

גלית הרמן

המעבדה לחקר מערכות יבשתיות, הפקולטה למדעי החיים ע"ש מינה ואבררד גודמן, אוניברסיטת בר-אילן

לארי שור

המעבדה לאנדוקרינולוגיה, המכון הווטרנרי ע"ש קמרון, בית דגן

יוסף שטיינברג

המעבדה לחקר מערכות יבשתיות, הפקולטה למדעי החיים ע"ש מינה ואבררד גודמן, אוניברסיטת בר-אילן

מאמר זה עבר שיפוט עמיתים

ציטוט מומלץ

הרמן ג, שור ל ושטיינברג י. 2012. תנודות ברמות הורמוני המין אצל שני מינים של שבלולי מדבר בהר הנגב הצפוני. *אקולוגיה וסביבה* 3(1): 96–90.



זוג שבלולי לבנונית המדבר בתחילת תהליך ההזדווגות | צילום: יונתן גרופ ©

תנודות ברמות הורמוני המין אצל שני מינים של שבלולי מדבר בהר הנגב הצפוני

5 בפברואר, 2012

גיליון אביב 2012 / כרך 3(1) / הנגב

[חזית המחקר](#)

תקציר

שני מינים של שבלולי המדבר, לבנונית המדבר ולבנונית קמוטת-פה, הם דו-מיניים בו-זמנית, כלומר מתפקדים כזכרים ונקבות באותה עונת פעילות. אלה מינים חופפי מקום בהר הנגב הצפוני, והם פעילים רק כ-5% מימות השנה – בחלק מחודשי החורף. בתקופה קצרה זו מקיימים השבלולים את כל תפקודי החיים, וצריכים להיות מוכנים מבחינה רבייתית להזדווגויות פוריות ומוצלחות לשם המשכיות המין. בחודשי הקיץ מצויים השבלולים בקיוט (תרדמת קיץ). בקיוט הם מאכלסים נישות אקולוגיות שונות – לבנונית קמוטת-פה מצויה על פני הקרקע או על גבי סלעים וחשופה יותר לקרינת השמש ולשינויים אחרים בתנאי הסביבה. מנגד, לבנונית המדבר נמצאת בתרדמה תחת אבנים. המחקר עקב אחר השינויים ברמות הורמוני מין בשבלולים אלה בשיטת RIA במשך שנה, בתקופות פעילות וחוסר-פעילות (פעילות על-אדמתית, תרדמת חורף זמנית וקיוט). התוצאות מעידות על דפוס שינויים ברמות הורמוני המין, המשותף לשני המינים, אף כי אצל כל אחד מהם נמדדו רמות שונות שלהם. ריכוזי ההורמונים הגבוהים ביותר ($p < 0.05$) נרשמו בקיץ, כאשר השבלולים נמצאו בקיוט. בתקופה זו נמצאו הבדלים משמעותיים ברמות הורמוני המין בין שני מיני השבלולים, בהתאם

להימצאותם בנישות אקולוגיות שונות. עם זאת, בתקופת הפעילות העל-אדמתית, כאשר הם מאכלסים אותה נישת אקולוגית, ריכוזי הורמוני המין היו הנמוכים ביותר ($p < 0.05$) ודומים ברמתם אצל שני המינים. ממצאי המחקר מחזקים את התבונה, כי השבלולים לבנונית המדבר ולבנונית קמוטת-פה מתחילים להתכונן, מבחינה רבייתית, לתקופה הקצרה של הפעילות העל-אדמתית – עוד בהיותם בקיוט. הם עושים זאת באמצעות העלאת רמות ההורמונים פרוגסטרון טסטוסטרון ואסטרוגן בגופם, כדי שיהיו מוכנים לחילופי זרע ביניהם בתקופת הפעילות העל-אדמתית. הכנה רבייתית בתקופות תרדמה נמצאה גם אצל מיני בעלי חיים מדבריים נוספים.

מבוא

התנאים האביוטיים השוררים בנגב הם בעלי השפעה מכרעת על מגוון המינים ועל אורח חייהם של היצורים החיים בו. פעילות היצורים החיים במדבר מתבצעת בתקופות שתנאי הסביבה מאפשרים זאת, כמתואר במודל "עתודה-פעילה"^[13]. ממספר עבודות^[4, 5, 16] עולה כי שני מינים של שבלולי המדבר, לבנונית המדבר (*Sphincterochila prophetarum*) ולבנונית קמוטת-פה (*Sphincterochila zonata*), מצליחים לשרוד בתנאי המדבר הקשים על-ידי שילוב התאמות צורניות, התנהגותיות ופיזיולוגיות. באופן זה, הם פעילים כ-20 ימים בשנה, המפוזרים לרוב על פני ארבעת החודשים דצמבר-מרץ, כאשר לחות הקרקע גדולה מ-3%. הם אינם פעילים כ-95% מימות השנה (כשלחות הקרקע קטנה מ-3%). בין תקופות הפעילות, בימי החורף הגשומים, הם מצויים במצב של חוסר פעילות זמני (cryptobiosis), תוך יצירת אפיפרגמה, כלומר גיליון של ריר סידני, החותם את פתח קונכיית השבלול. לקראת הקיץ מתחלף חוסר פעילות זמני זה בתרדמת קיץ מוחלטת הנקראת קיוט (aestivation), ובה מתעבה האפיפרגמה. שני מיני השבלולים, לבנונית המדבר ולבנונית קמוטת-פה, הם חופפי מקום (sympatric) בהר הנגב הצפוני, אך יחד עם זאת, מאכלסים נישות אקולוגיות שונות בזמן הקיוט; לבנונית קמוטת-פה מצויה על פני הקרקע או על גבי סלעים וחשופה יותר לקרינת השמש ולשינויים אחרים בתנאי הסביבה, בעוד שלבנונית המדבר נמצאת בתרדמה תחת אבנים. שני מיני השבלולים הנחקרים הם דו-מיניים בו-זמנית (simultaneous hermaphrodites), דבר המקנה יתרון במקרים שבהם סיכויי המפגש בין הפרטים נמוכים, עקב תנועתיות מועטה וצפיפות אוכלוסייה נמוכה^[10]. אף על פי ששבלולים אלה נמצאים בתרדמה כ-11 חודשים בשנה, הם מסוגלים להזדווג מיד לאחר רדת הגשמים הראשונים. עדויות לייצור ולנוכחות הורמונים סטרואידים אצל שבלולי יבשה התקבלו מחקר החשופית *Arion ater rufus*. הסטרואידים C_{18} -ו- C_{21} , C_{19} היוצרים פרוגסטרון, טסטוסטרון ואסטרוגן, בהתאמה, נוצרים מכולסטרול, שהוא הסטרול (מולקולה שומנית הבנויה מארבע טבעות פחמן וקבוצת הידרוקסיל [OH]) העיקרי אצל חלזונות^[8, 9]. אצל יונקים, פרוגסטרון אחראי על שמירת ההיריון, ומהורמון זה מיוצר טסטוסטרון שמשותף בבקרת יצירת תאי זרע. אסטרוגן משותף בבקרת יצירת תאי ביצה ומיוצר מטסטוסטרון^[2]. במחקרים בתנאי מעבדה נמצא שהחשופית מסנתזת טסטוסטרון בשלב הזכרי של הפרט, ואסטרוגן בשלב הנקבי של הפרט^[8, 9]. כמו כן, בעקבות טיפולים בהורמונים סטרואידים בשבלול היבשה *Helix pomatia*, התברר שטסטוסטרון עוודד את השלב הזכרי של הפרט ובאותו זמן עיכב את השלב הנקבי, אסטרוגן היה בעל השפעה הפוכה, ופרוגסטרון עוודד את שני השלבים^[12]. Hodgson ו-Shachak^[11] הראו ששלב ייצור תאי הזרע מתרחש בתקופת הקיוט (אוגוסט-ספטמבר), ואילו שלב ייצור תאי הביצה מתרחש בחורף (דצמבר-ינואר) זמן קצר לפני הטלת הביצים.

המחקר הנוכחי עקב אחר השינויים ברמות הורמוני מין (פרוגסטרון, טסטוסטרון ואסטרוגן) אצל מיני השבלולים לבנונית המדבר ולבנונית קמוטת-פה במשך שנה, בתקופות של פעילות (פעילות על-אדמתית) ושל חוסר-פעילות (תרדמת חורף זמנית וקיוט).



לבנונית קמוטת-פה / צילום: עוז ריטנר

שיטות

שטח המחקר – שטח המחקר נמצא בשדה בוקר, בנגב ($30^{\circ}50'N$; $34^{\circ}50'E$), בגובה 500 מטר מעל פני הים במדרון הצפוני. כמות המשקעים הרב-שנתית הממוצעת היא כ-90 מ"מ, וקיימת שונות גבוהה בין השנים. מקור מים נוסף בנגב הוא טל, וישנם כ-220 לילות טל בשנה. טמפרטורת האוויר וטמפרטורת פני הקרקע בחודשי הקיץ גבוהות (40 ו-70 מעלות צלזיוס, בהתאמה) בעוד שהחורפים קרים, וממוצע טמפרטורות המינימום הוא 0.2 מעלות ^[6, 14, 17]. בשטח המחקר נאספו מדי חודש 15 פרטים של לבנונית המדבר ו-15 פרטים של לבנונית קמוטת-פה, והוכנסו מיד לקופסה שהכילה קרח יבש (CO_2 מוצק). לאחר שקילתם ומספורם הם נשמרו במקפיא בטמפרטורה של (-20) מעלות עד לבדיקות המעבדה.

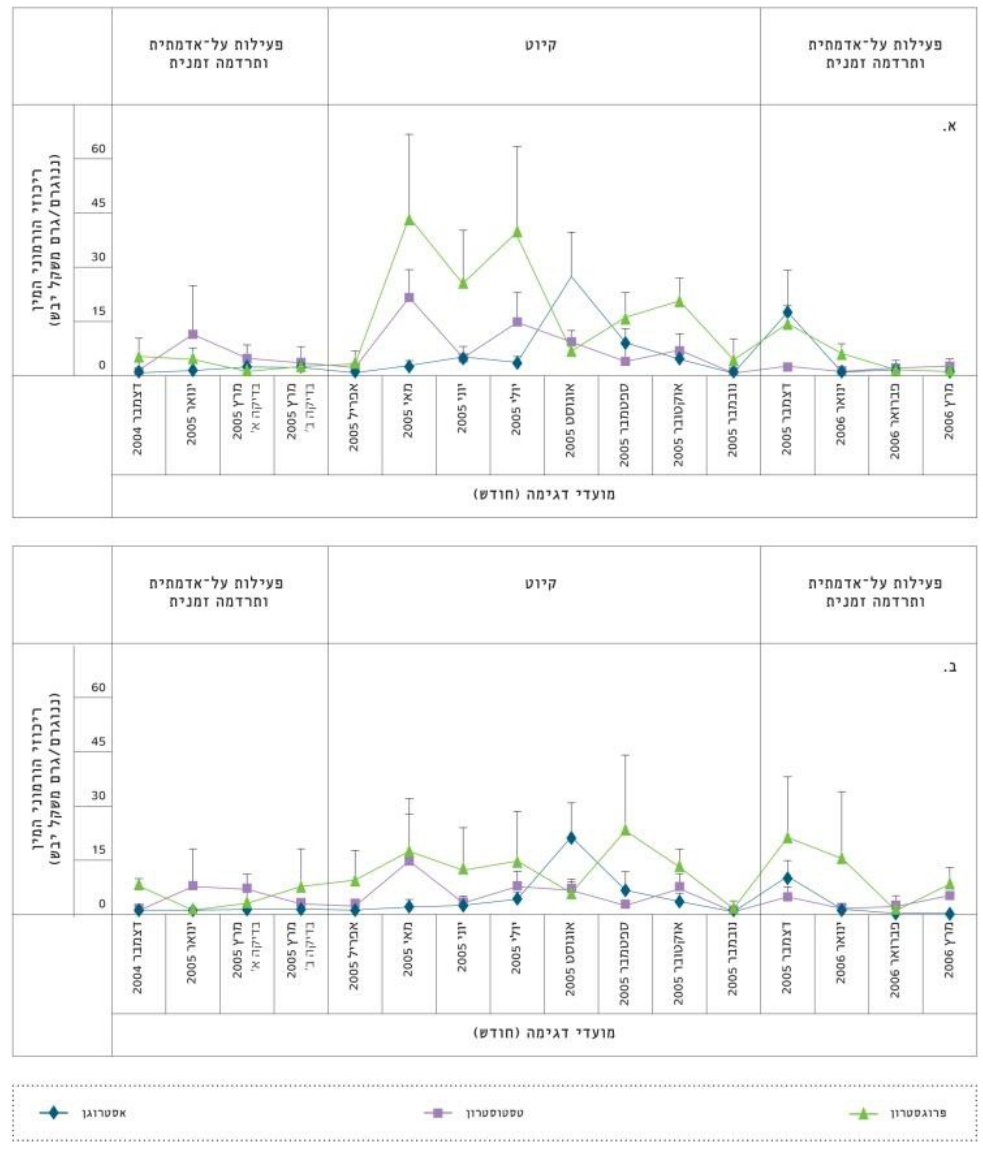
בדיקות מעבדה – הורמוני המין, פרוגסטרון, טסטוסטרון ואסטרוגן, מוצו מן השבלולים ונבדקו בשיטת (RIA radioimmunoassay), שעיקרה תחרות בין הורמון שמקורו – השבלול (הורמון קר) להורמון מסומן רדיואקטיבי (הורמון חם) להתקשרות לנוגדן. חלק מהשבלולים יובשו, לקבלת משקל יבש, ששימש נקודת ייחוס לרמות ההורמונים, לשם נטרול כמויות מים שונות ברקמות השבלול.

תוצאות

תוצאות המחקר מעידות על קיום דפוס שינויים ברמות הורמוני המין, שמשותף ללבנונית המדבר וללבנונית קמוטת-פה (איור 1). אצל שני המינים של שבלולי המדבר נמצאו שתי רמות שיא לכל אחד מהורמוני המין – אחת בתקופות הפעילות העל-אדמתית והתרדמה הזמנית, והשנייה, הגבוהה יותר, בתקופת הקיט. בהתאם לכך, בחודש דצמבר 2004 נרשמה רמת שיא בריכוז הפרוגסטרון (בהשוואה לשאר ההורמונים). בתקופת הקיט, רמת פרוגסטרון גבוהה נמצאה בחודש מאי 2005 אצל לבנונית המדבר ובחודש ספטמבר 2005 אצל לבנונית קמוטת-פה. ריכוז הטסטוסטרון הגבוה ביותר (בהשוואה לשאר ההורמונים), בתקופות הפעילות העל-אדמתית והתרדמה הזמנית, נמצא בחודש ינואר 2005 אצל שני מיני השבלולים, ובקיט, בחודש מאי 2005. ואילו רמת השיא של האסטרוגן בתקופת הקיט התקיימה באוגוסט 2005, ובתקופת הפעילות העל-אדמתית והתרדמה הזמנית, בדצמבר 2005. ריכוזי ההורמונים הגבוהים ביותר ($p < 0.05$) נרשמו בחודשי הקיץ, כאשר השבלולים נמצאו בקיט. יחד

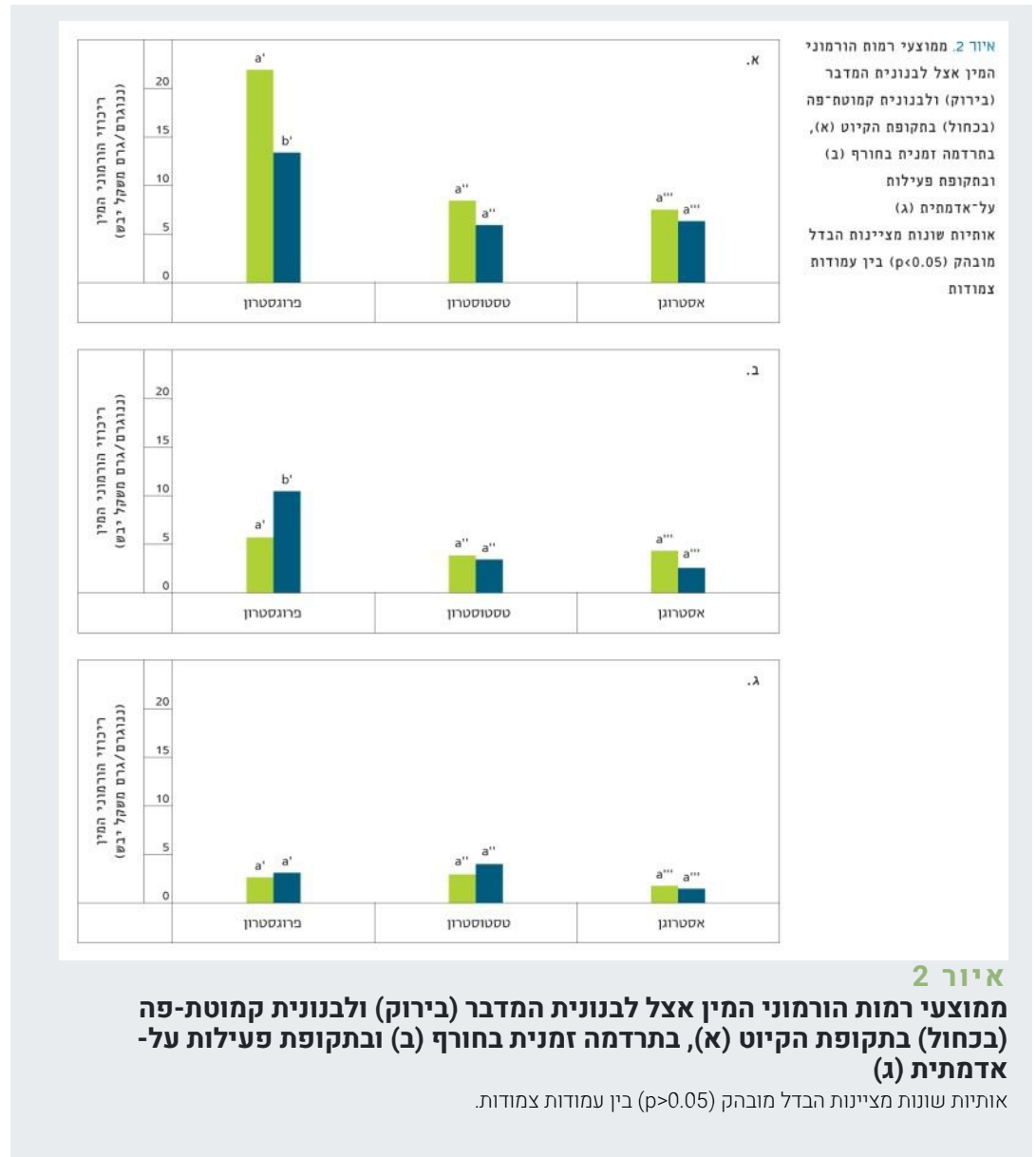
עם זאת, אצל כל אחד מהמינים נמדדו רמות שונות (איור 2א). בתקופת הקיץ מצויים שני מיני השבלולים בנישות אקולוגיות שונות: פרטים מהמין לבנונית המדבר שוהים תחת אבנים, שם מתקיים מיקרו-אקלים יציב יחסית מבחינת אחוזי הלחות היחסית והטמפרטורה. ערכי הפרוגסטרוון והטסטוסטרון שלו היו גבוהים באופן מובהק ($p < 0.05$), וערכיהם המדודים היו 21.92 ו-5.5 (ננוגרם/גרם משקל יבש) בהתאמה. לעומת זאת, ערכיהם אצל לבנונית קמוטת-פה היו 13.36 ו-5.84 (ננוגרם/גרם משקל יבש), בהתאמה. בתקופת התרדמה הזמנית, הפער בריכוזי הורמוני המין הצטמצם, ולא נמצאו הבדלים מובהקים ($p > 0.05$) ברמות הטסטוסטרון והאסטרוגן בין שני מיני השבלולים (איור 2ב). מגמה זו נמשכה ואף התעצמה בתקופת הפעילות העל-אדמתית, שבה שני מיני השבלולים פעילים, מאכלסים אותה נישה אקולוגית וחולקים בה. בתקופה זו לא נמצאו הבדלים מובהקים ברמות שלושת הורמוני המין ביניהם ($p > 0.05$). כמו כן, בתקופה זו ריכוזי הורמוני המין היו הנמוכים ביותר ($p < 0.05$) אצל שני מיני השבלולים (איור 2ג), בהשוואה לתקופות חוסר-פעילות.

איור 1. תנודות בממוצעי רמות הורמוני המין פרוגסטרוון, טסטוסטרון ואסטרוגן ($\pm$ סטיית תקן) אצל לבנונית המדבר (א) ולבנונית קמוטת-פה (ב) בתקופת המחקר



איור 1

תנודות בממוצעי רמות הורמוני המין פרוגסטרוון, טסטוסטרון ואסטרוגן ($\pm$ סטיית תקן) אצל לבנונית המדבר (א) ולבנונית קמוטת-פה (ב) בתקופת המחקר



דיון ומסקנות

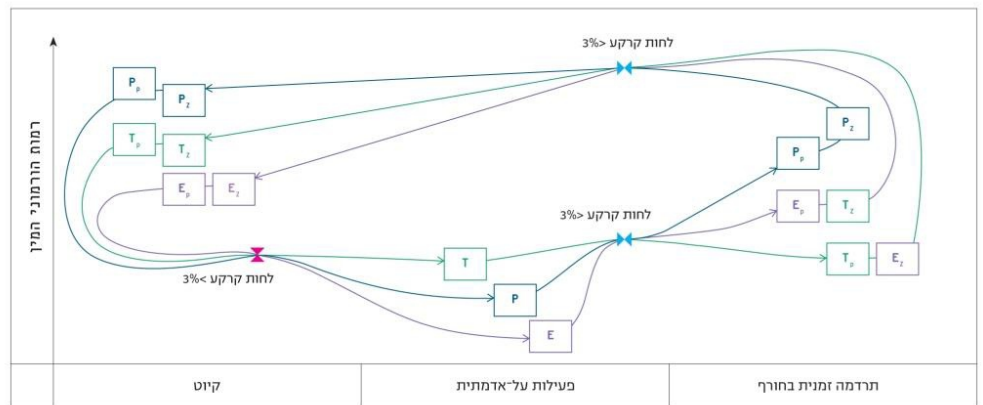
הממצאים מחזקים את התבונה, כי השבולות לבנונית המדבר ולבנונית קמוטת-פה מתחילים להתכונן מבחינה רבייתית לתקופה הקצרה של הפעילות העל-אדמתית עוד בהיותם בקיט, כאשר לחות הקרקע גדולה מ-3%, כמוצג במודל (איור 3). הם עושים זאת באמצעות העלאת רמות ההורמונים פרוגסטרוגן, טסטוסטרון ואסטרוגן בגופם, על פי סדר היווצרותם. קודם כול עולה רמת הפרוגסטרוגן בגוף השבולות, לאחר מכן עולה רמת הטסטוסטרון, ולבסוף מתרחשת עלייה בריכוז האסטרוגן. כמו כן, רמות הפרוגסטרוגן הגיעו לשיאים בריכוז מספר פעמים בשנה. ממצאים אלו התקבלו גם אצל חולייתנים, בחקר אנדוקריני של הצפרדע *Rana esculenta* [7]. נתוני המחקר הנוכחי עולים בקנה אחד עם ממצאי מחקרים של Hodgson ו-Shachak [11]. לשם יצירת תאי זרע בתקופת הקיט, יש צורך בנוכחות טסטוסטרון בתקופה זו. מנגד, יצירת תאי ביצה מתרחשת בחודשי החורף, סמוך למועד ההפריה, ואכן אחת מרמות השיא של אסטרוגן נמצאה בדצמבר 2005, אצל שני מיני השבולות. יחד עם זאת, שיא נוסף בריכוז האסטרוגן התרחש בקיץ. ניתן לשער, שהורמון זה דרוש גם ליצירת תאי זרע, כפי שמתרחש במיני חולייתנים כמו החולדה (*Rattus norvegicus*) והאדם [18]. לאחר היווצרותם, תאי הזרע מאופסנים בציוור ההרמפרודיטי hermaphrodite (duct) [11], ובהתאם לכך, השבולות יהיו מוכנים לחילופי זרע ביניהם בתקופת הפעילות העל-אדמתית.

הכנה רבייתית בתקופות תרדמה נמצאה גם אצל מינים של בעלי חיים מדבריים נוספים כדוגמת הצפרדעים האוסטרליות המדבריות *Cyclorana maini* ו-*Neobatrachus sutor*. רמות הטסטוסטרון אצלן עולות כבר בתקופת הקיט אצל זכרים, והם מתכוננים מבחינה רבייתית לתקופת הפעילות העתידית בחודשי החורף [15]. דפוס זה, המציג עלייה בריכוזי הורמוני המין

בתקופות תרדמה, ומאידך גיסא, ירידה בריכוזם בתקופות הפעילות, קיים גם אצל מיני בעלי חיים מדבריים הפעילים בקיץ ונמצאים בתרדמת חורף. כך למשל, אצל פרטים זכריים של הנחש עכן קטן (*Cerastes vipera*), המצוי בחולות הנגב המערבי, ריכוז הטסטוסטרון באשך ובפלזמה עולה בתרדמת החורף, ואף נמצא בשיאו בזמן היציאה מהתרדמה. זאת בניגוד לריכוזי ההורמון ברקמות אלה בתקופת פעילותו של העכן הקטן בחודשי הקיץ, שהיא הנמוכה ביותר [1].

קשה לתאר שאחרי מיליוני שנות אבולוציה והתפתחות של מנגנוני הסתגלות שונים, ירדו הגשמים הראשונים והבלתי צפויים במדבר, ושני מיני שבלולים, שתנועתיותם נמוכה, ייפגשו ולא יהיו מוכנים לחילופי הזרע ביניהם. המודל (באיור 3) ממחיש את העובדה שכאשר השבלולים חולקים אותה נישה אקולוגית בתקופת הפעילות, המתאפשרת הודות ללחות קרקע מעל 3%, רמות הורמוני המין אצלם דומות והן גם הנמוכות ביותר, וזאת בניגוד לרמותיהם השונות באופן מובהק, כאשר לחות הקרקע קטנה מ-3%, ובזמנים אלו הם אינם פעילים ומאכלסים נישות אקולוגיות שונות (תרדמה זמנית בחורף וקיוט). על כן, ניתן לומר כי תנאי הסביבה והימצאות בנישות אקולוגיות שונות משפיעים על רמות הורמוני המין אצל שבלולי היבשה לבנונית המדבר ולבנונית קמוטת-פה [3].

איור 3. מודל המתאר את הקשר בין רמות הורמוני המין (E – אסטרוגן, P – פרוגסטרון, T – טסטוסטרון) ותקופות הקיוט, הפעילות העל-אדמית והתרדמה הזמנית בחורף אצל לבנונית המדבר (P) ולבנונית קמוטת-פה (Z) קשרים אלו מווסתים על-ידי לחות הקרקע. כאשר הווסת מאוזן (מסומן בתכלת), לחות הקרקע קטנה מ-3%, והשבלולים יכולים להיות או בקיוט או בתרדמה זמנית בחורף. כאשר הם מצויים בקיוט, רמות הפרוגסטרון והטסטוסטרון אצל לבנונית המדבר גבוהות באופן מובהק מאלה של לבנונית קמוטת-פה, בעוד שכאשר הם מצויים בתרדמה זמנית בחורף, מצטמצם פער ההבדלים ברמות הורמוני המין כך שרק רמת הפרוגסטרון אצל לבנונית קמוטת-פה גבוהה באופן מובהק מזו של לבנונית המדבר. כאשר הווסת מאונך (מסומן בורוד), לחות הקרקע גדולה מ-3%, והשבלולים פעילים. בתקופה זו אין הבדלים מובהקים ברמות הורמוני המין בין שני המינים של השבלולים הנחקרים



איור 3

מודל המתאר את הקשר בין רמות הורמוני המין (E – אסטרוגן, P – פרוגסטרון, T – טסטוסטרון) ותקופות הקיוט, הפעילות העל-אדמית והתרדמה הזמנית בחורף אצל לבנונית המדבר (P) ולבנונית קמוטת-פה (Z)

קשרים אלו מווסתים על-ידי לחות הקרקע. כאשר הווסת מאוזן (מסומן בתכלת), לחות הקרקע קטנה מ-3%, והשבלולים יכולים להיות או בקיוט או בתרדמה זמנית בחורף. כאשר הם מצויים בקיוט, רמות הפרוגסטרון והטסטוסטרון אצל לבנונית המדבר גבוהות באופן מובהק מאלה של לבנונית קמוטת-פה, בעוד שכאשר הם מצויים בתרדמה זמנית בחורף, מצטמצם פער ההבדלים ברמות הורמוני המין כך שרק רמת הפרוגסטרון אצל לבנונית קמוטת-פה גבוהה באופן מובהק מזו של לבנונית המדבר. כאשר הווסת מאונך (מסומן בורוד), לחות הקרקע גדולה מ-3%, והשבלולים פעילים. בתקופה זו אין הבדלים מובהקים ברמות הורמוני המין בין שני המינים של השבלולים הנחקרים.

מקורות

1. סיוון ח. 2001. רבייה ופעילות עונתית בזכר של העכן הקטן (*Cerastes vipera*) (עבודה לתואר דוקטור). באר שבע אוניברסיטת בן-גוריון בנגב.
2. צפירי א. 1983. רביית היונקים. יחידות 1-2. תל-אביב: האוניברסיטה הפתוחה.

- Alon G, Shore L, and Steinberger Y. 2007. Correlation between levels of sex hormones (progesterone, testosterone and estrogen) and ecophysiological-behavior stages in two species of desert snails (*Sphincterochila zonata* and *Sphincterochila prophetarum*) in the Northern Negev Desert. *General and Comparative Endocrinology* **151**: 122-127. .3
- Arad Z, Goldenberg S, and Heller J. 1989. Resistance to desiccation and distribution patterns in the land snail *Sphincterochila*. *Journal of Zoology* **218**: 353-364. .4
- Evenari M. 1981. Ecology of the Negev Desert a critical review of our knowledge. In: Shuval HI (Ed). Development in arid zone ecology and environmental quality. Jerusalem: The Hebrew University of Jerusalem. .5
- Evenari M, Shanan L, and Tadmor N. 1971. The Negev. Cambridge, MA: Harvard University Press. .6
- Fasano S, Minucci S, Di Matteo L, D'Antonio M, and Pierantoni R. 1989. Intratesticular feedback mechanisms in the regulation of steroid profiles in the frog, *Rana esculanta*. *General and Comparative Endocrinology* **75**: 335-342. .7
- Gottfried H and Lusi O. 1966. Steroids of invertebrates: The in vitro production of 11-ketotestosterone and other steroids by the eggs of the slug, *Arion ater rufus* (Linn.). *Nature* **212**: 1488-1489. .8
- Gottfried H, Dorfman RI, and Wall PE. 1967. Steroids of invertebrates: Production of oestrogens by an accessory reproductive tissue of the slug, *Arion ater rufus* (Linn.). *Nature* **215**: 409-410. .9
- Heller J. 1993. Hermaphroditism in mollusks. *Biological Journal of the Linnean Society* **48**: 19-42. .10
- Hodgson AN and Shachak M. 1991. The spermatogenic cycle and role of the hermaphrodite duct in sperm storage in two desert snails. *Invertebrate Reproduction and Development* **20**: 125-136. .11
- Lehoux JG and Sandor T. 1970. Review – The occurrence of steroids and steroid metabolizing enzyme systems in invertebrates. *Steroids* **16**: 141-171. .12
- Noy-Meir I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **54**: 25-51. .13
- Schmidt-Nielsen K, Taylor CR, Shkolnik A. 1971. Desert snails: Problems of heat, water and food. *Journal of Experimental Biology* **55**: 385-398. .14
- Shalan AG, Bradshaw SD, Withers PC, Thompson G, Bayomy MFF, Bradshaw FJ, and Stewart T. 2004. Soermatogenesis and plasma testosterone levels in western Australian burrowing desert frogs, *Cyclorana platycephala*, *Cyclorana maini* and *Neobatrachus sutor*, during aestivation. *General and Comparative Endocrinology* **136**: 90-100. .15
- Steinberger Y, Grossman S, and Dubinsky Z. 1981. Some aspects of the ecology of the desert snail *Sphincterochila prophetarum* in relation to energy and water flow. .16

Oecologia **50**: 103-108.

Yom-Tov Y. 1983. Life history tactics in two species of desert snails. *Journal of Arid Environments* **6**: 39-41. .17

van Pelt AMM, de Rooij DG, van der Burg B, van der Saag PT, Gustafsson JA, and Kuiper GGJM. 1999. Ontogeny of estrogen receptor – expression in rat testis. *Endocrinology* **140**: 478-483. .18