

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

УДК 594.582.5:591.463.5

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА САМЦОВ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ СЕРНАЛОРОДА. III. СПЕРМАТОФОРЫ

Р.М. Сабиров

Аннотация

В статье представлен обзор литературных и собственных данных по строению, эякуляции, систематическому значению сперматофоров головоногих моллюсков. Проведено сравнение номенклатур названий частей сперматофоров. Все типы агрегатов спермы, формируемых цефалоподами, распределены по трем группам: сперматоцейгмы, простые и сложные сперматофоры. Эволюция сперматофорного оплодотворения у головоногих протекала как в форме арогенеза от простых агрегатов спермы до сложно устроенных сперматофоров, так и путем аллогенеза. Вследствие этого возникло богатое разнообразие сложно устроенных сперматофоров, обеспечивающих эффективную передачу спермы, а в ряде случаев это привело к появлению своеобразных вариантов внутреннего осеменения сперматофорами, например, у неплавниковых осьминогов.

Ключевые слова: цефалоподы, сперматофоры, терминология, систематическое значение, эякуляция сперматофоров.

1. Терминология

Термин *сперматофор* впервые был предложен А. Мильн-Эдвардсом в 1842 г. [1]¹, тогда же ученый представил и обобщенную номенклатуру внутренних компонентов сперматофоров, разработанную в результате изучения представителей основных таксонов головоногих моллюсков: *Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis* и *Eledone moschata*. Предложенные термины стали базовыми для последующих систем названий, но в деталях номенклатура этого известного естествоиспытателя была существенно переработана. В современной терминологии составных элементов сперматофоров преимущественно используются обозначения, предложенные Г. Дрю [3] (табл. 1). Помимо них, выделяются еще две части – *головка* и *задняя полая часть* сперматофора [4, 5]. Головка – рельефный изгиб наружной оболочки на переднем конце сперматофора – имеет достаточно постоянные размеры и характерную форму у разных видов. В области головки эякуляторная трубка петлеобразно изогнута. Задняя полая часть сперматофора – это морфологически хорошо обособленный участок, располагающийся за семенным резервуаром. Ее размеры изменчивы в онтогенезе и различаются у сперматофоров представителей разных таксонов.

¹ Несколько позже М. Дювернуа ввел синонимичное обозначение *спермафор* [2].

Табл. 1

Номенклатуры частей сперматофоров головоногих

Мильн-Эдвардс, 1842 [1], <i>L. vulgaris</i> 1	Раковица, 1894 [6], <i>Rossia macro-</i> <i>soma</i> 2	Дро, 1919 [3], <i>L. pealii</i> 3	Бланкер, 1925 [7], <i>S. officinalis</i> 4	Вейль, 1927 [8], <i>Sepiola atlantica</i> 5	Форт, 1937 [9], <i>E. cirrhosa</i> 6	Наша <i>Ommastrephidae</i> (универсальная) 7
<i>не упоминает</i>	Оральный конец сперматофора	Оральный конец сперматофора	Оральный конец сперматофора	Передний конец сперматофора	Оральный конец сперматофора	Передний конец сперматофора
<i>не упоминает</i>	Нить лигатуры Мембрана лига- туры Лигатура	Колпачковая нить	Нить	<i>не упоминает</i>	Нить	Нить, в т. ч. воротничок нити Колпачок
Крышечка	Лигатура	Колпачок	Колпачок		Лигатура	Колпачок
<i>не упоминает</i>	Извилистый кон- тур туники	Изгиб наружной оболочки	<i>не упоминает</i>	Головка	<i>не упоминает</i>	Головка
Наружная хряще- видная туника	Оболочка, в т. ч. наружная туника	Наружная обо- лочка	Оболочка, в т. ч. периферический слой	Наружная туника	Оболочка	Наружная обо- лочка
Внутренняя мяг- кая туника	средняя туника внутренняя туни- ка	Средняя оболочка Внутренняя обо- лочка	внутренний слой	Средняя туника Внутренняя туни- ка		Средняя оболочка Внутренняя обо- лочка
Эйякуляторный аппарат, в т. ч. трубка, в т. ч. 1-я мембрана 2-я мембрана 3-я мембрана 4-я мембрана	Эйякуляторный аппарат, в т. ч. трубка, в т. ч. наружная мем- брана средняя мембрана внутренняя мем- брана	Эйякуляторный аппарат, в т. ч. наружная мем- брана средняя мембрана внутренняя мем- брана	Эйякуляторный аппарат, в т. ч. наружная мем- брана средняя мембрана внутренняя мем- брана	Эйякуляторный аппарат, в т. ч. трубка, в т. ч. наружная мем- брана средняя мембрана внутренняя мем- брана	Эйякуляторный аппарат, в т. ч. слизистое веще- ство	Эйякуляторная трубка, в т. ч. наружная мем- брана средняя мембрана внутренняя мем- брана

1	2	3	4	5	6	7
<i>не упоминает</i>	<i>не упоминает</i>	спиральный фи-ламент	спираль (псевдо-кристаллы)	<i>не упоминает</i>	чешуйчатая спи-раль	спиральный фи-ламент
мешок	мешок	полость аппарата Цементное тело	центральная ось мешковидное те-ло, в т. ч.	осевой канал верхний мешок	полость трубки ампула, в т. ч.	полость трубки
коннектив	коннектив	Соединительный филамент	коническая часть цилиндрическая часть Связка	коннектив	мешковидное те-ло ложный проток коннектив	Цементное тело, в т. ч. наконечник шейка передняя часть задняя часть связка
Семенной резер-вуар	Семенной резер-вуар, в т. ч. ложный проток семенной проток дно резервуара	Спермиомасса	Семенной резер-вуар	Семенной резер-вуар, в т. ч. нижний мешок ложный проток семенной проток лента постспер-матическая	Спермиомасса	Семенной резер-вуар
<i>не упоминает</i>	<i>не упоминает</i>	<i>не упоминает</i>	<i>не упоминает</i>	<i>не упоминает</i>	<i>не упоминает</i>	Задняя полая часть
<i>не упоминает</i>	Аборальный ко-нец	Аборальный ко-нец	Аборальный ко-нец	Задний конец сперматофора	Аборальный ко-нец	Задний конец сперматофора
<i>не упоминает</i>	Семенной резер-вуар II порядка	Семенной резер-вуар	Семенной резер-вуар II	Семенной резер-вуар II порядка	Сперматангий	Сперматангий

Для обозначения продукции пробного (наладочного) сперматофорогенеза предлагается различать *пробные сперматофоры*, *псевдосперматофоры* и *квазисперматофоры*. Первые два типа продукции спермы не содержат, самцом не накапливаются и выводятся наружу (рис. 1, з).

Квазисперматофоры – типичные сперматофоры, но имеют тонкий полупрозрачный семенной резервуар и образуются в самом начале истинного сперматофорогенеза (рис. 1, и). На заключительном этапе функционирования сперматофорного комплекса органов (СКО) происходит образование *остаточных сперматофоров*, отличающихся уменьшенными общими размерами и длиной семенного резервуара [10–13].

Сперматангием вслед за Г. Фортом [9] мы предлагаем называть комплекс структур, образующийся после эйякуляции и отделившийся от пустого чехла сперматофора. Слово образовано от греческих σπέρμα ‘сперма’ и αγγείον ‘сосуд’.

2. Строение сперматофоров

Все типы агрегатов спермы, образуемых головоногими моллюсками, могут быть распределены по следующим трем группам.

1. *Сперматоцейгмы* (термин Е. Балловиц [14]) – порции спермий, соединенные специальным клейким секретом и не имеющие общей наружной защитной оболочки (у плавниковых осьминогов *Cirrata*, большинства *Cirroteuthidae* и некоторых *Opisthoteuthidae*) (рис. 1, а).

2. *Простые сперматофоры* – агрегаты спермы, имеющие обычно однослойную нежную оболочку, которая обеспечивает защиту полового продукта от неблагоприятных внешних условий лишь на короткое время. Специальных приспособлений для вывода спермиомассы наружу или для прикрепления к самке нет (у *Nautilida*, плавниковых осьминогов *Cirrata*, преимущественно у *Opisthoteuthidae*) (рис. 1, б, в).

3. *Сложные сперматофоры* – агрегаты спермы, имеющие многослойную оболочку, которая обеспечивает эффективную защиту спермы от неблагоприятных внешних условий. Имеются специальные приспособления для вывода спермиомассы наружу и для прикрепления к самке (прочие *Cephalopoda*) (рис. 1, г–е).

У плавникового осьминога *Cirrothauma murrayi* сперматоцейгмы округлой формы, в которых головки сперматозоидов располагаются по периферии, а жгутики направлены к центру [15]. На такое же строение агрегатов спермы другого плавникового осьминога *Opisthoteuthis depressa* указывал В. Мейер [16]. Однако Р. Вильянуэва [17], используя метод сканирующей электронной микроскопии, описывает у представителей семейства *Opisthoteuthidae* (*O. agassizi*, *O. vossi*) довольно сложно устроенные сперматофоры бочонковидной формы, прикрытые с переднего и заднего концов крышечками. Эйякуляторного аппарата нет, сперматозоиды помещаются внутри бочонка и при открытых крышечках выходят наружу с обоих концов сперматофора (рис. 1, б).

Размеры агрегатов спермы у головоногих варьируют в широких пределах: от самых мелких в 0.7–2 мм у *Cirrata* [17–19] и 2–3 мм у *Enoploteuthidae* [20] до гигантских, длиной до 1.2 м, у *O. dofleini* [21]. У абсолютного большинства головоногих сперматофоры имеют длину 0.5–3 см и составляют 5–15% от длины мантии [22–23].

Сложные сперматофоры большинства головоногих представляют собой полые трубки, запаянные с одного конца, а с другого прикрытые утолщением наружной оболочки в виде колпачка. Конец, прикрытый колпачком, называется передним, противоположный – задним. Если рассматривать строение сперматофора с переднего конца (рис. 2, а, б), то первым располагается колпачок, прикрывающий головку сперматофора. У части головоногих (Sepiida, Octopodidae) колпачок состоит из двух створок. К колпачку крепится нить, имеющая в области крепления небольшое расширение в виде воротничка.

За колпачком внутри сперматофора располагается длинная эйякуляторная трубка – сложная система мембранных структур, которая соединяется с передней частью цементного тела. У большинства головоногих трубка более или менее прямая. Пока единственное известное исключение составляют сперматофоры *Psychroteuthis glacialis*: у них эйякуляторная трубка имеет тройную укладку и в вывернутом состоянии после эйякуляции ее длина увеличивается втрое (рис. 2, з, д).

Важный элемент трубки – спиральный филамент, образованный соединенными в спираль щетинками, обеспечивающими сохранение просвета полости трубки при внешнем давлении. Это явление, видимо, аналогично устройству в нитях нематоцист Cnidaria [8]. Совершенно неверно представление о спиральном филаменте как об упругой спирали, выбрасывающей содержимое сперматофора наружу при открывании колпачка [23, 26]. Спиральный филамент покрывается тонкой внутренней мембраной, над которой располагается толстая и прозрачная средняя мембрана. Над средней мембраной лежат тесно соединенные наружная мембрана и внутренняя оболочка (рис. 2, в). Важно отметить, что средняя мембрана плотно скреплена с наружной оболочкой в области головки сперматофора и свободно завершается на противоположном конце. Напротив, комплекс наружной мембраны и внутренней оболочки плотно соединен с цементным телом и свободно завершается на переднем конце сперматофора.

Цементное тело имеет вытянутую неправильную форму и у некоторых кальмаров, к примеру у большинства представителей семейства *Ommastrephidae*, на переднем конце вооружено слабо хитинизированным заостренным наконечником. Поверхность цементного тела покрыта внутренней мембраной, которая в его задней части настолько плотно соединяется с наружной мембраной, что становится невидимой. Внутри цементного тела содержится вещество с сильно выраженной щелочной реакцией. Сведения о клеточном строении цементного тела сперматофоров командорского кальмара *Berryteuthis magister* [27] безусловно ошибочны: очевидно, за клетки были приняты гранулы вещества цементного тела.

За цементным телом следует семенной резервуар, они соединены друг с другом тонкой связкой, короткой и слабозаметной у Teuthida и Octopoda, длинной и хорошо видимой у многих Sepiida. Семенной резервуар на всем протяжении покрыт внутренней оболочкой, кроме самой терминальной части на заднем конце. Спермиомасса, таким образом, в этом месте свободно соприкасается с полостной жидкостью сперматофора. После эйякуляции сперматофора и образования сперматанга через эту неприкрытую часть происходит выход спермиев наружу.

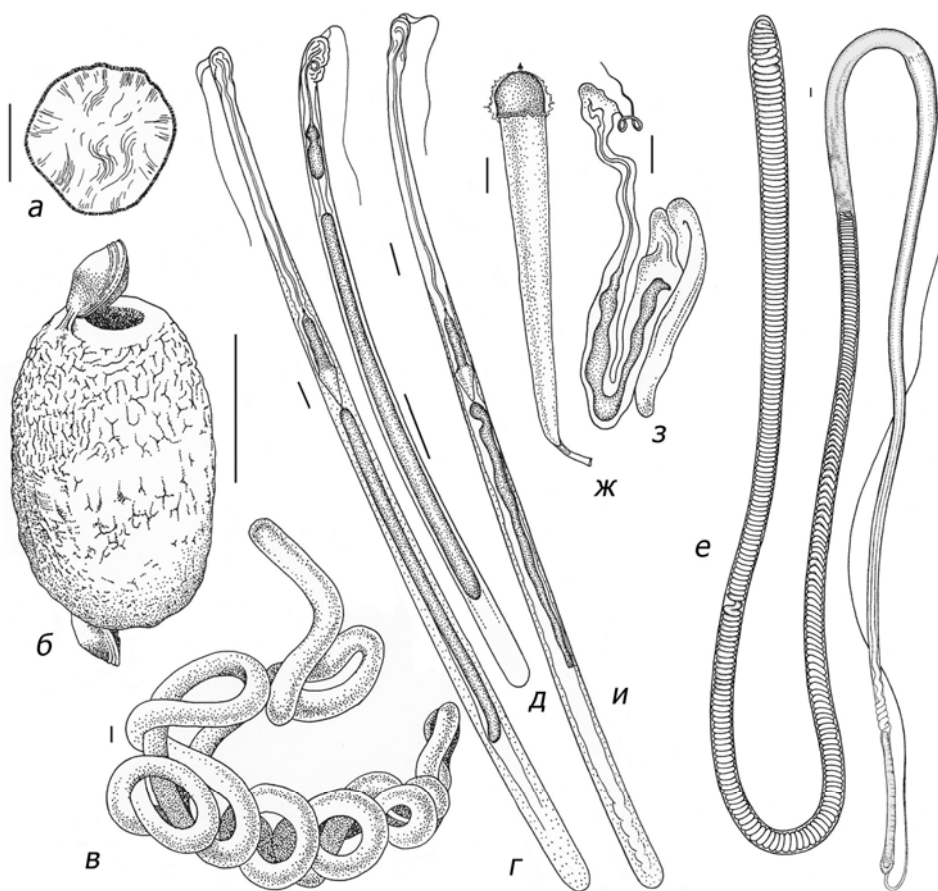


Рис. 1. Агрегаты спермы головоногих: *а* – сперматоцейгм *C. murrayi*; *б*, *в* – простые сперматофоры *O. agassizi* и *Nautilus macrophalus* соответственно; *г*, *д*, *е* – сложные сперматофоры *Sthenoteuthis pteropus*, *S. bertheloti*, *Octopus dofleini* соответственно; *ж* – сперматофор *S. pteropus*; *з* – пробный сперматофор *Todarodes pacificus*; *и* – квазисперматофор *S. pteropus* (*а* – по Алдред и др. [15]; *б* – по Вильянуэва [17]; *в* – по Манн [24]; *е* – по Бесиятых [25]; *г*, *д*, *ж*, *и* – ориг.). Шкала 0.5 мм

Форма семенного резервуара у разных цефалопод варьирует незначительно. Он обычно имеет вид сильно вытянутого цельного цилиндра с закругленными концами. Реже семенной резервуар бывает двучленным (у части *Ommastrephidae*) или скрученным в виде веревки (у многих *Octopoda*). В семенном резервуаре содержится сперма, перемешанная со специальным клейким секретом. При этом для *B. magister* установлено, что сперматозоиды уложены слоями, подобно стопке вставленных одна в другую воронок [27]. В секрете, который хорошо растворяется в морской воде, имеются вещества, вызывающие сильное снижение активности сперматозоидов [3]. Сперматозоиды цефалопод отличаются от таковых у других беспозвоночных и позвоночных животных содержанием большого количества гликогена в головке и способностью усваивать углеводы, поступающие извне [28]. Благодаря этому свойству они сохраняют жизнеспособность в семеприемниках самок в течение нескольких месяцев, пребывая при этом в неактивном состоянии.

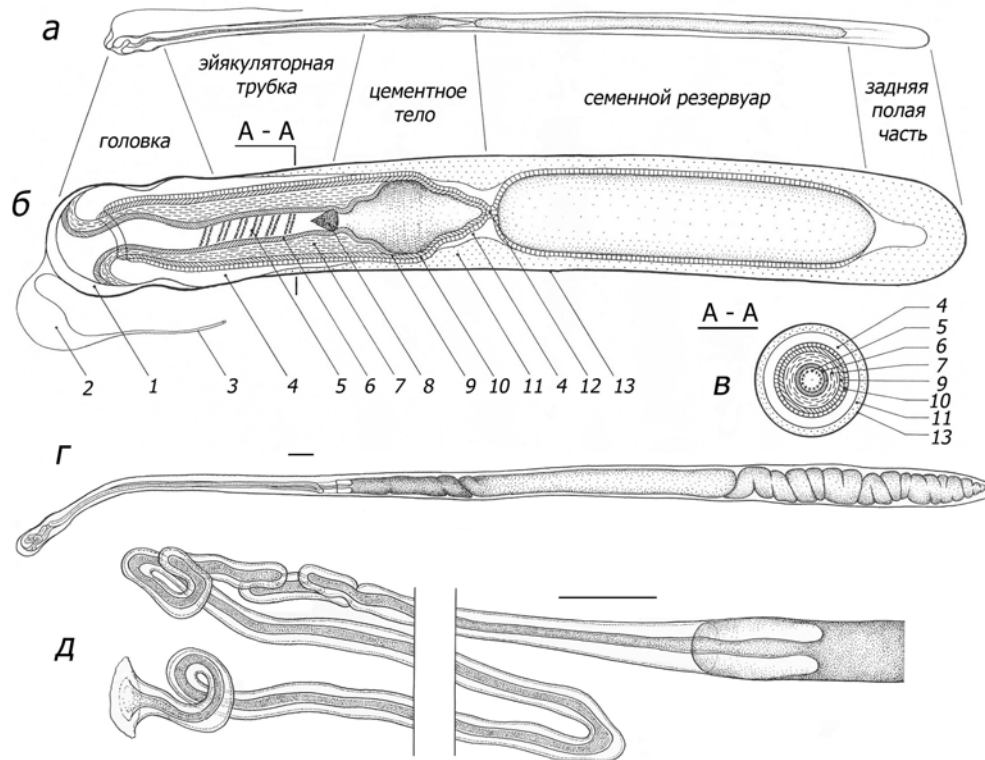


Рис. 2. Сперматофоры кальмаров: *а* – внешний вид типичного сперматофора кальмара-омастрефиды, *б* – схема внутреннего строения, *в* – схема поперечного среза в области эякуляторной трубки, *г*, *д* – сперматофор *P. glacialis* и его эякуляторная трубка (1 – колпачок; 2 – воротничок нити; 3 – нить; 4 – полость сперматофора; 5 – спиральный филамент; 6, 7 – соответственно внутренняя и средняя мембраны; 8 – наконечник цементного тела; 9 – наружная мембрана; 10, 11 – соответственно внутренняя и средняя оболочки; 12 – связка; 13 – наружная оболочка). Шкала 1 мм

Количество сперматозоидов, запакованных в одном семенном резервуаре, у разных головоногих различается на несколько порядков. Так, у мелких *Brachiteuthidae*, *Stenopterygiidae* оно составляет 0.02–0.1 млн. [29], у средне-размерных кальмаров-лолигинид – 7–10 млн. [28], у гигантского осьминога *O. dofleini* сперматофоры, достигающие однометровой длины и 1 см ширины, могут содержать от 100 млн. до 10 млрд. сперматозоидов [21]. Значительно варьирует и плотность упаковки сперматозоидов – от 0.03 млн. в 1 мм³ семенного резервуара (*O. dofleini*) [30] до 1–10 млн. (у большинства головоногих) [31]; самые высокие концентрации (до 20–30 млн.) обнаружены у представителей родов *Loligo* и *Illex* [28, 31].

За семенным резервуаром располагается задняя полая часть сперматофора, значительно варьирующая по длине у разных видов цефалопод и на разных этапах сперматофорогенеза. Она содержит среднюю оболочку и полостную жидкость. В последней, как и в клейком секрете семенного резервуара, имеется вещество, вызывающее снижение метаболических процессов в сперматозоидах.

Снаружи сперматофор покрыт эластичной многослойной наружной оболочкой. Она прозрачная и хрящевидная, имеет наибольшую толщину на заднем конце сперматофора. За ней следует толстая и мягкая средняя оболочка, особенно хорошо заметная в задней части сперматофора. По направлению к переднему концу сперматофора эта оболочка утончается и заканчивается в области эйякуляторной трубки. С внешней стороны средняя оболочка плотно прилегает к наружной, а внутри ее поверхность выстлана тонкой и эластичной внутренней оболочкой. В области эйякуляторной трубки, где средняя оболочка заканчивается, внутренняя оболочка образует внешнюю поверхность эйякуляторной трубки.

В целом сперматофоры головоногих характеризуются как белково-полисахаридные комплексы: их наружные слои построены из мукополисахаридов, а внутренние – из мукопротеинов [28].

Формирование сперматофоров происходит довольно быстро: от нескольких штук до нескольких десятков в сутки [3, 31–34]. Общее количество агрегатов спермы, образуемых самцами головоногих в половозрелой части онтогенеза, варьирует от одного (*Argonautoides*, *Benthoctopus ergasticus*) [23] до 2.2 тыс. (*Illex argentinus*) [31], но обычно лежит в пределах нескольких десятков – первых сотен [22, 32, 35]. Среднеразмерные виды неплавниковых осьминогов образуют 50–100, максимально до 150 сперматофоров, а крупные виды – обычно не более 10 [21, 24, 25, 36].

3. Систематическое значение

Существенные различия в строении сперматофоров разных видов осьминогов были впервые замечены М. Дювернуа в 1853 г. [2]. Позднее этот факт неоднократно подтверждался для разных групп цефалопод [4, 32, 37–42], причем В. Маршан [37] определил сперматофоры как превосходный критерий для выделения видов. Признаки сперматофоров используются для диагностики видов, родов [23, 41] и даже описания нового рода неплавниковых осьминогов *Acantheledone* [38]. Однако широкого применения сперматофоры в систематике головоногих пока не получили, хотя они позволяют проводить определение таксонов практически любого порядка, в том числе видов и даже внутривидовых группировок [42].

Наиболее ценные в систематическом отношении признаки сперматофоров: *качественные* – внешний вид эякуляторной трубки, строение наконечника, шейки и основной части цементного тела, характер соединения цементного тела с семенным резервуаром, строение семенного резервуара; *числовые* – длина сперматофоров, относительная длина компонентов сперматофоров к их общей длине (головки, эякуляторной трубки, цементного тела, семенного резервуара, задней полый части), толщина сперматофоров.

На основе анализа указанных признаков сперматофоров предложен дихотомический ключ для определения видов кальмаров семейства *Ommastrephidae* [32]. Идентификация видов *Todaropsinae*, *Todarodinae*, *Illicinae*, *Ornithoteuthinae* проводится преимущественно по качественным признакам, *Ommastrephinae* – по численным. Следует также отметить, что сперматофоры не только являются систематически значимыми, но и дают ценный материал для филогенетических исследований [42].

4. Эйякуляция сперматофоров

Процесс вывода семенного резервуара из сперматофора во внешнюю среду называется *эйякуляцией* (синонимы *сперматофорная реакция*, *девагинация*). Этот процесс протекает с участием всех структур сперматофора. При этом некоторые мембраны (например, внутренняя) рвутся. Эйякуляция начинается после помещения сперматофора в морскую воду, натяжения нити и раскрытия колпачка. Колпачок может раскрываться и без натяжения нити, в результате возрастания давления внутри сперматофора. Ряд авторов указывает на то, что сперматофоры могут эйякулировать и в отсутствие воды («всухую»), но только после окончательного созревания в сперматофорном мешке [1, 6]. По мнению других – эйякуляция зрелых сперматофоров возможна только в воде, а незрелые (из фундуса сперматофорного мешка) даже в морской воде инертны [9]. Эйякуляция на самом начальном этапе обратима. Если быстро подсушить сперматофор после начавшейся подвижки внутренних компонентов, все вернется на свои места [8].

Обобщенная схема процесса эйякуляции с участием основных структур сперматофора представлена на рис. 3. Необходимо заметить, что у представителей разных групп головоногих он протекает по-разному в зависимости от особенностей строения сперматофоров. В частности, у многих *Ostropoda* спермиома имеет вид спирально уложенной веревки и при эйякуляции идет разматывание этой спирали и вывод спермы в виде тонкой нити [30, собств. данные].

Основная сила, движущая процесс эйякуляции, – давление эластичной наружной и разбухающей от насыщения воды средней оболочки. Проникновение воды внутрь сперматофора идет как через всю поверхность внешней оболочки, так и через передний конец сперматофора после открывания колпачка. Средняя мембрана, широко растекающаяся в воде по мере девагинации внутренних структур сперматофора, играет важную роль на завершающем этапе эйякуляции [3, 8]. Время эйякуляции сперматофоров у разных видов значительно варьирует: от нескольких секунд до 1 мин – у кальмаров-оммастрефид [32, 43], 3 мин – у *S. atlantica* [8], 1–2 ч – у *O. dofleini* [21]. При эйякуляции происходит изменение химического состава полостной жидкости сперматофоров, связанное в первую очередь с резким возрастанием содержания NaCl. Пустой чехол сперматофора значительно уменьшается в длине и диаметре, однако его общий суммарный объем вместе с отделившимся сперматангием превосходит объем неэйякулированного сперматофора примерно на 1/3 [8, 44].

Образующиеся после эйякуляции сперматофоров сперматангии у большинства цефалопод прикрепляются в дальнейшем у самок либо на различных участках внешней поверхности головы и мантии, либо на буккальной мембране, либо в мантийной полости вблизи половых отверстий. Прикрепление происходит за счет цементного тела. При эйякуляции оно выворачивается и благодаря излившемуся его липкому секрету сперматангии приклеиваются к самке. У части *Oegopsida*, цементное тело которых имеет наконечник, после отрыва внутренней мембраны от цементного тела образуется сложный прикрепительный аппарат сперматангия из излившегося липкого секрета и сохраняющегося наконечника (рис. 1, ж). Клейкий субстрат, в который погружены сперматозоиды, насыщает воду, поступающую через покров сперматанга, что вызывает

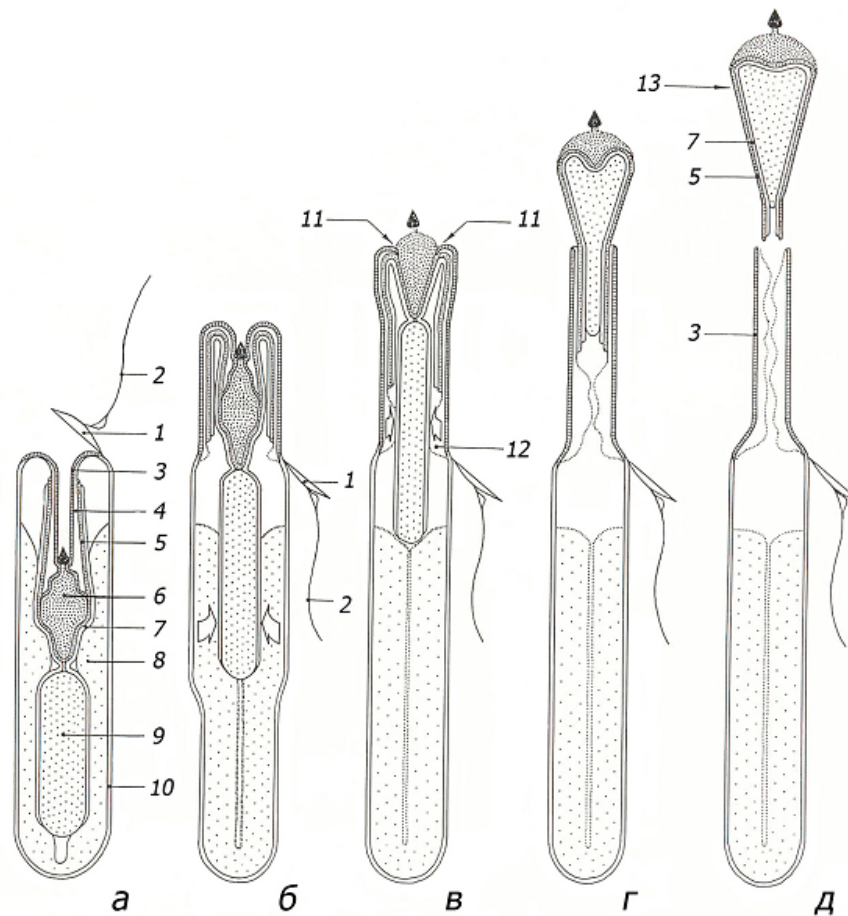


Рис. 3. Схема процесса эйякуляции сперматофора: *a* – открывание колпачка, *б–г* – последовательные стадии эйякуляции, *д* – отделение сперматангия (*1* – колпачок; *2* – нить; *3–5* – соответственно внутренняя, средняя и наружная мембраны; *6* – цементное тело; *7–8* – соответственно внутренняя и средняя оболочки; *9* – семенной резервуар; *10* – наружная оболочка; *11* – место отрыва внутренней мембраны от цементного тела; *12* – растекающаяся средняя мембрана; *13* – сперматангий). Стрелками показано давление эластичной наружной и разбухающей средней оболочек (*б*) и давление растекающейся средней мембраны (*г*)

активацию спермы. В. Филдс [45] указывает для *L. opalescens* на столь сильное действие поступающей воды внутри сперматанга, что он совершает чуть ли не перистальтические сокращения. У других головоногих поведение сперматангов не столь активное. Сперматозоиды по мере высвобождения выводятся через маленькое отверстие. Интересен факт, что и после выхода всех сперматозоидов выход воды из отверстия сперматангия может продолжаться сутки и более [3].

5. Выводы

Феномен сперматофорного осеменения, который широко распространен в царстве животных и занимает промежуточное положение между наружным и внутренним оплодотворением, приближаясь к последнему [24, 46–47], является

абсолютным в классе Cephalopoda. Очевидно, он появился вследствие перехода от исходных ползавших по дну форм Conchifera к плавающей форме, возникновения и эволюции гидрореактивного способа движения с использованием объема мантийной полости [48], где в составе мантийного комплекса органов располагалась половая система. В результате этих преобразований возникла функциональная необходимость защиты и порционной передачи полового продукта от самца к самке путем формирования агрегатов спермы.

Эволюция сперматофорного оплодотворения у головоногих протекала как в форме арогенеза от формирования сперматоцейгмов и простых сперматофоров до сложно устроенных агрегатов спермы с многослойной защитной оболочкой и специальными приспособлениями для вывода спермиомассы наружу и прикрепления его к самке, так и путем аллогенеза. В последнем случае возникло богатое разнообразие сложно устроенных сперматофоров, обеспечивающих эффективную передачу спермы, а в ряде случаев приведших к появлению своеобразных вариантов внутреннего осеменения сперматофорами (*Octopus*, *Eledone*). Особенности строения агрегатов спермы и закономерности их формирования являются важнейшими элементами репродуктивных стратегий в разных экологических группах и жизненных формах головоногих моллюсков.

Настоящий обзор сделан во многом благодаря ценным советам и замечаниям К.Н. Несиса и Ч.М. Нигматуллина, за что автор им сердечно признателен.

Summary

R.M. Sabirov. Reproductive System in Males of Cephalopoda. III. Spermatophores.

The article presents a review of literary and own data on structure, ejaculation, and systematic significance of spermatophores in cephalopods. Comparison of name nomenclatures of different parts of spermatophores is made. All types of sperm units produced by cephalopods can be classified into three groups: spermatoceigma, simple and complicate spermatophores. Evolution of spermatophoric fertilisations in cephalopods proceeded both through arogenesis from simple sperm units to complicated spermatophores, and through allogenesis. As a result of this, a wide variety of complicated spermatophores appeared, that provide effective transfer of sperm. In some cases it led to the occurrence of specific variants of internal spermatophoric insemination in octopuses.

Key words: cephalopods, spermatophores, terminology, systematic significance, ejaculation of spermatophores.

Литература

1. *Milne-Edwards H.* Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacees des cotes de France. N. Sur les spermatophores des Cephalopodes // Ann. Sci. Nat. 2e Ser. – 1842. – V. 18 (Zoologie). – P. 331–350.
2. *Duvernoy M.* Fragments sur les organes de generation de divers animaux // Mem. Acad., Sci. Inst. Fr. – 1853. – V. 23. – P. 215–281.
3. *Drew G.A.* Sexual activities of the squid *Loligo pealei* (Les). II. The spermatophore, its structure, ejaculation, and formation // J. Morphol. – 1919. – V. 32, No 2. – P. 379–435.

4. Залыгалин В.П., Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М. Морфология и функционирование половой системы самцов кальмара *Ommastrephes bartrami* Lesueur // Сист. и экол. головоногих моллюсков. – Л. – 1983. – С. 62–64.
5. Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I. and Sabirov R.M. Structure of the reproductive system of the squid *Thysanoteuthis rhombus* (Cephalopoda: Oegopsida) // J. Zool. Lond. – 1991. – V. 224. – P. 271–283.
6. Racovitz E.G. Notes de biologie. III. Moeurs et de la *Rossia macrosoma* // Arch. Zool. Exper. Paris. – 1894. – V. 3, No 2. – P. 421–539.
7. Blancquart T. L'origine et la formation des spermatophores les Cephalopodes dekapodes // Cellule Rec. Cytol. Histol. – 1925. – V. 36. – P. 315–356.
8. Weill R. Recherches la structure, la valeur sustematique et le fonctionnement du spermatophore de *Sepiola atlantica* D'Orb // Bull. Biol. Fr. Belg. – 1927. – V. 61, No 2. – P. 59–92.
9. Fort G.M. Le spermatophore des cephalopodes. Etude du spermatophore d'*Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1799) // Bull. Biol. Fr. Belg. – 1937. – V. 71, No 3. – P. 357–373.
10. Лантиховский В.В., Нигматуллин Ч.М. Феномен пробных сперматофоров у головоногих моллюсков // Автореф. докл. 8 Всесоюз. совещ. по изуч. моллюсков. – Л.: Наука, 1987. – С. 240–242.
11. Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М. Морфология и функционирование репродуктивной системы самцов кальмаров семейства *Ommastrephidae* // Автореф. докл. 8 Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. – Л.: Наука, 1987. – С. 243–244.
12. Сабиров Р.М. Репродуктивная система самцов головоногих моллюсков Cephalopoda. II. Сперматофорный комплекс органов // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2009. – Т. 151, кн. 2. – С. 34–50.
13. Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M., Zalygalin V.P. Ontogenetic aspects of morphology, size, structure and production of spermatophores in ommastrephid squids: an overview // Coleoid cephalopods through time / Eds. K. Warnke, H. Keupp, S.V. Boletzki. – Berlin: Berliner Palaobiologische Abhandlungen, 2003. – Bd. 3. – S. 225–240.
14. Ballowitz E. Die Doppelspermatozoen der Dytisciden // Z. Wiss. Zool. – 1895. – V. 60. – P. 452–499.
15. Aldred R.G., Nixon M., Young J.Z. *Cirrothauma murrayi* Chun, a finned Octopod // Phil. Trans. R. Soc. Lond. – 1983. – V. 301. – P. 1–54.
16. Meyer W.T. Uber der den mannlichen Geschlechts apparat von *Opisthoteuthis depressa* (Jjima und Jkeda) // Zool. Anz. – 1906. – V. 29. – 758 p.
17. Villanueva R. Continuous spawning in the cirrate octopods *Opisthoteuthis agassizii* and *O. vossi*: features of sexual maturation defining a reproductive strategy in cephalopods // Mar. Biol. – 1992. – V. 114. – P. 265–275.
18. Villanueva R., Collins M.A., Sanchez P., Voss N.A. Systematics, distribution and biology of the cirrate octopods of the genus *Opisthoteuthis* (Mollusca, Cephalopoda) in the Atlantic Ocean, with description of two new species // Bull. Mar. Sci. – 2002. – V. 71. – P. 933–985.
19. Беснятых А.В., Сабиров Р.М. Морфо-функциональная организация репродуктивной системы самцов осьминога *Opisthoteuthis californiana* (Cirrata) // Тез. докл. 9 Съезда Гидробиол. о-ва РАН. – Тольятти, 2006. – Т. 1. – С. 44.
20. Roper C.F.E. A study of the genus *Enoploteuthis* (Cephalopoda: Oegopsida) in the Atlantic ocean with a redescription of the type spuiies, *E. leptura* (Leach, 1817) // Dana-Report. – 1966. – No 66. – P. 1–46.

21. *Hanson D., Mann T., Martin A.W.* Mechanism of the spermatophoric reaction in the giant octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini* // J. Ex. Biol. – 1973. – V. 58, No 3. – P. 711–723.
22. *Hess S.C.* A comparative analysis of spermatophores from the Order Teuthoidea (Mollusca: Cephalopoda): Dissert. PhD. – Univ. of Miami., USA, 1982. – 250 p.
23. *Несис К.Н.* Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. – М.: Легк. и пищ. пром., 1982. – 236 с.
24. *Mann T.* Spermatophores. Development, structure, biochemical attributes and role in the transfer of spermatozoa. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1984. – 386 p.
25. *Беспятых А.В.* Строение и особенности функционирования репродуктивной системы самцов трех видов неплавниковых осьминогов Северо-Западной Пацифики // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 2. – С. 51–68.
26. *Акимушкин И.И.* Головоногие моллюски морей СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 236 с.
27. *Резник Я.И.* Общая морфология репродуктивной системы командорского кальмара // Сист. и экол. головоногих моллюсков. – Л., 1983. – С. 64–66.
28. *Austin C.R., Lutwak-Mann C. and Mann T.* Spermatophores and spermatozoa of the squid *Loligo pealei* // Proc. R. Soc. Lond. Ser. Biol. Sci. – 1964. – V. 161. – P. 143–152.
29. *Лантиховский В.В.* Морфология сперматозоидов океанических головоногих моллюсков, их концентрация в сперматофорах и активность // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, Вып. 2. – С. 21–27.
30. *Mann T., Martin A.W. and Thiersch J.B.* Male reproductive tract, spermatophores and spermatophoric reaction in the giant octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini* // Proc. R. Soc. Lond. Ser. Biol. Sci. – 1970. – V. 175. – P. 31–61.
31. *Лантиховский В.В.* Экология размножения колеоидных головоногих моллюсков: Дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2005. – 330 с.
32. *Сабиров Р.М.* Сперматофорогенез и репродуктивная стратегия самцов кальмаров-оммастрефид (Oegorsida: *Ommastrephidae*): Дис. ... канд. биол. наук. – М., 1995. – 198 с.
33. *Durward R.D., Vessey E. and O'Dor R.K.* Aspects of maturation, mating, spawning and larval development of *Illex illecebrosus* relevant to field studies // ICNAF Res. – 1979. – Doc. 79/XI/13. Ser. No 5338. – P. 1–11.
34. *Сабиров Р.М., Огарева Ю.Д.* Сперматогенез длинноперых кальмаров *Loligo vulgaris* и *L. forbesi* (Muyersida, *Loliginidae*) // Автореф. докл. VIII Всес. совещ. по изуч. моллюсков. – Л.: Наука, 1987. – С. 332–333.
35. *Голиков А.В., Сабиров Р.М.* Морфо-функциональные особенности половой системы самцов *Rossia palpebrosa* (Cephalopoda: Sepiolida) на восточном шельфе архипелага Шпицберген // Пробл. морской палеоэкологии и биогеографии в эпоху глобальных изменений. – М.: ГЕОС, 2009. – С. 214–223.
36. *Haimovici M.* *Eledone gaucha*, a new species of eledonid octopod (Cephalopoda: Octopodidae) from southern Brazil // Nautilus. – 1988. – V. 102, No 2. – P. 82–87.
37. *Marchand W.* Studien uder Cephalopoden. II. Uder die spermatophoren // Zoologica (Stuttgart). – 1913. – V. 26. – P. 171–200.
38. *Fort G.M.* *Eledone* Leach et *Acantheledone n.g.*, deux genres fondes sur la structure des spermatophores (Moll., Cephalopodes) // C. R. Acad. Sci., Paris. – 1941. – V. 212, No 17. – P. 724–726.
39. *Fort G.M.* Le spermatophore des cephalopodes. Etude du spermatophore d'*Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1799) // Bull. Biol. Fr. Belg. – 1941. – V. 75, No 3. – P. 249–256.

40. *Taki J.* The research of octopods. II. Reproductive system of females and males // *Jap. J. Malacol.* – 1945. – V. 13, No 5–8. – P. 267–310.
41. *Roper C., Lu C.C., Mangold K.* A new species of *Illex* from the western Atlantic and distributional aspects of other *Illex* species (Cephalopoda, Oegopsida) // *Proc. Biol. Soc. Washington.* – 1969. – V. 82. – P. 295–322.
42. *Сабиров Р.М.* О систематическом значении сперматофоров головоногих // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по промышленным беспозвоночным (Минск, Нарочь). – М.: ВНИРО, 1990. – С. 93–94.
43. *Несис К.Н.* Биология перуано-чилийского гигантского кальмара *Dosidicus gigas* // *Океанология.* – 1970. – Т. 10, Вып. 1. – С. 140–151.
44. *Mann T., Martin A.W., Thiersch J.B.* Changes in the spermatophoric plasma during spermatophore development and during the spermatophoric reaction in the giant octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini* // *Mar. Biol.* – 1981. – V. 63. – P. 121–127.
45. *Fields W.G.* The structure, development, food relations, reproduction and life history of the squid *Loligo opalescens* Berry // *Calif. Fish and Game.* – 1965. – V. 131. – P. 1–108.
46. *Реунов А.А.* Сперматогенез многоклеточных животных. – М.: Наука, 2005. – 123 с.
47. *Сабиров Р.М.* Феномен сперматофоров в животном царстве // Материалы зональн. конф. мол. ученых-биологов: Актуальные пробл. совр. биологии. – Казань, 1989. – Деп. ВИНТИ № 7214-389. – С. 2–22.
48. *Несис К.Н.* Океанические головоногие моллюски. Распространение, жизненные формы, эволюция. – М.: Наука, 1985. – 287 с.

Поступила в редакцию
25.10.09

Сабиров Рушан Мирзович – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского (Приволжского) федерального университета.
E-mail: rsab@ksu.ru, Rushan.Sabirov@mail.ru