

## LA FORMACIÓ DEL VITEL·LE EN ELS CRUSTACIS. REVISIÓ PRELIMINAR

ENRIC RIBES

*Departament de Bioquímica i Fisiologia. Unitat de Biologia Cel·lular. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.*

### SUMMARY

This is a summarized review about some aspects of the yolk formation in crustacean. At the beginning of vitellogenesis, the crustacean oocyte is characterized by a large number of vesicles in the cytoplasm. The vesicles have a multiple origin, although the majority develop directly from the rough endoplasmic reticulum and the Golgi complex (endogenous phase of vitellogenesis). In a subsequent phase, a series substances, principally glucoproteins and lipoproteins, are incorporated into the ooplasm by means of micropinocytosis (exogenous phase of vitellogenesis). The result of this process is the formation of one or several types of yolk platelet.

La vitel·logènesi es pot definir com el procés d'acumulació d'inclusions citoplasmàtiques diferents dels orgànuls cel·lulars per part del gàmeta femení, durant la profase meiótica.

Tals inclusions citoplasmàtiques són preferentment substàncies de reserva destinades a ser utilitzades durant el procés de desenvolupament de l'ou. La síntesi i l'emmagatzematge de substàncies de reserva són les característiques més destacades que diferencien el gàmeta femení del gàmeta masculí i de

la majoria de les cèl·lules somàtiques.

Les substàncies de reserva elaborades durant la vitel·logènesi es poden classificar en tres tipus fonamentals: les plaquetes vitel·lines, les inclusions lipídiques i les partícules de glicogen. En el gàmeta femení es troben també altres tipus d'inclusions citoplasmàtiques com ara els grànuls de pigment i els grànuls corticals.

Aquest treball se centra principalment en la formació de les plaquetes vitel·lines, ja que són les substàncies de reserva més significatives

des d'un punt de vista morfològic i funcional que s'originen durant el procés de la vitel·logènesi.

## Descripció del procés de la vitel·logènesi

La formació de les plaquetes vitel·lines en els crustacis té lloc en dues fases successives ben diferenciades del període de creixement oocitari: la *fase primària* o *endògena*, que es caracteritza per l'acumulació de vitel·le glicoproteic elaborat pels diferents orgànuls de la cèl·lula i la *fase secundària* o *exògena*, en la qual s'incorporen per pinocitosi substàncies proteiques extracel·lulars, que formaran part del vitel·le (vegeu la fig. 2).

Durant la vitel·logènesi primària o endògena, els oòcits dels crustacis presenten en el citoplasma un gran nombre de vesícules delimitades per una membrana unitària que es van fent més gran a mesura que avança la vitel·logènesi. Aquestes vesícules, de material fibrós que engloba uns quants grànuls ovoides i electrodensos, són les precursoras d'una de les modalitats de vitel·le anomenat *Vitel·le I* o *endogen*. (vegeu la fig.1).

En una fase més avançada de l'oogènesi, els oòcits inicien la vitel·logènesi secundària incorporant al citoplasma, per processos de pinocitosi, substàncies glicoproteiques i lipoproteiques que intervien en la formació del vitel·le anomenat *Vitel·le II* o *exogen*. És en aquesta fase de vitel·logènesi secundària quan l'oòcit té la membrana plasmàtica (oolemma) plena de microvil·li i en el seu citoplasma s'observen d'altres substàncies de reserva, tal com inclusions lipídiques i partícules de glicogen (vegeu la fig.1).

Al final del procés de la vitel·logènesi, en alguns grups de crustacis, com els amfípodes

(*Orchestia gammarellus*, (71)), branquiòpodes (*Artemia salina*, (21)), i copèpodes (*Centropages typicus*, (5) i *Epilabidocera aestiva*, (12)), s'observa la formació de grànuls corticals o estructures equivalents que se situen a la zona cortical de l'ooplasma.

## Vitel·logènesi primària: formació del vitel·le del tipus I

En la formació del vitel·le del tipus I o endogen intervien diferents orgànuls i estructures citoplasmàtiques de l'oòcit, com el reticle endoplasmàtic rugós, el complex de Golgi, l'embolcall nuclear, les làmines anellades i els mitocondris. Aquestes estructures cel·lulars, o bé es troben implicades en la síntesi dels precursors de les plaquetes vitel·lines, o bé hi aporten llurs membranes (vegeu la fig.2).

El reticle endoplasmàtic rugós i el complex de Golgi són dues de les estructures citoplasmàtiques que durant la fase de vitel·logènesi primària presenten un notable desenvolupament (vegeu la fig.1). La participació del reticle endoplasmàtic rugós en la síntesi del vitel·le proteic endogen en els crustacis fou descrita per primera vegada per Beams i Kessel (7, 8) en diferents espècies de crancs (*Orconectes virides*, *Orconectes* sp. i *Procambarus* sp.) i posteriorment ha estat estudiada en altres espècies, tal com s'indica en la taula I.

En els estudis citats, els oòcits contenen un tipus de vitel·le endogen que es produeix preferentment a partir de la síntesi per part del reticle endoplasmàtic rugós o per l'activitat conjunta d'aquest reticle i el complex de Golgi. Autors com Kessel (39) i Ribes (54, 56, 57) atribueixen al complex de Golgi un paper

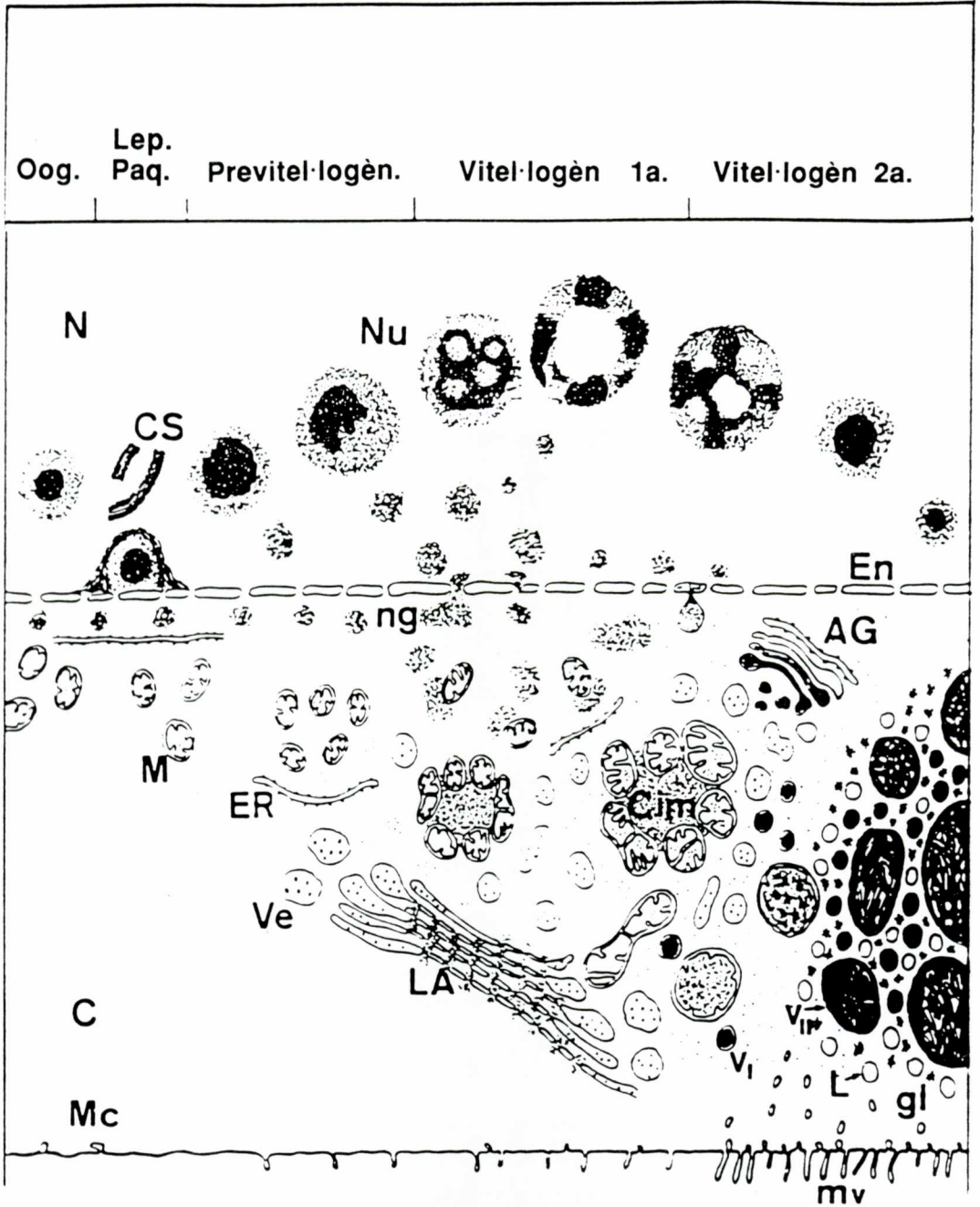


FIGURA I. Esquema de l'evolució dels orgànuls cel·lulars durant l'oogènesi: AG, complex de Golgi; C, citoplasma; Cim, ciment intermitocondrial; CS, complex sinaptonèmic; En, embolcall nuclear; ER, reticle endoplasmàtic; gl, glicogen; L, inclusió lipídica; LA, làmines anellades; M, mitocondri; Mc, membrana citoplasmàtica; mv, microvilli; N, nucli; ng, nuage; Nu, nuclèol; Ve, vesícula endoplasmàtica;  $V_I$ , plaqueta vitel·lina del tipus I;  $V_{II}$ , plaqueta vitel·lina del tipus II.

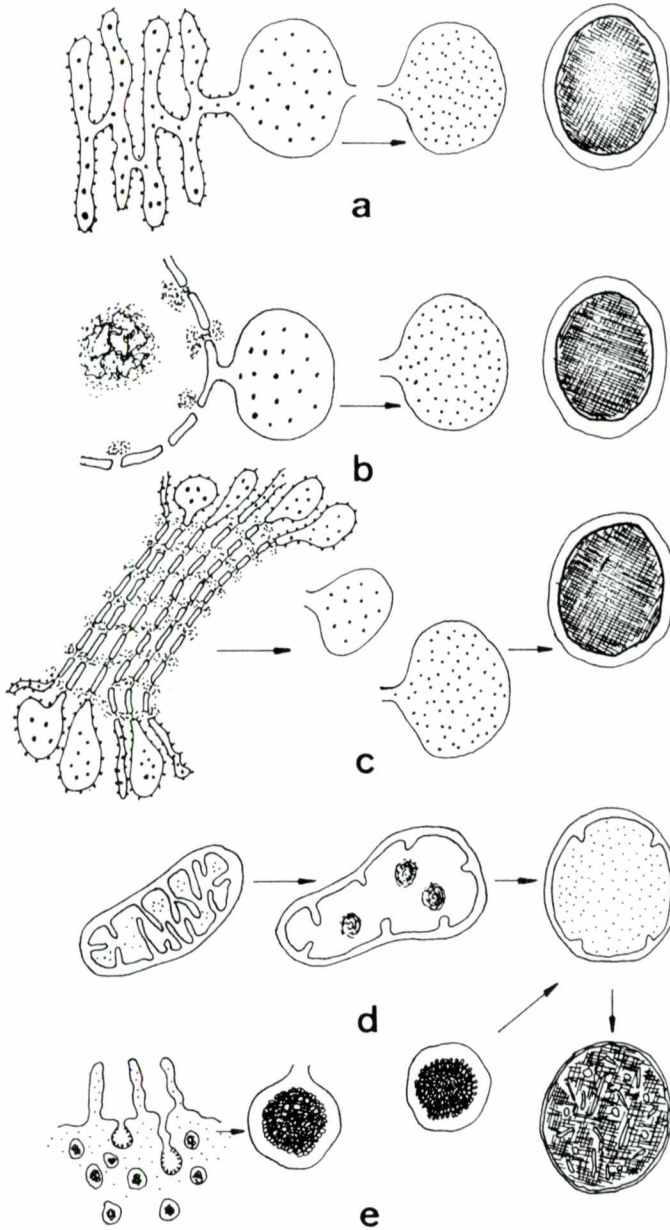


FIGURA 2. Diversos processos de formació de les plaquetes vitel·lines en els crustacis:

- a) A partir del reticle endoplasmàtic.
- b) A partir de vesícules originades per l'embolcall nuclear.
- c) A partir de làmines anellades.
- d) A partir de mitocondris.
- e) A partir de vesícules de pinocitosi.

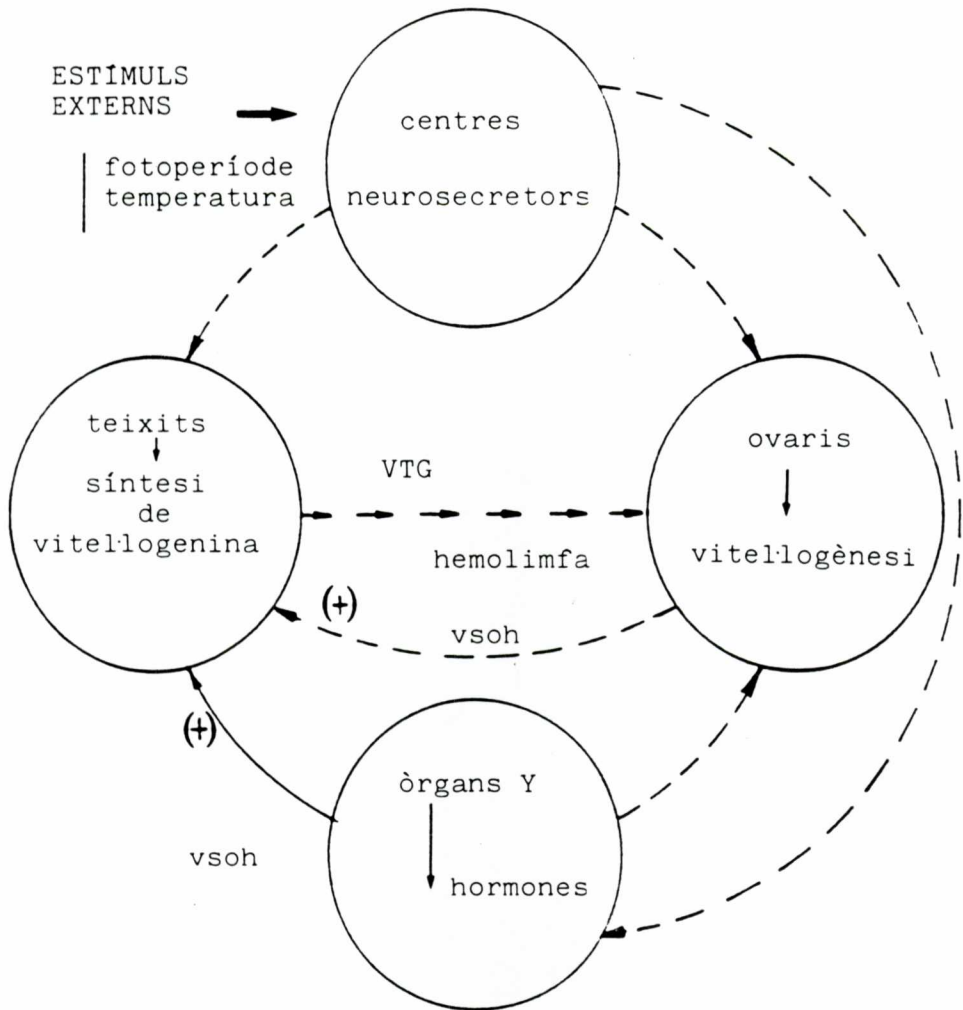


FIGURA 3. Diagrama del control hormonal de la síntesi de la vitel·logenina en *Orchestia gammarellus* (segons Meusy, 1980). (→), vies de control demostrades; (- ->), vies de control hipotètiques.

## TAULA I

**Relació d'espècies de crustacis en les quals s'ha estudiat la formació endògena del vitel·le  
(fase primària de la vitel·logènesi)**

**Decàpodes**

<i>Homarus</i>	Kessel (39)
<i>Libinia</i>	Hinsch i Cone (34)
<i>Cancer</i>	Eurenus (29)
<i>Eriocheir</i>	Dhainaut i Leersnyder (23)
<i>Astacus</i>	Zerbib (75)
<i>Pontonia pinnophylax</i>	Durfort i col·l. (26)

**Amfípodes**

<i>Orchestia gammarellus</i>	Zerbib (70, 74, 76) Meusy i col·l. (45) Charniaux-Cotton (18) Charniaux-Cotton i Zerbib (19)
------------------------------	---

**Isòpodes**

<i>Idotea balthica basteri</i>	Souty (63)
--------------------------------	------------

**Cladòcers**

<i>Daphnia</i>	Kessel (39)
----------------	-------------

**Branquiòpodes (Fil·lopodes)**

<i>Artemia salina</i>	Anteunis i col·l. (3, 4)
<i>Chirocephalus diaphanus</i>	Ribes (55, 56)

**Ostracodes**

<i>Cypridopsis</i> sp.	Reger i col·l. (52)
<i>Heterocypris incongruens</i>	Ribes (54)

**Copèpodes**

<i>Mytilicola intestinalis</i>	Durfort (24)
<i>Cyclops strenuus</i>	Durfort i col·l. (25)
<i>Centropages typicus</i>	Arnaud i col·l. (5)
<i>Labidocera aestiva</i>	Blades i Youngbluth (12)
<i>Hemidiaptomus roubaui</i>	Ribes (57, 58, 59, 60, 61)
<i>Acanthocyclops robustus</i>	García-Valero (31, 32)
<i>Arctodiaptomus salinus</i>	Bozzo i col·l. (16)
<i>Modiolicola gracilis</i>	Durfort i col·l. (27)

fonamental en l'elaboració del vitel·le endogen, ja que té la funció d'emmagatzemar una part dels materials sintetitzats en el reticle endoplasmàtic rugós i també d'intervenir en la incorporació de radicals sulfat i glucosídics al material proteic.

Estudis duts a terme en diferents espècies de crustacis (12, 27, 31, 33, 39, 57) mostren la formació de vesícules endoplasmàtiques precursoras de plaquetes vitel·lines a partir de l'embolcall nuclear, mitjançant un procés de gemmació en el qual poden estar implicades tant les dues membranes com únicament l'externa d'aquest embolcall. Les vesícules derivades del procés de gemmació s'omplen gradualment d'un material fibril·lar de grànuls electrodensos.

Un altra via per a la síntesi del vitel endogen és a partir de les làmines anellades (estructures citoplasmàtiques formades per grups de sàculs membranosos fenestrats amb una morfologia similar a la de l'embolcall nuclear). Aquesta via de formació del vitel ha estat descrita en el copèpode *Hemidiaptomus roubaui* (57, 61), on s'observa una relació entre els sàculs de les làmines anellades i el reticle endoplasmàtic rugós que dona lloc a vesícules de contingut granular, que evolucionen fins a plaquetes vitel·lines del tipus I.

També en els copèpodes s'ha descrit un tipus de vitel endogen constituït per unes vesícules clares que es caracteritzen per la presència d'un material fibrós molt lax embolcallat per una membrana unitària. L'origen d'aquestes vesícules, segons Arnaud *i col·l.* (5), Ribes (57, 60), García-Valero (31) i Bozzo *i col·l.* (16), és mitocondrial. En *Hemidiaptomus roubaui* (Ribes, 57, 60) i en *Acanthocyclops robustus* (31) s'ha observat que un elevat percentatge dels mitocondris formats durant les fases de previtel·logènesi i inici de la vitel·logènesi primària entren en un

procés de degeneració que comença per una involució de les crestes mitocondrials i acaba formant unes vesícules, delimitades per una doble membrana, que contenen un material fibril·lar molt lax.

Els estudis histoquímics realitzats per diferents autors (5, 23, 39, 72) en diferents espècies de crustacis mostren que les vesícules citoplasmàtiques formades durant el procés de vitel·logènesi primària a partir de les estructures citades anteriorment tenen un contingut fibrós glicoproteic i uns grànuls densos de naturalesa proteica. Altres autors (28, 66) mantenen que el contingut de les vesícules vitel·lines és lipoglicoproteic.

### **Vitel·logènesi secundària: formació del vitel·le del tipus II**

L'origen exogen de certs components de les plaquetes vitel·lines i la incorporació d'aquests mitjançant pinocitosi han estat descrits morfològicament i histoquímica en diferents espècies de crustacis (vegeu la taula II)

En els malacostracis, el vitel·le exogen està constituït per una lipoglicocarotenoproteïna, la vitel·logenina o VTG, que se sintetitza fora de l'ovari, en un lloc que encara no es troba ben determinat en la majoria de les espècies estudiades. L'existència d'una proteïna específica en l'hemolimfa de les femelles va ser provada per primera vegada per Frentz (30) en *Carcinus maenas*, mentre que la seva relació amb la vitel·logènesi va ser estudiada posteriorment en diverses espècies: *Atyaephyra desmaresti* (22), *Paratelphura hydrodromus* (1), *Porcellio dilatatus* i *Ligia oceanica* (10), *Orchestia gammarella* (44) i *Callinectes sapidus* (38). Treballs realitzats utilitzant mètodes immunohistoquímics i immunoauto-

## TAULA II

**Relació d'espècies de crustacis en les quals s'ha estudiat la formació exògena del vitel·le  
(fase secundària de la vitel·logènesi)**

---

<i>Libinia marginata</i>	Beams i Kessel (8) Hinsch i Cone (34)
<i>Daphnia</i>	Zaffagnini (69)
<i>Uca, Libinia, Cambarus</i>	Wolin i col·l. (68)
<i>Cancer pagurus</i>	Eurenus (29)
<i>Orchestia gammarellus</i>	Zerbib (70, 74) Charniaux-Cotton i Zerbib (19)
<i>Eriocheir</i>	Dhainaut i Leersnyder (23)
<i>Astacus astacus i</i>	
<i>Astacus leptodactylus</i>	Rateau i Zerbib (51)
<i>Porcellio scaber</i>	Bilinski (11)
<i>Oniscus asellus</i>	Beams i Kessel (9)
<i>Centropages typicus</i>	Arnaud i col·l. (5)
<i>Labidocera aestiva</i>	Blades i Youngbluth (12)
<i>Hemidiaptomus roubaui</i>	Ribes (57)
<i>Pontonia pinnophylax</i>	Durfort i col·l. (26)
<i>Acanthocyclops robustus</i>	García-Valero (31)
<i>Modiolicola glacilis</i>	Durfort i col·l. (27)

---



radiogràfics han permès comprovar en *Orchestia gammarellus* (20, 36), en *Porcellio dilatatus* (49, 50) i en *Idotea balthica basteri* (64), que la vitel·logenina se sintetitza en el teixit adipós subepidèrmic i arriba a l'ovari per l'hemolimfa. La vitel·logenina s'incorpora al citoplasma dels oòcits durant la última fase de la vitel·logènesi mitjançant pinocitosi (41).

Estudis realitzats en els copèpodes *Hemidiaptomus roubaui* (57) i *Labidocera aestiva* (12) han demostrat que durant la fase de vitel·logènesi el teixit adipós subepidèrmic experimenta un notable desenvolupament, mentre que en el mesenteri s'acumulen gotes lipídiques. Aquestes observacions morfològiques, juntament amb el fet que l'hemolimfa presenta una textura semblant al contingut de les vesícules de pinocitosi existents en el citoplasma dels oòcits en vitel·logènesi secundària, fa pensar que el teixit adipós i l'hemolimfa es troben relacionats amb el procés de la vitel·logènesi, i que la substància incorporada a l'ooplasma per pinocitosi pugui ser la vitel·logenina, tal com s'ha descrit en els malacostracis.

Quan la vitel·logenina arriba a l'ovari passa a través dels espais intercel·lulars existents entre les cèl·lules fol·liculars, arriba a la superfície de l'oòcit, i s'incorpora a l'ooplasma per pinocitosi. Les vesícules de pinocitosi ocupen la zona cortical de l'ooplasma i es fusionen amb el vitel·le endogen per originar les plaquetes vitel·lines del tipus II o heterosintètiques que ocupen pràcticament tot l'ooplasma. Blades i Youngbluth (12) en *Labidocera aestiva* assenyalen que són les cèl·lules fol·liculars les que, mitjançant pinocitosi, incorporen petites porcions d'hemolimfa dins de les formacions vesiculars, les quals posteriorment s'obren a l'espai perivitel·lí. Els treballs de Kessel (40) Zerbib (73) i Shade i Shivers (62), que han utilitzat peroxidasa de rave, han demostrat

histoquímicament que existeix una incorporació de materials des de l'espai perivitel·lí als oòcits mitjançant pinocitosi.

## Composició química de les plaquetes vitel·lines del tipus II

La vitel·logenina, fracció proteica present en l'hemolimfa de les femelles, és un complex lipoglicocarotenoproteic. Aquest complex proteic, quan ha estat captat pels oòcits, es transforma progressivament en lipovitel·lina I i lipovitel·lina II, forma secundària de pes molecular més alt que coexisteix amb la forma I majoritària (42). La vitel·logenina ha estat motiu d'estudi immunològic i electroforètic (41). No es poden provar diferències entre les propietats immunològiques de la vitel·logenina (VTG) i les lipovitel·lines (LPV). El pes molecular de la vitel·logenina ( $4 \cdot 10^5$ ) no és gaire diferent al de la lipovitel·lina I ( $3,5 \cdot 10^5$ ); la lipovitel·lina II té un pes molecular més alt ( $5 \cdot 10^5$ ), (37).

La composició química de les plaquetes vitel·lines dels crustacis, igual que la d'altres grups d'animals, és molt heterogènia. Els estudis realitzats en diferents espècies de crustacis (*Paratelphusa hydrodromus*: (2); *Carcinus maenas*: (17); *Callinectes sapidus*: (38); *Orchestia gammarellus*: (72); *Centropages typicus*: (5)), aplicant tècniques histoquímiques, han detectat que les plaquetes vitel·lines heterosintètiques es troben constituïdes per un complex lipoglicocarotenoproteic en el qual hi ha la mannosina i la glucosamina en la fracció glucídica, i també el colesterol i els fosfolípids en la fracció lipídica. En les plaquetes vitel·lines dels crustacis també s'ha trobat DNA, que detectaren per primera vegada en les plaquetes vitel·lines del branquiòpode *Artemia salina* (67) i,

posteriorment, en *Palaemonetes adspersus* (15).

### **Relació entre la síntesi de vitel·logenina, el cicle reproductiu i el cicle de vida**

La síntesi de la vitel·logenina sembla estar relacionada amb el cicle reproductor i amb el cicle de la muda. Meusy i col·l. (45) observen en *Orchestia gammarellus* que, durant el període d'inactivitat sexual, s'atura la síntesi de la vitel·logenina. Aquests mateixos autors creuen que són els centres neurosecretors cerebrals els que d'una manera directa o mitjançant els òrgans Y controlen la síntesi d'aquesta proteïna. La influència dels òrgans Y en la producció de vitel·logenina i la maduració de les gònades femenines dels crustacis ha estat estudiada per diferents autors. Arvy i col·l. (6) en *Carcinus maenas* comprova que la Y-ectomia feta abans del període de pubertat provoca el blocatge de la vitel·logènesi, mentre que si té lloc després no té cap efecte en la síntesi del vitel·le. Reidenbach (53), practicant l'ablació dels òrgans Y en l'isòpode *Idotea balthica*, observa que s'atura el desenvolupament de l'ovari i també la vitel·logènesi. Els estudis realitzats en *O. gammarellus* demostren que la cauterització d'òrgans Y abans d'iniciar-se la intermuda provoca una disminució de la síntesi de vitel·logenina i la interrupció del procés de la vitel·logènesi, mentre que si la cauterització té lloc després del període d'intermuda, el creixement oocitari s'atura en la fase de vitel·logènesi (13, 43).

### **Control hormonal en la síntesi de la vitel·logenina**

L'ecdisterona, a més de tenir un paper prou important en el procés de la muda, sembla que podria intervenir en la síntesi de la vitel·logenina.

Blanchet i col·l. (14) van demostrar en *O. gammarellus* que el contingut d'ecdisterona en les femelles durant el període de reproducció no és gaire diferent del que presenten en el període de repòs sexual, encara que aquests mateixos autors van trobar una alta concentració d'ecdisterona en els ovaris durant la fase de vitel·logènesi en comparació amb la que presentaven altres òrgans o teixits del mateix animal. Encara que aquests resultats no proven que aquesta hormona tingui un paper específic en la vitel·logènesi, tampoc no descarten la seva participació en aquest procés.

En els crustacis, el sincronisme que existeix entre el cicle de muda i la síntesi de la vitel·logenina no es coneix totalment, i és probable que s'hi trobin involucrats d'altres mecanismes de tipus neurohormonal. La funció de les neurohormones en el control de la síntesi de la vitel·logenina en els crustacis es desconeix; hom creu que alguns factors externs com la temperatura o el fotoperíode actuen estimulants els centres neurosecretors i determinen el cicle anual de reproducció de moltes espècies de crustacis. Els estudis realitzats per Meusy i col·l. (43) semblen indicar que la destrucció de la regió mitjana del protocervell de les femelles d'*O. gammarellus* és seguida d'un marcat descens en la síntesi de vitel·logenina. Un efecte contrari ha estat comprovat (35, 46, 47, 48), en extirpar l'àrea mitjana del protocervell del isòpode *Ligia oceanica*. Tots aquests autors coincideixen a observar un increment de la vitel·logènesi en aquestes femelles, mentre que en els mascles aquesta operació induïx una fisiologia hermafrodita, que es manifesta amb l'aparició d'una substància semblant a la vitel·logenina. Aquests resultats, que a primera vista semblen contradictoris, tindrien una explicació si es confirmés la hipòtesi que la regió anterior del protocervell dels isòpodes no és fisiològicament comparable a la que presenta *O. gammarellus*.

L'òrgan X ha estat també motiu d'estudi per la seva possible intervenció en el procés de síntesi de vitel-logenina. Tourir (65) constata que l'extirpació del peduncle ocular provoca un augment de la concentració de vitel-logenina en el sèrum de la femella de *Lysmata seticaudata*.

Les relacions comprovades o hipotètiques que es poden establir entre el procés de la vitel-logènesi i els diferents òrgans o glàndules que controlen la muda a través de substàncies hormonals s'esquematitzen en el diagrama de la figura 3, proposat per Meusy (41).

## BIBLIOGRAFIA

- ADYODI, R. G. (1968) Protein metabolism in relation to reproduction and moulting in the crab, *Paratelpusa hydrodromus* (Herbst): Part I. Electrophoretic studies on the mode of utilization of soluble proteins during vitellogenesis. **Indian J. exp. Biol.** 6: 144-147.
- ADYODI, R. G. (1968) Protein metabolism in relation to reproduction and moulting in the crab, *Paratelpusa hydrodromus*. Part II. Fate of conjugated proteins during vitellogenesis. **Indian J. exp. Biol.** 6: 200-203.
- ANTEUNIS, A., N. FAUTREZ-FIRLEFYN i J. FAUTREZ. (1968) Ultrastructure du nucléole expulsé dans le cytoplasme de l'oocyte d'*Artemia salina*. **C. R. Acad. Sci.** 266: 1862-1863.
- ANTEUNIS, A., N. FAUTREZ-FIRLEFYN, FAUTREZ, J i A. LAGASSE. (1964) L'ultrastructure du noyau vitellin de l'oeuf d'*Artemia salina*. **Exp. Cell Res.** 35: 239-247.
- ARNAUD, J., M. BRUNET i J. MAZZA. (1982) Étude de l'ovogenèse chez *Centropages typicus*. (Copepoda, Calanoida). **Reprod. Nutr. Dévelop.** 22: 537-555.
- ARVY, L., G. ECHALIER i M. GABE. (1954) Modifications de la gonade de *Carcinides maenas* L. (Crustacé Decapode) après ablation bilatérale de l'organe Y. **C. R. Acad. Sci. Paris.** 239: 1853-1855.
- BEAMS, H. W. i R. G. KESSEL. (1962) Intracisternal granules of the endoplasmic reticulum in the crayfish oocyte. **J. Cell Biol.** 13: 158-162.
- BEAMS, H. W. i R. G. KESSEL. (1963) Electron microscope studies on developing crayfish oocytes with especial references to the origin of yolk. **J. Cell Biol.** 18: 621-649.
- BEAMS, H. W. i R. G. KESSEL. (1980) Ultrastructure and vitellogenesis in the oocyte of the Crustacean. *Oniscus asellus*. **J. Submicrosc. Cytol.** 12: 17-27.
- BESSE, G. i J. P. MOCQUARD. (1968) Étude par électrophorèse des quantités relatives des protéines de l'hémolymphe d'individus normaux et de femelles castrées chez deux Crustacés Isopodes: *Porcellio dilatatus* Brand et *Ligia oceanica* L. **C. R. Acad. Sci. Paris.** 267D: 2017-2019.
- BILINSKI, S. (1979) Ultrastructural study of yolk formation in *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda). **Cytobios.** 26: 123-130.
- BLADES-ECKELBARGER, P. I. i M. J. YOUNG-BLUTH. (1984) The ultrastructure of Oogenesis and yolk formation in *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida). **J. of Morphol.** 179: 33-46.
- BLANCHET, M. F. (1980) Étude du contrôle endocrine du démarrage de la vitellogenèse secondaire chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas). **C. R. Acad. Sci. Paris.** 291: 969-972.
- BLANCHET, M. F., P. PORCHERON i F. DRAY. (1979) Variations du taux des ecdystéroïdes au cours des cycles de mue chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarellus*. **Int. J. Invert. Reprod.** 1: 133-139.
- BONINA, M. T. (1974) Cytochemical observations on the vitellogenic oocytes of *Palaemonetes adspersus* Rathke (Crust. Dec.). **Acta Histochem.** 50 S: 116-123.
- BOZZO, M. G., M. DURFORT, M. POQUET i J. GARCÍA-VALERO. (1989) Ultrastructure dels oòcits d'*Artodiaptomus salinus* en fase de vitel-logènesi endògena. **Biol. Reprod.** 1: 175-192.
- CECCALDI, H. J. (1967) Transport des pigments caroténoïdes dans l'hémolymphe de *Carcinus maenas* Linné. **C. R. Acad. Sci. Paris.** 161D: 1105-1110.
- CHARNIAUX-COTTON, H. (1978) L'ovogenèse, la vitellogenèse et leur contrôle chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas). Comparaison avec d'autres Malacostracés. **Arc. Zool. Exp. Gen.** 119: 365-397.
- CHARNIAUX-COTTON, H. i C. ZERBIB. (1979) Ultrastructure des phases de l'ovogenèse et origine du vitellus protéique chez l'Amphipode *Orchestia gammarellus*. **Bull. Soc. Sci. Nat. Tunis.** 14: 1-8.
- CROISILLE, Y. i H. JUNERA. (1980) Recherche du lieu de synthèse de la vitellogénine chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas). Demonsration, à l'aide d'anticorps spécifiques, de la présence de vitellogénine dans le tissu adipeux sous-épidermique des femelles en vitellogenèse secondaire. **C. R. Acad. Sci. Paris.** 290D: 1487-1490.
- DE MAEYER-CRIEL, G., N. FAUTREZ-FIRLEFYN i J. FAUTREZ. (1977) Formation de la membrane de fécondation de l'oeuf d'*Artemia salina*. **Wihelm Roux's Archives.** 183: 223-231.
- DESCOUTURELLE, G., i R. FRENTZ. (1967) Étude par électrophorèse et immunoelectrophorèse des protéines d'extraits totaux et de l'hémolymphe d'*Atyaphyra desmaresti* Millet. Influence de l'ablation des podoncles oculaires. **Bull. Soc. Sci. Nancy.** 6: 259-270.

23. DHAINAUT, A. i M. DE LEERSNYDER. (1976) Étude cytochimique et ultrastructurale de l'évolution ovocytaire du crabe *Eriocheir sinensis*. I. Ovogenèse naturelle. **Arch. Biol.** **87**: 261-282.
24. DURFORT, M. (1977) Ultraestructura de la gónada femenina de *Mytilicola intestinalis* Steuer (Crustacea, Copepoda). **Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)**, **75**: 71-86.
25. DURFORT, M., R. BARGALLÓ, M. G. BOZZO, R. FONTARNAU i J. LÓPEZ-CAMPS. (1980) La vitellogénese en *Cyclops strenuus* Fischer. (Crustacea, Copepoda). I-Fase endògena o primària. **Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)**, **78**: 437-447.
26. DURFORT, M., J. GARCÍA-VALERO i H. SAGRISTÀ. (1987) Aspectes ultraestructurals de la vitellogénese endògena en *Pontonia pinnophylax* (Crustacea, Decapoda). **Inv. Pesq.** **51** (Supl.1): 483-494.
27. DURFORT, M., M. G. BOZZO, E. RIBES, J. GARCÍA-VALERO, M. POQUET, M. J. AMOR, J. FERRER i E. SAGRISTÀ. (1990) Aspectes ultraestructurals dels oòcits de *Modiolicola gracilis*, Wilson. Copèpode paràsit de les brànquies del musclo. (*Mytilus edulis*, L.). **Biol. Desenvol.** **8**: 89-111.
28. ERRIBAU, D., K. SHYAMASUNDARI i K. HANUMANTHA RAO. (1978) The structure and cytochemistry of the oocytes in the crab *Xantho bidentatus* Milne Edwards. **Folia Histochem. Cytochem.** **16**: 57-64.
29. EURENIUS, L. (1973) An electron microscope study on the developing oocytes of the crab *Cancer pagurus* L. with special reference to yolk formation (Crustacea). **Z. Morph. Tiere.** **75**: 243-254.
30. FRENTZ, R. (1960) Contribution à l'étude biochimique du milieu intérieur de *Carcinus maenas*. Linné. **Bull. Soc. Sci. Nancy.** **19**: 1-176.
31. GARCÍA-VALERO, J. (1988). La gametogènesi a *Acanthocyclops robustus* G. O. Sars. (Crustacea, Copèpoda). Estudi Ultraestructural. Tesi doctoral. Univ. de Barcelona.
32. GARCÍA-VALERO, J. (1989) La vitel·logènesi a *Acanthocyclops robustus* G. O. Sars. (Copepoda, Cyclopoida): Previtel·logènesi i vitel·logènesi primària. **Treb. de la Soc. Cat. de Biol.** **40**: 71-76.
33. HINSCH, G. W. (1970) Possible role of intranuclear membranes in nuclear-cytoplasmic exchange in spider crab oocytes. **J. Cell. Biol.** **47**: 531-535.
34. HINSCH, G. W. i M. V. CONE. (1969) Ultrastructural observations of vitellogenesis in the spider crab, *Libinia emarginata* L. **J. Cell. Biol.** **40**: 336-342.
35. JUCHAULT, P., G. BESSE, J. J. LEGRAND i J. P. MOCQUARD. (1969) Analyse des contrôles multiples exercés par le protocérébron de *Ligia oceanica* L. Contrôle de la physiologie sexuelle male. **C. R. Acad. Sci. Paris.** **268**: 2605-2607.
36. JUNERA, H. i Y. CROISILLE. (1980) Recherche du lieu de synthèse de la vitellogénine chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarella* (Pallas). Mise en évidence d'une activation de la synthèse protéique dans le tissu adipeux sous-épidermique en liaison avec la production de vitellogénine. **C. R. Acad. Sci. Paris.** **290**: 703-706.
37. JUNERA, H., M. MARTIN, A. SOLARI i J. J. MEUSY. (1977) Détermination du poids moléculaire de la vitellogénine et des lipovitellines d'*Orchestia gammarella* **C. R. Acad. Sci. Paris.** **285**: 909-912.
38. KERR, M. S. (1969) The hemolymph proteins of the blue crab. *Callinectes sapidus*. II.-A. lipoprotein serologically identical to oocyte lipovitellin. **Develop. Biol.** **20**: 1-17.
39. KESSEL, R. G. (1968). Mechanism of protein yolk synthesis and deposition in Crustacean oocytes. **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.** **89**: 17-38.
40. KESSEL, R. G. (1968) The permeability of the crayfish oocyte-follicle complex as studied with peroxidase as a tracer. **J. Cell. Biol.** **38**: 169-170.
41. MEUSY, J. J. (1980) Vitellogenin, the extraovarian precursor of the protein yolk in Crustacea: a review. **Reprod. Nutr. Develop.** **20**: 1-21.
42. MEUSY, J. J. i H. JUNERA. (1979) Analyse comparative de la composition en sous-unités polypeptidiques de la vitellogénine et des lipovitellines du Crustacé Amphipode *Orchestia gammarella* (Pallas). **C. R. Acad. Sci. Paris.** **288D**: 1415-1418.
43. MEUSY, J. J., M. F. BLANCHET i H. JUNERA. (1977) Mue et vitellogenèse chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarella* (Pallas). II. Étude de la synthèse de la vitellogénine («fraction protéique femelle» de l'hémolymphe) après destruction des organes-Y. **Gen. Comp. Endocrin.** **33**: 35-40.
44. MEUSY, J. J., H. CHARNIAUX-COTTON i Y. CROISILLE. (1969) Étude par électrophorèse chez *Orchestia gammarella* (Pallas) et *Orchestia mediterranea* (Costa) (Crustacés Amphipodes) des protéines de l'hémolymphe: comparaison entre les males, les femelles et les intersexués. **C. R. Acad. Sci. Paris.** **269D**: 741-743.
45. MEUSY, J. J., H. JUNERA i Y. CROISILLE. (1974) Données sur la synthèse de la fraction protéique femelle chez *Orchestia gammarella* (Pallas) (Crustacé Amphipode) au cours de l'internue et chez les femelles en repos sexuel. **C. R. Acad. Sci. Paris.** **279D**: 587-590.
46. MOCQUARD, J. P., G. BESSE i P. JUCHAULT. (1969) Analyse des contrôles multiples exercés par le protocérébron de *Ligia oceanica* L. Contrôle de la croissance et de la mue. **C. R. Acad. Sci. Paris.** **269D**: 78-81.
47. MOCQUARD, J. P., G. BESSE, P. JUCHAULT, J. J. LEGRAND, J. MAISSIAT i G. NOULIN. (1971) Contribution à l'analyse du contrôle neurohormonal de la croissance, de la mue et de la physiologie *Ligia oceanica* L. (Crustacé, Isopode). **Ann. Embryol. Morph.** **4**: 45-63.
48. PICAUD, J. L. (1971) Mise en évidence de protéines de type femelle et d'une protéine spécifique du fonctionnement ovarien par électrophorèse sur gel de polyacrylamide de l'hémolymphe et de broyats d'ovaires de *Ligia oceanica* L. **C. R. Acad. Sci. Paris.** **273D**: 1214-1216.

49. PICAUD, J. L. i C. SOUTY. (1980) Démonstration immunohistochimique de la présence de vitellogénine dans le tissu adipeux et dans l'hépatopancreás du Crustace Isopode Oniscoide *Porcellio dilatatus* (Brandt). **C. R. Acad. Sci. Paris**, 290D: 123-125.
50. PICAUD, J. L. i C. SOUTY. (1980) Démonstration par immunoautoradiographie de la synthèse de la vitellogénine par le tissu adipeux de *Porcellio dilatatus* (Brandt) (Crustacé, Isopode). **C. R. Acad. Sci. Paris**, 290D: 1019-1021.
51. RATEAU, J. G. i C. ZERBIB. (1978) Étude ultrastructurale des follicles ovocytaires chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas). **C. R. Acad. Sci. Paris**, 286: 65-68.
52. REGER, J. F., P. W. SCHULTZ i G. C. ROUILLER. (1965) Observations on intranuclear and cytoplasmic paracrystalline structures in differentiating oocytes of the Ostracod. *Cypridopsis vidua*. **Exp. Cell. Res.** 39: 607-612.
53. REIDENBACH, J. M. (1971) Les mécanismes endocriniens dans le contrôle de la différenciation du sexe, la physiologie sexuelle et la mue chez le Crustacé Isopode marin: *Idotea balthica* (Pallas). Th. Doct. Etat. Univ. de Nancy I.
54. RIBES, E. (1979) Ultraestructura del ovocito de *Heterocypris incongruens*. Ramdohr. Ostrácodo. Tesi de llicenciatura. Fac. de Biol. Univ. de Barcelona.
55. RIBES, E. (1982) Estudio ultraestructural del ovocito en profase meiótica (cigoteno-paquiteno) de *Chirocephalus diaphanus* (Prevost, 1803) (Crustacea, Phyllopora). **X. Reunion Bienal Soc. Española Microsc. Electro**. La Corunya. 69
56. RIBES, E. (1982) Estudio ultraestructural del ovocito en vitellogenesis de *Chirocephalus diaphanu* (Prevost, 1803) (Crustacea, Phyllopora). **X. Reunion Bienal Soc. Española Microsc. Electro**. La Corunya. 70.
57. RIBES, E. (1986) La gametogénesis de *Hemidiaptomus roubaui* (Richard, 1888). Estudio ultraestructural. Tesi doctoral. Univ. de Barcelona.
58. RIBES, E. (1986) Estudio de las masas electrodensas (nucleolus-like bodies) en los ovocitos de *Hemidiaptomus roubaui* (Copepoda, Calanoidea). **Biol. Desenvol.** 4: 107-121.
59. RIBES, E. (1986) Estructura y evolución del nucleolo durante la oogénesis de *Hemidiaptomus roubaui* (Copepoda, Calanoidea). **Biol. Desenvol.** 4: 271-282.
60. RIBES, E. (1986) Estudio morfológico del condrioma en la oogénesis de *Hemidiaptomus roubaui* (Copepoda, Calanoidea). **Biol. Desenvol.** 4: 283-298.
61. RIBES, E. (1987) Ultraestructura de las láminas anilladas en ovocitos de *Hemidiaptomus roubaui* (Copepoda, Calanoidea). **Biol. Desenvol.** 5: 26-39.
62. SHADE, M. L. i R. R. SHIVERS. (1980) Structural modulation of the surface and cytoplasm of oocytes during vitellogenesis in the lobster *Homarus americanus*. An electron microscope-protein tracer study. **J. Morph.** 163: 13-26.
63. SOUTY, C. (1980) Electron microscopical study of follicle cell development during vitellogenesis in the marine Crustacean Isopoda, *Idotea balthica basteri*. **Reprod. Nutr. Dévelop.** 20: 653-663.
64. SOUTY, C. i J. L. PICAUD. (1981) Vitellogenin synthesis in the fat body of the marine crustacean Isopoda, *Idotea balthica basteri*, during vitellogenesis. **Reprod. Nutr. Dévelop.** 21: 95-101.
65. TOUIR, A. (1979) Données nouvelles concernant le contrôle du sexe et de l'activité génitale chez les Crustacés Décapodes Natantia, en particulier chez la Crevette hermaphrodite protérandrique *Lysmata seticandata* Risso. Th. Doct. Etat. Univ. Paris VI.
66. VARADARAJAN, S. i T. SUBRAMONIAM. (1980) Histochemical investigations on vitellogenesis of an anomouran crab. *Clibanarius clibanarius*. **Int. J. Invert. Reprod.** 2: 47-58.
67. WARNER, A. H., J. G. PUODZIUOKAS i F. J. FINAMORE. (1973) Yolk platelets in brine shrimp embryos. Site of biosynthesis and storage of the nucleotides. **Exp. Cell Res.** 70: 365-375.
68. WOLIN, E. M., H. LAUFER i D. F. ALBERTINI (1973) Uptake of the yolk protein lipovitellin by developing crustacean oocytes. **Develop. Biol.** 35: 160-170.
69. ZAFFAGNINI, F. (1969) Vitellogenesis e differenziamento ovocitario negli artropodi. **Boll. Zool.** 36: 263-289.
70. ZERBIB, C. (1973) Contribution à l'étude ultrastructurale de l'ovocyte chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarella* (Pallas). **C. R. Acad. Sci. Paris**, 277D: 1209-1212.
71. ZERBIB, C. (1975) Première observation de granules corticaux dans l'ovocyte d'un Crustacé, l'Amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas). **C. R. Acad. Sci. Paris**, 281D: 1345-1347.
72. ZERBIB, C. (1976) Nature chimique des enclaves vitellines de l'ovocyte du Crustacé Amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas). **Ann. Histochem.** 21: 279-295.
73. ZERBIB, C. (1977) Endocytose ovocyttaire chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gamarellus* (Pallas). Démonstration par la peroxydase. **C. R. Acad. Sci. Paris**, 284D: 757-759.
74. ZERBIB, C. (1978) Oovogenèse chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas): contribution à son étude cytologique et physiologique. Th. Doct. Etat. Univ. Paris VI.
75. ZERBIB, C. (1979) Étude ultrastructurale de l'ovocyte en vitellogenèse chez les Ecrevisses *Astacus astacus* et *A. leptodactylus*. **Int. J. Inve. Reprod.** 1: 289-295
76. ZERBIB, C. (1980) Ultrastructural observation of oogenesis in the Crustacea Amphipoda *Orchestia gammarellus* (Pallas) **Tiss. Cell.** 12: 47-62.