

УДК 594.124:577.115:628.193(262.5)

ЭКСКРЕЦИЯ ТЕСТОСТЕРОНА И ЭСТРАДИОЛА КУЛЬТИВИРУЕМОЙ МИДИЕЙ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM. (ЧЁРНОЕ МОРЕ)*

Капранова Л.Л.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация

e-mail: lar_sa1980@mail.ru

В работе представлены данные о содержании тестостерона и эстрадиола в гонадах и половых продуктах двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis*, обитающего в Чёрном море, на разных стадиях полового созревания. Рассчитаны концентрации половых гормонов, поступающих в водную среду во время массового нереста вместе с половыми продуктами. Показано, что самцы вместе со спермой экскретируют 0,1 мг тестостерона на 1 тонну мидий. Вместе с яйцеклетками может выделяться до 0,014 мг эстрадиола на 1 т моллюсков. На протяжении жизненного цикла концентрации тестостерона и эстрадиола в гонадах и половых продуктах мидии не постоянны, так как зависят от ряда факторов: сезонности, температуры, размеров гонад, условий выращивания. Тестостерон и эстрадиол, выделяемый вместе с половыми продуктами, активно участвует в жизнедеятельности, как самих мидий, так и других гидробионтов.

Ключевые слова: мидия *Mytilus galloprovincialis*, половые продукты, тестостерон, эстрадиол, Чёрное море.

Введение

Исследованию стероидных гормонов у моллюсков предшествовали три важных открытия. Одним из таких открытий было обнаружение стероидов позвоночных в тканях моллюсков. Предполагалось, что стероиды имели эндогенное происхождение и, возможно, использовались в качестве гормонов так же, как у позвоночных (Gottfried et al., 1966). Вторым открытием стало то, что противоположающееся соединение трибутилин (ТБТ) стал возбудителем роста мужского полового органа у улиток, обитающих в устьях рек (Mathieson et al., 1998; Oehlmann et al., 2007). Третье открытие было сделано в конце 1980–х годов при работах по очистке сточных вод в Великобритании, когда при биомониторинге удалось выделить большое количество эстрогенов, вызывающих выработку незрелой рыбой вителлогенина – белка – предшественника желтка (Purdom et al., 1994).

В настоящее время в органах представителей ряда беспозвоночных, в том числе и у моллюсков, обнаружены отдельные стероидные гормоны и системы их метаболизма, но остается нераскрытым вопрос: «Стероиды в теле моллюсков формируются эндогенно или они извлекаются из окружающей среды?» (Scott, 2018). Известно, что моллюски не содержат генов ключевых ферментов, которые необходимы для постепенного превращения холестерина в стероиды позвоночных, а также генов, отвечающих за функционирование классических ядерных стероидных рецепторов (Scott, 2012). Единственный путь поступления стероидов в организм беспозвоночных – вместе с пищей и водой (Schwarz et al., 2018). Огромное количество работ посвящено

* Работа выполнена в рамках Госзадания ФГБУН ИМБИ по темам «Фундаментальные исследования популяционной биологии морских животных, их морфологического и генетического разнообразия» (гос. рег. № АААА–А19–119060690014–5) и «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (АААА–А18–118021350003–6).

распределению стеринов в корме моллюсков: фитопланктоне, зоопланктоне, бактериях (Wakeham et al., 1990; Scott, 2018).

Присутствие тестостерона и 17 β -эстрадиола в моллюсках часто связывают с их участием в размножении. Существует мнение, что наиболее вероятный источник тестостерона, по крайней мере, у одного вида мидии *Mytilus* spp., поступает из воды (Schwarz et al., 2017).

До сих пор не существует неопровержимых доказательств существования у моллюсков эндокринной системы, напоминающую по своим функциям систему позвоночных (Scott, 2018).

Но так как в эндокринной системе высокоорганизованных групп беспозвоночных (моллюски, ракообразные, насекомые) выявлены структурно–функциональные элементы, присущие эндокринной системе позвоночных (Никитина, 1982), то можно утверждать о сходстве основных интегративных механизмов у всех многоклеточных животных. У беспозвоночных и позвоночных выделены два основных типа тканей. Первый тип тканей представлен нейросекреторной системой, продуцирующей нейросекреторные гормоны, являющиеся по химической природе белками, а другой – специализированными эпителиальными железами, например, гонадами, продуцирующими стероидные гормоны. В литературе можно встретить ряд аргументов в пользу биосинтеза стероидов у беспозвоночных: изменение концентраций стероидов в зависимости от стадии зрелости, жизненного цикла и т.д. (Кудикина, 2013; Никонова и др., 2017); описание наличия и функциональной значимости гормональных рецепторов у моллюсков и существенные отличия количественного содержания стероидов в органах, несущих разную функциональную нагрузку (Кузнецова и др., 1991).

Тем не менее, результаты лабораторных исследований вызывают сомнения в однозначности полученных данных, так как моллюсков невозможно изучать в «чистых лабораторных условиях», не содержащих источников искусственного загрязнения стероидами позвоночных (Scott, 2018). У моллюсков, находящихся в лабораторных условиях, где отсутствуют всякого рода загрязнения, тестостерон и эстрадиол, постоянно выводится через поверхность тела. Наличие стероидов позвоночных в моллюсках не может рассматриваться как надежное доказательство либо эндогенного биосинтеза, либо их эндокринной роли (Scott, 2018).

Тестостерон и эстрадиол, выделяемые вместе с половыми продуктами, активно участвуют в жизнедеятельности как самих мидий, определяя их пол (Crews, 1995), так и других беспозвоночных, а также являются потенциальными стимуляторами полового поведения животных (Юрьева и др., 2002).

Цель данной работы заключалась в исследовании экскреции стероидов (тестостерона и эстрадиола) в водную среду вместе с половыми продуктами во время массового нереста мидии *Mytilus galloprovincialis*, культивируемой в Чёрном море.

Материалы и методы

Материал для исследований отбирали в акватории мидийного хозяйства бухты Ласпи Крымского побережья Чёрного моря (координаты 44°24'56" с.ш.; 33°42'19" в.д.). Моллюсков добывали водолажным способом с глубины 2–3 м 1 раз в квартал и во время массового нереста в период с 2012 по 2019 гг. Температурный диапазон воды при этом составлял от 7 до 21 °С. Всего собрано около 600 экз. мидий. Транспортировку мидий осуществляли сразу после сбора в ведрах с чистой морской водой, отобранной в акватории бухты Ласпи. Перед началом эксперимента моллюсков 4 часа выдерживали в профильтрованной морской воде для очистки пищеварительных трактов.

С целью определения массового нереста в лабораторных условиях у 150 экз. мидий извлекали гонады. Половую принадлежность и стадии репродуктивного цикла

M. galloprovincialis определяли на мазках гонад с помощью микроскопа, основываясь на анализе гистологических препаратов гонад (Пиркова и др., 2019).

Для получения половых продуктов каждого моллюска помещали макушкой вниз в стеклянный стакан объемом 0,5 дм³. Посуда для эксперимента была химически чистой. В каждый стакан заливали профильтрованную через мембранный фильтр (размер пор 3–5 мкм) морскую воду, нагретую до 25 °С, таким образом, чтобы покрыть верхний край створок мидий, стимулируя тем самым нерест (Караванцева и др., 2012). Морская вода, в которой проходил нерест удовлетворяла следующим требованиям: рН – 7,8–8,3; концентрация Ca²⁺ – от 210 до 290 мг/л; концентрация Mg²⁺ – от 460 до 640 мг/л; соленость – 18 ‰, насыщенность воды растворенным кислородом составляла 100–110 %. Во время нереста, наступившего через 4 часа после его стимуляции, яйцеклетки оседали на дно в виде ярко-оранжевого осадка, сперма выметывалась в воду в виде белого облака. После выделения половых продуктов моллюсков удаляли из стаканов.

Половые продукты отфильтровывали от биоотложений. Воду над осадком яйцеклеток сливали, взвесь сперматозоидов центрифугировали при 1500 об./мин в течение 10 мин. В результате получали чистый однородный осадок яйцеклеток и сперматозоидов (Никонова и др., 2017). Гонады и отобранную дозатором суспензию половых продуктов от каждой особи гомогенизировали в фарфоровой ступке с добавлением минимального количества этанола (не более 10 % от объема гонад или суспензии половых продуктов). Низкая концентрация этанола в пробе (5–10 %) существенно не влияет на результат иммуноферментного анализа (Sapir et al., 2013). Пробы хранили в течение суток при 4–8 °С, так как эстрадиол стабилен именно при такой температуре (Меньшиков, 2003). Сухую массу гонад (половых продуктов) определяли после высушивания 1 мл взвеси гомогенизированных гонад, сперматозоидов и яйцеклеток при температуре 105 °С.

Концентрацию общего тестостерона и эстрадиола в гонадах и половых продуктах определяли методом твердофазного иммуноферментного анализа с помощью автоматического анализатора закрытого типа Chorus (Diesse Diagnostica Senese SpA, Италия), на длине волны 450 нм, используя набор стандартов для иммуноферментного анализа (DRG, Германия): Testosterone ELISA (User's Manual. Testosterone ELISA. EIA–1559) с номинальными значениями: 0; 0,2; 0,5; 1; 2; 6; 16 нг/мл; Estradiol ELISA (User's Manual. Estradiol ELISA. EIA–2693) с номинальными значениями: 0; 25; 100; 250; 500; 1000; 2000 пг/мл (Никонова и др., 2017).

Относительная погрешность измерения оптической плотности не превышала ± 2,5 %. Концентрации тестостерона и эстрадиола в половых продуктах определяли в десяти повторностях. Коэффициент вариации концентрации половых гормонов не превышал 10,53 % (Никонова и др., 2017).

Результаты и обсуждение

Содержание тестостерона и эстрадиола, также как и жирных кислот (ЖК), в гонадах и половых продуктах мидии зависит от половой принадлежности и стадии полового созревания (Никонова и др., 2017). Динамика концентраций тестостерона в гонадах на разных стадиях половой зрелости связана с динамикой жирных кислот (Dridi et al., 2007; Капранова и др., 2019).

Тенденция уменьшения концентрации тестостерона и эстрадиола к концу репродуктивного цикла свидетельствует о важной роли стероидных гормонов в регуляции гаметогенеза. Количество тестостерона в гонадах мидии, как у самцов, так и самок, резко снижается от 1 к 3 стадии и в дальнейшем остается примерно на одном уровне (рис. 1).

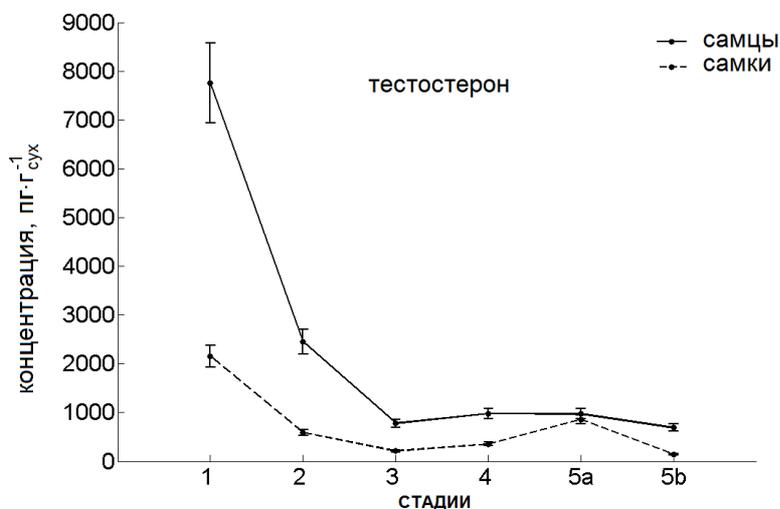


Рис. 1. Концентрация тестостерона в гонадах мидии *M. galloprovincialis* в зависимости от стадии половой зрелости. 5a и 5b – гонады до и сразу после нереста

Совсем другой характер изменения количества эстрадиола наблюдается в гонадах мидии в зависимости от стадии полового созревания (рис. 2). Содержание эстрадиола у самцов остается на одном уровне. Максимум концентраций эстрадиола отмечен у самок для 3 стадии зрелости гонад. Концентрация эстрадиола на 4 стадии половой зрелости женских гонад распределена нормально по критериям Лилиефорса и Андерсона–Дарлинга (рис. 3).

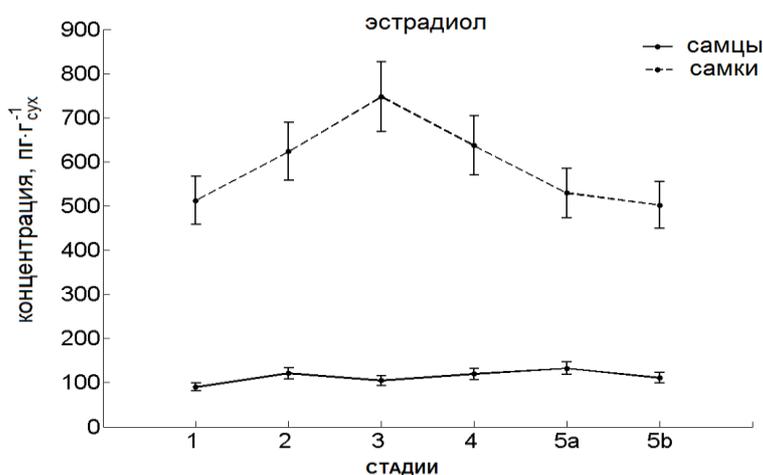


Рис. 2. Концентрация эстрадиола в гонадах мидии *M. galloprovincialis* в зависимости от стадии половой зрелости. 5a и 5b – гонады до и сразу после нереста

Установлено, что липиды мидий накапливают стероидные гормоны (Капанова и др., 2019).

Диаграмма относительного содержания жирных кислот в гонадах и половых продуктах на разных стадиях половой зрелости представлена на рис. 4.

Содержание ЖК максимально на 1 стадии полового созревания и в половых продуктах (яйцеклетках и сперматозоидах). К концу репродуктивного цикла концентрация ЖК снижается. На 2–4 стадиях полового созревания в мужских гонадах концентрация ЖК ниже, чем в женских. Вероятно, это связано с различной концентрацией тестостерона в мужских и женских гонадах. Тестостерон способствует снижению жировых запасов (Капанова и др., 2019).

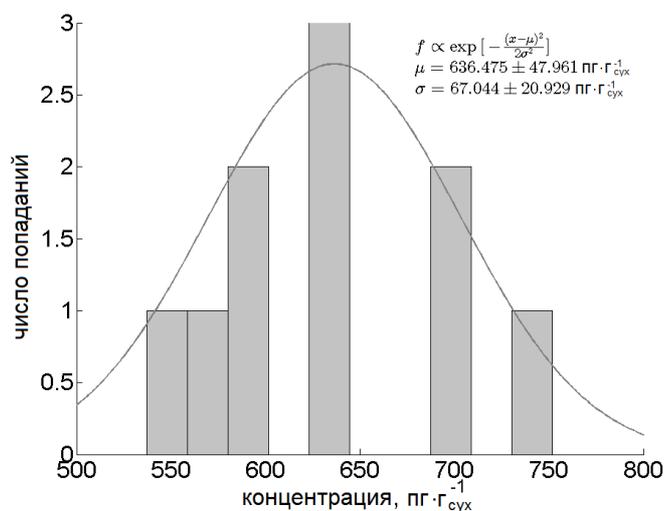


Рис. 3. Аппроксимация распределения функции Гаусса концентрации эстрадиола в гонадах на 4 стадии половой зрелости мидии *M. galloprovincialis*

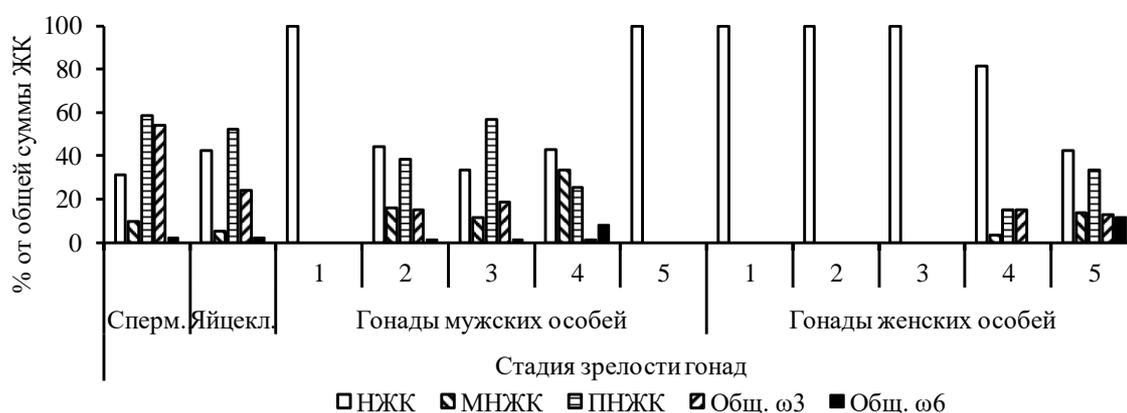


Рис. 4. Жирнокислотный состав сперматозоидов, яйцеклеток и гонад разных стадий половой зрелости мидии *M. galloprovincialis* (% от суммы всех жирных кислот). НЖК – сумма насыщенных жирных кислот, МНЖК – сумма мононенасыщенных жирных кислот, ПНЖК – сумма полиненасыщенных жирных кислот, общ. ω3 – сумма омега 3 жирных кислот, общ. ω6 – сумма омега 6 жирных кислот.

Особую ценность представляют половые продукты, в которых относительное содержание МНЖК, ПНЖК и половых гормонов достигает максимальных значений по сравнению с гонадами (рис. 4). В сперматозоидах концентрация тестостерона превышает его концентрацию в гонадах в среднем более чем в пять раз и на три порядка, чем в яйцеклетках. Максимальная концентрация тестостерона в пересчете на 1 г. сухой массы отмечена в половых продуктах у мужских особей (табл. 1). Средняя концентрация эстрадиола в яйцеклетках в 3 раза выше, чем в сперме, что подтверждает общее положение, что эстрадиол по своей природе является преимущественно женским гормоном.

Таблица 1.
Содержание стероидных гормонов в половых продуктах мидии *M. galloprovincialis*

Половые продукты	Концентрация стероидных гормонов, пг/г _{сух.}			
	Общий тестостерон		Эстрадиол	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Яйцеклетки	Н.о.	10,1 ± 4,8	Н.о.	539,5 ± 122,8
Сперматозоиды	14284,8 ± 259,2	Н.о.	194,4 ± 59,2	Н.о.

Примечание: н.о. – не обнаружено.

Мидии *M. galloprovincialis*, являясь доминирующим по биомассе видом в донных сообществах, играют важную роль в донных экосистемах, так как вовлекают в биотический круговорот химические вещества естественного и антропогенного происхождения, участвуют в процессе обмена вещества и энергии (Биоэнергетика, 1990). В настоящее время на Чёрном море растет количество морских ферм по выращиванию мидий, что приводит к увеличению биомассы этих моллюсков в прибрежье. Поэтому существует потребность в пересмотре и обновлении представлений о функционировании мидийных хозяйств. Так, уже исследован поток биологически активных веществ – каротиноидов в системе «среда – мидия (*Mytilus galloprovincialis*) – биоотложения мидий» и получены предварительные балансовые данные о потоке каротиноидов из пищи мидии в биоотложения (Поспелова и др., 2003). Установлена зависимость содержания кадмия, свинца, меди, никеля, цинка, железа в мягких тканях и раковинах мидии от индивидуального возраста моллюсков (Козинцев, 2002; Рябушко и др., 2002; Караванцева и др., 2012).

Тем не менее, в литературе до сих пор отсутствуют сведения о количестве биологически активных веществ, выделяемых мидиями в акватории морской фермы вместе с половыми продуктами (спермой и яйцеклетками), хотя ранее было показано, что производные стероидов играют роль в гормональной регуляции метаболических процессов у эукариот (Wakeham et al., 1990). Имеются данные о содержании тестостерона и эстрадиола в гонадах типичного представителя инфауны двухстворчатого моллюска *Sinopovacula constricta*, обитающего в верхней сублиторали Желтого моря (Yan et al, 2011). Установлено, что средняя концентрация общего тестостерона в женских и мужских гонадах *S. constricta* составляет 1870 пг/г и 8060 пг/г, соответственно. Изменение концентрации эстрадиола в женских гонадах *S. constricta* происходит скачкообразно, а в мужских – практически остается на одном уровне, достигая минимального значения к концу репродуктивного цикла. Общая концентрация эстрадиола в гонадах мужских особей значительно ниже, чем женских. Поскольку гормоны принимают непосредственное участие в процессах биосинтеза, то снижение уровня стероидных гормонов происходит к окончанию репродуктивного цикла животных.

В крымском прибрежье существует два четко выраженных пика размножения мидий: осенний и весенний (Холодов и др., 2017). При этом индикатором скорости созревания и развития мидий является температура воды. Многолетние исследования показали, что осенний пик размножения начинается в конце августа и продолжается в сентябре – середине октября. К концу октября в гонадах моллюсков начинается посленерестовая перестройка (Золотницкий, 2005). Осенний пик размножения более продолжителен, чем весенний. Зимой наблюдается период покоя с небольшой вспышкой размножения в декабре.

С повышением температуры воды до 8–9 °С начинается весеннее размножение мидий (50 % обследованных мидий находятся в состоянии нереста). В мае наступает фаза покоя. Известно, что в весенний и осенний периоды в нересте участвует 55–80 % моллюсков, а в зимний – 47 % (Холодов и др., 2017). Температурный диапазон при этом составляет от 7 до 21 °С. Для определения начала массового размножения мидий, начиная с января, два раза в месяц необходимо проводить исследование состояния гонад мидий. Когда около 50 % обследованных мидий будут находиться в состоянии нереста (гонады текут) и не менее 25 % мидий будут иметь уже пустые гонады, наступает нерестовый период – время, в течение которого происходит многократный вымет половых продуктов до полного опустошения гонад.

Данные, полученные нами ранее, дают возможность рассчитать концентрации тестостерона и эстрадиола, экскретируемые культивируемыми мидиями во время нереста, а также оценить количество гормонов, попадающих в морскую среду вместе с

половыми продуктами (Никонова и др., 2017). Для этого используем данные по содержанию тестостерона и эстрадиола в половых продуктах мидии (табл. 1) и количественным характеристикам моллюсков, выращиваемых на морской ферме (Холодов и др., 2017).

Наиболее простой моделью для оценки количества стероидов, выделяемых в водную среду культивируемыми мидиями, является расчетный метод, учитывающий число особей, выращиваемых на определенном участке фермы, а также соотношение числа самцов и самок в выборке. Для этого подразумевают, что все экземпляры в выборке мужского пола. Если в 1 грамме сухой массы сперматозоидов содержится $14284,8 \pm 259,2$ пг/г тестостерона, а масса половых продуктов, полученных от одного самца, составляет 0,007 г сух./особь, тогда количество тестостерона в сухой массе сперматозоидов, выметанных одним самцом, составит: $14284,8$ пг/г сух. \times 0,007 г сух./особь = 1000 пг/особь. Так как в тонне мидий содержится примерно 71124 особей (Холодов и др., 2017), то количество тестостерона, выделяемое одной тонной самцов вместе с половыми продуктами, составит 71124000 пг/т или 0,1 мг/т (табл. 2). Аналогичным способом можно пересчитать концентрацию эстрадиола в сперматозоидах. Если принять, что в тонне мидий присутствуют исключительно самки, тогда при сухой массе яйцеклеток, выметанных одной особью, равной $0,360 \pm 0,121$ г/особь (Караванцева и др., 2012), количество эстрадиола, выделяемое одной самкой, составит: $539,5$ пг/г сух. \times 0,360 г сух./особь = 194,3 пг/особь. В тонне мидий количество эстрадиола составит 13821377,6 пг/т или 0,014 мг/т (табл. 2).

Таблица 2.
Количество тестостерона и эстрадиола, поступающее в окружающую среду вместе с половыми продуктами, в расчете на одну тонну мидий *M. galloprovincialis*

Половые продукты	Количество стероидных гормонов, мг/т			
	Общий тестостерон		Эстрадиол	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Яйцеклетки	н.о.	0,0005	н.о.	0,014
Сперматозоиды	0,1	н.о.	0,005	н.о.

Примечание: н.о. – не обнаружено.

Соотношение отнерестившихся самок и самцов не является постоянной величиной и оценивается из выборки, включающей 100–150 экземпляров мидий. Например, если соотношение отнерестившихся в лабораторных условиях моллюсков составляло 1 : 4 (самки : самцы), то в тонне мидий будет насчитываться 14225 особей женского пола и 56899 – мужского. Количество эстрадиола, выделяемое 14225 самками, составит 2751115 пг/т или 0,013 мг/т, а количество тестостерона, выделяемое одной тонной самцов вместе с половыми продуктами, – 56899000 пг/т или 0,07 мг/т. Используя полученные данные, несложно рассчитать баланс стероидов между морской фермой, несущей 100 т мидий, и окружающей средой, учитывая, что в марте на одном коллекторе содержится 180 экз. мидий размерной группы 51–60 мм, а в октябре всего 35 экземпляров (Холодов и др., 2017).

Выводы

На основании проведенных исследований выявлены тенденции изменения содержания тестостерона и эстрадиола в гонадах и половых продуктах мидии *M. galloprovincialis*. Показано, что моллюски способны поглощать стероиды из окружающей среды и сохранять их в течение длительных периодов посредством этерификации с жирными кислотами, поддерживая баланс между свободными и связанными формами гормонов. Неэтерифицированные стероиды экскретируются

мидиями в водную среду вместе с половыми продуктами. Впервые рассчитано количество тестостерона и эстрадиола, выделяемых во время нереста в водную среду одной тонной мидий. Во время нереста концентрации тестостерона и эстрадиола не постоянны, так как зависят от ряда факторов: сезонности, температуры, состояния гонад, условий выращивания мидий. Тестостерон и эстрадиол, выделяемый вместе с половыми продуктами мидий, активно участвует в жизнедеятельности, как самих мидий, так и других гидробионтов.

Список литературы

1. Золотницкий А.П. Экологические закономерности размножения мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в различных районах Черного моря // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия». 2005. Т. 18 (57), № 2. С. 21–33.
2. Капранова Л.Л., Нехорошев М.В., Малахова Л.В., Рябушко В.И., Капранов С.В., Кузнецова Т.В. Жирнокислотный состав гонад и половых продуктов двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. (1819) из Черного моря на разных стадиях половой зрелости // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2019. Т. 55, № 6. С. 398–406. doi: 10.1134/S0044452919050085
3. Караванцева Н.В., Поспелова Н.В., Бобко Н.И., Нехорошев М.В. Методика отбора половых продуктов мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Системы контроля окружающей среды. 2012. № 17. С. 184–187.
4. Козинцев А.Ф., Рябушко В.И. Накопление тяжелых металлов в мидиях, культивируемых в бухте Казачья Чёрного моря // Морські біотехнічні системи. Севастополь. 2002. Вып. 2. С. 222–230.
5. Кудикина Н.П. Стероидные гормоны в жизненном цикле двустворчатых моллюсков // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. 2013. Вып. 7. С. 79–85.
6. Кузнецова Л.А., Плеснева С.А., Перцева М.Н. Биохимические механизмы проведения гормонального сигнала у беспозвоночных // Биологические мембраны. 1991. Т. 8. С. 1142–1144.
7. Меньшиков В.В. Обеспечение качества лабораторных исследований. Проаналитический этап. – М.: Юнимед – пресс, 2003. 206 с.
8. Никитина С.М. Стероидные гормоны у беспозвоночных животных. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 169 с.
9. Никонова Л.Л., Нехорошев М.В., Рябушко В.И. Общий тестостерон и эстрадиол в гонадах и половых продуктах двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2017. Т. 53, № 6. С. 459–461.
10. Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Щуров С.В. Формирование поселений мидий *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) на коллекторах фермы в бухте Ласпи в зависимости от экологических факторов // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского Биология. Химия. 2019. Т. 5 (71), № 1. С. 92–106.
11. Поспелова Н.В., Нехорошев М.В. Содержание каротиноидов в системе «взвешенное вещество–мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.)–биоотложения мидий» // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 62–66.
12. Рябушко В.И., Козинцев А.Ф., Макаrchук Т.Л., Шинкаренко В.К. Содержание тяжелых металлов в мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. из бухты Казачья Чёрного моря // Морські біотехнічні системи. Севастополь. 2002. Вып. 2. С. 215–221.

13. Финенко Г.А., Романова З. А., Аболмасова Г.И. Экологическая энергетика черноморских мидий / Ред. Г.Е. Шульман, Г.А. Финенко. Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. С. 32 – 72.
14. Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Выращивание мидий и устриц в Черном море. – Воронеж: ООО «Издатпринт», 2017. 240 с.
15. Юрьева М., Лусаковская О.В., Акулин В.Н., Кропотов А.В. Гонады морских ежей – источник для создания препаратов, стимулирующих половое поведение // Биология моря. 2003. Т. 29, № 3. С. 213–216.
16. Crews D., Bergeron J., McLachlan J. The role of estrogen in turtle sex determination and the effect of PCBs // Environmental Health Perspectives. 1995. Vol. 103. P. 73–77. Doi: 10.1289/ehp.95103s773
17. Dridi S., Romdhane S.M., Elcafsi M. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in relation to the gametogenic cycle and environmental conditions of the Bizert lagoon, Tunisia // Aquaculture. 2007. Vol. 263, iss.1–4. P. 238–248. Doi: 10.1016/j.aquaculture.2006.10.028
18. Fingerman M., Nagabhushanam R., Sarojini K. Vertebrate-type hormones in crustaceans: localization, identification and functional signification // Zoological Science. 1993. Vol.10. No. 1. P. 13–29.
19. Giusti A, Joaquim-Justo C. Esterification of vertebrate like steroids in molluscs: a target of endocrine disruptors? // Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology. 2013. Vol. 158, iss. 4. P. 187–198. Doi. 10.1016/j.cbpc.2013.08.003
20. Gottfried H., Lulis O. Steroids of Invertebrates: The in Vitro Production of 11-ketotestosterone and Other Steroids by the Eggs of the Slug, *Arion ater* Rufus (Linn.) // Nature. 1966. Vol.12. P. 1488–1489. Doi: 10.1038/2121488a0
21. Janer G., Porte C. Sex steroids and potential mechanisms of non-genomic endocrine disruption in invertebrates // Ecotoxicology. 2007. Vol. 16, iss. 1. P. 145–160. Doi: 10.1007/s10646-006-0110-4
22. Mathieson P., Gibbs P.E. Critical appraisal of the evidence for tributyltin-mediated endocrine disruption in mollusks // Environmental Toxicology and Chemistry. 1998. Vol. 17, iss.1. P. 37–43. Doi: 10.1002/etc.5620170106
23. Oehlmann J., Benedetto Di P., Tillmann M., Duft M., Oetken M., Schulteoehlmann U. Endocrine disruption in prosobranch molluscs: evidence and ecological relevance // Ecotoxicology. 2007. Vol. 16, iss. 1. P. 29–43. DOI: 10.1007/s10646-006-0109-x
24. Purdom C.E., Hardiman P.A., Bye V.J., Eno N.C., Tyler C.R., Sumpter J.P. Estrogenic effects of effluents from sewage treatment works // Journal of Chemical Ecology. 1994. Vol. 8. P. 275–85. Doi:10.1080/02757549408038554
25. Sapir A., Shalev A.H., Skalka N., Bronshtein A., Altstein M. Development of an enzyme – linked immunosorbent assay and a beta-1 adrenergic receptor – based assay for monitoring the drug atenolol // Environmental Toxicology and Chemistry. 2013. Vol. 32, iss. 3. P. 585–593. Doi: 10.1002/etc.2078
26. Schwarz T. I., Katsiadaki I., Maskrey B.H., Scott A.P. Uptake and metabolism of water-borne progesterone by the mussel, *Mytilus* spp. (Mollusca) // Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology. 2018. Vol. 178. P. 13–21. Doi:10.1016/j.jsbmb.2017.10.016
27. Scott A. Do mollusks use vertebrate sex steroids as reproductive hormones? Part I: Critical appraisal of the evidence for the presence, biosynthesis and uptake of steroids // Steroids. 2012. Vol. 77, iss. 13. P. 1450–1468. Doi: 10.1016/j.steroids.2012.08.009
28. Scott A. Is there any value in measuring vertebrate steroids in invertebrates? // General and Comparative Endocrinology. 2018. Vol. 265. P. 77–82. Doi: 10.1016/j.ygcen.2018.04.005
29. Wakeham S.G., Beier J.A. Fatty acid and sterol biomarkers as indicators of particulate matter source and alteration processes in the Black Sea // Deep Sea Research Part A.

- Oceanographic Research Papers. 1990. Vol. 38. P. 943–968. Doi: 10.1016/S0198–0149(10)80018–4
30. Yan H., Li Q., Liu W., Ke Q., Yu R., Kong L. Seasonal changes of oestradiol–17b and testosterone concentrations in the gonad of the razor clam *Sinonovacula constricta* (Lamarck, 1818) // Journal of Molluscan Studies. 2011. Vol. 77, iss. 2. P. 116–122. Doi: 0.1093/mollus/eyq045

**TESTOSTERONE AND ESTRADIOL EXCRETION BY CULTIVATED MUSSELS
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAM. (BLACK SEA)**

Капранова Л.Л.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS,
Sevastopol, Russian Federation
e-mail: lar_sa1980@mail.ru*

In this review, data on the concentrations of sex hormones (testosterone and estradiol) in the bivalve mollusk *Mytilus galloprovincialis* Lam. (1819) living in the Black Sea are presented and the concentrations of testosterone and estradiol released into the environment during the mass spawning of the cultivated mussel *M. galloprovincialis* are calculated. It is found that the maximum concentration of testosterone (0.1 mg/ton) is excreted by the mussel males into the environment with sperm. With the eggs of female mussels, up to 10 mg/ton of estradiol can be released into the aquatic environment. The concentrations of testosterone and estradiol during the mussel spawning are not constant, and they depend on a number of factors: seasonality, gonad size, mussel nutrition and growth conditions, population of other aquatic organisms, and also on anthropogenic impact. Testosterone and estradiol excreted with the sex products of mussels are involved in the vital functions of mussels and other aquatic animals.

Key words: mussel *Mytilus galloprovincialis*; sex products; testosterone; estradiol; Black Sea.

Капранова младший научный сотрудник лаборатории проблем
Лариса идентификации видов, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных
Леонидовна морей имени А.О. Ковалевского РАН», e-mail: lar_sa1980@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2020 г.