



โครงสร้างทางจุลกายวิภาคของเซลล์ไข่และเซลล์ฟอลลิเคิล ในฤดูสืบพันธุ์ของปลาเข็ม
Dermogenys pusillus (Kuhl & van Hasselt, 1823)

จากบริเวณ ปากแม่น้ำปราณบุรี ประเทศไทย

Histological structure of oocyte and follicular cells in breeding season of
Wrestling halfbeak fish, *Dermogenys pusillus* (Kuhl & van Hasselt, 1823)
from Paknam Pranburi Estuary, Thailand

ละม้าย ทองบุญ¹, ศิลปชัย เสนารัตน์^{2,*} พิสิทธิ์ พูลประเสริฐ³ เจษฎ์ เกษตรระทัต^{2,**} วรณีย์ จีระอังกูรสกุล⁴ พหล โกสิยะจินดา⁵
ธีรกมล เฟื่องสกุล⁶ และกรรอร วงศ์กำแหง⁷

¹ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ อำเภอหาดใหญ่ จังหวัดสงขลา 90110

²ภาควิชาวิทยาศาสตร์ทางทะเล คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย ปทุมวัน กรุงเทพฯ 10330

³สาขาวิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยราชภัฏพิบูลสงคราม อำเภอเมือง จังหวัดพิษณุโลก 65000

⁴ภาควิชาพยาธิชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยมหิดล ราชเทวี กรุงเทพฯ 10400

⁵ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยมหิดล ราชเทวี กรุงเทพฯ 10400

⁶คณะเทคนิคการแพทย์ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ อำเภอหาดใหญ่ จังหวัดสงขลา 90110

⁷ภาควิชาสัตววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ จตุจักร กรุงเทพฯ 10900

Corresponding Author, E-mail: *Senarat.S@hotmail.com; **kettratadjes@gmail.com

บทคัดย่อ

ในการศึกษาการเจริญพัฒนาของเซลล์ไข่และเซลล์ฟอลลิเคิลของปลาเข็ม *Dermogenys pusillus* ในช่วงฤดูสืบพันธุ์ มีความยาวเหยียดมากกว่า 16 เซนติเมตร จำนวน 20 ตัว จากปากแม่น้ำปราณบุรี ประเทศไทย ด้วยเทคนิคด้านมิถุนวิทยา โดยการย้อมด้วยสีฮีมาทอกโซลินและอีโอซิน การย้อมเพอร์ไอดิกแอซิดซึฟฟ์ และการย้อมมาสของไตรโครม ผลการศึกษาแสดงให้เห็นว่า การพัฒนาของเซลล์ไข่แบ่งออกเป็น 2 ระยะ คือ ระยะปฐมภูมิ และระยะทุติยภูมิ โดยระยะปฐมภูมิแบ่งออกเป็น 3 ระยะย่อย ได้แก่ ชั้นนิวคลีโอลัสหนึ่งอัน ชั้นเพอร์นิวคลีโอลัส และชั้นออยล์ดรอปเลทส์และคอร์ติคัลแอลวีโอไล ส่วนระยะทุติยภูมิแบ่งออกเป็น 3 ระยะย่อย ได้แก่ ชั้นต้นของการพัฒนาเซลล์ไข่ทุติยภูมิ ชั้นท้ายของการพัฒนาเซลล์ไข่ทุติยภูมิ และชั้นการเจริญเต็มที่ของเซลล์ไข่ ส่วนการเจริญของกลุ่มเซลล์ฟอลลิเคิล จะเริ่มพบชั้นเซลล์ฟอลลิเคิลเป็นเยื่อบางชั้นเดียวในชั้นเพอร์นิวคลีโอลัส และเจริญโดยสมบูรณ์ในชั้นออยล์ดรอปเลทส์และคอร์ติคัลแอลวีโอไล โดยปรากฏชั้นโซนาเรดิเอตา เป็นชั้นบาง ๆ และล้อมรอบด้วยชั้นเซลล์ฟอลลิเคิล ผลการศึกษาในครั้งนี้สามารถนำไปใช้เป็นข้อมูลพื้นฐาน เพื่อศึกษาโครงสร้างละเอียดของเซลล์ไข่และวงจรการสืบพันธุ์ของปลาชนิดนี้ในอนาคตต่อไป

ABSTRACT

Development of oocyte and follicular complex during breeding season of Wrestling halfbeak fish, *Dermogenys pusillus* was examined in 20 fish individuals with a total length of more than 16 cm from Paknam Pranburi Estuary, Thailand. The histological techniques were carried out with H&E, Periodic-Acid Schiff and Masson's trichrome staining. The results revealed that the development of oocyte divided into two major stages including primary oogenesis and secondary oogenesis. The primary oogenesis consisted of three stages including one nucleolus, perinucleolar, and oil droplets and cortical alveoli stages. The secondary oogenesis divided into three stages including early secondary growth, late secondary growth, and full-grown oocyte steps. For the development of follicle, an appearance of follicles was firstly observed in the perinucleolar stage characterizing with simple squamous epithelium. The completed structure of the follicular complex was detected in oil droplets and cortical alveoli stage with comprising of thin zona radiata and follicular cells. This research provides a basis for further studies on the ultrastructure and reproductive cycle of this fish species.

คำสำคัญ: การสร้างเซลล์ไข่ รังไข่ ถุงไข่ ปลาเข็ม ปากแม่น้ำปราณบุรี

Keywords: Oogenesis, Ovary, Follicle, *Dermogenys pusillus*, Pranburi estuary

บทนำ

ปากแม่น้ำปราณบุรีของประเทศไทย เป็นพื้นที่หนึ่งที่มีความหลากหลายทางชีวภาพสูง โดยเฉพาะความหลากหลายชนิดของปลาน้ำจืด ที่มีรายงานมากถึง 56 ชนิด (ฉันทวรัตน์ และคณะ, 2550) ซึ่งแสดงถึงความอุดมสมบูรณ์ของระบบนิเวศป่าชายเลนในพื้นที่ดังกล่าว ที่มีบทบาทเป็นแหล่งฐานทรัพยากรที่คนในท้องถิ่นสามารถเข้าไปใช้ประโยชน์ได้ ปลาเข็ม *Dermogenys pusillus* เป็นปลาที่พบได้ทั่วไปและมีจำนวนมากในบริเวณปากแม่น้ำปราณบุรี เหตุนี้จึงทำให้มีการนำปลาเข็มมาใช้ประโยชน์ทั้งการเลี้ยงเป็นปลาสวยงาม สำหรับบริโภคเป็นอาหาร และแปรรูปเพื่อสร้างมูลค่าในฐานะผลิตภัณฑ์ประมง จึงเป็นไปได้ที่แนวโน้มของความต้องการทรัพยากรปลาเข็มจากธรรมชาติจะเป็นไปอย่างต่อเนื่อง ซึ่งอาจทำให้เกิดปัญหาการลดลงของประชากรปลาเข็มในอนาคตได้ ดังนั้นการพัฒนาระบบเพาะเลี้ยงปลาเข็มจึงน่าจะเป็นทางเลือกหนึ่งที่จะช่วยในการแก้ไขปัญหาเหล่านี้ได้ ความรู้เกี่ยวกับชีววิทยาพื้นฐาน โดยเฉพาะชีววิทยาการสืบพันธุ์ เป็นข้อมูลที่มีความจำเป็นอย่างยิ่ง ในการสร้างความรู้ความเข้าใจวิชาการพื้นฐานสำหรับการริเริ่มและต่อยอดการพัฒนาระบบเพาะเลี้ยงสัตว์น้ำ อย่างไรก็ตามข้อมูลการศึกษาในเรื่องดังกล่าว น้อยมาก (ฉันทวรัตน์ และคณะ 2550; Abidin et al., 2016) และยังไม่เคยมีข้อมูลที่เกี่ยวข้องกับชีววิทยาการสืบพันธุ์มาก่อนเลย ทั้งที่การศึกษาเกี่ยวกับอวัยวะที่เกี่ยวข้องกับการดำรง

เผ่าพันธุ์และขยายพันธุ์ของสิ่งมีชีวิตมีความสำคัญเป็นอย่างยิ่ง วัตถุประสงค์ของงานวิจัยนี้จึงทำการศึกษากระบวนการพัฒนาของเซลล์ไข่และการเจริญของชั้นฟอลลิคูลาร์คอมเพล็กซ์ของปลาเข็ม เพื่อเป็นความรู้พื้นฐานในการศึกษาโครงสร้างละเอียดของเซลล์ไข่และวงจรการสืบพันธุ์ของปลาชนิดนี้และชนิดอื่น ๆ ต่อไป

วิธีการดำเนินการวิจัย

ทำการสุ่มเก็บตัวอย่างปลาเข็มเพศเมียในช่วงฤดูสืบพันธุ์ ความยาวเฉลี่ยมากกว่า 16 เซนติเมตร จำนวน 20 ตัว ระหว่างเดือนตุลาคมถึงเดือนธันวาคม พ.ศ. 2557 จากบริเวณปากแม่น้ำปราณบุรี ประเทศไทย จำนวน 2 สถานี (N 12°24'15.8" / E 099°58'25.6" และ N 12°24'21.6" / E 099°58'37.1") ด้วยวิธีการลากอวนของชาวประมง สลับตัวอย่างปลาด้วยวิธีการแช่ในน้ำแข็งเย็นจัด (Rapidly cooling shock; Wilson et al., 2009) และทำการผ่าตัดเปิดช่องท้อง เพื่อเก็บตัวอย่างรังไข่ นำตัวอย่างรังไข่แช่ลงในน้ำยารักษาสภาพเดวิดสัน (Davidson's fixative) เป็นเวลา 24 ชั่วโมง ก่อนนำเข้าสู่กระบวนการมาตรฐานของวิธีทางพยาธิวิทยา (Bancroft and Gamble, 2002) ตัด section หนาที่ 4 ไมโครเมตร ย้อมสีฮีมาทอกซีลินและอีโอซิน (Harris's hematoxylin and eosin; H&E) สีเพอร์ริ-โอติกแอซิดชิฟฟ์ (Periodic Acid Schiff; PAS) และสีมาสซง-ไตรโครม (Masson's trichrome; MT) เพื่อนำมา

ศึกษาภายใต้กล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสงตามวิธีของ Uribe et al. (2012)

ผลและอภิปรายผล

กระบวนการพัฒนาของเซลล์ไข่ (oogenesis)

การจัดเรียงเนื้อเยื่อรังไข่ของปลาเข็มสามารถแบ่งออกได้เป็น 2 ส่วน คือ เจอมีนอลคอมพาร์ตเมนต์ (Germinal compartment) และ สโตรมอลคอมพาร์ตเมนต์ (Stromal compartment) (รูปที่ 1A) โดยที่เจอมีนอลคอมพาร์ตเมนต์ พบเซลล์ตั้งต้นของเซลล์ไข่หรือโอโอโกเนีย (Oogonia) มีลักษณะเซลล์ขนาดเล็ก นิวเคลียสขนาดใหญ่ไม่ติดสี และล้อมรอบด้วยไซโตพลาสซึม (Cytoplasm) ติดสีส้มอ่อน จากการย้อมด้วยสีมาสของไทรโครม (รูปที่ 1B-1C)

ส่วนของสโตรมอลคอมพาร์ตเมนต์ ที่ถูกแยกจากเจอมีนอลคอมพาร์ตเมนต์ ด้วยชั้นเบสเมมเบรน (Basement membrane) สามารถพบและแบ่งเซลล์ไข่ออกเป็น 2 ระยะ คือ ระยะการพัฒนาเซลล์ไข่อ่อนปฐมภูมิ (Primary oocyte growth) และระยะการพัฒนาเซลล์ไข่อ่อนทุติยภูมิ (Secondary oocyte growth)

ระยะการพัฒนาเซลล์ไข่อ่อนปฐมภูมิ แบ่งเป็น 3 ขั้นคือ

1. ขั้นนิวคลีโอลัสหนึ่งอัน (One nucleolus stage)

เซลล์มีขนาดใหญ่ขึ้น นิวเคลียสอยู่กลางเซลล์ติดสีชมพู และมีนิวคลีโอลัส (nucleolus) หนึ่งอัน ติดสีส้มเข้ม ล้อมรอบด้วยไซโตพลาสซึมติดสีส้มมากขึ้น (ไม่ได้แสดงข้อมูล) คล้ายคลึงกับการรายงานในปลาแป้นแก้ว *Parambassis siamensis* (Okutsu et al., 2011) และปลาตะเพียนทอง *Barbonymus altus* (ศิลปชัย และคณะ, 2556)

2. ขั้นเพอรินิวคลีโอลัส (Perinucleolar stage) ใน

ระยะนี้นิวเคลียสกลมและมีขนาดใหญ่ ภายในมีนิวคลีโอลัสหลากหลายขนาดเรียงตัวอยู่ใกล้ผนังนิวเคลียส (รูปที่ 1B) คล้ายคลึงกับการศึกษาในปลาน้ำจืด *Tridentiger trigonocephalus* (Hwang and Baek, 2013) และปลากระตักแก๊งทั่วไป (Senarat et al., 2011; Boonyoung et al., 2016) เริ่มพบเมื่อย้อมสี MT พบว่า มีการปรากฏของชั้นพอลิคลูลาร์ล้อมรอบเซลล์ไข่ (รูปที่ 1B)

3. ขั้นออยล์ดรอปเลตและคอร์ติคัลแอลวีโอล (Oil droplets and cortical alveoli stage) เมื่อย้อมสี MT

พบว่าเซลล์ไข่นี้มีขนาดใหญ่ขึ้นกว่าระยะที่ผ่านมาอย่าง

เห็นได้ชัด นิวเคลียสมีรูปร่างไม่แน่นอน เริ่มพบหยดไขมันเป็นถุงสีขาวกลมกระจายอยู่ในบริเวณใกล้เยื่อหุ้มนิวเคลียส ตรงกันข้ามกับการกระจายของถุงคอร์ติคัลแอลวีโอลที่ติดสีเขียวอ่อนและอยู่บริเวณขอบของไซโตพลาสซึม (รูปที่ 1B) เช่นเดียวกับการรายงานในเซลล์ไข่ของปลากระตัก *H. brasiliensis* และ *H. balao* (McBride and Thurman, 2003) และปลากระตัก *Dicentrarchus labrax* (Mayer et al., 1986) คาดว่าหน้าที่ของหยดไขมันเกี่ยวข้องกับการเป็นอาหารของตัวอ่อน (embryo) (Wiegand, 1996) ขณะที่คอร์ติคัลแอลวีโอล เกี่ยวข้องกับการป้องกันการเข้ามาของสเปิร์มหลายตัว หรือที่เรียกว่าการปฏิสนธิซ้อน (Polyspermy) ภายใต้กลไกของปฏิกิริยาคอร์ติคัล (Cortical reaction) (Nagahama, 1983)

ระยะการพัฒนาเซลล์ไข่อ่อนทุติยภูมิ สามารถแบ่งออกเป็น 3 ขั้น คือ

1. ขั้นแรกของการพัฒนาเซลล์ไข่อ่อนทุติยภูมิ (Early secondary growth stage)

ระยะเซลล์ไข่อ่อนทุติยภูมิมีรูปร่างไม่แน่นอน ตรงกันข้ามกับขนาดของเซลล์ไข่ที่เพิ่มขึ้นอย่างชัดเจน เนื่องจากเริ่มพบโพลีคแกรนูล (Yolk granule) หรือไข่แดงเม็ดเล็ก ๆ (รูปที่ 1D) ที่ติดสีชมพูจากปฏิกิริยากับ PAS และอยู่ใกล้กับบริเวณผนังของเซลล์ไข่ (รูปที่ 1E) แสดงให้เห็นว่าโพลีคแกรนูลมีองค์ประกอบเป็นสารจำพวกไกลโคโปรตีน หน้าที่ของโพลีคแกรนูลจัดเป็นสารอาหารและเกี่ยวข้องกับการเมแทบอลิซึมของปลาในระยะตัวอ่อน เช่นเดียวกับการศึกษาในปลาแมคเคอเรลเชอราสแปนิช *Scomberomorus brasiliensis* (Chellappa et al., 2010) และปลาตึกเกิดแบคสามหนาม *Gasterosteus aculeatus* (Selman and Wallace, 1989) สำหรับหยดไขมันและถุงคอร์ติคัลแอลวีโอลพบการกระจายอยู่ทั่วไปในไซโตพลาสซึม

2. ขั้นท้ายของการพัฒนาเซลล์ไข่อ่อนทุติยภูมิ (Late secondary growth stage)

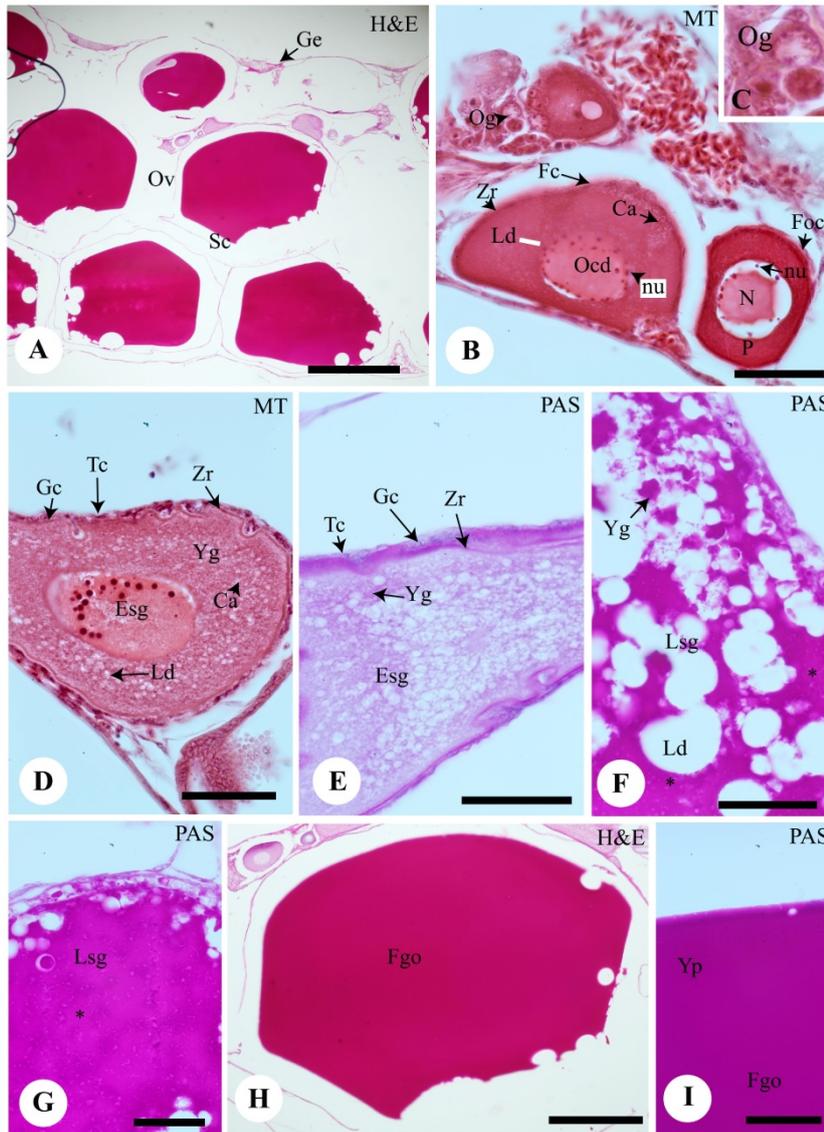
พบว่านิวเคลียสมีขนาดเล็กลงอย่างเห็นได้ชัด และเคลื่อนที่ไปยังบริเวณแอนิมัลโพล (Animal pole) ภายในเซลล์มีปริมาณโพลีคแกรนูลมากขึ้น และบางบริเวณของไซโตพลาสซึม โพลีคแกรนูลเริ่มรวมกันเป็นแผ่นสีชมพูเข้ม (จากปฏิกิริยา PAS) ที่เรียกว่า โพลีคเพลท (Yolk plate) (รูปที่ 1F-1G) สำหรับหยดไขมันและถุงคอร์ติคัลแอลวีโอลมีการเคลื่อนที่ไปยังบริเวณขอบของเซลล์ไข่ (รูปที่ 1F) คล้ายคลึงกับ

การศึกษาในปลากระทุง *H. brasiliensis* และ *H. balao* (McBride and Thurman, 2003).

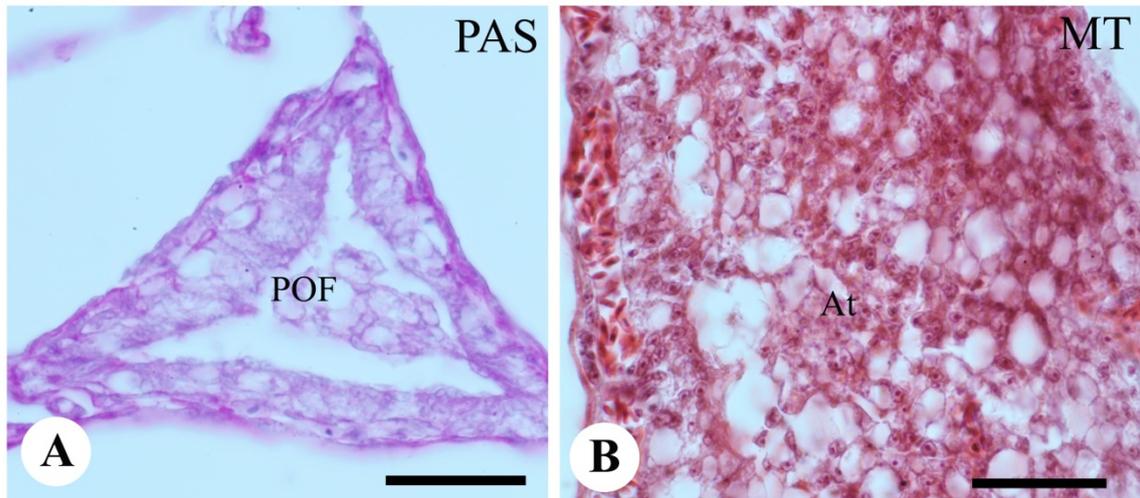
3. ขั้นการเจริญเซลล์ไข่เต็มที่ (Full-grown oocyte stage) เป็นระยะที่พบมากที่สุดในช่วงสืบพันธุ์ไข่แดงรวมตัวกันจนเป็นเนื้อเดียวกันอย่างสมบูรณ์ ติดสีม่วงเข้ม (รูปที่ 1H) และติดสีชมพูจากปฏิกิริยา PAS (รูปที่ 1I) ขณะที่หยดไขมัน

และถุงคอร์ติคัลแอลวิโอไล ยังคงอยู่ในบริเวณขอบของเซลล์ไข่เช่นเดิม

นอกจากนี้ยังพบฟอลลิเคิลหลังระยะตกไข่ (post-ovulatory follicle) และฟอลลิเคิลที่เซลล์ไข่เสื่อมสลาย (Atretic follicle) ซึ่งให้เห็นว่าในช่วงที่ทำการเก็บตัวอย่าง ปลาเข็มมีการปล่อยเซลล์ไข่ออกจากร่างกายแล้ว(รูปที่ 2A-2B)



รูปที่ 1 มิถุนชีววิทยาของกระบวนการพัฒนาของเซลล์ไข่และการเจริญของขั้นฟอลลิคูลาร์คอมเพล็กซ์ของปลาเข็ม *Dermogenys pusillus* (A-I) (Ca= Cortical alveoli, Esg = Early secondary growth step, Fgo = Full-grown oocyte step, Gc= Granulosa cell, Ge = Germinal compartment, Ld= Lipid, Lsg= Late secondary growth step, N= Nucleus, nu= Nucleolus, Ocd= Oil droplets and cortical alveoli step, Og= Oogonium, Ov= Ovary, P= Perinucleolar step, Sc= Stromal compartment, Tc= Theca cell, Yg= Yolk granules, Yp= Yolk plate, Zr = Zona radiata, * = Filled of yolk granules. Scale bar A = 1 mm, B, D, E, G, I = 100 µm, F, H = 200 µm. (Harris’s hematoxylin and eosin; H&E, Periodic shift reagent; PAS, Masson’s trichrome; MT)



รูปที่ 2 มิถุขวิทยาของฟอลลิเคิลหลังระยะตกไข่ (post-ovulatory follicle, POF) และฟอลลิเคิลที่เซลล์ไข่เสื่อมสลาย (atretic follicle, At) ในปลาเข็ม *Dermogenys pusillus* Scale bar A - B = 100 μ m. (Periodic shift reagent; PAS, Masson's trichrome; MT)

การเจริญของชั้นฟอลลิคูลาร์คอมเพล็กซ์

ภายใต้กล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง พบการเจริญของฟอลลิคูลาร์คอมเพล็กซ์ (Follicular complex) ในระยะการพัฒนาเซลล์ไข่ชั้นปฐมภูมิ โดยชั้นฟอลลิเคิลสามารถเริ่มพบในชั้นเพอรินิวคลีโอลัส (รูปที่ 1B) ต่อมาในชั้นออยล์ ดรอปเลทส์และคอร์ติคัล แอลวิโอไล เริ่มพบโซนาเรดิเอตา (Zona radiata) เป็นชั้นบาง ๆ และล้อมรอบด้วยชั้นฟอลลิเคิลอย่างเห็นได้ชัดเจน (รูปที่ 1B) เมื่อเข้าสู่ระยะการพัฒนาเซลล์ไข่ชั้นทุติยภูมิ ชั้นโซนาเรดิเอตาขยายกว้างและปรากฏชัดเจนมากขึ้น และล้อมรอบด้วยฟอลลิคูลาร์ที่สามารถแบ่งออกเป็น 2 ชั้น คือ ด้านในเป็นชั้นเซลล์แกรนูโลซา และด้านนอกเป็นชั้นเซลล์ทีคา (Theca cell) (รูปที่ 1D-1F) ที่ถูกแบ่งด้วยเบสเมมเบรน ซึ่งหน้าที่ของชั้นเซลล์เหล่านี้ คือ สร้างฮอร์โมนเพศหรือเป็นเซลล์ที่สร้างสารสเตียรอยด์ (Steroid producing cells) (Nagahama, 1983) ดังนั้น ในเซลล์ไข่ช่วงระยะการพัฒนาเซลล์ไข่ชั้นปฐมภูมิของปลาเข็ม จึงเป็นช่วงการเจริญฟอลลิคูลาร์คอมเพล็กซ์ สอดคล้องกับการศึกษาในปลาแซลมอน *Oncorhynchus mykiss* (Grier et al., 2007)

สรุปผลการวิจัย

กระบวนการพัฒนาของเซลล์ไข่ปลาเข็มในช่วงฤดูสืบพันธุ์ พบการเจริญของเซลล์ไข่ทั้ง 2 ระยะ ได้แก่ ระยะแรกการพัฒนาของโอโอโกเนียไปเป็นเซลล์ไข่ปฐมภูมิ ที่มี

กระบวนการพัฒนา 3 ระยะย่อย ได้แก่ ระยะนิวคลีโอลัสหนึ่งอัน ระยะเพอรินิวคลีโอลัส และระยะออยล์ดรอปเลทส์และคอร์ติคัลแอลวิโอไล และระยะที่สอง ระยะการพัฒนาเซลล์ไข่ทุติยภูมิ ที่มีกระบวนการพัฒนา 3 ระยะย่อย ได้แก่ ชั้นแรกของการพัฒนาเซลล์ไข่ทุติยภูมิ ชั้นท้ายของการพัฒนาเซลล์ไข่ทุติยภูมิ และชั้นการเจริญเต็มที่ของเซลล์ไข่สำหรับชั้นฟอลลิคูลาร์คอมเพล็กซ์ เจริญอย่างสมบูรณ์ในชั้นออยล์ดรอปเลทส์และคอร์ติคัลแอลวิโอไล ของชั้นแรกของการพัฒนาเซลล์ไข่ทุติยภูมิ ข้อมูลที่ได้จากการศึกษาครั้งนี้บ่งชี้ว่า ในช่วงเดือนตุลาคมถึงธันวาคม ซึ่งเป็นฤดูผสมพันธุ์ ปลาเข็มเพศเมียที่มีความยาวเหยียดตั้งแต่ 16 เซนติเมตร ขึ้นไป มีความพร้อมในการเป็นแม่พันธุ์ และผลการศึกษานี้เป็นข้อมูลพื้นฐานในการศึกษาโครงสร้างรายละเอียดของเซลล์ไข่ รวมไปถึงทั้งสรีรวิทยาการสืบพันธุ์ของปลาชนิดนี้ต่อไป

เอกสารอ้างอิง

- ณัฐรัตน์ ประภาวสิทธิ์, อัจฉราภรณ์ เปี่ยมสมบูรณ์, อิชฌมิกา ศิวายพราหมณ์ และ พรเทพ พรธรรมรักษ์. (2550). ป่าชายเลนปรานบุรี...การเกื้อกูลสรรพชีวิตชายฝั่ง. กรุงเทพฯ : ปตท จำกัด มหาชน.
- ศิลาปชัย เสนารัตน์, พิสิษฐ์ พูลประเสริฐ และ วชิพร เย็นฉ่ำ. (2556). การเปลี่ยนแปลงจุลกายวิภาคของอวัยวะสร้างเซลล์สืบพันธุ์ของปลาตะเพียนทอง *Barbonymus altus* (Günther, 1868) จากแม่น้ำตาปี จังหวัดนครศรีธรรมราช. วารสารวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยอุบลราชธานี 15(2): 10-20.

- Abidin, D. A. Z., Hashim, M., Das, S.K. Rahim, S. M. and Mazlan, A. G. (2016). Enzymatic digestion of stomachless fish *Zenachopterus buffonis*. *AAFL Bioflux* 9(3): 695–703.
- Bancroft, J. D. and Gamble, M. (2002). *Theory and Practice of Histological Techniques*. London: Churchill Livingstone.
- Boonyoung, P., Senarat, S., Kettratad, J., Poolprasert, P., Yenchum, W. and Angsirijinda, W. (2016). Histological organization of the female queen *Devario regina* (Fowler, 1934) during its juvenile stage. *Songklanakarin Journal of Science and Technology* 38(1): 67–72.
- Chellappa, S., Lima, J.T.A.X., Araújo, A. and Chellappa, N.T. (2010). Ovarian development and spawning of Serra Spanish mackerel in coastal waters of Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 70(2): 451–456.
- Grier, H.J., Uribe, M.C. and Parenti, L.R. (2007). Germinal epithelium, folliculogenesis, and postovulatory follicles in ovaries of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) (Teleostei, Protacanthopterygii, Salmoniformes). *Journal of Morphology* 268(4): 293–310.
- Hwang, I. J. and Baek, H. J. (2013). Reproductive cycle of Chameleon Goby, *Tridentiger trigonocephalus* in the Southern Coastal Waters of Korea. *Development and Reproduction* 17(4): 353–361.
- Mayer, L., Shackley, S. E. and Ryland, J. S. (1986). Aspects of the reproductive biology of the bass, *Dicentrarchus labrax* L. I. An histological and histochemical study of oocyte development. *Journal of Fish Biology* 33(4): 609–622.
- McBride, R. S. and Thurman, P. E. (2003). Reproductive biology of *Hemiramphus brasiliensis* and *H. balao* (Hemiramphidae): Maturation, spawning frequency and fecundity. *Biology Bulletin* 204(1): 57–67.
- Nagahama, Y. (1983). The functional morphology of teleost gonads. In *Fish Physiology* Vol. 9A. W. S. Hoar, D. J. Randall D. J. and E. M. Donaldson editors. New York: Academic Press.
- Okutsu, T., Morioka, S., Shinji, J. and Chanthasone, P. (2011). Growth and reproduction of the glassperch *Parambassis siamensis* (Teleostei: Ambassidae) in Central Laos. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 22(2): 97–106.
- Selman, K. and Wallace, R. A. (1989). Cellular aspects of oocyte growth in teleost. *Zoological Science* 6: 211–231.
- Senarat, S., Kitana, N., Varanusupakul, P. and Kitana, J. (2011). A histological study of the gonads of Smith's barb *Puntioplites proctozyron* (Teleostei: Cyprinidae). *Proceeding 37th Congress on Science and Technology of Thailand*, October 10–12, 2011, Bangkok, Thailand.
- Uribe, M. C., Grier, H. J. and Parenti, L. R. (2012) Ovarian structure and oogenesis of the oviparous Goodeids *Crenichthys baileyi* (Gilbert, 1893) and *Empetrichthys latos* Miller, 1948 (Teleostei, Cyprinodontiformes). *Journal of Morphology* 273: 371–387.
- Wiegand MD (1996) Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish. *Rev Fish Biol Fish.* 6: 259–286.
- Wilson, J. M., Bunte, R. M. and Carty, A. J. (2009). Evaluation of rapid cooling and tricaine methanesulfonate (MS222) as methods of euthanasia in zebrafish (*Danio rerio*). *American Association for Laboratory Animal Science* 48: 785–789.

