

УДК 591.392

ВЛИЯНИЕ ГОРМОНАЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НА ЭМБРИОГЕНЕЗ ПРУДОВИКА *Lymnaea stagnalis* (L., 1758)

© 2011 г. Н. П. Кудикина

Российский государственный университет им. И. Канта
326000 Калининград, ул. А. Невского, 4
E-mail: knatpost@mail.ru

Поступила в редакцию 08.09.10
Окончательный вариант получен 28.12.10

Описан характер влияния препаратов пептидной (питуитрин и окситоцин) и стероидной природы (прогестерон и гидрокортизон) на ход эмбрионального развития пресноводного брюхоногого моллюска *Lymnaea stagnalis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). Использованные гормональные препараты, различающиеся по своей химической природе и физиологической активности, способны разнонаправленно воздействовать на характер эмбриогенеза исследованного моллюска. Из нейрогормонов наиболее заметное и в основном стимулирующее действие оказал питуитрин. Окситоцин включался в регуляторные процессы гораздо позднее, и его влияние на скорость прохождения отдельных стадий в большей степени зависело от качества происходящих изменений. На завершающих этапах развития этот гормон главным образом ингибировал рост и развитие зародышей. Женский половой гормон прогестерон оказывал выраженное стимулирующее действие, особенно заметное на поздних стадиях развития эмбрионов. Гормон гидрокортизон стимулировал прохождение начальных стадий эмбриогенеза, а на завершающих этапах его влияние было практически не выражено. Обнаруженные различия, по-видимому, связаны как с функциональной специфичностью исследуемых соединений, так и с особенностями механизмов реализации их эффектов. Сформулирована гипотеза: у брюхоногих моллюсков, как и у позвоночных, гормоны играют роль системных эмбриональных и постнатальных индукторов дифференцировочных процессов.

Ключевые слова: эмбриогенез, нейрогормоны, стероидные гормоны, брюхоногие моллюски.

Гормонам принадлежит важнейшая роль регуляторов и интеграторов метаболизма и самых разных функций в организме — от молекулярного уровня до уровня сложных органических систем. Эндокринные железы и продуцируемые ими гормоны находятся в тесном взаимодействии с нервной системой, образуя общий интеграционный механизм регуляции (Баранов, 1979; Таппермен, Таппермен, 1989; Розен, 1994).

Явление нейросекреции описано у моллюсков достаточно подробно. Наиболее полно изучены на сегодняшний день морфология и функции нейросекреторных структур у брюхоногих моллюсков. Установлено, что гормоны, вырабатываемые нейросекреторными центрами, осуществляют широкое регулирующее действие, контролируя такие важные стороны онтогенеза как рост, созревание, половое размножение и обмен веществ (Joosse, 1976; Dogteron et al., 1985; Pokora, 1989; Khan, 1990; Muccai, 1991; Nagabhusanam, 1991; Voer et al., 1994).

Наряду с нейрогормонами, у моллюсков показано наличие целого комплекса гормональных соединений стероидной природы, включающего как

половые, так и гормоны группы глюкокортикоидов. Установлена идентичность их структуры гормонам позвоночных (Никитина и др., 1977; Никитина, 1982; Никитина, Кудикина, 1987; Кудикина, 1995, 2007). В различных органах и тканях выявлены отдельные системы синтеза и метаболизма стероидов, а также системы их ферментного обеспечения (Gottfried, Lusic, 1966; Gottfried et al., 1967; Gottfried, Dorfman, 1970; Carean, Drosdowsky, 1977). Анализ количественного распределения стероидных гормонов у представителей разных групп моллюсков, в том числе и брюхоногих, на разных стадиях жизненного цикла позволил установить ряд принципиально важных фактов, свидетельствующих о видовых, половых и возрастных особенностях в содержании гормонов у разных представителей типа моллюсков. Большой интерес представляют и данные об участии стероидов всех классов в активации процессов размножения моллюсков. Особенно важна роль стероидов на начальных этапах дифференцировки и созревания гонад (Никитина, 1982; Кудикина, 1995, 2007, 2009).

Все имеющиеся в настоящее время данные о функциональной активности гормонов разной

природы в организме моллюсков, представителей разных таксономических групп, получены при изучении постэмбриональных стадий развития.

Цель данной работы — изучение влияния комплекса экзогенных гормональных препаратов пептидной и стероидной природы на ход эмбриогенеза прудовика *L. stagnalis*, кладки которого служат стандартным тест-объектом для проведения такого рода исследований (Астауров, 1975).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили 380 особей брюхоногих моллюсков *L. stagnalis*, собранные в июне–июле 2005–2007 гг. в озерах г. Калининград. В этот период основная часть особей находится в женской фазе и активно формирует кладки (Астауров, 1975). Условия содержания животных соответствовали общепринятым (Астауров, 1975). В экспериментах участвовали одноразмерные особи (по 30 штук в контрольной и экспериментальных группах) с высотой раковины 35–40 мм.

В природе прудовики часто служат промежуточными хозяевами различных трематод. Для исключения возможности заражения экспериментальных моллюсков рассаживали поодиночке в стеклянные банки со 100–150 мл чистой воды. В случае заражения через 2–3 дня в воде появлялись церкарии паразитов в виде мелких, белых, подвижных точек. Таких моллюсков в экспериментах не использовали (Астауров, 1975).

Изучали действие четырех медицинских препаратов: двух пептидных (окситоцин и питуитрин) и двух стероидных гормонов (прогестерон и гидрокортизон). Препараты вводили в ткань ноги внутримышечно. Во избежание разрушения педального ганглия, инъекции осуществляли в переднюю треть подошвы, на глубину не более 0.3 мм. Доза вводимых препаратов и их концентрации определялись в ходе предварительных экспериментов. Моллюскам инъецировали по 0.2 мл стандартного раствора питуитрина, окситоцина и прогестерона. Кристаллический гидрокортизон предварительно доводили до концентрации 0.03 мкг/мл и вводили в мышцу ноги в том же количестве. В эксперименте были использованы стандартные медицинские препараты, структура и функции которых достаточно подробно описаны (Арнаутов, 1978).

Полученные кладки (синкапсулы) содержали в чашках Петри. В эксперименте использовали по 30 кладок от инъецированных и контрольных животных, которые получали “холостой” укол. Это было необходимо для нивелирования стрессового воздействия внедрения иглы в подошву моллюсков, как это происходит в случае введения им препарата. Эксперимент проводили в двух повторностях. Определение стадий (далее — ст.) развития

эмбрионов вели по таблице нормального развития Мещерякова (Астауров, 1975). Учитывали общее время эмбрионального развития и сроки прохождения отдельных стадий. Контроль за ходом эмбриогенеза осуществлялся при использовании микроскопа Micros ACHRO MC-20 при увеличении 7×10 на ранних стадиях дробления (1–3 стадии) каждые 15 минут, далее до стадии образования поздней бластулы (4–15 стадия) каждый час, а в период до формирования поздней трохофоры (16–21 стадии) — каждые 2 часа. На завершающем этапе развития зародыша вплоть до стадии вылупления (22–28 стадии) интервал между съемками составлял 6–12 часов.

Полученные результаты обрабатывались стандартными статистическими методами с использованием коэффициента Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нейрогипофизарные гормоны

Введение моллюскам питуитрина сказалось уже на самых ранних этапах эмбрионального развития. Начальные этапы дробления и, особенно, стадии, связанные с первичной дифференцировкой нервных элементов (обособление клеток креста и розетки, 2 ст.), протекали намного быстрее, чем в контрольной группе (контроль — 140.6 ± 3.2 мин, опыт — 114.6 ± 3.2 мин). Далее, до 13 стадии интенсивность стимулирующего воздействия препарата постепенно снижалась. Начиная со стадии средней бластулы (14 ст.), действие гормона приобретало противоположный характер: питуитрин заметно тормозил прохождение зародышем тех стадий, у которых закладка нервной системы особенно быстро активизируется (15–16 ст.): контроль — 1829.0 ± 10.2 мин, опыт — 1914.0 ± 7.2 мин). Ингибирующее действие гормона сохранялось в течение всего периода гастрюляции (рис. 1). Для удобства восприятия на рисунках показана степень отклонения показателей времени прохождения отдельных стадий эмбрионального развития от контроля, а в тексте приведены точные данные в минутах и часах.

Питуитрин оказывал только стимулирующее действие на ход эмбрионального развития, начиная с ранней трохофоры, и на протяжении всех последующих стадий. У зародышей заметно ускорялся органогенез пищеварительной и выделительной систем, характерный для ранней и средней трохофоры (19–20 ст.). Время прохождения этих стадий сократилось почти на 7 часов (контроль — 4135.6 ± 13.0 мин, опыт — 3727.6 ± 7.9 мин). Процесс закладки церебральных ганглиев и формирование глаз (поздняя трохофора — 21 стадия) протекал на 3 часа быстрее, чем в контроле (контроль — 4994.0 ± 11.8 мин, опыт — 4805 ± 2.9 мин).

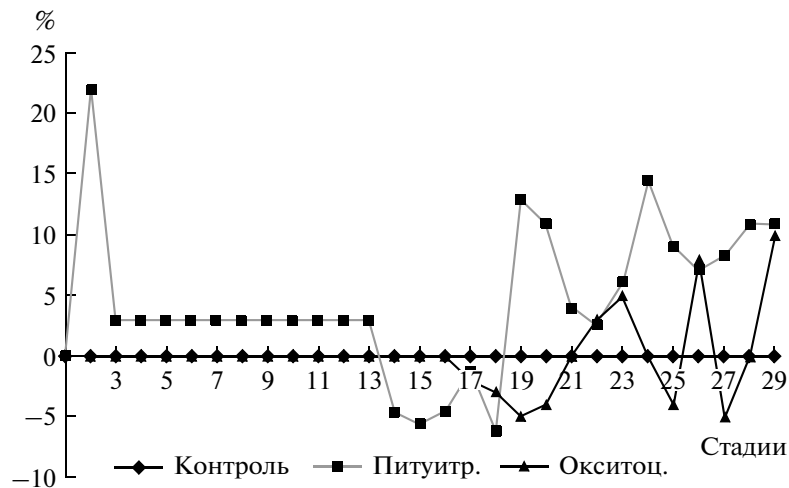


Рис. 1. Влияние окситоцина и питуитрина на ход эмбриогенеза прудовика.

Под стимулирующим влиянием питуитрина находились и все три стадии формирования велигера (22–24 ст.). Интенсивность воздействия препарата нарастала по мере образования свойственных ему элементов ЦНС — педальных, буккальных и осфримальных ганглиев (24 ст. — контроль — 8422.0 ± 5.8 мин, опыт — 7351.3 ± 7.4 мин). Достаточно активно проходило в экспериментальной группе развитие великонха и переход зародышей на ножное движение (26–27 ст.): 27 ст. — контроль — 1304.3 ± 4.7 мин, опыт — 12047 ± 8.1 мин). Быстрее, чем в контрольной группе, завершался и переход к стадии вылупления. Это позволяет говорить о выраженном стимулирующем эффекте препарата в отношении этапов органогенеза, связанных с формированием половой, пищеварительной и выделительной систем, а также органов чувств.

Средняя продолжительность эмбрионального развития в экспериментальных кладках сократилась по сравнению с контролем почти на 30 часов: контроль — 280.0 ± 22.8 ч, опыт — 252.4 ± 2.5 ч.

В кладках “окситоциновой группы” бластогенез и гастрюляция не зависели от введенного гормона. На начальных этапах формирования трохофоры (19 ст.) проявился ингибирующий эффект препарата.

Стимулирующее действие было обнаружено на стадии среднего велигера (23 ст.) — при образовании легочной полости, осфримальных ганглиев. На завершающем этапе этой стадии (поздний велигер, 24 ст.) действие гормона вновь заметно тормозило ход необходимых перестроек (появление коннективов и осфримального ганглия, а также возникновение зачатков дефинитивной печени).

Исследуемый препарат существенно менял динамику прохождения стадий, связанных с переходом зародышей на ножное движение (26–27 ст.).

Направленность в характере его воздействия зависела от качества происходящих в них изменений. В частности, окситоцин стимулировал начало развития гермафродитной железы (26 ст.) и угнетал конечный этап формирования этого органа (27 ст.).

Стимулирующий эффект окситоцина был вновь отмечен в момент формирования дистальных отделов репродуктивной и пищеварительной систем (28–29 ст.). Эмбрионы экспериментальной группы завершали все необходимые перестройки в течение суток, по сравнению с двумя в контроле. Средняя продолжительность эмбрионального развития составила: контроль — 336.0 ± 5.7 ч, опыт — 312 ± 8.9 ч (рис. 1).

Стероидные гормоны

Из двух стероидов наиболее активным индуктором начальных стадий бластогенеза был гидрокортизон (4 ст. — контроль — 284.0 ± 6.9 мин, опыт — 198.6 ± 4.5 мин). Положительное воздействие на активность дробления характерно и для прогестерона, однако степень влияния этого препарата, несмотря на более раннее включение в процессы регуляции, намного ниже. В момент исчезновения полости дробления (5–7 ст.) действие гормонов было противоположным — гидрокортизон заметно сокращал время прохождения этих стадий (контроль — 476.0 ± 9.8 мин, опыт — 504.0 ± 3.1 мин), а половой гормон ингибировал дробление blastomeres: контроль — 391.6 ± 0.1 мин, опыт — 371.6 ± 9.3 мин). Последние стадии формирования blastula (9–15 ст.) находились под выраженным стимулирующим действием гидрокортизона (контроль — 1625.3 ± 5.4 мин, опыт — 1462.3 ± 4.3 мин), в то время как прогестерон лишь слегка ускорял их (контроль — 1588.3 ± 10.1 мин, опыт — 1535.6 ± 6.4 мин).

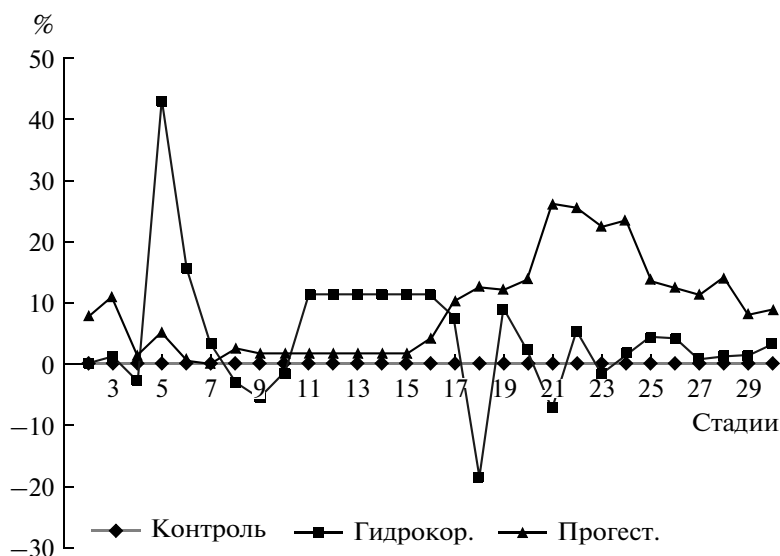


Рис. 2. Влияние гидрокортизона и прогестерона на ход эмбриогенеза прудовика.

Начиная с этапа гастрюляции (16–18 ст.), для прогестерона характерно нарастание стимулирующего эффекта (контроль – 2921.6 ± 10.1 мин, опыт – 2607.9 ± 7.9 мин). Особенно же сильно влияние препарата проявлялось при формировании трохофоры на 19–21 ст. (контроль – 5528.0 ± 11.7 мин, опыт – 4407.0 ± 7.6 мин) и велигера на 22–24 ст., когда идет образование основных центров ЦНС (церебральных, педальных и буккальных ганглиев) и органогенез различных отделов пищеварительного тракта (контроль – 6982.5 ± 13.4 мин, опыт – 5661.0 ± 12.6 мин). К концу развития зародыша (на стадиях 25–29) степень воздействия гормона несколько снижалась, хотя он по-прежнему ускорял развитие эмбрионов. В целом, общая продолжительность эмбриогенеза в экспериментальной группе уменьшилась по сравнению с контролем почти на сутки: контроль – 267.7 ± 2.7 ч, опыт – 246.2 ± 2.6 ч (рис. 2).

Характер воздействия гидрокортизона на ход развития эмбрионов был не столь однозначен, и в большей степени зависел от конкретной стадии. Так, стимулируя начало гастрюляции (16 ст.), связанное с выходом мезобластов внутрь бластоцеля (контроль – 2008.0 ± 4.4 мин, опыт – 1869.6 ± 5.5 мин), гормон резко тормозил дальнейшее развитие этого процесса на 17–18 ст. (контроль – 2133.6 ± 6.3 мин, опыт – 2620.3 ± 2.6 мин). Завершение формирования гастрюлы вновь протекало под стимулирующим воздействием препарата. В дальнейшем ингибирующий эффект гидрокортизона обнаруживался при формировании начальных отделов пищеварительной системы (19 ст.) в ходе образования трохофоры (контроль – 3319.3 ± 3.4 мин, опыт – 3250.6 ± 2.9 мин) и в момент закладки педальных ганглиев на 22 ст. (контроль –

5952.0 ± 6.3 мин, опыт – 5852.6 ± 7.1 мин). После этого действие гормона менялось на противоположное – он заметно ускорял формирование велигера и переход его к великонху на 24–25 ст. (контроль – 10933.6 ± 6.2 мин, опыт – 10515 ± 10.4 мин). На завершающих стадиях эмбриогенеза исследуемый препарат практически не влиял на развитие зародышей. Общее время, необходимое для развития готовых к выходу из капсул зародышей, сократилось на 9 часов: контроль – 277.0 ± 2.4 ч, опыт – 268.6 ± 2.4 ч (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные гормональные препараты, различающиеся по своей химической природе и физиологической активности, способны разнонаправленно воздействовать на ход эмбрионального развития исследуемого вида. Так, питуитрин, содержащий два основных действующих вещества – окситоцин и вазопрессин, – в основном стимулировал скорость развития зародышей. Наиболее выраженное действие он оказывал на ранние стадии дробления. Гормон заметно увеличивал скорость прохождения последовательных стадий развития, начиная с этапа развития трохофоры, и до момента вылупления моллюсков. Окситоцин гораздо позднее включался в регуляторные процессы. Характер его влияния на скорость прохождения отдельных стадий в большей степени зависел от качества происходящих там изменений. На завершающем этапе развития этот гормон главным образом ингибировал рост и развитие зародышей.

Обнаруженный нами стимулирующий эффект питуитрина по всей видимости определяется его вазопрессиновой составляющей. В литературе нет

данных, свидетельствующих о наличии эндогенных гормонов вазопрессин-окситоцинового ряда в эмбрионах моллюсков. Однако у взрослых особей *L. stagnalis* обнаружен предшественник вазопрессина про-лиз-конопрессин. Два типа рецепторов к этому гормону найдены в ЦНС и репродуктивной системе прудовиков (Kesteren et al., 1995, 1996). Избирательная чувствительность к гипофизарным гормонам подтверждается различиями в особенностях их воздействия на целый спектр репродуктивных характеристик этого вида. Общий характер этих процессов соответствует нашим данным: питуитрин стимулирует, а окситоцин – угнетает репродуктивную деятельность моллюсков (Кудикина, 2007).

В доступной нам научной литературе отсутствует информация о способности гормонов влиять на ход эмбрионального развития моллюсков. Интерпретировать полученные результаты сложно, так как физиологические механизмы такого воздействия тоже не изучены. Тем не менее, на основании полученных и литературных данных можно сформулировать следующую рабочую гипотезу.

Возможно, одной из причин активного влияния питуитрина на ход эмбрионального развития прудовика может быть стимуляция увеличения скорости пролиферации клеток, содержащимся там вазопрессином. В исследованиях, проведенных Шейманом (Шейман и др., 1989), было описано стимулирующее действие чистого вазопрессина на регенерационный процесс у планарии *Dugesia tigrina*. Совокупный препарат питуитрин тоже заметно ускорял скорость роста бластемы у декаптитированных *Dugesia lugubris* (Кудикина, 2007). Для нашего случая эти данные важны, поскольку процессы регенерации и эмбриогенеза реализуются по сходному принципу (Лиознер, 1975).

Окситоцин-родственные белки у прудовика обнаружены не были, хотя авторы этих исследований признают возможность наличия их молекул у некоторых моллюсков и кольчатых червей (Kesteren et al., 1995, 1996). У легочного моллюска *Achatina fulica* были выявлены соединения окситоцинового ряда, а у *A. giant* доказана принципиальная возможность участия окситоцина в регуляторных процессах. У этого вида была показана активность этого гормона в отношении гигантских нейронов, расположенных в подпищевом ганглии, который, наряду с церебральным, осуществляет контроль полового развития. Наличие окситоцин-подобного вещества цефалотоцина было показано и у одного из видов головоногих моллюсков (Пономарева, 1999).

На завершающих этапах восстановительного процесса у планарий было обнаружено ингибирующее действие окситоцина на процесс восстановления нервной системы (Кудикина, 2007). Этим в какой-то степени можно объяснить выраженное

снижение им скорости протекания поздних стадий эмбрионального развития, связанных с формированием различных групп ганглиев.

Косвенным подтверждением выявленных особенностей воздействия исследованных препаратов на конкретные стадии эмбриогенеза могут служить различия, обнаруженные в расположении рецепторов конопрессина в мозгу и репродуктивной системе взрослых прудовиков (Kesteren et al., 1995, 1996). Известно, что для развития ответа клеток на гормоны необходимо их взаимодействие с рецепторами. Характер этих взаимодействий и механизмы реализации гормонального сигнала для пептидных гормонов осуществляются у моллюсков, так же, как и у позвоночных, через АЦ (аденилатциклазную) систему. Отдельные ее элементы формируются у них уже на ранних этапах эмбрионального развития (Перцева, 1989).

Из двух гормонов стероидной природы женский половой гормон прогестерон оказывал выраженное стимулирующее действие, особенно заметное на поздних стадиях развития эмбрионов. Ранние стадии бластогенеза находились под менее выраженным действием препарата. Основная часть бластогенеза и начало гастрюляции не зависели от введенного препарата. Далее и до конца эмбриогенеза прогестерон увеличивал скорость прохождения последовательных стадий. Наличие эндогенного прогестерона и общее стимулирующее действие этого гормона на репродуктивную активность подтверждается данными, полученными на других брюхоногих моллюсках (Никитина, 1982; Parivar, 1987).

Важными эмбриональными индукторами у позвоночных служат гормоны двух других групп половых стероидов – андрогены и эстрогены. Их синтез и секреция начинаются на ранних этапах органогенеза. У прудовика тоже обнаружено выраженное влияние этих гормонов на характер прохождения разных эмбриональных стадий. Полученные нами данные позволяют предположить, что его влияние связано с усилением и торможением синтеза специфических белков, как это выявлено для стероидных гормонов – регуляторов процессов полового развития у позвоночных (Розен, 1994).

Глюкокортикоиды у позвоночных животных принимают активное участие в процессах координации общего развития организма, его дифференцировки с локальным разнонаправленным эффектом на формирование целого ряда тканей (Розен, 1994). Обнаруженная в данном исследовании специфическая активность этого гормона на этапе эмбрионального развития *L. stagnalis* вполне соответствуют имеющимся этим данным о роли глюкокортикоидов в развитии позвоночных (Розен, 1994), а также наличию у прудовиков эндогенного гидрокортизона, способного регулировать их по-

ловую активность и обмен веществ (Kulkarni, 1981; Никитина, 1982). В отличие от прогестерона особенно резко гидрокортизон увеличивал скорость дробления blastomeres и соответствующую этому этапу дифференцировку клеток на ранних этапах развития. На поздних этапах морфогенеза действие гормона нивелировалось естественными индукторами дифференцировки клеток.

Следовательно, выявлены существенные различия в характере воздействия на ход отдельных стадий эмбриогенеза прудовика каждого из использованных в данной работе препаратов. Степень и качество их влияния зависели от конкретного этапа развития зародыша и различались между собой.

Имеющаяся информация о структуре эндокринной системы у всех многоклеточных животных позволяет утверждать о сходстве их основных интегративных механизмов. По крайней мере, у высокоорганизованных групп беспозвоночных (моллюски, ракообразные, насекомые) имеются все структурно-функциональные элементы, присущие эндокринной системе позвоночных. Так, у моллюсков, как и у позвоночных, выделены два основных типа составляющих ее тканей. Первый тип представлен нейросекреторной системой, а другой – специализированными эпителиальными железами, продуцирующими стероидные гормоны (Никитина, 1982; Розен, 1994; Fingerman et al., 1993; Henry, Voucaud-Samou, 1994; Кудикина, 1995, 2002, 2007). Учитывая большое сходство основных механизмов регуляции у самых разных групп животных и, в первую очередь, эндокринной системы, можно предположить, что обнаруженные нами различия связаны как с функциональной специфичностью исследуемых соединений, так и с особенностями механизмов реализации их эффектов. Не исключено, что у брюхоногих моллюсков, как и у позвоночных, гормоны играют роль системных эмбриональных и постнатальных индукторов дифференцировочных процессов.

В заключение приношу глубокую благодарность Р.Н. Буруковскому и Ч.М. Нигматуллину – за консультации, обсуждение результатов и поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнаутов Г.Д. Лекарственная терапия. София.: Мед. и физ-ра, 1978. 1167 с.
- Астауров Л.П. Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. 579 с.
- Баранов В.Г. Физиология эндокринной системы. Л.: Наука, 1979. 678 с.
- Никитина С.М. Стероидные гормоны у беспозвоночных животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 169 с.
- Никитина С.М. Влияние экзогенных стероидных гормонов на эмбриогенез прудовика обыкновенного *Lymnaea stagnalis* (L.) // Тр. АтлантНИРО. Калининград, 2000. Т. 1. С. 114–121.
- Никитина С.М., Савченко О.Н., Коган М.Е., Ежкова Н.С. Препаративное разделение прогестерона, тестостерона и эстрогенов в теле морских беспозвоночных // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1977. Т. 13. № 3. С. 14–19.
- Кудикина Н.П. Стероидные гормоны в жизненных циклах моллюсков.: Автореферат дис. канд. биол. наук. Калининград: КГУ, 1995. 20с.
- Кудикина Н.П. Особенности структурно-функциональной организации регуляторных систем у брюхоногих моллюсков // VI Международная конференция по промысловым беспозвоночным.: сб. тез. докл. Калининград, 2002. С. 184–188.
- Кудикина Н.П. Экологические аспекты динамики стероидных гормонов в репродуктивном цикле морских двустворчатых, брюхоногих и головоногих моллюсков // Уч. записки Казанского ун-та. Казань. 2007. Т. 9. № 3. С. 214–224.
- Лиознер Л.Д. Основные проблемы учения о регенерации. М., 1975.
- Перцева М.Н. Молекулярные основы развития гормонокомпетентности. Л.: Наука, 1987. 268 с.
- Пономарева Е.В. Распространение соединений вазопрессин/окситоцинового семейства // Сбр. науч. тр. КГУ. Калининград, 1999. Вып. 3. С. 34–42.
- Розен В.Б. Основы эндокринологии. М.: Высшая школа, 1994. 336 с.
- Тенпермен Дж., Тенпермен Х. Физиология обмена веществ и эндокринной системы. М.: Мир, 1989. 653 с.
- Шейман И.М., Тирас Х.П., Балобанова Э.Ф. Морфогенетическая функция нейропептидов // Физиол. жур. СССР. 1989. Т. 75. № 5. С. 619–625.
- Boer H.H., Montagne-Wajer Cora, Smith F.G. Functional morphology light yellow cell and yellow cell (sodium in flax-stimulating peptide) neuroendocrine systems of the pond snail *Lymnaea stagnalis* // Cell and Tissue Res. 1994. V. 275. № 2. P. 361–368.
- Carean S., Drosdowsky M. The in vitro biosynthesis of steroids by the gonad of the *Sepia officinalis* // Gen. and Comp. Endocrinol. V. 33. № 4. 1977. P. 554–565.
- Dogterom G.E., Thijssen R., Loenhouth Van. Environmental and hormonal control of the seasonal egg laying period in field specimens of *Lymnaea stagnalis* // Gen. and Comp. Endocrinol. 1985. V. 57. № 1. P. 3742.
- Fingerman M., Nagabhushanam R., Sarojini K. Vertebrate-type hormones in crustaceans: localization, identification and functional signification // Zool. ScL. 1993. V. 10. № 1. P. 13–29.
- 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. V. 6b. № 1. P. 120–138.
- Gottfried H., Dorfman R. Forchielli E. Aspects of the reproductive endocrinology of the giant land slug *Ariolimax californicus* (Stylommatophora: gastropoda // Abst. of Pap. for the 4-th Congr. of Eur/Comp. Endocrinol., Carlsbad. 1967. P. 21–25.
- Gottfried H., Lusi O. Steroid of invertebrates: the in vitro production of 11-ketosterone and other steroids by the

- eggs of the slug *Arion ater rufus* (Linn) // Nature, Lond. 1966. V. 212. № 4. P. 488–1489.
- 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. № 1. P. 25–30.
- Joose J. Endocrinology of mollusk // Colloq. int. CNRS. 1976. № 251. P. 107–123.
- Kesteren R.E., Tensen C.P., Smit A.B. A novel G Protein – Coupled Receptor Mediating both Vasopressin and Oxytocin-like Function of Lys-Conopressin in *Lymnaea stagnalis* // Neuron. 1995. V. 15. P. 897. P. 897–908.
- Kesteren R.E., Tensen C.P., Smit A.B. Co-evolution of ligand-receptor pairs in the vasopressin/oxytocin superfamly of bioaktiv peptides // Biol. Chemistry. 1996. V. 271. № 7. P. 3619–3626.
- Khan H.R., Ashton M.L., Mucai S.T. The effect of mating on the structure of neurosecretory caudodorsal cells of *Helisoma durei* (Molluska) // Can J. Zool. 1990. V. 68. № 6. P. 1233–1240.
- Kulkami A.B., Utkar V.N. The effect of cortisone on haemolymph glucose level and tissue glycogen in the fresh water prosobranch snail *Viviparus bengalensis* (Lamarck) // J. And. Zool. 1981. V. 2. № 2. P. 89–93.
- Muccai S.T., Steel C.G., Saleuddin A.S.M. // Involvement of endokrin dorsal bodies (Dbs) on protein synthesis in the ovotestis of *Helisoma* (Mollusca) // Amer. Zool. 1991. V. 31. № 5. P. 67A.
- Nagabhushanam R. Role of neurosecretion in the regulation the freshwater pulmonate *Gyraulus convexiusculus* (Hutton) // C. B. J. Adv. Zool. 1991. V. 6. № 1. P. 52–55.
- Nikitina S.M., Kudikina N.P. Hydrocortisone and corticosterone in the reproductive system organs of *Illex illecebrosus* Le sueur, 1821 // Ses. NAFO, SCR: DOC, 8//11/47, USA. 1987. P. 1018–1023.
- Parivar K. Organ culture studies on cell differentiation in the hermafrodite gland of *Arion ater* L. (Molluska, Pulmonata) // J. Mollusk. Stud. V. 48. № 2. P. 355–361.
- Pokora Z. Hormonalna kontrola processow rozrodczych u slimacow ptucodysznych 11.1 Stylommanophora // Prz. Zool. 1989. V. 33. № 2. P. 227–229.

Effect of Hormonal Compounds on Embryogenesis of the Pond Snail *Lymnaea stagnalis* (L., 1758)

N. P. Kudikina

Russian State University, ul. A. Nevskogo 4, Kaliningrad, 326000 Russia
e-mail: knatpost@mail.ru

Abstract—Effect of preparations of a peptide nature (pituitrin and oxytocin) and of a steroid nature (progesterone and hydrocortisone) on embryonic development of freshwater gastropod *Lymnaea stagnalis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) is described. The hormonal preparations used, which differed in chemical nature and physiological activity, may render diverse effects on embryogenesis of the studied mollusk. Of neurohormones, pituitrin rendered the most noticeable and principally stimulating effect. Oxytocin was incorporated in regulatory processes much later and its effect on the rate of realization of particular stages depended more on the quality of occurring changes. In final stages of development, this hormone principally inhibited growth and development of embryos. The female sex hormone progesterone rendered an expressed stimulatory effect, especially notable in later developmental stages of embryos. The hormone hydrocortisone stimulated initial stages of embryogenesis. Its effect was almost not expressed in the final stages. The discovered differences seem to be related both to the functional specificity of the investigated compounds and to specific traits of mechanisms of realization of their effects. A hypothesis is formulated: in gastropods, similarly to vertebrates, the hormones are systemic embryonic and postnatal inducers of differentiation processes.

Keywords: embryogenesis, neurohormones, steroid hormones, gastropods