

СЕЗОННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ТРАВЯНОГО ШРИМСА *PANDALUS LATIROSTRIS*

В.И. Ковалева, ВГМУ, Владивосток

*Исследована репродуктивная система травяного шримса *Pandalus latirostris*. Полученные данные по гистологической организации и клеточному составу половых желез дополняют сведения о репродуктивной биологии травяного шримса и позволяют определить сроки их полового созревания и нереста.*

Травяной шримс *Pandalus latirostris* относится к типу членистоногих (Arthropoda), классу ракообразных (Crustacea), подклассу высших раков (Malacostraca), отряду десятиногих раков (Decapoda), подотряду креветок (Natantia) и семейству Pandalidae.

Креветки рода *Pandalus* Leach, 1814 широко распространены в Мировом океане и имеют важное коммерческое значение. Наиболее характерным видом рода считается *P. latirostris* Rathbun, 1902 (= *P. kessleri* Czerniavskii, 1878 (nomen nudum)). Этот вид наиболее обычен в Японском море, где вылавливается в больших количествах. Исследования закономерности гаметогенеза этих животных представляет помимо теоретического также и практический интерес.

Травяной шримс *Pandalus latirostris* – протандрический гермафродит, на втором году жизни он достигает половой зрелости и функционирует как самец, а в начале третьего года становится самкой. Гонада травяного шримса, по данным Иванова и Стрелкова (1949), состоит из двух удлинённых долей, соединённых перешейком; от нее отходят две пары половых протоков: передняя – яйцеводы, задняя – семяпроводы. У животных, функционирующих как самцы, семяпроводы развиты хорошо, а яйцеводы слабо. После инверсии пола начинают функционировать яйцеводы, а семяпроводы дегенерируют, хотя полностью и не исчезают.

Травяного шримса *P. latirostris* вылавливали в проливе Старка и бухте Восток залива Петра Великого Японского моря. Исследовали животных длиной от 30 до 130 мм. Измерение проводили от основания глаза до конца тельсона с точностью до 1 мм (рис. 1). Кусочки гонад фиксировали в 4%-ом формалине и смеси Буэна. После заливки в парафин срезы толщиной 5 мкм окрашивали гематоксилин-эозином и гематоксилином по Гейденгайну.

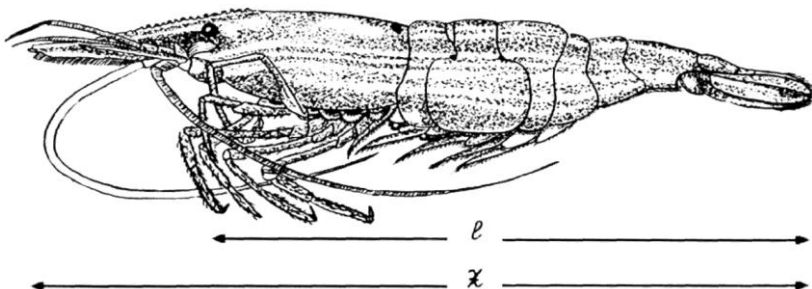


Рис. 1. Схема промеров травяного шримса.
Обозначения: Z – общая длина животного; L – промысловая длина

Осенью на первом году жизни, креветка достигает размера 40-50 мм. Животные ювенильные, их гонады – бисексуальные. В половых железах ювенильных креветок и самцов имеются зоны, в которых постоянно наблюдаются овоциты малого и раннего протоплазматического роста (рис. 2), что описано в гонадах других креветок как зоны пролиферации (King, 1948). Женские половые клетки представлены оогониями и ооцитами малого роста. В семенниках, окружающих зону пролиферации, сперматогонии дифференцируются в сперматоциты I и II. Созревания половых клеток в первый осенний период не происходит, и они подвергаются резорбции. Резорбция полового материала подготавливает гонады к очередному половому циклу. Зимой наблюдается увеличение фолликула и массы гонады. У травяного шримса дифференцировка мужских половых клеток характеризуется ярко выраженной синхронностью. (Ковалева, 1982). Развитие половых клеток имеет сезонный характер. Сперматогонии наблюдаются осенью, зимой, весной; сперматоциты I и II- летом, а зрелые гаметы появляются в конце августа, начале сентября. Во второй осенний период, на втором году жизни, происходит вымет сперматозоидов. Размер исследованных в этот период животных достигает 70-75 мм. После нереста гонады уменьшаются в размере. Фолликулы пустые или содержат небольшое количество спермиев. В октябре-ноябре мужские половые клетки дегенерируют, в гонадах наблюдаются фолликулярные и женские половые клетки. Происходит инверсия пола. Размеры животных в этот период достигает 75-85 мм. Гонады начинают функционировать как яичники. Ооциты на всех стадиях развития, включая первичный вителлогенез, имеются постоянно. Оогонии отмечаются после нереста и ранней весной. С апреля начинается рост ооцитов, постепенно увеличиваются размеры ядер и ядрышек, в конце августа – начале сентября наблюдаются созревшие гаметы. Дифференцировка женских половых клеток у травяного шримса имеет ярко выраженную асинхронность (Ковалева,

1982). Эти особенности гаметогенеза позволяют креветкам в теплых районах нерестятся более двух раз в год. (Oka, Shirhata, 1965).

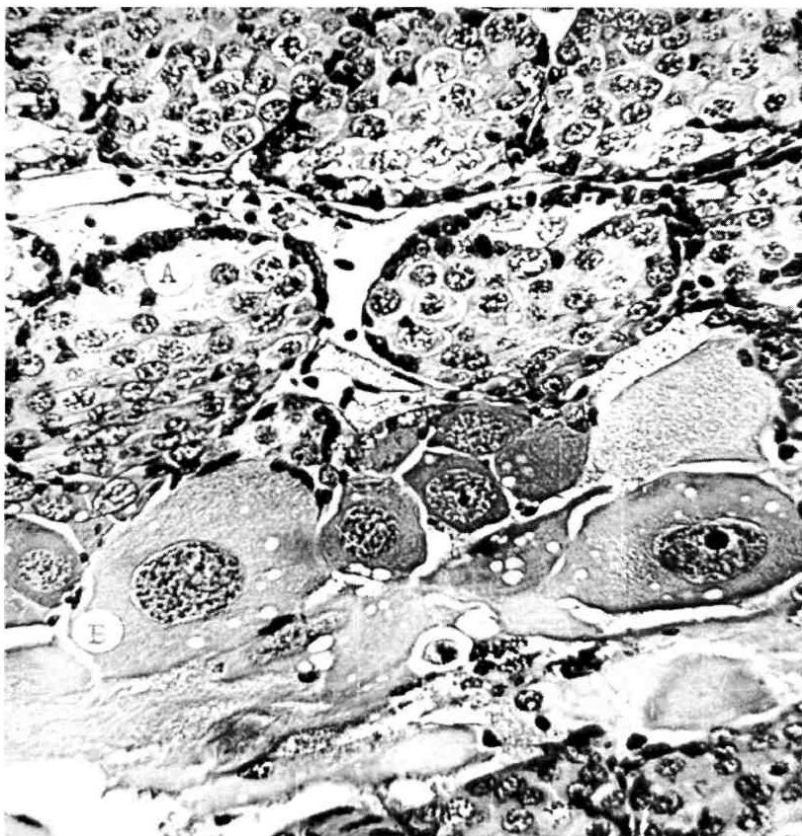


Рис. 2. Поперечный срез гермафродитной мужской половой железы травяного шримса *Pandalus latirostris*

Окраска гематоксилином-эозином. Ув. об.10, ок.15.

Обозначения: А – фолликулы с размножающимися мужскими половыми клетками; Б – женские половые клетки

На основании полученных нами данных, мы считаем вполне обоснованным разделить половой цикл самцов и самок на пять стадий.

I стадия – половой инертности. Наступает в сентябре и длится до января. При визуальном наблюдении гонады вялые и полупрозрачные. Фолликулы семенников пустые или содержат незначительное количество резорбирующихся невыметанных мужских половых клеток, преобладают фолликулярные клетки. В яичниках

видны немногочисленные ооциты малого и большого роста, а также резорбирующиеся созревшие гаметы.

II стадия – начала развития. На этой стадии развитие гонады продолжается с января по апрель. В гонадах появляется новое поколение половых клеток. Активная пролиферация зародышевого эпителия приводит к образованию гоний и фолликулярных клеток. В развивающихся семенниках видны сперматогонии и сперматоциты I. В яичниках преобладают ооциты раннего протоплазматического роста. Параллельно продолжается резорбция ооцитов предыдущей генерации.

III стадия – быстрого роста. Протекает в мае, июне. В этот период в фолликулах преобладают сперматоциты, идет массовый мейоз. В яичниках накапливаются ооциты трофоплазматического роста.

IV преднерестовая стадия. Половые железы приближаются к состоянию максимального развития. Особи на этой стадии появляются в июле. В семенниках наблюдается спермиогенез. В яичниках преобладают ооциты позднего трофоплазматического роста.

V нерестовая стадия. Половые железы достигают максимальной величины. Семенники заполнены зрелыми сперматозоидами, яичники-ооцитами, закончившими рост. Креветки вступают в нерест, происходит выведение половых продуктов. Нерест начинается в конце августа, начале сентября при температуре воды 18-20 °С.

Травяной шримс *Pandalus latirostris* – протандрический гермафродит. В течение первой половины жизни животное является самцом, а после сексуальной инверсии функционирует как самка. В репродуктивном цикле травяного шримса можно выделить следующие периоды: период сперматогенеза, который длится около полутора лет и протекает в гермафродитной железе; первый нерестовый период, в котором гонада функционирует как мужская; период оогенеза; второй нерестовый период, в котором гонада функционирует как женская.

Мужская репродуктивная система травяного шримса *P. latirostris* представлена парными семенниками, имеющими как мужские, так и женские клетки. Совместное присутствие женских и мужских клеток в гонаде наблюдается только в первые два года жизни, когда особь ювенильна или креветка функционирует как самец. Доказано, что в направленном развитии клетки особая роль принадлежит гормонам. Так, на креветке *Lysmata seticaudata* показано, что дифференциация первичных гоноцитов в сперматогонии находится под контролем андрогенного гормона, вырабатываемого андрогенной железой (Charniaux-Cotton, 1958, 1961). В возрасте полутора лет происходит атрофия андрогенной железы, что активирует функцию нейрогормонов, под контролем которых протекает оогенез (Adivodo, Adivodi, 1970).

Известно, что высшие ракообразные имеют половые гормоны, наличие которых бесспорно доказано (Charniaux-Cotton, 1961). Все самцы *Malacostraca* характеризуются наличием пары «андрогенных

желез», которые впервые были обнаружены в отряде Amphipoda у *Orchestia gammarella* (Charniaux-Cotton, 1954). Эти железы прилегают к дистальной части семяпроводов. Опыты по пересадке и удалению желез, проведенные с *Orchestia gammarella* (Charniaux-Cotton, 1954, 1957), показали, что они полностью контролируют развитие полового аппарата и наружных половых признаков самца. Пересадка андрогенной железы неполовозрелой или отложившей яйца самки превращает ее яичник в семенник. Оогенез заменяется совершенно нормальным сперматогенезом. Семенник не обладает эндокринной функцией: при его пересадке в ткани самки он не производит в последней никаких модификаций.

Некоторые виды десятиногих раков в норме характеризуются наличием консекутивного протандрического гермафродизма. Сначала животные функционируют как самцы. Далее происходит инверсия пола, которая осуществляется вследствие исчезновения андрогенных желез. Исследование гонад показало, что гоноциты, в которых уже начался сперматогенез, после исчезновения мужского гормона переключались на оогенез (Charniaux-Cotton, 1958, 1961a; Bonnenfant, 1961; Berreur-Bonnenfant, 1962).

В семенниках самцов у Decapoda, нередко наблюдаются ооциты, тогда как у самок никогда не бывает сперматозоидов (Charniaux-Cotton, 1968). Эти факты объясняются автономным характером оогенеза: напротив, для осуществления сперматогенеза андрогенный гормон необходим. Мужской гормон, выделяемый андрогенными железами, контролирует одновременно и сперматогенез и наружные половые признаки. Женский гормон, выделяемый яичниками, не оказывает никакого действия на половые клетки и контролирует только половые признаки самки. Автономное развитие гоноцитов в оогонии и ооциты в отсутствии андрогенного гормона, убедительно доказано. Дифференциация гоноцитов контролируется только андрогенным гормоном: его наличие определяет включение этих клеток в сперматогенез; в его отсутствии осуществляется оогенез. Таким образом, половые клетки ракообразных сами по себе не детерминированы в направлении того или другого пола. Они могут стать как ооцитами, так и сперматоцитами.

Можно полагать, что у травяного шримса *Pandalus latirostris* смена мужского гаметогенеза на женский имеет также гормональную основу.