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: jul_polunina@mail.ru

Поступила в редакцию 21.01.2023 г.

После доработки 27.02.2024 г.

Принята к публикации 01.03.2024 г.

Экспериментально выявлено наличие комплекса биологически активных стероидных соединений (БАСС) — гидрокортизона, кортикостерона, прогестерона, тестостерона и эстрогенов (гормонов позвоночных) у беспозвоночных гидробионтов разного филогенетического уровня. Зафиксированы особенности количественного содержания БАСС в разных органах и тканях гидробионтов и их изменения на разных стадиях развития. Уровень БАСС в организмах или их органах во многом обусловлен собственным стероидогенезом, но в то же время организмы могут накапливать экзогенные стероидные соединения. Показана адаптивная роль БАСС у некоторых беспозвоночных в изменяющихся условиях водной среды. Сходство концентрации стероидных соединений в разных группах бионтов свидетельствует о некой “физиологической константе” этого комплекса соединений у всех организмов.

Ключевые слова: стероидные соединения, беспозвоночные гидробионты, водные экосистемы

DOI: 10.31857/S0320965224040138, **EDN:** YIYLIO

ВВЕДЕНИЕ

В водных экосистемах обитает множество беспозвоночных гидробионтов разного таксономического уровня, у которых наличие гормональных соединений и их роль в процессе жизнедеятельности изучены недостаточно. Живые организмы любого таксономического положения представляют собой уникальные комплексы универсальных функциональных блоков органических соединений, организованные определенным образом (Орбели, 1961; Уотсон, 1978; Эволюционная..., 1983; Уголев, 1987; Кунин, 2014). К таким блокам относятся: система циклических нуклеотидов, развитая уже у архей, прокариот и эукариот; окситино-вазопрессиновая сигнальная система (ОВСС) и регуляторная система биологически активных стероидных соединений (БАСС). Сигнальная система, функционально связанная со всем животным миром, появилась у животных >700 млн лет назад — еще до разделения Metazoa на первично- и вторичноротых (Giulia et al., 2017), что подтверждается результатами выполненных нами ранее работ по изучению реакции беспоз-

воночных животных разных филогенетических уровней (от инфузорий до ракообразных) на экзогенные гипоталамо-гипофизарные гормоны, в том числе окситоцин и вазопрессин (Никитина, 2019). О вероятности существования БАСС свидетельствует идентичность систем их синтеза и метаболизма у позвоночных, беспозвоночных и прокариот, при этом у последних в присутствии в среде стероидов, предшественников БАСС, синтезируются гидрокортизон, кортикостерон, прогестерон, тестостерон и эстрогены — гормоны, присущие позвоночным (Dorfman, Ungar, 1965). Высказано предположение о способности генетического аппарата любых клеток к биосинтезу и метаболизму стероидных соединений и присутствию стероидов во всех истинно клеточных организмах (Уголев, 1987; Lafont, Mathieu, 2007; Романенко, 2013).

У позвоночных животных головной мозг, как и надпочечники, половые железы и плацента является стероидогенной тканью. В отличие от классических стероидогенных тканей, синтез стероидов в нервной системе (нейростероидов) требует скоординированной экспрессии и регуляции генов, кодирующих стероидогенные ферменты в различных типах клеток (нейронах и глии), и их синтез может регулироваться в процессе развития

Сокращения: БАСС — биологически активные стероидные соединения, ИП — исходный гормональный препарат, ОИМ — относительное изменение индекса массы органов.

и быть связан с их функциями в развивающемся мозге (Mellon, Griffin, 2002). Человеческая кожа не только метаболизирует циркулирующие гормоны, но также способна производить *de novo* стероиды (Thiboutot et al., 2003). Эндокринная диффузная система представлена рассеянными по всему организму эндокринными клетками, продуцирующими гормоны, и почти в любой ткани многоклеточных организмов (и у беспозвоночных) имеются такие клетки (Никитина, 1982; Уголев, 1987; Hartenstein, 2006; Романенко, 2013).

Анализ литературных данных показал, что работы по изучению БАСС беспозвоночных животных проводили в основном по трем направлениям: 1) изучение реакции отдельных беспозвоночных животных на введение им стероидных гормонов и гонадотропинов млекопитающих (Cenovic, 1954; Mori, 1968; Takeda, 1979; Kulkarni et al., 1981; Хотимченко др., 1983; Никитина, 2019); 2) изоляция стероидов из тканей беспозвоночных и последующее биотестирование экстрактов на млекопитающих (Teshima et al., 1977; Giulia et al., 2017; Taylor et al., 2020); 3) изучение путей биосинтеза стероидов в отдельных тканях некоторых беспозвоночных животных (O Hara et al., 1978; Scott, 2018; Fodor et al., 2020; Fodor et al., 2022). По данным этих работ, среди 61 вида изученных иглокожих, моллюсков и ракообразных у некоторых видов выявлена реакция к экзогенным половым гормонам позвоночных; у некоторых видов — присутствие в теле или тканях половых стероидов, подобных таковым позвоночных, или изменение стероидогенеза. Высказаны предположения об экзогенном происхождении у беспозвоночных половых стероидов и сомнение в возможности эндогенного синтеза стероидов в организме беспозвоночных, основанное на отсутствии у них гомологов ферментных систем стероидогенеза позвоночных (Scott et al., 2018; Fodor et al., 2020; Fodor, Piger, 2022). До наших исследований у водных беспозвоночных животных были выявлены только половые стероиды отдельных видов моллюсков, ракообразных и иглокожих. Особенностью исследования стало изучение, наряду с половыми гормонами, впервые глюкокортикоидов и количественного содержания БАСС в теле или отдельных органах гидробионтов.

Цель данной работы — выявить наличие и содержание гормонов комплекса БАСС, присущих позвоночным, у беспозвоночных гидробионтов разного филогенетического уровня и реакции отдельных беспозвоночных на экзогенные БАСС.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведены экспериментальные работы с 46 видами беспозвоночных гидробионтов из 11 типов Protozoa: *Paramecium caudatum* Ehrenberg, 1838; Porifera: *Polymastia mamillaris* (Müller, 1806),

Spongilla lacustris (L., 1758), *Ephydatia muelleri* (Lieberkühn, 1856); Cnidaria, Hydrozoa: *Hydra oligactis* Pallas, 1766; Scyphozoa: *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), Anthozoa: *Actinia equine* (L., 1758); Ctenophora: *Bolinopsis* sp. L. Agassiz, 1860; Plathelminthes, Trematoda: *Fasciola hepatica* L., 1761; Turbellaria: *Dugesia lugubris* (Schmidt, 1861), *Dendrocoelum lacteum* (Müller, 1774); Bryozoa: *Plumatella fungosa* (Pallas, 1768); Annelida, Polychaeta: *Arenicola marina* (L., 1758), *Nephtys minuta* (Théel, 1879), *Nereis virens* Sars, 1835; Hirudinea: *Haemopsis sanguisuga* (L., 1758); Chaetognatha: *Parasagitta elegans* (Verrill, 1873); Arthropoda, Xiphosura: *Limulus polyphemus* (L., 1758); Crustacea: *Balanus balanus* (L., 1758), *Semibalanus balanoides* (L., 1767), *Daphnia magna* Straus, 1820, *Neomysis integer* (Leach, 1814), *Euphausia superba* Dana, 1850, *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars, 1857), *Idotea balthica* (Pallas, 1772), *Asellus aquaticus* (L., 1758), *Gammarus duebeni* Lilljeborg, 1852, *Crangon crangon* (L., 1758), *Cancer borealis* Stimpson, 1859, *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896, *Calappa pelii* Herklots, 1851, *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823), *Astacus astacus* (L., 1758), *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852); Mollusca, Gastropoda: *Testudinalia testudinalis* (O. F. Müller, 1776), *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), *Viviparus viviparus* (L., 1758), *Lymnaea stagnalis* (L., 1758), *Arion ater* (L., 1758), *Littorina littorea* (L., 1758), Bivalvia: *Unio pictorum* (L., 1758), *Anodonta cygnea* (L., 1758), *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Mytilus edulis* L., 1758, *M. galloprovincialis* Lamarck, 1819, *Mya arenaria* L., 1758, *Patinopecten yessoensis* (Jay, 1857); Cephalopoda: *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798), *Ommastrephes bartramii* (Lesueur, 1821), *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855), *Todaropsis eblanae* (Ball, 1841), *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, *Loligo vulgaris* Lamarck, 1798, *L. pealeii* Lesueur, 1821, *Illex illecebrosus* (Lesueur, 1821); Echinodermata: *Asterias rubens* L., 1758; Brachiopoda: *Rhynchonella* sp. Fischer de Waldheim, 1809. Систематика приведена в соответствии с таксономическими базами WoRMS¹ и ITIS².

При биологическом анализе всех изученных животных учитывали размер (возраст), массу тела, пол, стадию полового созревания, гонадный индекс (доля массы гонады от массы тела, %) и плодовитость самок.

Количественное содержание БАСС у беспозвоночных. Определяли содержание и распределение стероидных гормонов в теле и /или органах разных видов беспозвоночных гидробионтов. Гормоны комплекса БАСС — прогестерон, тестостерон, эстрогены, гидрокортизон, кортикостерон — у беспозвоночных идентифицировали параллельно тремя методами: биотестирование экстрактов беспозвоночных на модельных позвоночных; тонкослойная хроматография со стандартами

¹ World Register of Marine Species: <https://www.marinespecies.org/>

² Integrated Taxonomic Information System: <https://itis.gov/>

гормонов позвоночных; флюориметрическими и радиоиммунологическими методами со стандартными тест-системами (Никитина и др., 1977а, 1977б, 1982). В настоящем сообщении приведены данные по двум последним методам. По данным хроматографической подвижности в разных системах гормоны и их производные, выделенные из тела или органов животных, соответствовали применяемым стандартам. Полученные после хроматографии стероиды из тканей беспозвоночных были способны конкурировать со стандартами гормонов в радиоиммунологических тестовых системах. Все это дало основание перейти к количественному определению прогестерона, тестостерона и эстрогенов более чувствительным радиоиммунологическим методом с применением kit-наборов “Sea-ire-Sorin” (Франция).

Одна навеска для определения содержания гормонов в теле и/или органах содержала не менее пяти особей одного пола и возраста/или органов из них. Измерения проводили в трех и более навесках, что позволило получить средние значения и диапазоны концентраций стероидных соединений.

Влияние экзогенных БАСС на разные виды беспозвоночных гидробионтов. Для проведения хронических экспериментов подбирали концентрации препаратов, обеспечивающие достоверные изменения жизнедеятельности гидробионтов при смертности организмов <50% (табл. 1).

Диапазон концентраций гормонов у человека приведен согласно данным Медцентра “Вымпел”³, с учетом того, что содержание гормона в 1 мл ИП соответствует его содержанию в 5 л крови или в 50–60 кг массы среднестатистического человека. Нами проведен пересчет концентраций стероидов у человека на единицу массы тела (пмоль/г или нмоль/г) с учетом, что действие 1 мл ИП рассчитано на 5 л крови или на 50–60 кг массы среднестатистического человека (табл. 2). В хронических экспериментах на беспозвоночных гидробионтах использовали концентрации в 1 л экспериментальной среды – 0.2 мл ИП, а для инъекций животных – 0.0001 мл ИП на 1 г тела (табл. 1).

Стероидные соединения использовали в экспериментах с гидробионтами, которым можно было дать эти гормоны с кормом (планарии, дафнии) или инъектировать определенную в предварительных опытах дозу гормонов (аннелиды, моллюски, ракообразные), при этом контрольные животные получали холостой укол.

У исследованных гидробионтов оценивали поведенческие реакции; выявляли изменения физиологического состояния; определяли гонадные индексы

и индексы других органов; рассчитывали ОИМ – отношение массы органа в опыте к массе этого же органа в контроле, принимаемой за единицу.

Большой ложноконской пиявке *Haemoris sanguisuga* в эксперименте внутримышечно вводили прогестерон (0.1 мл 1%-ного раствора/г) и гидрокортизон (2 мкг/г). Учитывали ОИМ по сравнению с его величиной в контроле. За единицу (1) принимали массу органа контрольных животных в день каждого снятия опыта. Индекс массы органов рассчитывали по отношению массы органов к массе тела (%). Погрешность измерений в эксперименте была 0.5 (доверительный интервал). Эксперимент длился 5 сут.

В эксперименте с беломорской мидией *Mytilus edulis* выявляли влияние экзогенных гидрокортизона, фолликулина и гифотоцина на активность фильтрации моллюсков и содержание прогестерона в их органах и теле. Мидиям, акклимизированным к 10°C и солёности среды 24‰, гормоны вводили в следующих концентрациях: гидрокортизон – 0.1 ед./г тела, фолликулин – 100 ед./г тела, тестостерон – 0.1 мл 1%-ного раствора/особь, прогестерон – 0.1 мл 1%-ного раствора/особь, гидрокортизон – 2 мкг/г тела и помещали в аквариумы с искусственной морской водой различной солёности (8–58‰). Активность фильтрации учитывали по четырехбалльной шкале: 0 – створки раковины плотно сомкнуты; 1 – виден край мантии; 2 – виден край ноги; 3 – нога видна полностью. Продолжительность опыта – 48 ч. Концентрацию прогестерона, играющего важную роль в стероидогенезе, измеряли в конце эксперимента (48 ч) в теле и органах мидий под воздействием вышеуказанных экзогенных гормонов в разных условиях солёности. Опыт проводили при температуре 10°C и круглосуточной освещенности.

В эксперименте с мидиями *Mytilus galloprovincialis*, взятых из природной популяции в Черном море, изучали действие гидрокортизона и тестостерона на функциональную активность нейросекреторных элементов цереброплеврального ганглия, гаметогенез и содержание стероидного комплекса. При полном биологическом анализе моллюсков фиксировали ганглии и фраг-

Таблица 1. Содержание гормонов в экспериментальных средах и в теле экспериментального животного

Гормон	1 мл ИП	0.2 мл ИП/л среды	0.0001 мл ИП/г тела
Эстрадиол, пмоль	1406	281.2	0.141
Прогестерон, пмоль	47	9.4	0.005
Тестостерон, пмоль	53	10.6	0.005
Гидрокортизон, нмоль	2445	489.0	0.245
Гифотоцин, ед.	5	1	0.0001
Фолликулин, ед.	10 000	2000	1

Примечание. ИП – исходный гормональный препарат.

³ Вымпел Медцентр. Анализ крови на гормоны: норма и расшифровка результатов показателей. Электронный ресурс. <https://www.vympel-medcenter.ru/about/articles/analiz-krovi-na-gormony-norma-irasshifrovka-rezultatov-pokazateley/>. Дата обращения 10.10.2023.

Таблица 2. Концентрации стероидных гормонов в теле беспозвоночных гидробионтов

Таксон	Гидрокортизон	Кортикостерон	Прогестерон	Тестостерон	Эстрогены
	нмоль/г		пмоль/г		
Porifera					
<i>Polymastia mamillaris</i>	0.5–0.7	0.7–0.9	—	—	0.1–0.3
Cnidaria					
<i>Aurelia aurita</i>	0.001–2	—	—	—	—
<i>Actinia equine</i>	8.9–12.0	—	—	—	0.2–13.9
<i>Lucernaria</i> sp.	—	—	—	—	0.05–0.06
Ctenophora					
<i>Bolinopsis</i> sp.	67.5–68.1	—	—	—	0.05–0.06
Annelida					
<i>Arenicola marina</i>	1.5–1.9	1.5–1.7	—	0.1–0.3	1.8–1.9
<i>Nephtys minuta</i>	1.1–1.3	1.5–1.6	—	2.2–2.5	1.9–2.1
<i>Nereis virens</i>	3.3–3.6	—	—	—	—
<i>Haemopsis sanguisuga</i>	1.3–1.5	1.6–1.9	—	1.6–1.8	2.4–2.7
Mollusca					
<i>Mytilus edulis</i>	0.6–0.8	—	5.1–5.8	4.0–6.0	0.07–0.1
<i>M. galloprovincialis</i>	0.9–1.2	—	—	—	—
<i>Mya arenaria</i>	6.0–6.4	—	—	—	—
<i>Anadonta cygnea</i>	2.0–2.4	—	—	—	—
<i>Unio pictorum</i>	0.7–0.9	—	—	—	—
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.1–1.8	0.6–1.1	—	0.4–4.5	0.08–0.7
<i>Testudinalia testudinalis</i>	7.5–7.7	6.4–6.6	—	—	0.7–0.9
<i>Littorina littorea</i>	0.6–0.8	0.8–0.9	—	—	0.1–0.1
Cephalopoda					
<i>Octopus vulgaris</i>	0.2–0.61	9.4–0.7	—	—	—
<i>Loligo vulgaris</i>	0.5–1.1	0.6–1.2	—	—	—
Crustacea					
<i>Daphnia magna</i>	1.0–1.5	1.0–1.5	—	—	—
<i>Balanus balanus</i>	0.01–0.02	0.02–0.03	—	0.1–0.2	—
<i>Semibalanus balanoides</i>	3.8–3.9	3.9–4.2	—	2.8–2.9	—
<i>Neomysis integer</i>	1.4–1.6	2.0–2.1	0.7–0.9	0.8–0.9	0.1–0.1
<i>Euphasia superba</i>	5.4–5.8	5.0–5.2	0.5–20.7	0.2–2.8	1.3–2.9
<i>Meganycitiphanes norvegica</i>	0.3–2.5	0.4–0.9	—	—	—
<i>Aselus aquaticus</i>	0.3–1.5	0.4–0.8	—	—	—
<i>Idotea baltica</i>	—	—	12.5–79.6	68.0–69.8	0.20–0.20
<i>Gammarus duebeni</i>	4.2–4.3	1.6–1.7	—	—	3.9–4.2
<i>Crangon crangon</i>	1.3–1.4	2.2–2.3	0.6–0.8	0.7–0.8	0.1–0.1
Bryozoa					
<i>Plumatella fungosa</i>	0.3–0.4	0.1–0.1	—	2.0–2.3	—
Brachiopoda					
<i>Rhynchonella</i> sp.	—	14.2–14.4	2.0–2.4	0.7–0.9	0.1–0.1
Chaetognatha					
<i>Parasagitta elegans</i>	2.2–2.5	0.8–0.9	—	110.5–113.1	—
Диапазон для всех видов	0.01–7.7 (0.001–68.1)*	0.02–14.4	0.5–79.6	0.1–113.1	0.05–13.9

Примечание. * — желелые организмы; “—” — данные отсутствуют.

менты мантийных гонад для гистологического исследования (24 выборки по 10 экз. моллюсков). Гонады окрашивали железным гематоксилином по Генденгайну, для нейросекреторных клеток (НСК) применяли специфичную окраску на нейросекрет по Гомори–Габу. Также фиксировали

пробы для последующего определения отдельных стероидных гормонов. В срезах мантийных гонад *M. galloprovincialis* учитывали стадии развития гамет (оогонии, ооциты малого и большого роста). Развитие нейросекреторных клеток оценивали по следующей градации: стадия относительного

покоя (клетки не заполнены гранулами); синтез с преобладанием депонирования (в клетках идет синтез нейросекрета и накопления его гранул); синтез со сбалансированным выведением (в клетках идет синтез нейросекрета и накопления его гранул и одновременное выведение гранул нейросекрета из клетки через нейропиль $\sim 50 : 50\%$).

Всего обработано ~ 1500 проб, полученных при биологическом анализе 46 видов, относящихся к 11 типам беспозвоночных животных, имеющих тканевый уровень организации.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Количественное содержание БАСС у беспозвоночных. Результаты количественного определения стероидных гормонов в теле и/или в отдельных органах беспозвоночных животных на грамм сырой массы представлены в табл. 2, 3. В теле разных видов беспозвоночных гидробионтов кон-

центрации стероидов варьировали незначительно и были сопоставимы (табл. 2), за исключением желетелого планктона, у которого диапазон концентраций гидрокортизона многократно шире, чем у остальных гидробионтов. Это может быть обусловлено отсутствием у этой группы животных распределительной системы, а также высокой долей содержания воды в теле. Концентрации глюкокортикоидов (нмоль/г) в теле беспозвоночных животных с распределительным (кровеносным) аппаратом колебались незначительно (табл. 2).

Вариабельность концентраций стероидных соединений в разных органах беспозвоночных высока (табл. 3). Особенно широк диапазон содержания гормонов у животных без выраженной специализации тканей и органов (например, желетелые организмы), со сложным жизненным циклом (когда много стадий в онтогенезе), а также при половом созревании. Выделены виды или группы, которые имеют существенное увеличение

Таблица 3. Концентрации стероидных гормонов в органах у беспозвоночных животных

Виды	Гидрокортизон	Кортикостерон	Прогестерон	Тестостерон	Эстрогены
	нмоль/г сырой массы		пмоль/г сырой массы		
<i>Aurelia aurita</i>	1.5–6.9	8.4–8.5	—	28.0–28.5	0.1–4.4
<i>Actinia</i> sp.	5.0–108.0	—	0.2–0.2	—	0.05–2.3
<i>Arenicola marina</i>	0.5–7.9	—	—	—	0.05–4.6
<i>Nephtys minuta</i>	—	—	0.1–37.4	—	—
<i>Nereis virens</i>	—	—	0.1–37.4	—	0.5–1.3
<i>Mytilus edulis</i>	2.0–16.8	1.8–4.1	0.4–23.0	0.3–13.7	0.1–0.8
<i>M. galloprovincialis</i>	0.9–34.5	—	6.0–17.2	—	0.01–14.6
<i>Mya arenaria</i>	1.4–210.0	0.7–180.0	—	—	—
<i>Patinopecten yessoensis</i>	0.1–23.4	0.2–0.2	—	—	—
<i>Anadonta cygnea</i>	0.1–154.5	0.1–161.5	28–1729	0.1–9.6	0.1–12.0
<i>Unio pictorum</i>	0.03–363.4	18.4–63.5	0.3–0.3	0.2–6.2	0.1–11.0
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.04–1.8	0.01–2.2	—	0.9–15.2	0.03–0.3
<i>Littorina littorea</i>	4.5–371.0	—	—	—	0.2–5.1
<i>Lymnaea stagnalis</i>	0.1–30.0	—	66.0–67.0	140.9–141.3	—
<i>Loligo pealeii</i>	0.1–55.0	—	—	—	—
<i>Stenothoeutis pteropus</i>	0.2–5.2	—	0.02–18.0	0.2–5.8	0.5–187.3
<i>Todaropsis eblanae</i>	1.0–345.8	1.9–59.2	—	—	—
<i>Octopus vulgaris</i>	2.0–22.2	1.9–21.9	0.65–352.8	0.2–19.4	3.0–13237
<i>Loligo vulgaris</i>	5.0–59.0	5.0–65.0	—	3.1–2170.0	18.7–2234.4
<i>Illex illecebrosus</i>	0.05–2.12	—	13.8–573.2	0.2–21.4	—
<i>Limulus polyphemus</i>	0.2–11.1	0.3–2.6	69–714	245–2816	0.6–15.8
<i>Cancer borealis</i>	0.1–1.0	—	—	—	—
<i>Callinectes sapidus</i>	0.6–2.5	—	182.0	0.1–27.6	10.2–17.9
<i>Calappa pelii</i>	4.1–56.4	—	—	—	—
<i>Astacus astacus</i>	9.7–116.1	11.7–116.1	0.4–171.3	0.58–47.0	0.06–5.6
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	0.9–29.8	0.9–31.0	3.2–162.2	1.4–35.9	0.1–6.0
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	2.3–298.6	7.8–1243.5	—	7.5–356.4	0.6–7.4
<i>Asterias rubens</i>	1.4–106.6	2.2–79.6	48.7	0.3–240.0	0.004–2.6
Органы видов	0.04–371	0.01–180 (7.8–1243)*	0.1–1729	0.1–2816	0.004–17.9 (0.3–13237)**

Примечание. * — *Pacifastacus leniusculus*; ** — Cephalopoda; “—” — данные отсутствуют.

стероидов относительно остальных беспозвоночных. Максимальное содержание кортикостерона в отдельных органах сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* почти в семь раз выше максимальных показателей всех остальных гидробионтов, а в группе головоногих моллюсков максимальные показатели эстрогенов многократно превышают таковые у остальных беспозвоночных (табл. 3, рис. 1, 2).

Выявлены особенности содержания стероидов в разных органах и тканях беспозвоночных. Обнаружена закономерность распределения стерои-

дов у моллюсков и членистоногих: максимальные концентрации стероидных гормонов определены в сердечной мышце (гидрокортизона 7–363 нмоль/г; половых стероидов 26–168 пмоль/г), минимальные – в мышцах (гидрокортизона 1–15 нмоль/г; половых стероидов 0.1–1.3 пмоль/г) (рис. 1, 2).

У речных раков зарегистрированы вариации половых стероидов в одних и тех же органах в зависимости от стадии линочного цикла. Распределение тестостерона и эстрогенов в ходе линочного цикла речных раков в органах показало высокое содержание половых стероидов в сердце. У вида-вселенца *Pacifastacus leniusculus* концентрация тестостерона была значительно выше, чем у аборигенного широкопалого рака во всех органах, но максимальные величины также были отмечены в сердце (рис. 2). Концентрации эстрогенов у этих двух видов были сопоставимы, у вида-вселенца сходные показатели зарегистрированы для всех органов, у аборигенного вида максимум отмечен в сердце (рис. 2).

Реакции отдельных видов беспозвоночных гидробионтов на экзогенные БАСС. Эксперимент на мидии *Mytilus galloprovincialis* показал, что на гистологических срезах ганглии интактных животных характеризовались нейросекреторными клетками на стадиях “синтез с преобладанием депонирования” и “синтез со сбалансированным выведением”, при этом картины выведения нейросекрета были нечеткие и редкие (табл. 4). Через 1 ч после инъекции гидрокортизона подавляющее большинство нейросекреторных клеток находилось на стадии “относительного покоя” и имело незначительные количества нейросекрета или не имело его вовсе. Через 3 ч после инъекции клетки с окрашенным нейросекретом были единичны, их большая часть находилась на стадии “относительного покоя”. Отчетливые картины выведения нейросекрета наблюдали в нейропиле, нейросекреторные гранулы заполняли аксоны. Аналогичную картину наблюдали и через 6 ч эксперимента (табл. 4). В целом, введение гидрокортизона вызывало реакцию быстрого и интенсивного выведения нейросекрета из нейросекреторных клеток мидий.

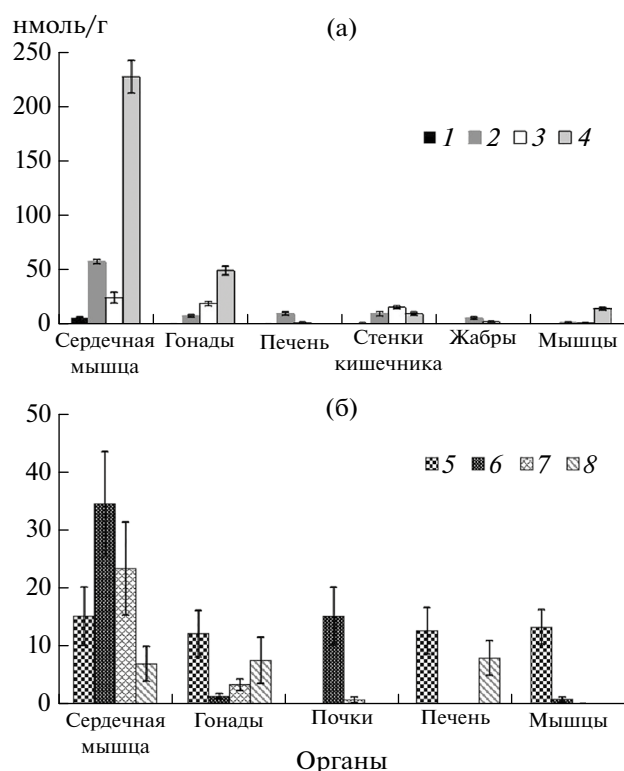


Рис. 1. Концентрация гидрокортизона (нмоль/г сырой массы) в разных органах отдельных видов ракообразных (а). 1 – *Limulus polyphemus*, 2 – *Calappa peali*, 3 – *Pontastacus leptodactylus*, 4 – *Pacifastacus leniusculus* и моллюсков (б): 5 – *Mya arenaria*, 6 – *Mytilus galloprovincialis*, 7 – *Patinopecten yessoensis*, 8 – *Anodonta cygnea*.

Таблица 4. Показатели развития нейросекреторных клеток у *Mytilus galloprovincialis* после воздействия гидрокортизона

Условия опыта	Время опыта, ч		
	1	3	6
Контроль	Синтез с преобладанием депонирования – 60.7%	Синтез со сбалансированным выведением – 34.3%	–
Гидрокортизон	Стадия относительного покоя – 95%; заполнение гранулами нейросекрета – 5%; картины выведения нейросекрета нечеткие	Стадия относительного покоя – 90%; клетки с окрашенным НС единичны; отчетливые картины выведения НС из нейропиля	Отчетливые картины выведения НС из нейропиля; клетки заполнены гранулами НС

Примечание. НС – нейросекрет, “–” – данные отсутствуют.

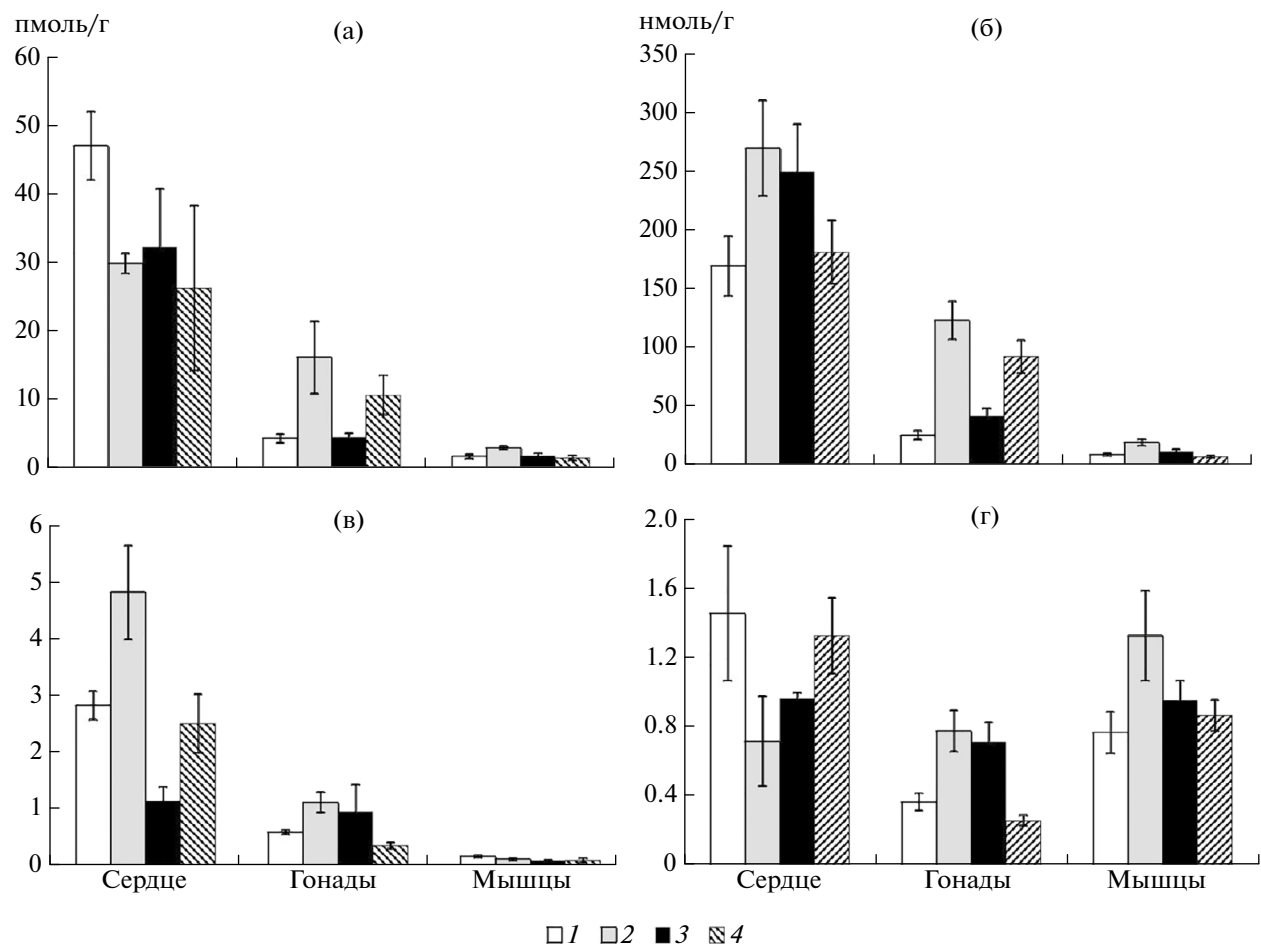


Рис. 2. Концентрации тестостерона (а, б) и эстрогенов (в, г) в органах и тканях самцов раков *Astacus astacus* (а, в) и *Pacifastacus leniusculus* (б, г) на разных стадиях линичного цикла. 1 – ранняя предлиночная D1-3; 2 – поздняя предлиночная D4; 3 – ранняя послелинчная А; 4 – поздняя послелинчная В.

Таблица 5. Воздействие экзогенного гидрокортизона на стадии развития гамет *Mytilus galloprovincialis*

Условия опыта	Время опыта, ч	
	1	6
Контроль	В ацинусах половых желез преобладают клетки на ранних стадиях развития: оогонии (40%) и ооциты малого роста (26%)	—
Гидрокортизон	Доли оогоний – 53%, ооцитов малого роста – 9%, большого роста – 8%; возрастает доля зрелых яйцеклеток (5%); визуально отмечен нерест	Доля оогоний значительно снижается – 21%, доля ооцитов малого роста – 18%, большого роста – 24%

Под воздействием экзогенного гормона происходило перераспределение стадий развития гамет у мидий (табл. 5). Введение гидрокортизона вызвало изменение соотношений между клетками разных стадий: снижалась доля клеток ранних стадий развития и возрастала доля более зрелых клеток, т. е. происходило быстрое в 1-го ч воздействия выведение нейросекрета из нейросекреторных клеток, а также дозревание и частичный вымет гамет.

Отмечено изменение концентрации тестостерона в теле мидий после инъекций гидрокортизона в течение 72 ч эксперимента. В теле интактных мидий концентрация тестостерона находилась в пределах 0.9–1.7 пмоль/г тела у самцов и 1.0–1.1 пмоль/г тела у самок. В первые часы после инъекции гидрокортизона концентрация тестостерона в гонаде самок резко уменьшилась до 0.2–0.7 нмоль/г и до окончания опыта она осталась значительно ниже контроля (0.9–2.4 нмоль/г).

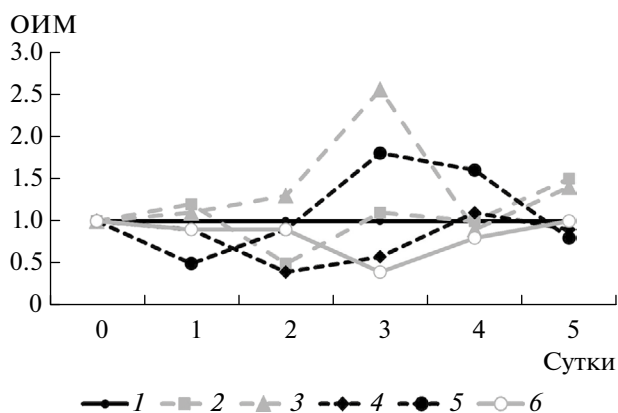


Рис. 3. Относительное изменение массы семенных мешков, семяизвергательных каналов и кожно-мышечного мешка большой ложноконской пиявки при введении гидрокортизона и прогестерона. 1 — контроль, 2 — семенной мешок, введение прогестерона, 3 — семенной мешок, введение гидрокортизона, 4 — семяизвергательные каналы, введение прогестерона, 5 — семяизвергательные каналы, введение гидрокортизона, 6 — кожно-мышечный мешок, введение гидрокортизона.

В целом, гидрокортизон вызывал изменение активности нейросекреторных клеток и перераспределение половых стероидов в гонадах, в которых происходило перераспределение ооцитов по стадиям развития.

В экспериментах на ложноконской пиявке *Haemoris sanguisuga* выявлено, что отдельные органы по-разному реагируют на экзогенные стероидные гормоны, и эта реакция изменяется во времени. Сопоставление данных по ОИМ в разные сроки опыта позволило выделить органы пиявки, в большей степени реагирующие на экзогенный гидрокортизон, по сравнению с реакцией на прогестерон. Диапазон ОИМ был шире в семенных мешках, чем в семяизвергательном канале. Только гидрокортизон на 3 сут эксперимента достоверно увеличивал ОИМ семенных мешков и семяизвергательных каналов и вызывал выброс половых продуктов, который не происходил в контроле (рис. 3). Показатели ОИМ после выброса половых продуктов возвращались к контрольным значениям. Гидрокортизон достоверно уменьшал ОИМ кожно-мышечного мешка ложноконской пиявки. Отмечен выброс половых продуктов из семяизвергательных каналов и семенных мешков после воздействия экзогенного прогестерона. Прогестерон достоверно увеличивал ОИМ семенных мешков к концу эксперимента и снижал в первые часы ОИМ семяизвергательных каналов (рис. 3).

Влияние экзогенных стероидов на процессы эндогенного синтеза и адаптации. Зафиксировано влияние экзогенного гидрокортизона на активность фильтрации мидий *Mytilus edulis* в условиях разной солености. Гормон резко увеличивал

активность фильтрации через 3 ч опыта при низких соленостях 12 и 16‰, а также при высокой солености 42‰ (табл. 6). Фолликулин увеличивал фильтрацию мидий через 3 ч при низкой солености 8‰, при других соленостях воды не оказывал существенного влияния на этот показатель (табл. 6). Гифототин разнонаправленно воздействовал на фильтрацию мидий в течение времени и при разных соленостях: через 3 ч после начала эксперимента он подавлял фильтрацию (относительно контроля) при низких соленостях (8 и 16‰), а спустя 36 ч в условиях повышенной солености (50 и 58‰) резко повышал их фильтрационную способность (табл. 6). Во всех экспериментальных группах после 12 ч опыта фильтрация продолжалась на уровне контроля.

При солености 24‰, в которой беломорские мидии живут в природной среде, все экзогенные гормоны, особенно гидрокортизон, вызывали рост концентрации прогестерона в теле мидий относительно контрольных величин. При солености 36‰ гидрокортизон не повлиял на содержание прогестерона в теле мидий, а два других гормона (фолликулин и гифототин) достоверно снижали его концентрацию. В условиях различной солености и различных гормонов показано, что при низкой солености 8‰ и 16‰ только гифототин вызывал повышение концентрации прогестерона в теле мидий, остальные гормоны не влияли на его концентрацию. При солености 50‰ только гифототин достоверно увеличивал концентрацию прогестерона в теле мидий (табл. 7). В целом, изменение солености среды вызывало уменьшение концентрации прогестерона в теле мидий в 2.5–5 раз. Только при нормальной океанической солености (36‰) концентрация прогестерона (2.0 пмоль/г) была выше, чем в солености 24‰, при которой мидии живут в природной среде.

Отмечено влияние экзогенных гормонов гидрокортизона, фолликулина и гифототина на концентрацию прогестерона в ротовых лопастьях мидий при разной солености воды. Все гормоны увеличивали содержание прогестерона в ротовых лопастьях мидий при всех соленостях, за исключением гидрокортизона при солености 24‰ (табл. 8). Результаты эксперимента позволяют предположить наличие эндогенного синтеза прогестерона в теле мидий, а ротовые лопасти рассматривать как одно из возможных мест синтеза прогестерона.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Впервые нами выделен у беспозвоночных животных весь комплекс БАСС позвоночных: — гидрокортизон (кортизол), кортикостерон, прогестерон, тестостерон и эстрогены. Ранее исследований глюкокортикоидов не проводили. Примененные методики определения стероид-

Таблица 6. Активность фильтрации *Mytilus edulis* в контроле и при воздействии экзогенных гидрокортизона, фолликулина, гифотоцина в разных соленостях (контроль/эксперимент)

Соленость, ‰	Время опыта, ч				
	1	3	24	36	48
Гидрокортизон					
12	<u>0.1</u> 0.1	1.4 2.3	—	—	—
16	<u>0.1</u> 0.1	1.8 3.0	—	—	—
36	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—	—
42	<u>0.1</u> 0.1	0 0.8	—	—	—
Фолликулин					
8	<u>0.1</u> 0.1	0.2 1.9	0.8 2.6	—	—
12	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
16	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
36	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
42	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
50	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
Гифотоцин					
8	<u>0.1</u> 0.1	2.5 0.3	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
12	<u>0.1</u> 0.1	3.0 1.0	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
16	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
36	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
42	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
50	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	0.1 2.0	0.1 2.0
58	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	0.1 1.5	0.1 1.5

Примечание. Над чертой – данные в контроле, под чертой – в эксперименте; “—” – данные отсутствуют. Жирным шрифтом выделены достоверные отличия показателей в контроле и эксперименте.

Таблица 7. Концентрация прогестерона (пмоль/г) в теле *Mytilus edulis* при разной солености под воздействием гормонов

Соленость, ‰	Контроль	Гормоны		
		Гидрокортизон	Фолликулин	Гифотоцин
8	0.4 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1	1.6 ± 0.4
16	0.4 ± 0.2		0.4–0.6 ± 0.2	
24	1.5 ± 0.5	5.0 ± 0.9	2.5 ± 0.6	3.4 ± 0.8
36	2.0 ± 0.5	1.8 ± 0.4	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.2
50	0.6 ± 0.2	0.6 ± 0.2	0.3 ± 0.1	1.2 ± 0.4

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные отличия от контроля.

ных соединений у беспозвоночных гидробионтов позволили идентифицировать молекулярную структуру этих гормонов со стандартами тест-систем позвоночных животных и человека. Стероид-

огенез прокариот, беспозвоночных животных и позвоночных, в том числе человека, идентичны, но гомология ферментных систем этого процесса у них не установлена. Идентичность молекуляр-

ной структуры, систем синтеза и метаболизма БАСС у позвоночных, беспозвоночных и прокариот свидетельствует о возможном присутствии стероидов во всех истинно клеточных организмах и о способности генетического аппарата любых клеток к биосинтезу (метаболизму) стероидных соединений.

При изучении всего комплекса БАСС у беспозвоночных гидробионтов нами количественно определены гормоны у 46 видов беспозвоночных гидробионтов от *Spongia* до *Phoronida* (табл. 2, 3), в то время как в литературе приводятся сведения только о наличии половых стероидных гормонов у трех групп гидробионтов: иглокожих, моллюсков и ракообразных (Scott, 2018; Fodor et al., 2020; Fodor, Pirger, 2022). Нами установлено, что в теле беспозвоночных концентрации БАСС варьировали незначительно, за исключением желетелого планктона, у представителей которого диапазон концентраций гидрокортизона многократно шире. Это может быть обусловлено отсутствием у этой группы животных распределительной системы и наличием высокой доли содержания воды в теле. Более широкая вариабельность концентраций гормонов в органах беспозвоночных определяется анатомическим строением, физиологическим состоянием, стадией жизненного или полового цикла, условиями внешней среды (например, соленостью воды) или сезонными различиями гормонзависимости органов прудовика на разных стадиях онтогенеза (Кудикина, 2011; Никитина, 2019). У беспозвоночных гидробионтов разных таксономических групп, имеющих распределительную систему и сложный цикл

развития, выявлены специфика распределения и изменчивость концентраций БАСС по тканям (органам) и зависимость от фазы репродуктивного цикла. Для многих видов моллюсков и ракообразных определено высокое содержание стероидов в сердечной мышце и гонадах. У речных раков отмечены значительные вариации концентраций половых стероидов в разных органах в зависимости от стадии личиночного цикла, то есть в ходе онтогенеза может меняться уровень гормонов. В целом у гидробионтов с замкнутой распределительной системой, как и у человека (табл. 9), выявлен широкий диапазон концентраций БАСС в разных органах и тканях. У человека со специализированными железами внутренней секреции и органами-мишенями выражены существенные суточные, сезонные и индивидуальные колебания концентраций стероидных гормонов (Вымпел Медцентр, 2023). Сравнение концентраций БАСС у беспозвоночных гидробионтов и человека показало, что и для глюкокортикоидов, и для половых стероидов нижние границы содержания совпадают (табл. 9). Однако диапазон концентраций всех стероидных гормонов у беспозвоночных гидробионтов шире, чем у человека. Это связано с уровнем структурной организации организмов: наличием или отсутствием кровеносного аппарата, с тем, что эндокринная система или ее часть может быть диффузной и прочими причинами.

У разных видов и групп беспозвоночных гидробионтов отмечены изменения физиологических и репродуктивных показателей, а также поведенческих реакций при воздействии экзогенных стероидных соединений (Никитина, Чибисова, 2011; Полунина, Никитина, 2014; Никитина, 2019). Обнаружено влияние экзогенных стероидов на поведенческие реакции гидробионтов, способствующие адаптациям к меняющимся факторам среды, а также на эндогенный синтез и распределение стероидных соединений в их теле и органах. У беломорской мидии *Mytilus edulis* экзогенные гидрокортизон, фолликулин и гифотоцин вызывали изменения активности фильтрации при разной солености воды (поведенческая адаптация) и концентрации прогестерона в теле и в органах. Отмечено, что активность фильтрации у мидий, содержащихся в разных условиях солености среды, сопряжена с гормональной перестройкой в организме, в частности, с изменениями концентраций прогестерона в теле моллюсков. Экзоген-

Таблица 8. Концентрация прогестерона (пмоль/г) в ротовых лопастях *Mytilus edulis* при разной солености и разных гормонах

Соленость воды, ‰	Гормоны		
	Гидрокортизон	Фолликулин	Гифотоцин
8	—	—	$\frac{0.9}{1.6}$
12	$\frac{1.7}{32}$	—	$\frac{0.9}{106}$
16	$\frac{1.0}{68}$	$\frac{0.9}{38.5}$	$\frac{0.9}{72}$
24	$\frac{0.8}{0.3}$	—	$\frac{0.9}{1.9}$

Примечание. Над чертой — данные в контроле, под чертой — в эксперименте; “—” — данные отсутствуют.

Таблица 9. Концентрация гормонов (диапазон) у беспозвоночных гидробионтов и человека

Объект исследования	Гидрокортизон	Кортикостерон	Прогестерон	Тестостерон	Эстрогены
	нмоль/г		пмоль/г		
<i>Homo sapiens</i>	0.02–0.06	0.0002–0.01*	0.08–2.5	0.06–2.89	0.004–0.05
Беспозвоночные гидробионты	0.02–7.6	0.02–14.4	0.7–79.6	0.07–113	0.05–2.0

*Майстренко и др., 1999.

ный фолликулин вызвал у *Daphnia magna* эндогенный синтез гидрокортизона и кортикостерона, который привел к повышению их концентрации в теле во все сезоны года (Никитина, 2019). Адаптации к солёности среды обитания проявились в различии концентраций гидрокортизона в теле ракообразных. Так, концентрация гормона возрастала с ростом солёности среды у следующих видов: *Amphibalanus improvisus* (0.02 нмоль/г), *Crangon crangon* (1.4 нмоль/г), *Neomysis integer* (1.5 нмоль/г), *Gammarus duebeni* (4.3 нмоль/г) (Никитина, 2019). У моллюска *Unio pictorum* в почках в условиях дефицита кислорода в среде концентрация гидрокортизона увеличивалась от 6.2 до 13.9 нмоль/г (Никитина, 2019). Эти примеры показывают, что гидробионты и их органы, в которых может идти синтез гормонов, должны иметь системы рецепторов к экзогенным соединениям. Экзогенные соединения или накапливаются в органах тела бионтов, или выполняют роль триггеров, запускающих эндогенный синтез гормонов. В организме могут одновременно присутствовать и экзогенные, и эндогенные стероидные соединения, однако в настоящее время методики идентификации и разделения соединений отсутствуют.

Экзогенное происхождение стероидных гормонов у беспозвоночных должно обеспечиваться наличием этих соединений в водной среде. Естественными источниками БАСС в водной среде служат беспозвоночные, рыбы и водные млекопитающие, половые продукты которых содержат биологически активные соединения стероидной природы. Нерестилища — акватории с повышенным их содержанием. Очень важным естественным источником стероидных соединений в водной среде являются обитающие в ней все гидробионты, при естественном отмирании которых БАСС переходят в донные осадки, илы, сохраняя при этом биологическую активность (Dancasiu, Istrati, 1958). В настоящее время существуют единичные сведения о содержании комплекса БАСС, выделяемых в процессе нереста рыб и с половыми продуктами беспозвоночных гидробионтов (Ketata et al., 2007; Bing-hui et al., 2014). В водной среде при нересте коралловых полипов было выявлено содержание свободных эстрогенов 293 пмоль/л (Twan et al., 2005, 2006), что сопоставимо с содержанием эстрадиола в крови человека (≥ 282 пмоль/л) и выше, чем в крови форели *Parasalmo mykiss* 11–27 (среднее 18.9) пмоль/л (Ганжа, Павлов, 2019). Биогенное поступление комплекса БАСС в водную среду обеспечивает относительную стабильность экосистемы и экзогенную аккумуляцию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены наличие всего комплекса БАСС у разных групп беспозвоночных гидробионтов и

идентичность строения стероидных гормонов. Диапазон концентраций БАСС в теле разных групп организмов оказался сопоставим, однако в отдельных органах или тканях вариации концентраций широки. Относительная стабилизация гормонального уровня у представителей основных типов беспозвоночных животных с хорошо развитой нейроэндокринной регуляцией свидетельствует о четко работающей системе поддержания гомеостаза, которая начинает функционировать с возникновением распределительного аппарата. Выявленные различия в пределах диапазонов концентраций БАСС у изученных групп гидробионтов объяснимы не только анатомическими особенностями, характерными для таксона, но и полом, стадией полового цикла, образом жизни и возрастом (размером) животных. В организме животных с кровеносной системой обеспечивается “эндокринный оптимум”. Данный оптимум существует как результат довольно неравномерного распределения стероидных гормонов в органах, изменения концентраций гормонов в системе “гормонзависимых” структур и более или менее выраженного изменения массы органов в ходе полового созревания. Это позволяет предположить наличие в водной среде относительно узкого диапазона концентраций БАСС, обеспечивающего нормальную физиологическую активность гидробионтов. Концентрации этих соединений в водных экосистемах не выходят за пределы их концентраций в крови человека.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны рецензентам за ценные рекомендации по структуре и некоторым аспектам представления результатов данной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ данных по сравнению диапазона концентраций БАСС выполнен в рамках госзадания Института океанологии РАН по теме FMWE-2024-0021. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ганжа Е.В., Павлов Е.Д. 2019. Суточная динамика тиреоидных и половых стероидных гормонов в крови молоди радужной форели // Биология внутр. вод. № 3. С. 80.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219040065>
- Кунин Е.В. 2014. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. М.: Центр-полиграф.
- Майстренко Н.А., Колесников Г.С., Вавилов А.В. и др. 1999. Уровень секреции стероидов в отдаленные сроки после оперативного устранения эндоген-

- ного гиперкортицизма // Клиническая и экспериментальная хирургия. № 1. С. 151.
- Кудикина Н.П. 2011. Влияние гормональных соединений на эмбриогенез прудовика *Lymnaea stagnalis* (Lam., 1799) // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 213.
- Никитина С.М. и др. 1977а. Гидрокортизон и кортикостерон в телах и тканях некоторых беспозвоночных животных // Вестн. Академии наук БССР. Сер. Биол. науки. № 2. С. 108.
- Никитина С.М. и др. 1977б. Препаративное выделение прогестерона, тестостерона и эстрогенов из тканей морских беспозвоночных // Журн. эволюционной биохимии и физиологии. № 4. С. 443.
- Никитина С.М. 1982. Стероидные гормоны беспозвоночных животных. Л.: Ленинград. гос. ун-т.
- Никитина С.М. 2019. Биологически активные стероидные соединения беспозвоночных животных. Калининград: БФУ им. И. Канта.
- Никитина С.М., Чибисова Н.В. 2011. Динамика глюкокортикоидов в онтогенезе длиннопалого речного рака (*Astacus leptodactylus* Esch) // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 232.
- Орбели Л.А. 1961. Основные задачи и методы эволюционной физиологии. Избранные труды. М.: АН СССР. Т. 1. С. 59.
- Полунина Ю.Ю., Никитина С.М. 2014. Влияние стероидных соединений на темпы роста и плодовитость ветвистоусых ракообразных (Cladocera) // Вода: химия и экология. № 6. С. 68.
- Романенко В.Н. 2013. Основы сравнительной физиологии беспозвоночных: уч. пособие. Томск: Томск. гос. ун-т.
- Уголев А.М. 1987. Естественные технологии биологических систем. Л.: Наука.
- Уотсон Дж. 1978. Молекулярная биология гена. М.: Мир.
- Хотимченко Ю.С., Деридович И.И., Мотавкин П.А. 1993. Биология размножения и регуляция гаметогенеза и нереста у иглокожих. М.: Наука.
- Эволюционная физиология. 1983. Л.: Наука. Ч. 1.
- Bing-hui Z., Li-hui A., Chang H. et al. 2014. Evidence for the presence of sex steroid hormones in Zhikong scallop, *Chlamys farreri* // J. Steroid Biochem. V. 143. P. 199. <https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2014.03.002>
- Cenovic M.G. 1954. Analyse de l'effet stimulant des gonadotrophines de Mammiferes sur la reproduction des daphnies // C. Acad. Sci. Paris. V. 239. P. 363.
- Dancasiu M., Istrati F. 1958. Identification of estrogenic hormone in *Artemia salina* // Studii si cercetari de endocrinology. V. 2. Annl. IX. P. 18.
- Dorfman R., Ungar F. 1965. Metabolism of Steroid Hormones. N.Y.: Acad. Press.
- Fodor I., Urbán P., Scott A.P., Pirger Z.A 2020. A critical evaluation of some of the recent so-called 'evidence' for the involvement of vertebrate-type sex steroids in the reproduction of mollusks // Mol. Cell. Endocrinol. V. 516. P. 110949. <https://doi.org/10.1016/j.mce.2020.110949>
- Fodor I., Pirger Z. 2022. From dark to light-an overview of over 70 years of endocrine disruption research on marine mollusks // Frontiers in Endocrinol. V. 13. P. 903575. <https://doi.org/10.3389/fendo.2022.903575>
- Giulia M.G., Muttenthaler M., Harpsøe K. et al. 2017. Development of a human vasopressin V1a-receptor antagonist from an evolutionary-related insect neuropeptide // Sci. Reports. V. 7. P. 41002. <https://doi.org/10.1038/srep41002>
- Ketata I., Guermazi F., Rebai T. et al. 2007. Variation of steroid concentrations during the reproductive cycle of the clam *Ruditapes decussatus*: A one year study in the gulf of Gabès area // J. Comp. Biochem. V. 147. P. 424. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.01.017>
- Hartenstein V. 2006. The neuroendocrine system of invertebrates: a developmental and evolutionary perspective // J. Endocrinol. № 190(3). P. 555. <https://joe.bioscientifica.com/view/journals/joe/190/3/1900555.xml>
- Kulkarni A.B., Nagabhushanam R.A., Joshi P.K. 1981. Neuroendocrine regulation of reproduction in the marine female prawn, *Parapenaeopsis hardwickii* (Miers) // Indian. J. Mar. Sci. V. 10. № 4. P. 350.
- Lafont R., Mathieu M. 2007. Steroids in aquatic invertebrates // Ecotoxicology. № 16. P. 109. <https://doi.org/10.1007/s10646-006-0113-1>
- Mellon S., Griffin L. 2002. Neurosteroids: biochemistry and clinical significance // Trends Endocrinol. Metab. V. 13(1). P. 35. [https://doi.org/10.1016/s1043-2760\(01\)00503-3](https://doi.org/10.1016/s1043-2760(01)00503-3)
- Mori K. 1968. Effect of steroid on oyster. 1. Activation of respiration in gonad by estradiol-17b // Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. V. 34. № 10. P. 915.
- O Hara S.C.M., Corner E.D.S., Kilvington C.C. 1978. On the nutrition and metabolism of zooplankton XII. Measurements by radioimmunoassay of the levels of a steroid in *Calanus* // J. Mar. Biol. Assoc. V. 58. № 3. P. 597.
- Scott A.P. 2018. Is there any value in measuring vertebrate steroids in invertebrates? // Gen. and Comp. Endocrinol. V. 265. P. 77. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.04.005>
- Takeda N. 1979. Induction of egg-laying by steroid hormones in slugs // Comp. Biochem. and Physiol. V. 62. № 2. P. 273.
- Taylor J., McCann K., Ross A. 2020. Binding affinities of oxytocin, vasopressin, and Manning 14 Compound at oxytocin and V1a receptors in Syrian hamster brains // bioRxiv preprint <https://doi.org/10.1101/2020.03.18.995894>
- Teshima S.I., Fleming R., Gaffney J. et al. 1977. Studies on steroid metabolism in echinoderm *Asterias rubens* // Mar. Natur. Prod. Chem. Nato Conference Ser. V. 1. Boston: Springer. P. 133. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-0802-7_11
- Thiboutot D., Jabara S., McAllister J.M. et al. 2003. Human skin is a steroidogenic tissue: steroidogenic enzymes and cofactors are expressed in epidermis, normal sebocytes, and an immortalized sebocyte cell line (SEB-1) // J. Invest. Dermatol. V. 120(6). P. 905. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1747.2003.12244.x>

Twan W.-H., Wu H.-F., Hwang J.-S. et al. 2005. Corals have already evolved the vertebrate type hormone system in the sexual reproduction // *Fish Physiol. and Biochem.* V. 31. № 2–3. P. 111.
<https://doi.org/10.1007/s10695-006-7591-1>

Twan W.-H., Hwang J.-S., Lee Y.-H. 2006. Hormones and reproduction in scleractinian corals // *Comp. Biochem. and Physiol. Part A. Mol. and Integr. Physiol.* V. 144. P. 247.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.01.011>

The Complex of Steroid Hormones in Invertebrate Hydrobionts

S. M. Nikitina^{1,*}, Ju. Ju. Polunina^{1,2,*}

¹*Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia*

²*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: swetmih@gmail.com*

***e-mail: jul_polunina@mail.ru*

The presence of a complex of biologically active steroid compounds (BASC) – hydrocortisone, corticosterone, progesterone, testosterone and estrogens (vertebrate hormones) in invertebrate hydrobionts of different phylogenetic levels was revealed in the experiments. The features of the quantitative content of BASC in different organs/tissues of hydrobionts and their changes at different stages of development are shown. The level of BASC in organisms or their organs is largely due to their own steroidogenesis, but at the same time, organisms can accumulate exogenous steroid compounds. The adaptive role of ALS in some invertebrates in changing conditions of the aquatic environment has been found. The similarity of the concentration of steroid compounds in different groups of bionts leads to the idea of a certain “physiological constant” of this complex of compounds in all organisms.

Keywords: steroid compounds, invertebrate hydrobionts, aquatic ecosystems