УДК 595.384.12

# БИОЛОГИЯ ПОЛА ПРОМЫСЛОВОЙ КРЕВЕТКИ *PANDALUS LATIROSTRIS* БУХТЫ СЕВЕРНАЯ (СЛАВЯНСКИЙ ЗАЛИВ, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

В.И. Ковалева, Г.Г. Калинина\*



Доцент, Тихоокеанский государственный медицинский университет

690002 Владивосток, Острякова, 2 Тел., факс: (423) 245-18-27; 8-953-220-7856

E-mail: kovalevavi@mail.ru

\*Доцент, Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет

690091 Владивосток, Светланская, 25 Тел., факс: (423) 226-66-01; 8-914-707-6250

E-mail: kalinina.49@inbox.ru

#### ПРОМЫСЛОВАЯ КРЕВЕТКА, PANDALUS LATIROSTRIS, ГАМЕТОГЕНЕЗ, БУХТА СЕВЕРНАЯ

Исследовано состояние половых желез у самцов и самок промысловой креветки *Pandalus Latirostris* в течение года. Полученные данные по гистологической организации и клеточному составу половых желез дополняют сведения о репродуктивной биологии креветок и позволяют определить сроки их созревания и нереста.

# REPRODUCTIVE BIOLOGY OF COMMERCIAL SHRIMPS *PANDALUS LATIROSTRIS* INHABITING THE SEVERNAYA BAY (THE SLAVYANSKY CREEK, THE SEA OF JAPAN)

## V.I. Kovaleva, G.G. Kalinina\*

Senior lecturer, Far-Eastern State Medical University

690002 Vladivostok, Ostryakov's prospect, 2 Tel., fax: (423) 245-18-27; 8-953-220-7856

E-mail: kovalevavi@mail.ru

\*Senior lecturer, Far-Eastern State Technical Fisheries University

690091 Vladivostok, Svetlanskaya, 25 Tel., fax: (423) 226-66-01; 8-914-707-6250

E-mail: kalinina.49@inbox.ru

#### COMMERCIAL SHRIMP, PANDALUS LATIROSTRIS, GAMETOGENESIS, THE SEVERNAYA BAY

Reproductive glands of commercial shrimp *Pandalus latirostris* was being studied during the whole year. The obtained data on histological organization and cellular composition of reproductive glands complement the information on its reproductive biology and allow to determine maturation and spawning terms.

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 коммерческое значение. Несмотря на то, что их вылов составляет около 3% мирового улова, они играют существенную роль в экономике мирового рыболовства, особенно в странах, имеющих ресурсы креветочного промысла или условия для их разведения. Это связано с высокой стоимостью и устойчивым ростом спроса на них (Ikeda, 1993).

Мясо креветок обладает высокими вкусовыми качествами и содержанием ценных белковых веществ, обладающих общеукрепляющим действием. Установлено, что биополимеры морских ги-

дробионтов обладают выраженной противоопухолевой и иммунологической активностью, и это уже находит применение в медицинской практике (Кропотов и др., 2013).

Исследования закономерности гаметогенеза этих животных представляют помимо теоретического также и практический интерес. Целью настоящей работы являлось изучение репродуктивной биологии пола промысловой креветки *Pandalus latirostris*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Промысловую креветку *P. latirostris* вылавливали на базе научно-производственного департамента марикультуры Дальрыбвтуза (б. Северная, Славянский залив, Японское море) в течение 2009—2011 гг. 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%-м формалине и смеси Буэна. После заливки в парафин срезы толщиной 5 мкм окрашивали гематоксилин-эозином и гематоксилином по Гейденгайну (Меркулов, 1969).

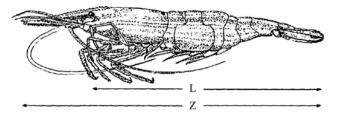


Рис. 1. Схема промеров травяного шримса. Z — общая длина животного; L — промысловая длина

# РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

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 удлиненных долей, соединенных 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.

Осенью на первом году жизни креветка достигает размера 40–50 мм. В половых железах ювенильных креветок у самцов имеются зоны, в которых постоянно наблюдаются овоциты малого и раннего протоплазматического роста (рис. 2).

Женские половые клетки представлены оогониями и ооцитами малого роста. В семенниках, окружающих зону пролиферации, сперматогонии дифференцируются в сперматоциты I и II. Созревание 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 на втором году жизни мужские половые клетки дегенерируют, в гонадах наблюдаются фолликулярные и женские половые клетки. Происходит инверсия пола. Размеры животных в этот период достигают 75–85 мм. Гонады начинают функционировать как яичники.

В гонадах наблюдаются ооциты на всех стадиях развития, включая первичный вителлогенез. 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 (рис. 3). Эти особенности гаметогенеза позволяют креветкам в теплых районах нереститься более двух раз в год (Oka, Shirhata, 1965).

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 невы-



Рис. 2. Поперечный срез гермафродитной мужской половой железы травяного шримса *Pandalus latirostris*. Окраска гематоксилином-эозином. Ув. б. 10, ок. 15. А — фолликулы с половыми клетками, Б — женские половые клетки

метанных мужских половых клеток, преобладают фолликулярные клетки. В яичниках видны немногочисленные ооциты малого и большого роста, а также резорбирующиеся созревшие гаметы.

II — начало 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 І. В яичниках преобладают ооциты раннего протоплазматического роста (рис. 4). 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 — стадия преднерестовая. 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 — стадия нерестовая. 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 °C. Спаривание креветок, как и у высших раков, происходит после линьки самки. Во время спаривания самец передними грудными ножками прикрепляет сперматофор к основанию задних грудных ножек самки, возле полового отверстия. Яйца при откладке проходят мимо комков сперматозоидов, оплодотворяются и приклеиваются к волоскам брюшных ножек самки. Самки носят икру девять месяцев. Весной, в конце мая – июне из яиц вылупляются личинки, с первого же дня похожие на маленьких креветок. Пройдя через многочисленные линьки, они увеличиваются в размере и к осени второго года достигают половой зрелости. Вначале они функционируют как самцы, а в следующем году к осени превращаются в самок, живут до пяти лет.

Сезон размножения варьирует в зависимости от географической широты. Так, нерест креветок у берегов Юго-Западного Сахалина был отмечен в июле (Табунков, 1973), у прибрежья о. Хоккайдо протекает при температуре 18 °С в сентябре—октябре, у о. Ямадо — со второй половины октября и весь ноябрь. У этого острова половая зрелость у самцов наступала на первом году жизни. Оплодотворение у креветки наружное. Развитие непрямое, сопровождается образованием свободноплавающей, планктонотрофной личинки (Тоеси, Тосихира, 1972).

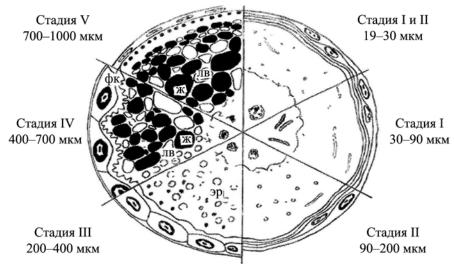


Рис. 3. Стадии оогенеза травяного шримса: І стадия — оогонии и ооциты малого роста; ІІ стадия — ооциты раннего протоплазматического роста; ІІ — позднего протоплазматического роста; ІV — ооциты на стадии раннего вителлогенеза; V — ооциты на стадии вторичного вителлогенеза;  $\operatorname{ЭP}$  — эндоплазматический ретикулум;  $\operatorname{Ж}$  — желток;  $\operatorname{ЛB}$  — липидные включения;  $\operatorname{\Phi K}$  — фолликулярные клетки

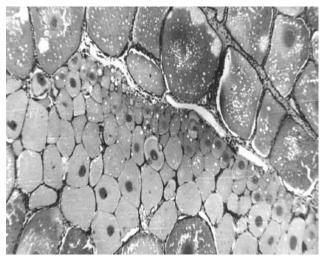


Рис. 4. В яичниках преобладают ооциты раннего протоплазматического роста. Окраска гематоксилиномэозином. Ув. ок. 10, об. 3

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, 1961). В возрасте полутора лет происходит атрофия андрогенной железы, что активирует функцию нейрогормонов, под контролем которых протекает оогенез (Adivodi, Adivodi, 1970).

Известно, что высшие ракообразные имеют половые гормоны, наличие которых бесспорно доказано (Charniaux-Cotton, 1961). Все самцы Malaoostraca 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, 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

ooreнe3 (Charniaux-Cotton, 1958, 1961; Bonnenfant, 1962).

В семенниках самцов у Decapoda нередко наблюдаются ооциты, тогда как у самок никогда не бывает сперматозоидов (Charniaux-Cotton, 1961). Эти факты объясняются автономным характером оогенеза; напротив, для осуществления сперматогенеза андрогенный гормон необходим. Мужской гормон, выделяемый андрогенными железами, контролирует одновременно 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 ооцитов в отсутствии андрогенного гормона убедительно доказано. Дифференциация гоноцитов контролируется только андрогенным гормоном: его наличие определяет включение этих клеток в сперматогенез; в его отсутствие 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.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У травяного шримса *Pandalus latirostris* смена мужского гаметогенеза на женский имеет также гормональную основу.

Полученные данные по гистологической организации и клеточному составу половых желез у исследованных креветок дополняют сведения об их репродуктивной биологии, позволяя конкретизировать их нерестовый период. Они могут быть использованы не только для познания особенностей биологии размножения, но и для развития прибрежного рыболовства в связи с рациональным ведением промысла этих организмов и их воспроизводством.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванов А.В., Стрелков А.Н. 1949. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Изд-во ТИНРО. 102 с.

Ковалева В.И. 1982. Репродуктивный цикл у травяного шримса из залива Петра Великого // Биол. моря. № 5. С. 65–67.

Кропотов А.В., Гончарова Р.К., Степаненко Н.В. 2013. Влияние препаратов морских гидробионтов на уровень гамма-интерферона в плазме крови мышей / Человек и лекарство: Матер. Х Дальневост. мед. конгр. Владивосток: Медицина ДВ. С. 39—40. Меркулов Г.Л. 1969. Курс патологогистологической техники. Л.: Медгиз. 340 с.

*Табунков В.Д.* 1973. Особенности экологии роста и продукционного процесса креветки *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) у берегов Юго-Западного Сахалина. Зоол. журн. Т. 52. № 10. С. 1480–1489.

Тоеси О., Тосихира М. 1972. Влияние температуры воды на рост северной креветки в начальный период. Объединение Сайбай-центр. Прилож. 3. 11 с. Adivodi K.G., Adivodi R.G. 1970. Endocrine control of reproduction in decapoda Crustacea. Biol. V. 45. P. 121–165.

Bonnenfant J. 1962. Glande androgene et differentiation sexuelles male et femelle chez le Crustae Isopode Meinertia oestroides. Bull. Soc. Zool. V. 87. P. 253–259.

*Charniaux-Cotton H.* 1954. Decouverte chez un Crustace Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande

endocrine responsable de la differentiation des caracteres sexueles primaires et secondaires males. C.R. Acad. Sci., Paris. V. 239. P. 780–782.

*Charniaux-Cotton H.* 1958. La glande androgene de quelques Crustacls Decapodes et particulieerement de Lusmata sedicaudata, espece a hermaphrodisme proterandrique fonetionnel. C.R.Acad.Sci., Paris. V. 246. P. 2817–2819.

*Charniaux-Cotton H.* 1961. Androgenic gland of Crustaceans. Gien.comp. Endocrinol. V. 1. P. 241–247. *Ikeda S.* 1993. The Japanese market is it reaching saturation point. S. Ikeda // World fishing. July. P. 11–13.

*Oka M., Shirhata S.* 1965. Studies on Penaeus orientalis kishinouye. II. Morhpological classification of the ovarian egg and the maturity of the ovary. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ. V. 18. P. 30–40.