

УДК 595.384.12

ООГЕНЕЗ КРЕВЕТКИ *GLYPHUS MARSUPIALIS* FILHOL, 1884
(DECAPODA, PASIPHAEIDAE)

С.А. Судник (Калининградский государственный технический университет)

OOGENESIS OF THE SHRIMP *GLYPHUS MARSUPIALIS* FILHOL, 1884
(DECAPODA, PASIPHAEIDAE)

S.A. Sudnik (Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad)

This paper reports the first information on reproductive biology of deep-water shrimp *Glyphus marsupialis* including developmental stages of the oocytes, stages of gonad development and stages of maturity of reproductive system. Three periods of oocytes development were defined basing on the size of oocytes and their nuclei; quantity, form, arrangement, and size of nucleoli; degree of follicular epithelium development. These periods are: premeiotic transformations, protoplasmic growth and trophoplasmic growth. The first period is subdivided into three phases, from which the last one is the phase of regularly shaped follicle. Three developmental phases were defined for the oocytes at trophoplasmic growth period: phase of vacuolization of ooplasm, phase of nucleus changes, and mature oocyte phase. The mutual arrangement of derivatives of germinative epithelium in gonade and its development stages are described. Oogenesis of *G. marsupialis* presents an example of strongly pronounced K-strategy.

Glyphus marsupialis (Filhol, 1884) – космополитический вид, который встречается в Восточной Атлантике от Марокко до Намибии, а также известен в западной части Индийского океана от юго-восточной Африки до Аравийского моря. Будучи батипелагическим видом, обитает в очень широком диапазоне глубин 360–1560 м. Это субдоминантный вид в глубоководных уловах у побережья Западной Африки (частота встречаемости до 30%) [Буруковский, 1970, 1978, 1980, 1998; Кронье, Форест, 1973]. Биология и оогенез *G. marsupialis* ранее никем не были исследованы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран Р.Н. Буруковским и инженерами Запрыб- и Югрыбпромразведок и АтлантНИРО в рейсах научно-исследовательских и научно-поисковых судов: СРТМ 1257 «Лангуст» (05.06–25.06.1973 г., 11°02' ю.ш., 13°26' в.д., глубина 610–620 м; 07.06.1973 г., 12°10' ю.ш., 13°21' в.д., глубина 640 м); РТМ «Фиолент» (08.02.–21.04.1976 г., 02°35'–10°53' ю.ш., 8°49'–12°50' в.д., глубина 460–1000 м); НИС «Белогорск» (29.04.1980 г., 21°30' с.ш., глубина 400 м); НИС «Эврика» (08.12.1982 г., 08°25' ю.ш., 12°48' в.д., глубина 500–480 м); НИС «Бахчисарай» (20.03.1985 г., 10°07' с.ш., 17°03' з.д., глубина 600–605 м); СРТМ «Стрельня» (30.01.1988 г., 17°48' с.ш., 16°45' з.д., глубина 790–810 м); НИС «Атлантида» (12.05–25.05.2005 г., 20°58'–27°01' с.ш., 17°42'–14°00' з.д., глубина 641–872 м). Часть материалов была собрана в рейсе НИС ИОРАН «Витязь» (28.10.1988 г., 12°21' ю.ш.,

53°02'7 в.д., глубина 1000–1120 м). Всего было исследовано 456 особей, из них — 221 самцов и 235 самок из глубины 460–1120 м.

Креветки были обработаны по методике биологического анализа, разработанной в лаборатории промысловых беспозвоночных АтлантНИРО [Буруковский, 1992].

Объем материала на оогенез — 55 гонад. Яичники фиксировали смесью формалина (10%) и ледяной уксусной кислоты (соотношение 10:1). Пробы обрабатывали с помощью стандартных гистологических методик. Единственное исключение — перед проводкой гонады в течение двух–трех недель выдерживались в растворе двуокиси хрома. В результате этого образовывались нерастворимые в бутиловом и этиловом спиртах соединения хрома с липопротеидами. Собственно жир, имеющийся в ооцитах, в процессе проводки растворялся в алкоголе и вымывался из ооцитов [Роскин, 1951; Кисел, 1962; Лилли, 1969; Меркулов, 1969].

Блоки при резке по возможности строго ориентировали. Срезы окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну, по Маллори и суданом черным. Микрофотографии выполнены с помощью камеры Olympus PM-DI35 с фотоприставкой Olympus PM-C35-DX.

В данной работе мы сохраняем неизменной терминологию, использованную Буруковским и нами ранее [Буруковский, 1970; Буруковский и др., 1974; Буруковский и др., 1977; Burukovsky et al., 1984; Буруковский, Судник, 2004, 2006]. Поскольку в процессе описания оогенеза мы выделяем клеточный (развитие ооцитов — собственно оогенез), органнй (развитие яичников) и организменный (развитие репродуктивной системы, то есть совокупности гонады и аксессуарных органов) уровни, мы стремимся четко различать термины и понятия, обозначающие состояние половых клеток (фазы и периоды), гонады (стадии развития) и репродуктивной системы в целом (стадии зрелости). Отсюда термин «фаза» употребляется для обозначения конкретного состояния ооцита; понятие «период» объединяет несколько фаз, закономерно сменяющих одна другую в процессе оогенеза (например, «период протоплазматического роста»). Под «стадиями развития» яичника мы подразумеваем конкретные этапы развития гонады, выражаемые микроскопическими гистологическими картинками, идентифицируемые определенным расположением ооцитов в гонаде и фазой, в которой находится наиболее продвинутая в развитии генерация ооцитов, а под «стадиями зрелости» — картины макроскопических, визуально определяемых изменений репродуктивной системы (в том числе и гонады) в процессе ее функционального созревания [Буруковский, Судник, 2004; 2006].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Клеточный уровень оогенеза *Glyphus marsupialis*

Фазы развития ооцитов

Самая младшая генерация половых клеток — оогонии. Они практически лишены ооплазмы и располагаются небольшой компактной группой (рис. 1, а, б). Среди них выделяются клетки сразу после митотического деления размером 15–30×25–30 мкм и гораздо более крупные оогонии (возможно, находящиеся в интерфазе) размером 20–55×35–75 мкм. Однородная ооплазма по Маллори окрашивается в голубоватый цвет (мукополисахариды), суданом черным — в серый цвет или почти не окрашивается (некоторое количество липидов) [Роскин, 1951; Лилли, 1969].

Ядра оогоний имеют овальную, яйцевидную или округлую форму и размер 12–50×20–70 мкм. Кариоплазма окрашена светлее ооплазмы, кариолема четкая. Хромосомы располагаются беспорядочно или же в основном по периферии яд-

ра, тогда они имеют вид ламповых щеток. Ядрышки неразличимы. В самых мелких оогониях можно увидеть бесформенные хроматиновые глыбки: по всей кариоплазме или только вдоль кариолеммы.

Период протоплазматического роста (ПР) ооцитов

Ооциты 1-й фазы ПР отличаются от оогоний увеличенным количеством ооплазмы (см. рис. 1, б, з). Они полигональные или овальные, продолговатые. Оолемма может быть слабо волнистой. Ооплазма окрашивается чуть темнее, чем у оогоний, неоднородная: ее периферия светлее и здесь можно встретить отдельные неокрашенные пузырьковидные включения. Размер клеток — 55–205×75–260 мкм.

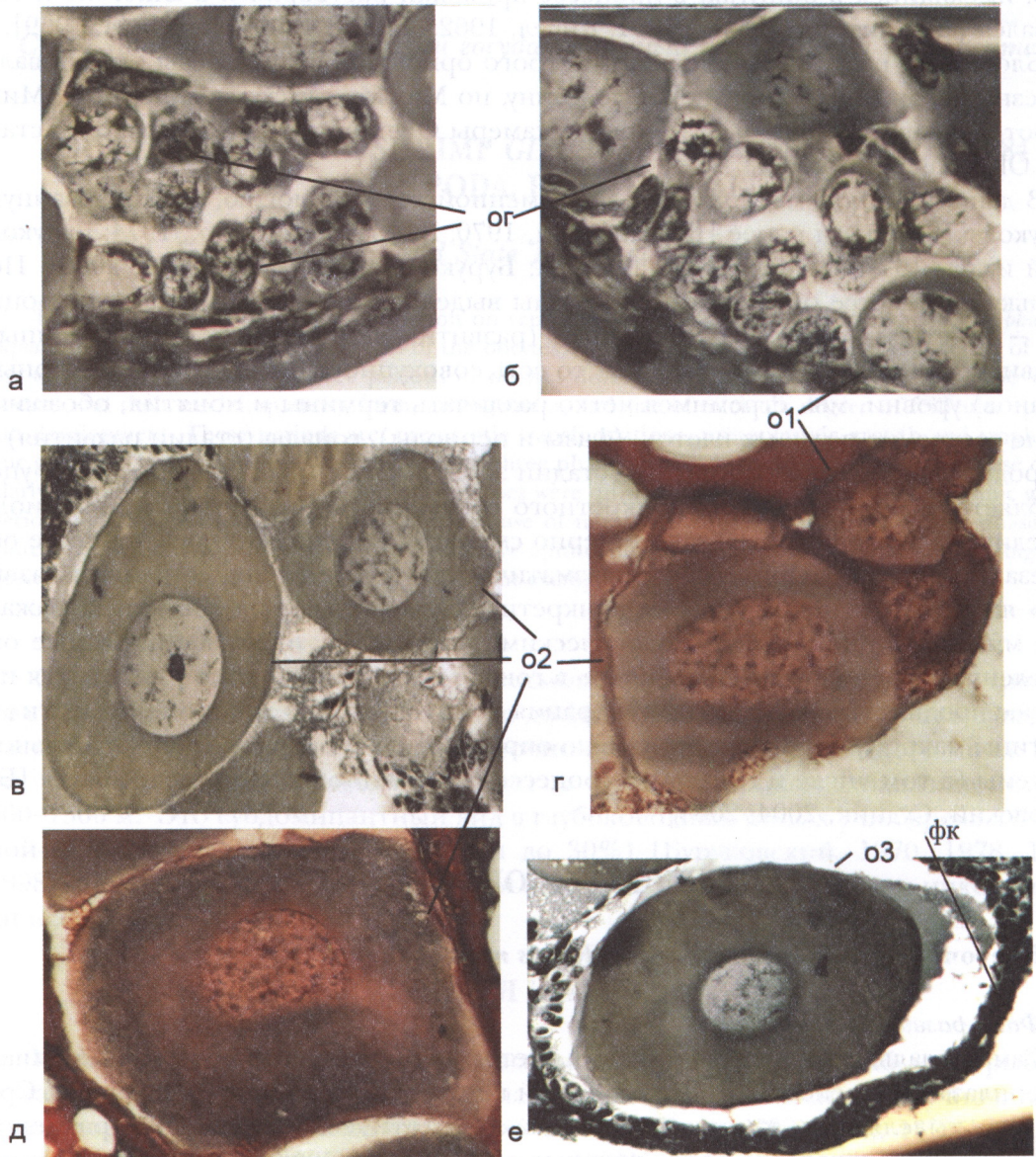


Рис. 1. Протоплазматический рост ооцитов в яичнике у *Glyphus marsupialis*. а, б – зона пролиферации (×200); в, г, д, е – протоплазматические ооциты (×100): ог – оогонии; о1 – ооциты 1-й фазы; о2 – ооциты 2-й фазы; о3 – ооцит 3-й фазы; фк – фолликулярные клетки

Figure 1. Protoplasmic growth of oocytes in the ovary of *Glyphus marsupialis*. а, б – proliferation zone (×200); в, г, д, е – protoplasmic oocytes (×100): ог – oogonia; о1 – oocytes of the 1st phase; о2 – oocytes of the 2nd phase; о3 – oocyte of the 3d phase 4; фк – follicular cells

Округлые или овальные ядра размером 45–80×30–105 мкм лежат в центре ооцитов. Границы ядра четкие, кариоплазма окрашивается темнее ооплазмы, в ядре много хроматина. Чаще наблюдается до 3 типичных овальных ядрышек размером 10–15×15–25 мкм, в некоторых ядрах попадают до 10 бесформенных скоплений хроматина, равномерно распределенных в густой хроматиновой сеточке.

Размер овальных, слегка угловатых *ооцитов 2-й фазы ПР* составляет 95–450×225–525 мкм (см. рис. 1, в, г, д). Ооплазма становится значительно больше, она однородно мелко гранулирована, хорошо окрашивается: суданом в серый цвет, по Маллори — в синий (следовательно, происходит накопление питательных веществ углеводного и липоидного состава: [Меркулов, 1969; Лилли, 1969]). По периферии ооплазма окрашивается несколько светлее, чем в центре. В отдельных ооцитах, начиная с размера 260×325 мкм, можно наблюдать признаки вакуолизации. Вакуоли образуются на периферии ооцитов еще до того, как вокруг них начинает формироваться фолликулярный эпителий. Постепенно ооплазма становится однородно мелко вакуолизированной. Вакуоли не окрашены ни суданом черным, ни по Маллори. Возможно, в живых ооцитах в них содержались тонкодисперсные жирные кислоты, растворившиеся при проводке гонады через спирты [Кисел, 1962; Лилли, 1969]. Размер вакуолей 6–50 мкм.

Ооциты перед формированием вокруг них фолликула имеют размер не менее 300–325×500–560 мкм. Фолликулярные клетки постепенно окружают ооциты старшей генерации ПР, продвигаясь от периферии гонады вглубь ее. Бобовидные ядра фолликулярных клеток, формирующих скопления непосредственно под оболочкой гонады, мельче ядер тех клеток, которые продвигаются вглубь гонады. Форма самих фолликулярных клеток при этом меняется с овальной на продолговатую. Их цитоплазма окрашена неоднородно (словно содержит мелкие волокна), кариоплазма заполнена густой хроматиновой сеточкой с затемнениями звездчатой формы. Размер фолликулярных клеток 9–34×12–44 мкм.

Овальные или яйцевидные ядра ооцитов располагаются центрально, а большей диаметр ориентирован почти перпендикулярно к оболочке гонады. Размер ядер — 60–140×75–150 мкм. Границы ядра не всегда четко очерчены. Количество ядрышек может достигать 4, но чаще 1. У крупных ооцитов ядрышки имеют выросты, благодаря чему приобретают звездчатую форму. Размер ядрышек за счет выростов варьирует и составляет 6–26×5–19 мкм. Хроматиновая сеточка очень тонкая. Глыбки хроматина разбросаны по всей кариоплазме.

Ооциты 3-й фазы имеют вытянутую, скорее неправильную форму (округло-трех-четырёхугольную) и размер 350–540×500–700 мкм (см. рис. 1, е). Оолемма их четко очерчена. Ооплазма мелкозернистая, основная ее масса пронизана тонкими не окрашенными гематоксилином канальцами и визуально кажется желатиноподобной.

Суданом черным ооплазма окрашивается довольно равномерно (в ее состав входит достаточно жироподобных веществ, например нейтральных жиров и/или фосфолипидов [Меркулов, 1969]). В целом она светлее, чем у ооцитов 2-й фазы. Немногочисленные мелкие вакуоли черного цвета в ооплазме сначала не имеют определенного места локализации и отсутствуют только в приядерной зоне. Постепенно вакуоли увеличиваются, а по периферии ооцита появляются черные, а, следовательно, также содержащие липиды, гранулы.

Ядра округлой или яйцевидной формы лежат в центре клетки. Размер их 150–200×140–225 мкм. Ооплазма и ядро окрашены гематоксилином почти с одинаковой интенсивностью. Ядро можно отличить от цитоплазмы благодаря едва заметной слегка волнистой оболочке. Густая хроматиновая сеточка имеет равномерно распределенные темные участки. Одно (реже 2) овальных ядрышка смещены к кариолемме и ориентированы медио-вентрально. Диаметр ядрышка приблизительно равен 20–40 мкм.

Фолликулярные клетки сначала неплотно прилегают друг к другу, иногда они могут располагаться в 2 и даже в 3 слоя вокруг ооцитов (рис. 1, *e*). Границы отдельных фолликулярных клеток трудно различимы, их похоже на зернышко или бобовидные ядра ярко окрашены суданом черным.

Период трофоплазматического роста (ТР) ооцитов

Ооциты в 1-й фазе ТР имеют полигональную, приближающуюся к овальной, форму (рис. 2, *a*). Размер их увеличивается до 525–850×575–940 мкм.

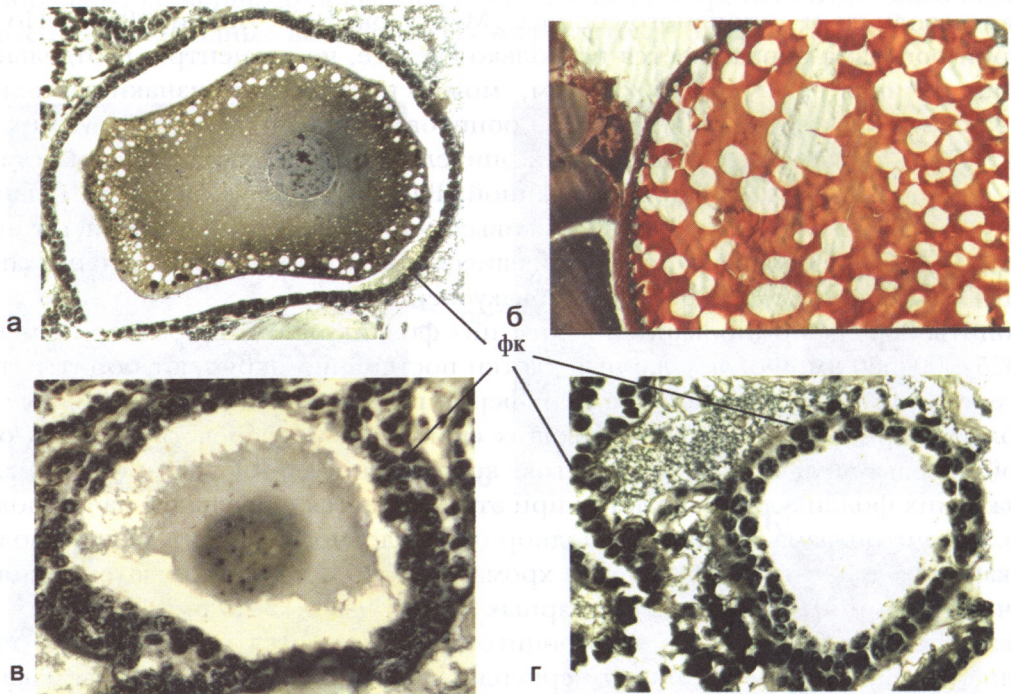


Рис. 2. Трофоплазматический рост ооцитов и резорбирующиеся ооциты в яичнике у *Glyphus marsupialis*. *a* – ооцит 1-й фазы (×32); *б* – ооцит 3-й фазы (×32); *в, г* – резорбирующиеся ооциты (×100): фк – фолликулярные клетки

Figure 2. Trophoplasmic growth of oocytes and resorbing oocytes in the ovary of *Glyphus marsupialis*. *a* – oocyte of the 1st phase (×32); *б* – oocyte of the 3^d phase (×32); *в, г* – resorbing oocytes (×100): фк – follicular cells

Ядра яйцевидные, овальные или округлые в ооцитах располагаются центрально. Их размер 150–240×115–175 мкм. Кариолемма четко выражена, кариоплазма однородная. Ядрышко одно, продолговатое или бесформенное, имеет размер 15–40 мкм и находится чаще в центре ядра. Хроматиновая сеточка тонкая. Могут быть глыбки хроматина, рассеянные по всей кариоплазме. Отдельные некрупные скопления хроматина приурочены к той части ядра, что обращена к оболочке гонады.

Суданом наиболее ярко в черный цвет окрашено ядрышко, чуть светлее – кариоплазма. Ооплазма серого цвета, ее приядерный слой несколько темнее остальной ооплазмы и кариоплазмы. Волнистая оолемма и тонкий периферический слой ооплазмы по Маллори окрашены в темно синий цвет. Суданом эта часть цитоплазмы также окрашивается темнее, чем остальная часть ооплазмы.

Общий фон ооплазмы у ооцитов этой фазы суданом окрашивается светлее, чем у ооцитов младших генераций ПР, возможно потому, что накапливающиеся в плазме жироподобные вещества оформляются теперь в вакуоли, распределение которых неоднородное. Сначала они встречаются только в периферическом и

прилежащем к нему среднем слое ооплазмы. Он вакуолизирован равномерно и мелко, а периферический песет более крупные вакуоли.

Позже ооплазма становится вакуолизированной более равномерно. В ней встречается множество пустот, оставшихся на месте вакуолей. Вероятно, они содержали жидкий капельный жир (жирные кислоты), не вступивший в соединение с двуокисью хрома и извлеченный спиртом в процессе проводки гонад через спирты повышающейся концентрации [Меркулов, 1969]. Реже встречаются мелкие вакуоли с окрашенным содержимым.

При окраске по Маллори в приядерной части ооплазмы выявляются мелкие и крупные (20–35×25–45 мкм) неокрашенные пустоты. За ними в среднем слое ооплазмы лежат самые крупные пустоты овальной формы (размер 40–100×50–150 мкм) и мелкие вакуольки двух типов – неокрашенные и те, что под воздействием окраски приобретают оранжевый оттенок. Возможно, они содержат преимущественно белковые соединения [Роскин, 1951]. Периферический слой ооплазмы может содержать как достаточно крупные, так и мелкие округлые пустоты вместе с мелкими оранжевыми вакуолями. Размер пустот несколько меньше, чем у таковых в приядерном слое – 5–20×10–30 мкм. Следовательно, мелкие вакуоли (размером 2–8 мкм), содержавшие раньше капельный жир, встречаются по всей ооплазме, а наиболее крупные из них лежат в средней части ооцита. Мелкие включения липопротеинового или протеинового происхождения [Роскин, 1951] наблюдаются в ооплазме везде, кроме самой периферии, они могут занимать все пространство между крупными жировыми вакуолями.

При окраске суданом черным окрашены только отдельные мелкие вакуольки вдоль оолеммы (содержат липиды), все остальные представляют собой пустоты на месте вакуолей, содержавших ранее капельный жир [Меркулов, 1969].

Фолликулярный эпителий у ооцитов в 1-й фазе ТР развит хорошо (см. рис. 2, а). Ядра фолликулярных клеток суданом окрашены пятнисто и имеют размер 15–20×20–30 мкм.

У ооцитов во 2-й фазе заметно изменяется ядро. Оно расположено центрально и имеет вид ярко или слабо окрашенной лакуны с размытыми краями. Примерный размер измененного ядра 150–200×225–245 мкм. Ооциты, имея неправильную вытянутую форму, часто образуют своеобразные выросты и загибы, что объясняет их широкий размерный диапазон – от 950 до 2275 мкм вдоль большой оси и от 740 до 1650 мкм вдоль малой оси. Ооплазма накапливает питательные вещества, возможно, липопротеиновой природы – она хорошо окрашивается, приобретая оранжевый оттенок при окраске по Маллори, а при окраске суданом на сером фоне в ней выделяется более светлый приядерный слой [Роскин, 1951; Меркулов, 1969; Лилли, 1969]. От ядра остается лишь лакуна продолговатой формы между разноразмерными вакуолями, накопление которых в ооплазме продолжается.

Самые крупные и самые мелкие вакуоли не окрашены ни по Маллори, ни суданом (возможно в них до проводки гонады через этил-бутиловую смесь был капельный жир). Самые крупные вакуоли лежат в среднем слое ооплазмы между ядром и оолеммой (они могут сливаться между собой, достигая размера 60–240×75–400 мкм), мелкие – ограничивают их около ядра и на периферии ооцитов. На периферии клеток, кроме того, наблюдается множество мелких окрашенных вакуолей. Они приобретают оранжевый оттенок при окраске препаратов по Маллори, и серый – при окраске суданом. Наиболее ярко обоими красителями окрашены каплевидные вакуоли средних размеров, расположенные между самыми крупными неокрашенными вакуолями. Часть из них, окрашиваемые по Маллори в ярко оранжевый цвет, возможно, богаты протеинами и липопротеидами, а суданом – в черный цвет, содержат липопротеиды [Меркулов, 1969; Лилли, 1969].

Вокруг отдельных ооцитов фолликулярные клетки лежат несколькими слоя-

ми, особенно это характерно для ооцитов, расположенных прямо под оболочкой гонады.

В 3-й фазе ТР ооциты приобретают все более причудливую, изогнутую форму и достигают гигантских размеров – $1670\text{--}3260 \times 3000\text{--}6375$ μm (см. рис. 2, б). Оолемма их нечетко очерчена, на препаратах границы ооцитов определяются по кромке из слабо развитых уплотненных фолликулярных клеток. Ядра в клетках не различимы.

В этой фазе в ооцитах наблюдается масштабное слияние вакуолей – вплоть до единой крупной капли, занимающей примерно 90% объема зрелого ооцита и содержащей в живом ооците капельный жир (жирные кислоты) [Меркулов, 1969]. В начале фазы размер округлых каплеподобных неокрашенных структур по всей ооплазме примерно одинаков (30–140 μm), резко уменьшаясь в периферическом слое ооцита. Позже в ооцитах могут отмечаться отдельные небольшие островки желатиноподобной структуры (окрашены суданом в черный цвет – содержат липиды), остальное – слившиеся неокрашенные капли жидкого жира (см. рис. 2, б). Вдоль оолеммы всегда имеется кайма из мелких овальных включений (большой диаметр – 60–70 μm), окрашенных суданом в черный цвет, по Маллори – в оранжевый и немного в синий цвет. При их слиянии прилегающий к оолемме узкий слой ооплазмы может целиком окрашиваться по Маллори в ярко оранжевый цвет. Остальная часть цитоплазмы у зрелого ооцита ни суданом, ни по Маллори не окрашивается.

Можно с уверенностью сказать, что зрелые ооциты должны содержать внутри каплю жидкого жира. Это подтверждается личным сообщением Р.Н. Буруковского, который наблюдал каплю жидкого жира в только что отложенных на плеоподы яйцах многих креветок из семейства Pasiphaeidae.

Резорбирующиеся ооциты чаще встречаются прямо под оболочкой гонады, они окружены крупными скоплениями фолликулярных клеток (см. рис. 2, в, г). Их можно встретить в яичнике на разных стадиях его развития.

Наиболее часто они встречаются в посленерестовой гонаде. Форма резорбирующихся ооцитов неправильная, оболочка бугристая. У ооцитов в начале резорбции фолликулярные клетки лежат максимум в 2 слоя и в одном ряду плотно прижаты друг к другу. Ядра фолликулярных клеток могут иметь яйцевидную, бобовидную или грушевидную форму. Их кариоплазма окрашивается очень неоднородно – яркими пятнами, лежащими примерно в шахматном порядке.

В некоторых ооцитах (50–30% резорбирующихся ооцитов) разрушается оолемма и ооплазма растекается по всей полости фолликула. Фолликулярный эпителий вокруг отдельных ооцитов может частично разрушаться, и тогда резорбирующиеся ооциты имеют общую ооплазму от нескольких клеток, в которой видны округлые ядра, размером схожие с таковыми у ооцитов ПР, ядрышки неразличимы (возможно, это артефакт).

В преднерестовых и посленерестовых гонадах встречаются ооциты, остановившие свое развитие на разных фазах ТР. Все такие ооциты имеют неправильную форму и занимают неполный объем фолликулярного мешка. Ооплазма их заполнена крупными вакуолями и мелкими каплями (40–100 \times 50–120 μm). При окраске по Маллори самые крупные вакуоли не окрашены, а мелкие приобретают оранжевый цвет. Некоторые из резорбирующихся клеток (600–900 \times 700–1100 μm) имеют ядро овальной формы с пестрыми границами и размером 125–140 \times 150–200 μm , сравнимым с таковым, характерным для ооцитов в 1-й фазе трофоплазматического роста. Фолликулярные клетки вокруг них располагаются в 1 слой, размер их ядер – 10–25 \times 25–45 μm .

Ядра у других невыметанных ооцитов неразличимы или имеют измененный вид, приядерный слой ооплазмы светлее остальной цитоплазмы, заполненной вакуолями. У сохранившихся ядер кариолемма не выражена, кариоплазма светлая,

неоднородная растекается по ооплазме, и ядро приобретает лакунарный вид. Размер ооцитов с измененным ядром 650–1000×800–1500 мкм. Размер ядерной лакуны, если она имеется, составляют около 200 мкм вдоль большой оси. Все это характеризует резорбирующиеся ооциты во 2-й фазе трофоплазматического роста. Вокруг них фолликулярные клетки могут лежать в 4–5 слоев. Самые крупные резорбирующиеся клетки заполнены сливающимися вакуолями, которые не окрашены суданом.

Невыметанные зрелые ооциты сплошь черные при окраске суданом и занимают тоже не весь объем фолликула – ооцит окружает пустота. «Усадка» происходит примерно на 1/5 диаметра ооцита, или же от него посреди скопления фолликулярных клеток остается только периферическая окрашенная кайма ооплазмы, остальная часть ооплазмы не окрашена.

Форма и размер ядер фолликулярных клеток, окружающих резорбирующиеся ооциты, отличаются от таковых у клеток, формирующих фолликул вокруг развивающихся ооцитов. Они продолговатые, уплощенные, иногда веретеновидные в отличие от нормальной овальной и бобовидной формы. Размер ядер у фолликулярных клеток из фолликула вокруг резорбирующихся невыметанных ооцитов увеличивается по сравнению с таковым вокруг нормально развивающегося ооцита примерно в полтора-два раза (35×70 мкм по сравнению с 20×30 мкм).

Обсуждение

Зрелые ооциты достигают размера 5000–6400 микрон, они содержат капельный жир. За время оогенеза у креветки *G. marsupialis* размер ооцитов увеличивается примерно в 85 раз. За время превителлогенеза размер ядра ооцитов увеличивается почти в 4,5 раза, а размер ооцита – почти в 10 раз (с 75 до 700 мкм).

Размер ядрышек у *G. marsupialis* в течение ПР увеличивается с 15 до 40 мкм, а количество их, наоборот, уменьшается с 3–7 до 1–2. Только в самом начале оогенеза ядрышки имеют правильную овальную форму: в ооцитах, начиная со 2-й фазы ПР, ядрышки чаще имеют выросты, делающие их бесформенными.

Фолликулярные клетки, формируя фолликул, сначала неплотно прилегают друг к другу и могут располагаться в 2 и даже в 3 слоя. Вокруг отдельных вителлогенных ооцитов фолликулярные клетки также лежат несколькими слоями, особенно это характерно для ооцитов, расположенных прямо под оболочкой гонады (для ускорения накопления экзогенного желтка?). По мере созревания ооцита фолликулярные клетки постепенно уплотняются, их границы трудно различимы.

У глифуса происходит смещение фазы вакуолизации на период ПР ооцитов: первые желтковые вакуоли в ооплазме появляются до того, как вокруг ооцитов будет закончено формирование фолликулярного эпителия. Смещение начала вакуолизации цитоплазмы (т.е. явление, характерное для вителлогенеза вообще) на период ПР наблюдали также Шарнио-Коттон и Деместре с соавторами у каридных креветок, амфипод и изопод [Charniaux-Cotton, 1985; Demestre, Fortuno, 1992].

Гонадный уровень оогенеза *Glyphus marsupialis*

Взаимное расположение половых клеток в гонаде G. marsupialis на разных стадиях ее развития

Каждая гонада *G. marsupialis* лежит в головогрудь и не выходит за пределы карапакса (рис. 3). Она состоит из двух билатерально симметричных частей, которые можно разделить на три отдела: передние и задние отростки и средний отдел, где имеется мостик, соединяющий обе части яичника вдоль медиальной стороны каждой. В самом начале своего развития яичник лежит на гепатопанкреасе, занимая место между задней стенкой эзофагуса и задним концом цефалото-

ракса. В процессе развития гонада разрастается во все стороны, но особенно за счет увеличения размеров передних и задних отростков, которые особенно сильно развиваются только в преднерестовых гонадах. В этой последней стадии яичники занимают всю дорсальную часть цефалоторакса и хорошо видны через экзоскелет.

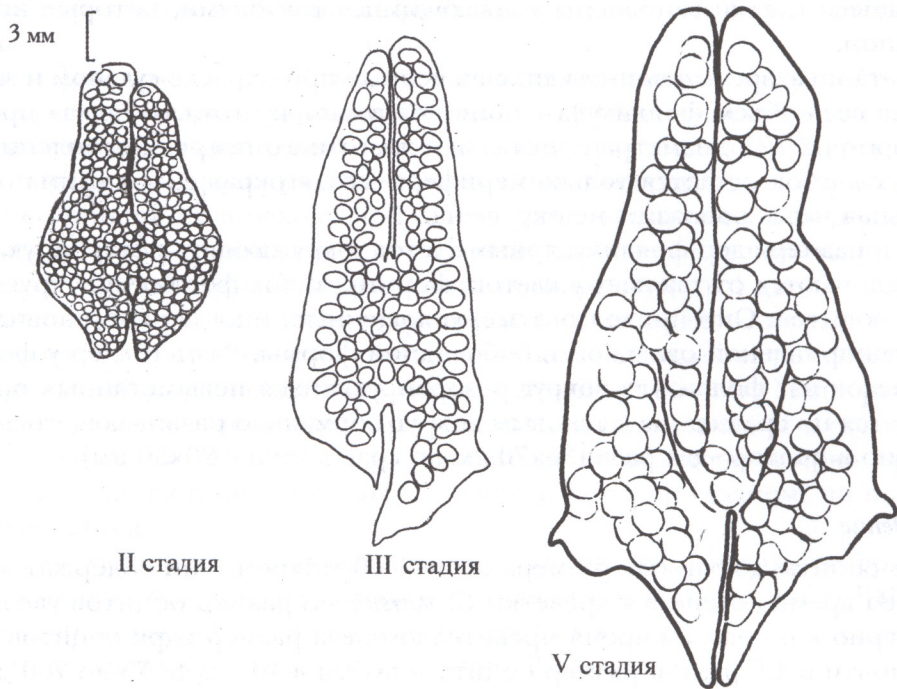


Рис. 3. Строение гонад *G. marsupialis* на II, III, V стадиях развития

Figure 3. The structure of gonads of *G. marsupialis* at the stages of development II, III and V

Как правило, срезы были сделаны через отростки гонады так, что они захватывали и правый, и левый отросток. В результате этого препараты яичников представляют собой два среза, расположение клеток в которых зеркально симметрично. Это позволяет описывать расположение ооцитов в одной гонаде.

Ооциты, начиная с самых младших генераций и до самых старших, на поперечном срезе располагаются цугом, как бы продвигаясь друг за другом в определенном порядке. Кажется, что они и лежат в постепенно расширяющемся канале. На самом деле, экстраполируя, по крайней мере, на весь передний отросток гонады, это не канал, а пласт клеток увеличивающейся толщины. «Канал» изгибается так, что его ось приобретает вид синусоиды, начинающейся у вентро-медиального угла гонады. Постепенно толщина «канала» увеличивается, его ось, следуя синусоиде, поворачивается диагонально, точнее, вентро-медиально — дорсолатерально (рис. 4, а-в). Ооциты в нем довольно плотно упакованы и поэтому слегка деформированы. Остальную часть яичника (в основном, ее периферию между оболочкой и половыми клетками) заполняет вещество неклочного происхождения.

По мере развития яичника на поперечных срезах и в целом в гонаде можно проследить следующие сменяющие друг друга картины расположения ооцитов в разных фазах развития, что показано нами на схемах строения гонады (см. рис. 4).

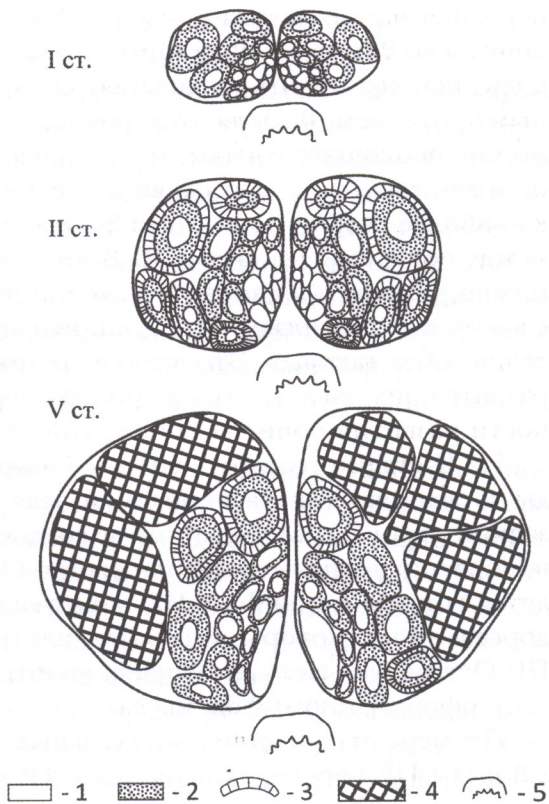
В самом начале развития гонады оогонии и ооциты 1-й фазы ПР формируют зону пролиферации, где оогонии лежат вентро-медиально, компактной группой прямо под оболочкой гонады. Самые мелкие оогонии лежат у медиальной стенки яичника. Вентрально от них располагаются более крупные оогонии, за кото-

Рис. 4. Схемы взаимного расположения производных герминативного эпителия на поперечных срезах гонады *G. marsupialis* на разных стадиях ее развития:

1 – зона пролиферации, оогонии и ооциты 1-й фазы протоплазматического роста (ПР);
2 – ооциты 2-й фазы ПР; 3 – ооциты 3-й фазы ПР; 4 – вителлогенные ооциты; 5 – кишечник

Figure 4. The schemes illustrating mutual arrangement of derivates of germinative epithelium on transverse cross-sections of gonad in *G. marsupialis* at different stages of gonad development:

1 – proliferation zone, oogonia and oocytes at the 1st phase of protoplasmic growth (ПР);
2 – oocytes at the 2nd stage of ПР;
3 – oocytes at the 3^d stage of ПР,
4 – vitellogenic oocytes; 5 – intestines



рыми поодиночке лежат ооциты в 1-й фазе ПР, и каждый последующий ооцит чуть крупнее предыдущего. Самые старые ооциты 1-й фазы переходят во 2-ю фазу ПР, смещаясь теперь медио-дорсально вглубь гонады, а затем дорсально, вдоль ее оболочки на дорсальной стороне. Перерыва асинхронности в развитии ооцитов ПР не наблюдается (диапазон размера ооцитов в разных фазах перекрывается). Таково строение гонады во всех ее частях на I-й стадии ее развития, когда старшая генерация ооцитов находится во 2-й фазе ПР (см. рис. 4, а).

Ооциты в фазе оформленного фолликула впервые появляются в дорсальной и дорсо-латеральной части гонады, в конце «канала», на месте ооцитов 2-й фазы ПР, становясь старшей генерацией половых клеток в гонаде. Это служит признаком перехода гонады во II стадию развития (см. рис. 4, б). В результате увеличения размера ооцитов 3-й фазы ПР, растягивающих гонаду, зона пролиферации может сдвигаться в яичнике еще более медиально и прижиматься к самой оболочке гонады. Терминально (с обоих концов яичника) зона пролиферации отсутствует, зато здесь у вторично созревающих самок можно наблюдать невыметанные резорбирующиеся ооциты. В каждой половине остальной части гонады можно насчитать не более 12 оогоний, формирующих компактную группу из 2–3 слоев клеток. Они неодинаковы по размеру: часть из них находится в разных фазах митоза, т.е. активно делится, а, следовательно, пополняет резервный фонд половых клеток. Впереди от оогоний в «канале» распространяются ооциты в 1-й фазе ПР, сместившиеся медиально и несколько дорсо-медиально. Переходя во 2-ю фазу, они по одному смещаются снова к вентральной стороне гонады, проходя через центр половины гонады и распределяясь затем латерально и дорсо-латерально вдоль ее оболочки. Вокруг наиболее развитых из них оформляется фолликулярный эпителий. В каждой гонаде на срезе можно насчитать по 3 ооцита старшей генерации и по 4–6 – 1-й и 2-й фазы ПР.

Однако развитие половых клеток в гонаде *G. marsupialis* происходит неравномерно. Это прослеживается уже с ранних стадий развития. Когда на периферии

передней части гонады наиболее продвинутыми в развитии клетками являются ооциты во 2-й фазе ПР, за ними вдоль оболочки яичника (далее по направлению к средней его части) располагаются ооциты со все более развитым фолликулярным эпителием. Выделяются фолликулярные клетки, расположенные слоем прямо под оболочкой гонады, и их скопления около зоны пролиферации (медиально и вентрально) в каждом яичнике. Фолликулярные клетки, продвигаясь от них к наиболее развитым ооцитам 2-й фазы, формируют крупные скопления около и между ооцитами 1-й фазы ПР. В этот период развития в яичнике одновременно можно встретить одноразмерные ооциты ПР, находящиеся в разном состоянии: с вакуолями в ооплазме и без, с признаками формирования фолликулярного эпителия и без таковых. Это зависит от их месторасположения в гонаде. Наиболее развитые половые клетки занимают периферию яичника. Нарушения асинхронности развития ооцитов ПР на этой стадии развития тоже не отмечается.

На II стадии развития впервые выявляется то, что парность строения гонады *G. marsupialis* характерна лишь для ее периферических отделов (передних и задних отрогов). Между ними в средней части яичников появляется соединяющий две половины гонады перешеек. Он формируется вентрально, и в нем находятся ооциты в 1-ой фазе ПР, образующие вентро-медиально компактную группу, дорсально над которыми слоями, плотно друг к другу лежат ооциты во 2-й фазе ПР. Остальную часть перешейка вплоть до оболочки гонады занимают ооциты в фазе оформленного фолликула.

По мере накопления питательных веществ наиболее развитые из ооцитов 3-й фазы ПР переходят в 1-ую фазу ТР, что характеризует наступление III стадии развития гонады.

В каждом яичнике на этой стадии развития наблюдается по 2 зоны пролиферации небольшого размера: одна в передней, вторая — в задней части гонады. По мере удаления от средней части яичника каждая зона пролиферации все больше растягивается вдоль медиальной стороны гонады, одновременно уплотняясь. Вентрально от группы оогоний отходит тяж ооцитов в 1-й фазе ПР. Далее ось «канала» с вентральной стороны поворачивает вглубь яичника по направлению к его дорсальной стороне. Здесь в 1 ряд (если они достаточно крупные) или в 2 ряда (если клетки более мелкие) лежат ооциты во 2-й фазе ПР. За ними вдоль оболочки гонады на дорсальной и латеральной стороне, а в конце «канала» — вентролатерально появляются ооциты наиболее развитой генерации половых клеток — в фазе вакуолизации (от 1 до 3 экз.). Перерыва в асинхронном развитии ооцитов ПР не наблюдается.

В средней части яичника по-прежнему сохраняется вентральная перемычка, появившаяся в результате слияния здесь двух гонад. Развитие и распространение ооцитов в средней части начинается от вентральной стороны яичника: оогонии отсутствуют, младшая генерация ооцитов находится в 1-й фазе ПР, старшая — в 1-й фазе ТР (их количество достигает 4). Первые лежат вентрально под оболочкой гонады, вторые медиально, дорсально и латерально на периферии гонады. Между ними находятся ооциты во 2-й фазе ПР.

На III-й стадии развития гонады на ее периферии латерально могут еще встречаться скопления пустых, сохранивших форму ооцита, фолликулов, пустых фолликулов со «смятым» фолликулярным эпителием и отдельные резорбирующиеся ооциты. Терминально передний отрог яичника часто состоит из одних пустых фолликулов. Медиально в гонаде между ооцитами прото- и трофоплазматического роста кроме скоплений фолликулярных клеток отмечаются также участки хорошо развитой соединительной ткани.

Расположение ооцитов в передних отростках гонад не всегда симметрично. Так, например, в одном отростке группа оогоний может лежать посередине медиальной стороны, а во втором — сдвигаться вентро-медиально. Однако всегда наблюдается

расположение ооцитов в «канале», вдоль синусоидальной оси, направленной от зоны пролиферации к дорсолатеральным и латеральным сторонам яичника.

Неодновременность созревания ооцитов в разных частях гонады *G. marsupialis* отмечается на всем протяжении ее развития. Раньше созревают ооциты, расположенные на периферии передней части гонады — у них постепенно изменяются ядра, что характерно для ооцитов 2-й фазы ТР, определяя наступление *IV стадии развития гонады*. Зона пролиферации в гонаде на этой стадии развития располагается примерно в средней части гонады и занимает теперь меньший объем — в каждом яичнике на срезе видны по 3–8 оогоний. Возможно, положение зоны пролиферации не стабильно. По периферии яичника (дорсально, латерально, вентрально) могут встречаться пустые фолликулы неправильной формы, а с боковых сторон еще и резорбирующиеся ооциты. Вероятно, это следы предыдущего нереста.

Вероятно, вителлогенез начинается в разных частях гонады не одновременно. Об этом можно судить по тому, что на периферии яичника ооциты в фазе оформленного фолликула уже приступают к вителлогенезу, а ближе к медиальной его части трофоплазматические ооциты еще не появились. Поэтому действительное наступление *перерыва асинхронности развития яичника (между прото- и трофоплазматическим ростом)* происходит при появлении в гонаде ооцитов 2-й фазы ТР, когда во всей гонаде полностью исчезают ооциты в фазе оформленного фолликула.

На этом этапе становится заметной разница в размере между оогониями и ооцитами, вступившими в ПР (их размеры отличаются примерно в 10 раз). Раньше у оогоний наблюдался непрерывный переход в ооциты, и значительной разницы в размерах между самыми крупными оогониями и самыми мелкими ооцитами не было обнаружено (оогонии постоянно делились, росли и переходили в ооциты). Создается впечатление, что оогонии перестают делиться, расти и пополнять фонд ооцитов ПР, когда у ооцитов старшей генерации начинается активный ТР. Это указывает на *второй перерыв асинхронности развития гонады*, приходящийся также на IV стадию развития.

Когда ооциты во 2-й фазе ТР превращаются в зрелые ооциты, занимая большую часть объема гонады, наступает *V стадия развития гонады* (рис. 4, в).

На поперечном срезе через верхнюю часть переднего отрога яичника помещается только один зрелый ооцит. В средней части и начале задних отрогов их количество увеличивается до 2–5, а среди них различается цепочка из ооцитов ПР. Последние прижаты зрелыми клетками вплотную к оболочке на вентральной стороне гонады, поэтому имеют продолговатую форму. Зона пролиферации в гонаде одна, располагается в средней части зрелого яичника, где смещается все более медиально. Она состоит из примерно 15 клеток, 7–8 из которых — ооциты в 1-й фазе ПР. За ними цепочкой в один ряд вдоль оболочки на вентральной стороне гонады лежат ооциты 2-й фазы этого периода. Далее в «канале» появляются ооциты в фазе оформленного фолликула. Ось «канала» поворачивается по направлению к центру каждой гонады, поэтому ооциты ПР, занимая теперь ее внутреннюю часть, зажимаются зрелыми ооцитами с 2–3 сторон. Дорсально, латерально и несколько вентро-латерально в «канале» располагаются зрелые ооциты.

Поскольку и резорбирующиеся зрелые ооциты, и спавшиеся фолликулы на разных этапах их разрушения можно найти в гонадах глифуса практически на всех этапах развития, можно предположить, что процесс резорбции у *Glyphus marsupialis* происходит очень медленно и, возможно, даже не укладывается в период между двумя нерестами. Это не удивительно, учитывая крупные размеры зрелых ооцитов. Можно предположить, что глифусы могут нереститься 2–3 раза в жизни.

На периферии некоторых яичников имеются отдельные невыметанные резорбирующиеся ооциты, множество пустых фолликулов (от преобладающих фолликулов, сохранивших форму зрелого ооцита до неправильной «смятой» формы)

и просто скопления фолликулярных клеток. Централью в каждой половине такой гонады отмечаются по 4–5 ооцитов в 1-й фазе ПР (компактной группой вентро-медиально) и по 1–2 ооцита во 2-й фазе ПР (в один ряд вдоль вентральной стороны яичника), или выделяются только 1–2 ооцита во 2-й фазе ПР. Свободное от выметанных зрелых ооцитов место в яичнике постепенно занимает ооцитами в фазе оформленного фолликула. Они, развиваясь, продвигаются от ооцитов 2-й фазы к периферии гонады. Вакуоли в ооцитах ПР в таких гонадах не отмечаются. Такая картина, в общем, характеризует недавно отнерестившихся особей, яичники которых теперь находятся в переходной стадии развития – VI–II (стадия выбоя или посленерестовая гонада).

У некоторых недавно нерестившихся креветок старшая генерация ооцитов в гонаде – ооциты в начале 1-й фазы ПР, а среди множества пустых фолликулов встречаются преимущественно ооциты в фазе оформленного фолликула, есть и немного невыметанных ооцитов. Глубже в гонаде медиально и вентро-медиально лежат участки зоны пролиферации. Они окружены крупными скоплениями фолликулярных клеток, которых также много под оболочкой по периферии гонады. Все это характеризует VI–III стадию развития яичника (стадию его восстановления) [Буруковский, 1970; Буруковский, Судник, 2004, 2006].

ОБСУЖДЕНИЕ

Гонада у глифуса очень компактная, вся лежит в головогрудь и не образует никаких выростов, в отличие от яичников у нематокарцинуса и пенеоидных креветок, где у первых можно отметить наличие в гонаде абдоминальных выростов, а у последних – еще передних и боковых [King, 1948; Буруковский, 1970; Levi, Vacchi, 1988; Demestre, Fortuno, 1992; Буруковский, Судник, 2004].

Расположение производных герминативного эпителия в каждой гонаде лишь приблизительно билатерально симметрично. Однако обязательно на любой стадии развития яичника наблюдается выстраивание ооцитов вдоль примерно синусоидальной оси «канала», направленной от зоны пролиферации к дорсо-латеральной и латеральной стороне гонады.

Для *G. marsupialis* характерны два перерыва асинхронности развития гонады, происходящих одновременно. Действительное наступление первого из них происходит между прото- и трофоплазматическим ростом и определяется появлением на периферии гонады ооцитов 2-й фазы ПР, когда в яичнике полностью исчезают ооциты в фазе оформленного фолликула и ооциты старшей генерации ПР находятся во 2-й фазе, что в целом характеризует наступление IV стадии развития яичника. Второй перерыв асинхронности развития гонады наблюдается также на ее IV стадии развития. Он образуется между оогониями и ооцитами ПР (их размер отличается примерно в 10 раз) при переходе ооцитов старшей генерации ПР в гонаде к активному вителлогенезу.

Поскольку резорбирующиеся ооциты, спавшиеся фолликулы и значительные скопления фолликулярных клеток на разных этапах их разрушения можно найти в гонадах глифуса практически на всех этапах развития гонады, можно предположить, что этот процесс у данного вида креветок происходит очень медленно. Это не удивительно, учитывая крупные размеры ооцитов.

Смещение начала накопления вителлина на середину протоплазматического роста ооцитов, а также совпадение по времени наступления двух перерывов асинхронности развития гонады позволяет удлинить вителлогенез половых клеток, не удлинняя продолжительность оогенеза в целом и перераспределить энергию в пользу созревающих крупно размерных ооцитов.

Организменный уровень оогенеза *G. marsupialis*

Визуально выделяемые *стадии зрелости репродуктивной системы* хорошо соответствуют отдельным стадиям развития гонады.

II стадия зрелости совпадает с завершением наиболее развитой генерации ооцитов ПР (они достигают фазы оформленного фолликула). У креветок наступление этой стадии характеризуется окончанием в яичнике превителлогенеза. К этому времени самки линяют и готовы спариваться первый раз. У пенеоидных креветок, начиная с этого периода, в теликуме самок отмечается сперматофор. Линька и спаривание стимулируют вителлогенез у многих декапод [Charniaux-Cotton, 1960; Touir, Charnio-Cotton, 1974; Minsheng, 1990].

III–V стадии зрелости совпадают с разными этапами вителлогенеза у наиболее развитой в гонаде генерации ооцитов (1-й, 2-й и 3-й фазой ТР соответственно).

У вторично созревающих самок *G. marsupialis* после завершения VI стадии (стадии выбоя) репродуктивная система возвращается во II стадию зрелости (стадия IV–II), которая диагностируется по доминированию в яичнике множества пустых фолликулярных оболочек от выметанных ооцитов.

Общая длина креветок (ДТ) варьирует от 35,5 до 172 мм, что соответствует 14,5–64,5 мм длины карапакса (ДК). Самцы имеют ДТ 85–168 мм (ДК 32–63 мм), а самки соответственно 44,5–172 мм (14,5–64,5 мм). Особь с ДК 37 мм (ДТ 100 мм) имела преднерестовые гонады. Жизненный цикл *G. marsupialis* составляет не менее трех лет.

В январе не было встречено ни одной яйценосной самки. Гонады креветок находились на разных стадиях зрелости: 23% были неразвитыми (II стадия зрелости), 32% находились в самом начале вителлогенеза (III стадия), 39% — на IV стадии и только 5% были преднерестовыми. В феврале у большинства самок (70%) гонады находятся в состоянии покоя (II стадия). У 11% на плеоподах появились только что отложенные яйца (I стадия эмбрионального развития). На долю особей с гонадами в III, IV и V стадии зрелости приходилось по 11%, 11% и 7% соответственно.

В марте наряду с незрелыми и впервые созревающими (40%, с гонадами в I и II стадии зрелости) появляются (10%) посленерестовые особи, но половину всех самок составляют созревающие самки (50%, с гонадами в III–V стадиях). Возрастает доля самок, только что отложивших яйца на плеоподы (32%, I стадия), а 10% и 8% вынашивали яйца во 2-й и 3-й стадии эмбрионального развития. В апреле не было обнаружено ни одной яйценосной креветки. Половина самок имела незрелые яичники (I и II стадии). На долю креветок с вителлогенными яичниками пришлось от 25% (III стадия) до 12,5% (IV–V стадии). В мае у 13% исследованных самок гонады были во II ст. зрелости, а на плеоподах отмечались только что отложенные яйца. Гонады у самок без яиц (87%) могли быть как в незрелом состоянии (61%), так и иметь разную степень созревания (9%, 4% и 13% для яичников в III, IV и V стадий зрелости).

В июне абсолютно доминируют самки без яиц на плеоподах (95%, где 85% составляют особи с неразвитыми яичниками и 10% — с вителлогенными гонадами IV–V стадий зрелости). У яйценосных самок (5%) стадия эмбрионального развития яиц не превышала I-ю стадию, а гонады были незрелыми.

В октябре у единственной встреченной самки с гонадами на III стадии зрелости (начало вителлогенеза) на плеоподах инкубировались только что отложенные яйца.

Развитие гонад у *G. marsupialis* происходит параллельно инкубации яиц на плеоподах. Нерест у этого вида растянут, начинается в феврале — марте.

Количество ооцитов в яичнике у *G. marsupialis* изменяется в зависимости от стадии его зрелости. На III стадии в гонаде самки с ДТ 129 мм было 126 наиболее развитых ооцитов (каждый весом 0,0031 г). На IV стадии в яичнике самок с

ДТ 124–132 мм насчитывалось 50–57 ооцитов (каждый весом 0,0281 г). Абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП, количество зрелых ооцитов в преднерестовом яичнике) достигает 59–105 ооцитов (ДТ самки 124–172 мм), каждый весом 0,0397 г, а начальная реализованная (количество яиц в только что отложенной кладке) — от 10 до 105 яиц. Размер недавно отложенного яйца составляет 3,9–5,1 × 4,8–6,5 мм (малый диаметр × большой диаметр, МД×БД).

У *G. marsupialis* АИП очень мала, а размер зрелого ооцита очень велик (1,67–3,26 × 3,0–6,38 мм (МД×БД)) по сравнению как с пенеонидными креветками (АИП до 1 300 000 ооцитов у *Melicertus kerathurus* и *Fenneropenaeus merguensis* с ДТ до 225 мм, размер зрелого ооцита до 0,4 мм [Heldt, 1938; Tuma, 1967]), так и, например, с каридной креветкой *N. lanceopes* (количество яиц на плеоподах достигает всего 1522 яиц [Gorny, George, 1997]).

Оогенез *G. marsupialis* можно считать примером оогенеза вида с ярко выраженной К-стратегией.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменение формы и количества ядрышек в ядрах ооцитов *G. marsupialis*, возможно, является следствием образования сложных *ядрышковых комплексов*. За время оогенеза размер ядра ооцитов увеличивается почти в 4,5 раза, а размер ооцитов — примерно в 85 раз, достигая очень крупной величины (до 6,4 мм у зрелого ооцита). Зрелые ооциты содержат капельный жир.

ЗП занимает исходно вентро-латеральное положение, при созревании она смещается развивающимися ооцитами вглубь яичника. Похоже, что зона пролиферации фолликулярных клеток располагается в том же месте, что и ЗП ооцитов.

Смещение начала накопления вителлина на середину протоплазматического роста ооцитов, а также совпадение по времени наступления двух перерывов асинхронности развития гонады (1-й — между прото- и трофоплазматическим ростом и 2-й — между оогониями и ооцитами ПР) позволяет удлинить вителлогенез половых клеток, не удлинняя продолжительность оогенеза в целом и перераспределить энергию в пользу малого количества (АИП до 105 ооцитов) созревающих крупноразмерных ооцитов.

На любой стадии развития яичника наблюдается выстраивание ооцитов вдоль примерно синусоидальной оси «канала», направленной от ЗП к дорсо-латеральной и латеральной стороне гонады непосредственно к отходящим отсюда яйцеводам. Это хорошо объясняется крупным размером зрелых ооцитов.

Можно предположить, что процесс резорбции у *G. marsupialis* происходит очень медленно, что также не удивительно, учитывая размер ооцитов креветки. Можно предположить, что глифусы могут нереститься 2–3 раза в жизни.

Сотрудники паразитологической лаборатории АтлантНИРО, в первую очередь А. Елисеев, Е.А. Гусева и Р.Н. Буруковский оказали мне помощь в изготовлении микрофотографий с гистологических препаратов для этой статьи. Р.Н. Буруковский также читал рукопись и сделал ряд ценных замечаний. Им и всем остальным, помогавшим мне в работе над данной статьей, я хочу выразить мою самую искреннюю признательность.

ЛИТЕРАТУРА

Буруковский Р.Н. 1970. Некоторые вопросы оогенеза у розовой креветки (*Penaeus duorarum*) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Л. Т. 58, № 6, С. 56–66.

Буруковский Р.Н. 1978. Креветки Юго-Восточной Атлантики и закономерности их батиметрического распределения // Зоологический журнал. Т. 57. Вып. 10. С. 1330–1338.

- Буруковский Р.Н.** 1980. Зоогеографическое районирования Западной Африки на примере креветок // Всесоюзное совещание «Проблемы морской зоогеографии». Владивосток.
- Буруковский Р.Н.** 1992. О биологии креветки *Systelaspis debilis* (Decapoda, Natantia, Orplorphoridae) // Бюллетень МОИП. Отделение биологии. Т. 97. Вып. 2. С. 60–70.
- Буруковский Р.Н.** 1998. О распространении креветок в западноафриканских водах // Зоологический журнал. Т. 77. № 7. С. 778–787.
- Буруковский Р.Н., Вовк А.Н.** 1974. Некоторые вопросы оогенеза у североамериканского кальмара *Loligo pealei* (Les.) банки Джорджес // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Л. Т. 66. № 5. С. 44–50.
- Буруковский Р.Н., Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Цимбал М.А.** 1977. Методические основы разработки шкал зрелости репродуктивной системы самок кальмаров *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) // Зоологический журнал. Т. 56. № 12. С. 1781–1791.
- Буруковский Р.Н., Судник С.А.** 2004. Некоторые аспекты оогенеза креветки *Aristeus varidens* (Decapoda, Aristeidae) // Зоологический журнал. Т. 83. № 3. С. 288–298.
- Буруковский Р.Н., Судник С.А.** 2006. Сравнительная характеристика оогенезов у креветок надсемейства Penaeoidea // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова): Тезисы докладов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 150–152.
- Кисел Д.** 1962. Практическая микротехника и гистохимия. Будапешт: Изд-во Академии наук Венгрии. 400 с.
- Лилли Р.** 1969. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир. 645 с.
- Меркулов Г.А.** 1969. Курс патологической техники. Киев: Медицина. 424 с.
- Роскин Г.И.** 1951. Микроскопическая техника. М.: Советская наука. 448 с.
- Burukovsky R.N., Froerman Yu.M., Nigmatullin Ch.M.** 1984. Reproductive biology and scale of maturity stages of reproductive system of female squid (*Illex illecebrosus*) // Northwest Atlantic Fisheries Organization SCR Document 84/IX/120. Ser. № 917. P. 1–4.
- Charniaux-Cotton H.** 1960. Sex determination. Chapt. 13 // Metabolism and growth. Vol. I. The physiology of Crustacea. P. 411–447.
- Charniaux-Cotton H.** 1985. Vitellogenesis and its control in malacostracan crustaceans // Amer. Zool. Vol. 25. P. 197–206.
- Crosnier A., Forest J.** 1973. Les crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical // Faune Tropicale. Vol. 19. Paris. 400 p.
- Demestre M., Fortuno J.-M.** 1992. Reproduction of the deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Decapoda: Dendrobranchiata) // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 84. P. 41–51.
- Gorny M., George M.R.** 1997. Oocyte development and gonad production of *Nematocarcinus lanceopes* (Decapoda: Caridea) in the eastern Weddell Sea, Antarctica // Polar. biol. № 17. P. 191–198.
- Heldt J.H.** 1938. La reproduction chez les Crustacés Décapodes de la famille des Penaeides *Annales Inst* // Осьянogr. Monaco. Vol. 18. № 2. P. 31–206.
- King J.E.** 1948 A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus) // Biological Bulletin. № 94. P. 244–262.
- Levi D., Vacchi M.** 1988. Macroscopic scale for simple and rapid determination of sexual maturity in *Aristemorpha foliacea* (Risso, 1826) (Decapoda: Penaeidae) // Journal of Crustacean Biology. Vol. 8. № 4. P. 532–538.
- Minsheng G.** 1990. On some reproductive behavior of *Macrobrachium nipponense* (De Haan) (Crustacea Decapoda) // Transactions of the Chinese crustacean society. № 2. P. 43–52.
- Touir A., Charniaux-Cotton H.** 1974. Influence de l'introduction d'ecdysterone sur l'exuviation et le demarrage de la vitellogenese chez la Crevette *Lysmata seticaudata* Risso // C.R. Acad. Sci. Paris. № 278. P.119–122.
- Tuma D.J.** 1967. A description of the development of primary and secondary sexual characters in the banana prawn, *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea: Decapoda: Penaeinae) // Aust. J. Freshwat. Res. Vol. 18. P. 73–88.