

ҚАЗАҚ ССР ҒЫЛЫМ АКАДЕМИЯСЫНЫҢ
ХАБАРЛАРЫ
—•—
ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
—•—

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

2

МАРТ — АПРЕЛЬ

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“ КАЗАХСКОЙ ССР
АЛМА-АТА • 1975

ОБРАЗОВАНИЕ СПЕРМАТОФОРОВ У ДЛИННОПАЛОГО РАКА

Литературные данные по размножению длиннопалого рака основаны, как правило, на исследовании половых продуктов самок. Авторы сообщают о наступлении половой зрелости, периоде спаривания и откладки икры, о плодовитости, выживаемости икры и личинок (Будников, Третьяков, 1952; Цукерзис, 1970; Черкашина, 1970). Одно из первых описаний процесса созревания сперматозоидов и их продвижения по половым путям дано в книге Т. Г. Гёксли (1900). В иностранной литературе накоплен значительный материал, освещающий половой цикл самцов (образование сперматозоидов, спаривание и оплодотворение) у различных видов *Decapoda*. Исследователи наряду с описанием анатомического строения половых желез приводят гистологические данные о процессе сперматогенеза, формировании сперматофоров и сравнительном их строении. Так, Matthews (1954 а, б) сообщает, что у омара (*Enoplometopus occidentalis*) образование сперматофорной массы начинается в дистальном отделе семяпровода. Сперматозоиды в выводящих протоках располагаются отдельными группами, каждая из которых является выбросом содержимого одного фолликула.

Установлено, что рак-отшельник (*Dardanus asper*) имеет стебельчатые сперматофоры, langусты (*Scyllarides squamosus*, *S. occidentalis*) и омар (*Enoplometopus occidentalis*) — бесстебельчатые.

На основании исследования формирования сперматофоров и их строения у морского рака-отшельника (*Dardanus punctulatus*), сухопутного (*Coenobita rugosa*) и совершенно сухопутного (*Birgus latro*) Matthews (1956) сделал заключение о том, что у всех трех видов спаривание и вылупливание личинок происходит в воде.

Полученные материалы значительно расширяют познания о размножении высших ракообразных и позволяют более полно осветить вопросы спаривания и оплодотворения. Подобные сведения в отечественной литературе отсутствуют.

В данной работе дается описание гистологического строения семяпровода, прослежены формирование сперматофорной массы, продолжительность сохранения половых продуктов в выводных протоках длиннопалого рака (*Astacus septodactylus* Eschholz). Нами использо-

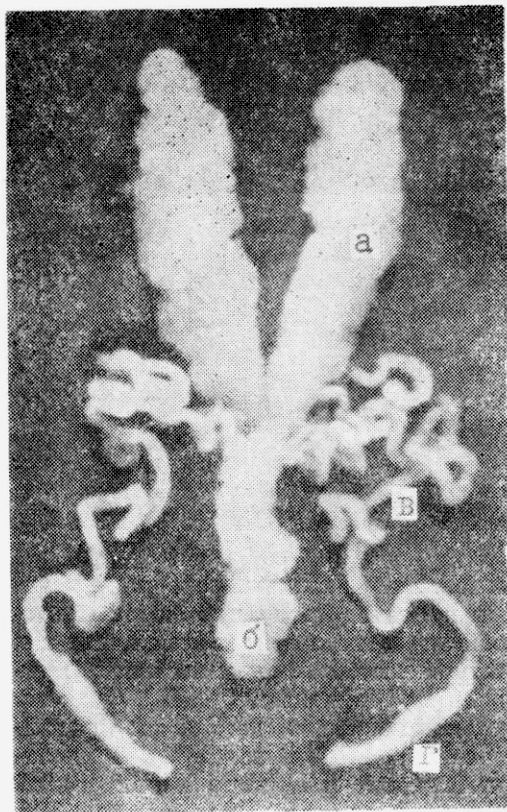


Рис. 1. Семенник длиннопалого рака: а — передняя доля семенника; б — задняя доля семенника; в — семяпровод; г — семяизвергательный канал.

вано 32 половозрелых самца размером 8—14 см, добытых в августе — сентябре 1972 г., в мае — июле и октябре 1973 г. в Карагандинском и Топарском водохранилищах Центрального Казахстана. Извлеченные семенники и семяпроводы фиксировались в смеси 70° спирта и 10% формалина. Материал заливался в парафин. Срезы величиной 8—10 микрон из семенника, верхнего, среднего и нижнего отделов семяпровода окрашивались гематоксилином Бёмера и Гейденгайна с докраской эозином. Из выводящих половых путей были взяты мазки.

Непарная половая железа длиннопалого рака расположена на спинной стороне тела над пищеварительным трактом между лопастями печени. Сверху семенник частично прикрыт сердцем. В передней расширенной части гонада раздваивается, образуя две доли (рис. 1). От места соединения верхней и нижней частей отходят парные семяпроводы. В проксимальной части они тонки, затем постепенно расширяются и наибольшей величины достигают в дистальном участке. Семяпроводы заканчиваются веретенообразными семяизвергательными каналцами, которые открываются на коксоподитах пятой пары ходильных ножек. Осенью размеры семенника и семяпроводов рака длиной 13 см и весом 85 г следующие: длина гонады 28 мм, ширина одной из верхних долей 8 мм, нижней — 6 мм. Семяпроводы неодинаковой длины: один 170 мм, другой — 150 мм. Их ширина в верхнем отделе 1 мм, в нижнем — 2 мм. Длина семяизвергательного канала 12 мм, ширина 2,5 мм. Приведенные величины изменяются в зависимости от размера особи.

Известно, что между спариванием и икрометанием проходит промежуток времени от десяти до шестидесяти дней (Гёксли, 1900; Будников, Третьяков, 1952; Штейнфельд, 1957; Черкашина, 1970). По данным Я. М. Цукерзиса (1970), при поздних сроках спаривания и

низкой температуре это время сокращается до нескольких дней, в обратном случае затягивается до нескольких недель.

В Карагандинском водохранилище в середине октября часть половозрелых самок уже участвовала в спаривании. У них на sternумах задних грудных и передних брюшных сегментов имелись сперматофоры. В это же время добыта особь со свежееотложенными яйцами. Можно считать, что спаривание длиннопалого рака в исследуемом водоеме начинается в конце сентября и продолжается в течение октября.

В период подготовки к спариванию в августе — сентябре семяпроводы становятся сильно извитыми и содержат молочно-белую массу. Просмотр мазков показал, что выводящие пути наполнены большим количеством сперматозоидов. В мае — июне из 332 самок в семяпроводах только у 22 особей обнаружены молочно-белое содержимое и сперматозоиды. Причем иногда увеличен лишь один из семяпроводов, а другой опустошен.

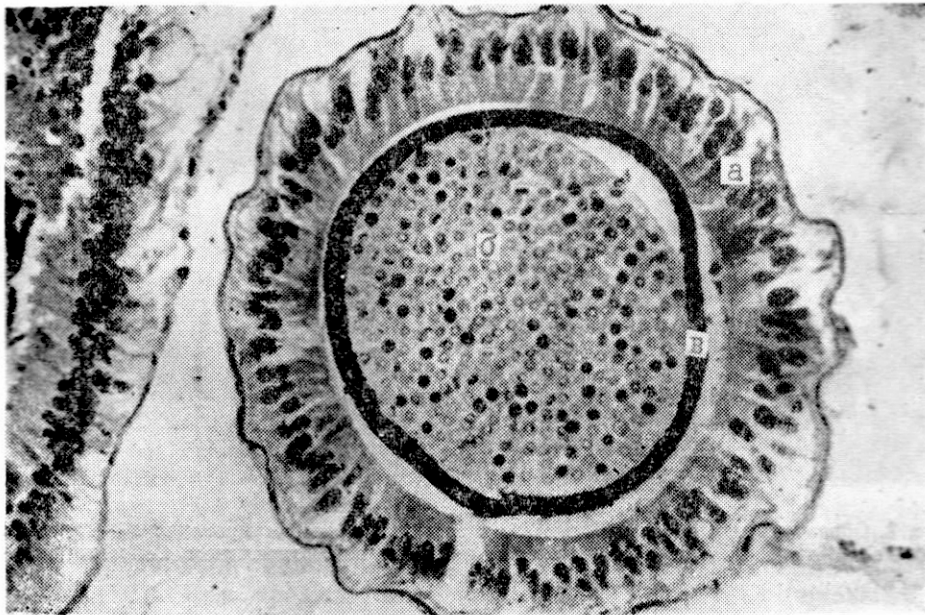


Рис. 2. Поперечный срез верхнего отдела семяпровода: а — эпителий; б — сперматозоиды в просвете канала; в — сперматофорная оболочка; окраска гематоксилином Гейденгайна — эозином. Ув. $\times 160$.

Приводим описание гистологического строения семяпроводов раков, добытых в августе — сентябре. В это время в гонадах преобладает последний этап сперматогенеза — формирование сперматозоидов. Половые клетки из фолликулов поступают в собирательные каналы семенника, где сперматофорная масса еще не образуется. Затем сперматозоиды продвигаются в трубчатые семяпроводы.

На рисунке 2 представлен поперечный срез верхнего отдела семяпровода. Внутри семяпровод выстлан одно- и двурядным эпителием, лежащим плотным слоем на базальной мембране. Внешнюю стенку выводного протока образует тонкая оболочка с нежными мышечными волокнами и соединительной тканью. Высота эпителия в разных участках верхнего отдела семяпровода колеблется от 80 до 130 микрон,

но в одном срезе эпителиальные клетки имеют одинаковую высоту, что делает просвет канальца гладким и округлым.

Клетки эпителия находятся в состоянии усиленной секреции. Здесь начинается образование сперматофорной массы. Гранулы секрета накапливаются в верхней части клеток, затем выделяются из нее. У поверхности клеток капли секрета сливаются (рис. 3). Центральная часть семяпровода занята половыми клетками. В одних срезах весь просвет канальца заполнен сперматозоидами, в срезах из нижележащих участков *vas deferens* сперматозоидов может быть гораздо меньше либо они совсем отсутствуют. Это свидетельствует о порционном продвижении половых клеток. Сперматозоиды располагаются не в

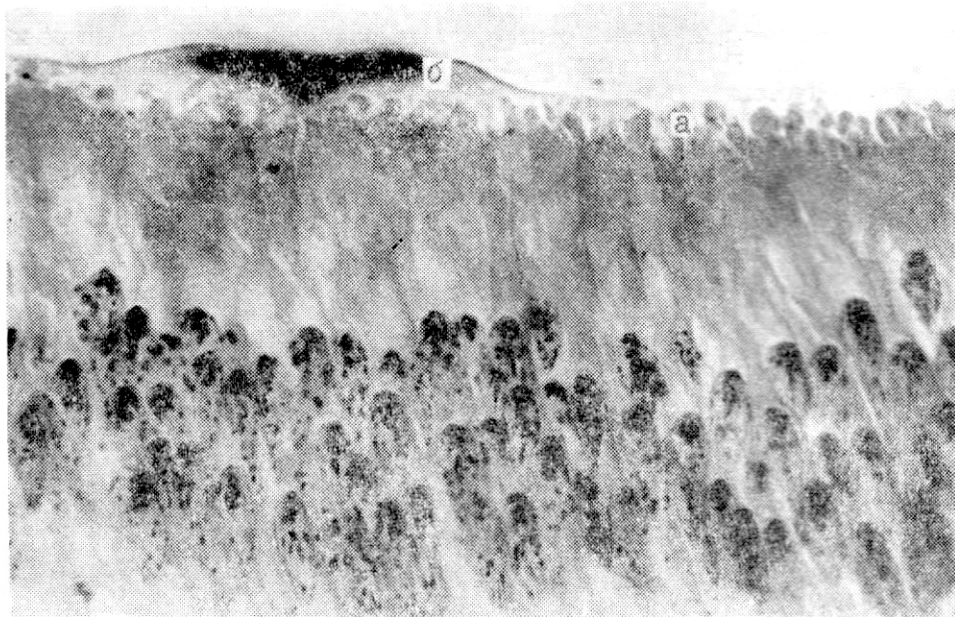


Рис. 3. Образование и отделение секрета в средней части семяпровода: а — гранулы секрета; б — слияние отдельных гранул; окраска гематоксилином Гейденгайна — эозином. Ув. $\times 500$.

виде отдельных групп, как это характерно для омара (*Enoplometopus occidentalis*) (Matthews, 1954a), а лежат разрозненно, и каждая половая клетка окружена секретом. Сперматозоиды окружены сперматофорной оболочкой (рис. 2). Она представляет собой трубку, внутри которой находится тяж половых клеток. Толщина сперматофорной трубки увеличивается по мере продвижения к средней части семяпровода, и ее максимальный диаметр составляет 60 микрон. В одних местах сперматофорная трубка плотно прилегает к выстилающему семяпроводу эпителию. В других участках между эпителием и сперматофорной оболочкой образуется пространство разной величины.

Средняя часть семяпровода выстлана цилиндрическим эпителием, ядра которого образуют несколько слоев (рис. 3). В этом участке эпителий гораздо выше за счет увеличенной апикальной части. Его высота равна 120—170 микронам. В результате секреции происходит частичное разрушение апикальной части клеток и нарушение целостности эпителиального пласта (рис. 4). Мелкие и крупные капли секрета сливаются и присоединяются к стенке ранее образованной сперма-

тофорной трубки, утолщая ее. Ширина сперматофорного кольца здесь составляет 100—170 микрон. В состав секрета помимо гомогенной массы входит мелкая темноокрашенная зернистость. Сперматофорная оболочка иногда состоит из двух слоев неодинаковой толщины, окраски, плотности и включает небольшие полости. Ее внутренняя и внешняя поверхности резко очерчены. Изредка в сперматофорной трубке видны утолщения, которые, вероятно, являются результатом образования продольных складок (рис. 4). На протяжении всего семяпровода сперматофорная трубка может сужаться, а иногда и прерываться. Пористость сперматофорной массы и неодинаковая ее окрашиваемость свидетельствуют о контакте между сперматозоидами и эпителиальным пластом. Этому способствует также частичная прерывистость сперматофорной оболочки.

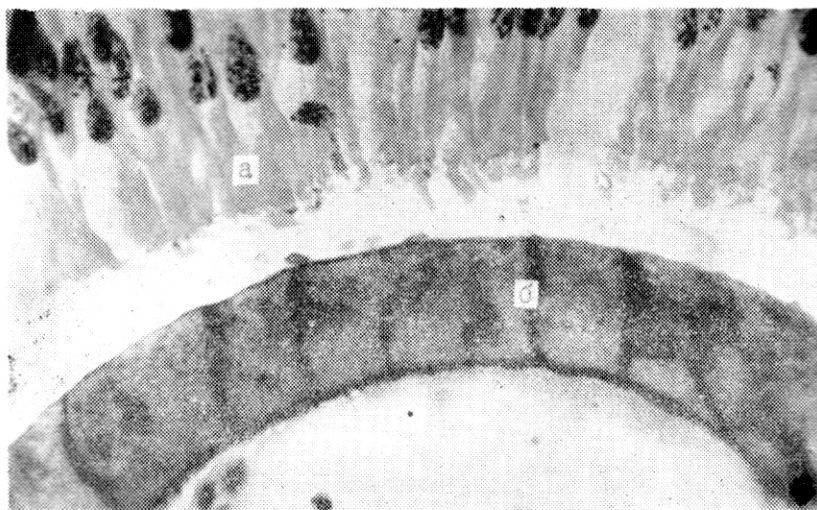


Рис. 4. Образование складок в сперматофорной трубке: а — секретирующий эпителий; б — складки в сперматофорной трубке; окраска гематоксилином Гейденгайна — эозином. Ув. $\times 500$.

В исследуемый период наполняемость семяпровода сперматозоидами высокая. Как правило, весь его просвет заполнен половыми клетками. Изредка сперматозоиды занимают лишь центральную часть выводного протока. Иногда они образуют три-четыре тяжа, каждый из которых окружен самостоятельной сперматофорной оболочкой.

Отличительной особенностью строения средней части семяпровода является увеличение мышечного слоя, представленного волокнами разной толщины. В одних срезах преобладают циркулярные, в других — диагональные и продольные волокна. Толщина мышечной оболочки 20—60 микрон.

Как известно, сперматозоиды *Decapoda* принадлежат к неподвижным клеткам. Продвижению массы неподвижных половых клеток способствует мышечная оболочка, мощность которой возрастает от проксимального к дистальному отделу семяпровода, т. е. по мере утолщения сперматофорной трубки.

Семяпровод заканчивается расширенным семяизвергательным каналом. Выстилающий этот отдел эпителий неодинаковой высоты (от 50 до 90 микрон). В результате чередования низких и высоких клеток

просвет канальца имеет неровный контур (рис. 5). Эпителиальные клетки лежат в один ряд, иногда же в пять-шесть рядов. Особого увеличения толщины сперматофорной трубки здесь не отмечено. В этом отделе резко возрастает толщина мышечной оболочки, в которой видно самое разнообразное переплетение мышечных волокон. В средней части семяизвергательного канала представлены три слоя мышечных волокон: внутренний, средний и наружный. Внутренний слой составляет 150 микрон и образован продольными волокнами. В середине расположен мощный циркулярный слой толщиной 250 микрон. Внешний продольный слой не всегда сплошной и достигает максимум 100 микрон.



Рис. 5. Поперечный срез семяизвергательного канальца: *a* — эпителий; *b* — мышечная оболочка; окраска гематоксилином Гейденгайна — эозином. Ув. $\times 500$.

В верхнем и нижнем отделах семяизвергательного канала расположение волокон иное. Так, под эпителием лежит кольцевой, затем следует продольный и вновь кольцевой слой. Здесь наиболее развиты кольцевые мышечные волокна. В результате сложного переплетения волокон эти слои не всегда хорошо отграничены. Следует отметить, что развитие мышечного слоя в семяизвергательном канале неравномерное. Он может быть хорошо развит с одной стороны семяизвергательного канальца и незначительно — с другой. Это, вероятно, сказывается и на сперматофорной трубке, толщина которой в одном срезе колеблется от 70 до 170 микрон. Мощное развитие мышечной оболочки доказывает, что семяизвергательный канал обеспечивает выталкивание половых продуктов и фрагментацию тяжа спермы со сперматофорной трубкой. Подтверждением этого являются и сперматофоры, форма которых подобна семяизвергательному канальцу.

Семяизвергательный канал, как правило, свободен от сперматозоидов и сперматофорной массы; они заполняют его во время спаривания. Иногда же содержимое канальца выступает наружу. Извлеченная из семяпровода сперматофорная оболочка с заключенными в нее

половыми клетками сохраняет форму трубки и имеет консистенцию теста. При попадании в воду сперматофоры становятся плотными и ломкими. Попытка отделить сперматофоры от панциря самки часто заканчивается их разрушением.

Сперматофоры длиннопалого рака представляют собой замкнутые, несколько изогнутые трубочки со слегка заостренными краями. Их длина 6—7 мм, ширина 1—1,2 мм. В белой массе, расположенной на границе между грудными и брюшными сегментами самки, можно видеть не только сперматофоры, но и более длинные и изогнутые образования, представляющие собой нефрагментированную сперматофорную трубку. После оплодотворения икры часть сперматофоров сохраняется. В их стенке видны отверстия, через которые произошло освобождение сперматозоидов.

Микроскопическое исследование семенников и семяпроводов раков, добытых в мае — июне, показало, что в этот период в гонадах активно протекают промежуточные стадии сперматогенеза. В результате деления клеток сперматогенного эпителия увеличивается число сперматогониев и образуются сперматоциты. Формирования же сперматозоидов еще не происходит. Однако у незначительной части самцов в среднем и нижнем отделах семяпровода были обнаружены сперматозоиды.

Характерно, что наполняемость выводящих протоков сперматозоидами и секретом низкая. Если в период подготовки к спариванию (август — сентябрь) просвет канальцев заполняется полностью половыми клетками, то в мае — июне они занимают $1/5$ — $1/10$ просвета семяпровода. У одних особей половые клетки заключены в нормальную сперматофорную оболочку, у других она сохраняется лишь в виде отдельных участков. В таких случаях немногочисленные сперматозоиды лежат беспорядочно, иногда располагаясь между эпителиальными клетками. Все это позволяет считать, что обнаруженные в мае — июне сперматозоиды являются продуктом осеннего цикла сперматогенеза.

В этот период значительным изменениям подвергаются и эпителиальные клетки. Они выражаются в резком уменьшении высоты эпителия и угасании его секреторной деятельности. Местами клетки подвергаются разрушению, и в просвете канальцев видны осколки ядер и остатки цитоплазмы. Наблюдается частичная десквамация эпителия. По мере освобождения выводящих путей от остаточных половых продуктов наступает регенерация эпителиальных клеток. В мышечной оболочке резких изменений не обнаружено.

Таким образом, на основании гистологического изучения семяпровода половозрелых самцов выявлено, что различные его участки имеют гистологические особенности, которые определяют характер формирования сперматофорной трубки и обеспечивают продвижение половых продуктов. Сперматофорная оболочка образуется в результате секреции эпителия. Секреторная деятельность эпителия свойственна всему семяпроводу, но более активно она протекает в верхнем и среднем отделах и менее выражена в семяизвергательном канале. Сформированные сперматозоиды из собирательных канальцев семенника поступают в верхний отдел семяпровода, где начинается формирование сперматофорной оболочки. По мере продвижения к семяизвергательному каналцу толщина ее увеличивается. Продвижению сперматофорной массы способствует мышечная оболочка, мощность которой возрастает от проксимального к дистальному концу, т. е. по мере увеличения толщины сперматофорной трубки. Основная функ-

ция семяизвергательного канала заключается в сегментации сперматофорной трубки и выталкивании сперматофоров во время спаривания. В воде сперматофорная масса уплотняется, что, вероятно, способствует длительному сохранению оплодотворяющей способности сперматозоидов.

Секретирующий эпителий претерпевает сезонные изменения. Его функциональная активность высока в августе — сентябре, в период подготовки к спариванию, и снижена в мае — июне. Физиологическая регенерация эпителиального слоя наступает по мере освобождения семяпроводов от сперматозоидов. Формирование сперматофорной массы и наполнение выводящих путей зрелыми сперматозоидами происходят заблаговременно, за один-полтора месяца до периода спаривания, и они сохраняются здесь длительное время.

ЛИТЕРАТУРА

- Будников К. Н., Третьяков Ф. Ф. Речные раки и их промысел. М., 1952.
Гёксли Т. Г. Рак. Введение в изучение зоологии. М., 1900.
Цукерзис Я. М. Биология широкопалого рака (*Astacus astacus* L.). Вильнюс, 1970.
Черкашина Н. Я. О размножении речных раков (*Astacidae*) юго-восточного побережья Каспия. — «Гидробиологический журнал», 1970, т. 6, № 4.
Штейнфельд А. Л. Биология и промысел речных раков в БССР. — «Труды Белорусского отд. Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и рыбного хозяйства», 1957, т. 1.
Matthews D. C. 1954a. The origin and development of the spermatophoric mass of a hephropsid lobster, *Enoplometopus occidentalis* (Randall). *Pacif. Sci.*, 8, N 2.
Matthews D. C. 1954b. A comparative study of the spermatophores of three scyllarid lobsters (*Parribacus antarcticus*, *Scyllarides squamosus* and *Scyllarus martenis*). *Quart. Microscop. Sci.*, 95, part. 2, N 30.
Matthews D. C. 1956. The probable method of fertilization in terrestrial hermit crabs based on a comparative study of spermatophores. *Pacif. Sci.*, 1956, 10, N 3.

Резюме

Сперматофорная оболочка вокруг скопления сперматозоидов начинает формироваться в верхнем отделе семяпроводов за месяц-полтора до спаривания. Сегментация сперматофорной трубки происходит в семяизвергательном канальце. У части особей сперматозоиды в выводящих протоках обнаружены в течение всего периода исследования, хотя сперматогенез носит сезонный характер.

Резюме

Су шаяндардың ұрық қабығының дамуы сперматозоидтар жиылған жеде шәует жолының жоғары бөлімінде шағылысу мерзімінен бір жарым ай бұрын басталады. Ұрық түтігінің сегменттерге бөліну сперми құйылатын арнасында өтеді. Су шаяндарда сперматогенез маусым мезгілдерінде дамиды, ал кейбіреулерінде сперматозоидтар шәует жолында бүкіл зерттеу уақытында байқалады.