

УДК 594.582.5:591.463.5

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА САМЦОВ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ СЕРНАЛОРОДА. II. СПЕРМАТОФОРНЫЙ КОМПЛЕКС ОРГАНОВ

Р.М. Сабиров

Аннотация

В статье дан аналитический обзор литературных и собственных данных по закладке и развитию половых органов самцов головоногих в онтогенезе, строению семенника и сперматофорного комплекса органов, формированию сперматофоров. Общий план строения репродуктивной системы самцов в разных группах цефалопод различается. Эволюция комплекса аксессуарных желез головоногих моллюсков, очевидно, шла в направлении удлинения дистальной части на фоне дифференцировки всех отделов в связи с усложнением строения образуемых агрегатов спермы и совершенствованием механизма их передачи. Возникшие морфофункциональные различия планов строения половой системы связаны, с одной стороны, с разными типами репродуктивных стратегий в разных группах головоногих моллюсков, с другой – с формированием характерного морфологического облика на основе эволюции опорно-двигательного аппарата. Сделано сравнение номенклатур названий частей половой системы самцов цефалопод. Обсуждаются принципы разработки шкал их стадий зрелости.

Ключевые слова: цефалоподы, сперматофорный комплекс органов, развитие половой системы в онтогенезе, формирование сперматофоров, шкалы стадий зрелости.

1. Терминология

Первую целостную систему названий частей половой системы самцов головоногих на примере длинноперого кальмара *Loligo vulgaris* в 1907 г. предложил В. Маршаном [1]. Автор опирался на названия, введенные Дж. Брока [2], К. Куна [3] и другими исследователями. При этом некоторые части репродуктивной системы не упоминались. Позднее Г. Дрю [4] и Т. Бланкер [5] предложили новые номенклатуры, почти целиком основанные на иных обозначениях. Это привело к разнобою в терминологии, который установился в теутологической литературе при описании органов репродуктивной системы. В дополнение к этому ряд авторов, предваряя результаты своих исследований, делали сравнительный анализ существующих номенклатур и предлагали системы названий, заимствуя обозначения из разных номенклатур [6–8]. В итоге в одной и той же системе названий различные части половой системы получили обозначения по далеко неоднозначным признакам: либо по названию продуцируемого секрета (например, слизистая железа I), либо по функциональной роли данного участка (например, железа средней оболочки), либо по особенностям внутреннего строения (например, мерцательный канал), либо по топографическому положению (например, дистальная часть семепровода). Помимо этого, некото-

рые названия были взяты из анатомии позвоночных животных (например, семенной пузырь, предстательная железа – простата). На наш взгляд, наиболее подходящим является использование терминологии на основе функций. Однако во избежании длинных названий можно ограничиться обозначениями «отделы» и «протоки».

Всю систему железистых отделов, протоков и сперматофорного мешка (СМ), связанную с формированием и хранением сперматофоров, мы вслед за К. Ропером [9] предлагаем называть *сперматофорным комплексом органов* (СКО). СКО головоногих состоит из трех основных частей – *семенпровода*, *сперматофорной железы* (СЖ) и СМ. Таким образом, воспроизводительная система самцов головоногих в целом включает *семенник*, СКО и *гектокотиль*.

Целесообразно выделять отдельно 3-й и 4-й отделы СЖ, которые предыдущими авторами обычно не дифференцировались. Эти отделы различаются по типу клеток и секреции [5], вследствие чего внутренние мембраны сперматофоров, формируемые в 3-м отделе, отличаются от наружных оболочек, образуемых в 4-м отделе, по биохимическому составу [10, 11]. Важно также выделять проксимальный отдел СМ – фундус [8], морфология которого в разных систематических группах может различаться. Это место второго поворота сперматофоров и начало их «дозревания».

Общий план строения репродуктивной системы самцов в разных группах цефалопод различается, и это затрудняет создание единой номенклатуры. Эволюция комплекса аксессуарных желез головоногих моллюсков, очевидно, шла в направлении удлинения дистальной части на фоне дифференцировки всех отделов в связи с усложнением строения образуемых агрегатов спермы и совершенствованием механизма их передачи. В частности, СМ и дивертикулум *Octopoda* гомологичны 6-му отделу СЖ и СМ *Teuthida* и *Sepiida* соответственно. У *Sepiolida* фундус СМ и дистальная часть сперматофорного протока образуют характерную только для этого отряда петлю [12]. Возникшие морфофункциональные различия планов строения СКО связаны, с одной стороны, с разными типами репродуктивных стратегий в разных группах головоногих моллюсков, с другой – с формированием характерного морфологического облика на основе эволюции опорно-двигательного аппарата [13–16]. В табл. 1 представлено соотношение наиболее употребляемых номенклатур, а описание функционального значения различных частей половой системы головоногих приводится ниже в гл. 4.

2. Закладка и развитие половых органов самцов в оттогенезе

Наиболее подробное описание эмбриогенеза и дифференцировки зачатков внутренних органов у головоногих дано в классических работах конца XIX – начала XX вв. Н.В. Бобрецкого, В. Фаусека и К.Н. Давыдова [17, 18]. Половой зачаток в виде крупных светлых клеток обособляется от мезодермы очень рано. Однако дальнейшее его развитие происходит уже в постэмбриональном периоде. Это связано с образованием в конце эмбриогенеза объемного внутреннего желточного мешка, оттесняющего все внутренние органы. Половой зачаток оказывается зажатым между задним отделом внутреннего желтка и стенкой тела, принимая форму узкой и длинной полоски клеток. Дифференцировка зачатка

гонады на семенник или яичник происходит, очевидно, без какого-либо гормонального контроля путем полифакториальной детерминации пола, как у ряда прочих беспозвоночных. В этом случае имеются многочисленные феминизирующие и маскулинизирующие гены, разбросанные по разным хромосомам [21]. Действие факторов внешней среды определяет механизмы генетического контроля развития одного из двух слоев в зачатке гонады – кортикального или медуллярного. Эксперименты с кусочками недифференцированного зачатка гонады каракатицы, помещенными *in vitro* в безгормонную среду, показали, что они с равной вероятностью развиваются в семенник или яичник [22].

Образование в эмбриогенезе пары целомических полостей, которые затем сливаются в одну, происходит в мезодерме независимо от сердечного и полового зачатков. И лишь впоследствии, при передвижении органов во время роста и развития зародыша, целомическая полость обрастает сердце и половой зачаток. Соединение целомических полостей с половым зачатком связано, безусловно, с последующим выведением зрелых половых продуктов наружу. При этом целом путем слияния обеих полостей становится цельным. В нем и развивается единая гонада. Парность же сохраняется в виде двух выводных половых целомических протоков [23]. Это относится прежде всего ко всем самкам головоногих. Из самцов парные выводные половые протоки имеются только у некоторых видов сем. *Lycoteuthidae* (*Selenoteuthis*, *Oregoniateuthis*), а также у *Histioteuthis hoylei*, одного из 13 видов этого рода [24, 25]. У самцов остальных видов цефалопод половые органы непарные и лежат в левой половине мантийной полости.

Описание дальнейшей дифференцировки и развития комплекса вспомогательных половых желез у головоногих в литературе, к сожалению, отсутствует. Лишь упоминается, что начальные участки выводных половых путей (воронка, ампула, семепровод) имеют мезодермальное происхождение, а конечные (СЖ, СМ) – эктодермальное [17, 18].

Развитие половых органов в постэмбриогенезе контролируется парными оптическими эндокринными железами, располагающимися на оптическом тракте и тесно соединенными с субпедункулятными долями мозга. Контроль осуществляется выработкой оптическими железами гормона стероидной природы гонадотропина, стимулирующего процессы гектокотилизации и гаметогенеза [26, 27]. По-видимому, гонадотропный гормон цефалопод обладает крайней неспецифичностью: он одинаков не только у разных видов, но также и у представителей разных полов [22]. Полагают, что половые гормоны у головоногих гонадами не вырабатываются и рост половых путей также регулируется гонадотропином. Однако прямая зависимость между развитием гонады и комплекса вспомогательных половых желез существует. В опытах по кастрации самцов осьминогов начиналась немедленная и полная дегенерация СКО, при этом развитие гектокотилия сохранялось нормальным [28]. В целом систему контроля активности половой системы цефалопод считают аналогом гипоталамо-питуитарной системы позвоночных. Иннервация различных частей половой системы осуществляется от разных участков головного мозга: гонады – паллиовисцеральной доли, частей СКО – веретенообразным ганглием, гектокотилия – брахиальным ганглием [29].

Табл. 1

Номенклатуры частей половой системы самцов головоногих

Маршан, 1907 [1] <i>Loligo vulgaris</i>	Дрю, 1919 [4], <i>Loligo pealii</i>	Бланкер, 1925 [5], <i>Sepia officinalis</i>	Манн и др., 1970 [11], <i>Octopus doffeini martini</i>	Алдред и др., 1983 [19], <i>Cirrothauma mirgayi</i>	Цукахага, 1988 [20], <i>Nautilus ropitilus</i>	Наша <i>Ommastrephidae</i> (универсальная)
1	2	3	4	5	6	7
Семенник	Семенник	Семенник	Семенник	Семенник	Семенник	Семенник
Висцеральный целом.	<i>не упоминает</i>	Целом.	Генитальный ме- шок, в т. ч.: задняя часть	Гонадный мешок	Верхняя часть целома	Половой целом.
Воронка		Половая воронка				Целотелый Половая воронка (целомодукт)
Генитальная полость	<i>не упоминает</i>	Генитальный мешок	передняя часть	<i>не упоминает</i>	<i>не упоминает</i>	Половой мешок. Покровы полового мешка
Проксимальный семяпровод, в т. ч. ампула	Семяпровод	Проксимальный семяпроводный канал, в т. ч. ампула	Проксимальный выносящий про- ток, в т. ч. ампула	Выносящий проток	Проксимальный выносящий проток	Семяпровод, в т. ч. ампула
СЖ, в т. ч.: первая часть СЖ	Сперматофорный орган, в т. ч.: слизистая железа I	Семенной пузы- рек (везикул) I	Сперматофорная железистая сис- тема I («семенной везикул»)	Проксимальная часть семенного везикула	Придаточная же- леза	СЖ, в т. ч.: 1-й отдел СЖ
вторая часть СЖ	слизистая железа II	Семенной пузы- рек (везикул) II				2-й отдел СЖ

1	2	3	4	5	6	7
третья часть СЖ	железа эйкуляторного аппарата железа средней оболочке	Семенной пузырек (везикул) III				3-й отдел СЖ
Выводной проток	железа наружной оболочке	Промежуточный канал			Дистальный выносящий проток	4-й отдел СЖ
Мерцательный канал (Куна)	Мерцательный проток	Мерцательный канал	<i>не упоминает</i>	<i>не упоминает</i>	<i>не упоминает</i>	промежуточный проток
Предстательная железа – простата	Железа «закалки»	Добавочная железа	Сперматофорная железистая система II («Простата»)	Придаточная железа	Семенной везикул	эксреторный проток
Аппендикс дистального семяпротока	Заклочительная железа	Придаток добавочной железы	СМ	Расширенная часть семенного везикула, в т. ч. дивертикулум	СМ	5-й отдел СЖ
Дистальный проток	Сперматофорный проток	Дистальный выносящий канал	Дистальный выносящий проток			6-й отдел СЖ
Нидхемов мешок, в т. ч. пенис	СМ, в т. ч. пенис	Нидхемов мешок	Дивертикулум, в т. ч. терминальный орган («пенис»)	Пенис	Пенис, в т. ч. дивертикулум пениса	сперматофорный проток
						СМ, в т. ч.: фундус основная часть пенис

Вокруг СЖ формируются собственные покровы, которые образуют половой мешок, имеющий, по мнению К. Куна [3], также целомическое происхождение. У лолигинид половой мешок имеет два выроста – параллельный семепроводу, заканчивающийся слепо, и параллельный penisу, заканчивающийся отверстием в мантийную полость [8]. У оммастрефид оба выроста полового мешка слабо выражены и заканчиваются слепо. Очевидно, половой мешок принимал непосредственное участие в выведении половых продуктов наружу (целомодукт). Развитие вспомогательных желез, которые связаны с целомодуктом и эволюционные изменения которых шли по типу анаболии [30], привело постепенно к полной атрофии функции полового мешка как полового протока.

3. Строение семенника и СКО

Семенник оммастрефид представляет собой удлинненно-треугольный орган, уплощенный и овальный в поперечном сечении. Цвет семенника у созревающих особей – серый и серовато-белый, у физиологически и функционально зрелых – белый, кремово-белый. Орган располагается в задней части мантии, в полости полового (висцерального) целома и состоит из сотен семенных трубочек, плотно прилегающих друг к другу. Трубочки ориентированы примерно перпендикулярно своими осями к поверхности органов [31, 32]. Налицо перкоидный тип строения семенника. Внутренние концы трубочек впадают в протяженную полость семенника, которая открывается в целом непосредственно в области половой воронки.

СКО – непарный орган, лежащий в левой половине мантийной полости. Первая часть СКО – семепровод – открывается в висцеральный целом воронкой (целомостомом), в которую поступают сперматозоиды из семенника. Сразу за воронкой проток семепровода имеет расширение – ампулу, стенки которой мускулистые и содержат большое число микроворсинок и ресничек. Благодаря сокращению стенок ампулы сперма продвигается по семепроводу, состоящему из большого числа плотно соединенных витков. Дистальный конец семепровода заканчивается слепо, а с 1-м отделом СЖ он соединяется отверстием, лежащим не на дистальном конце, а несколько ниже, субтерминально. Это связано с порционной подачей спермы. Отверстие в СЖ снабжено сфинктером, регулирующим подачу спермы.

СЖ – система компактно уложенных железистых отделов и протоков, в которых происходит формирование сперматофоров. 1-й и 2-й отделы СЖ имеют мешковидную форму, стенки их утолщены и снабжены складками с внутренней стороны. Основной объем отделов занят железой, имеющей трубчатое строение, с обширными полостями для поступления продуцируемого секрета. Полость 1-го отдела СЖ открывается вблизи отверстия семепровода и является замкнутой. Полость 2-го отдела СЖ сквозная и является протоком от входного отверстия семепровода к 3-му отделу СЖ. В проксимальной половине протока располагается желоб с мерцательным эпителием, в дистальной – на стенке протока имеется несколько спиральных гребней, также несущих многочисленные реснички. Внешней границей 2-го отдела СЖ является небольшая выемка, к которой прилегает дистальный, слепо замкнутый конец 1-го отдела.

3-й и 4-й отделы СЖ имеют вид изогнутой трубы с перехватом на их границе. В центральной части по всей длине отделов располагается полупрозрачная хрящевидная опорная ткань, а железистая ткань имеет периферическое расположение. На поперечном срезе щелевидный проток железистой ткани образует С-образную структуру на центральном опорном матриксе с расширением в терминальной части – здесь проходит округлый в сечении проток с формирующимся сперматофором. По всей длине этот проток имеет вид слабо изгибающейся тонкой трубки, по ширине немного превышающей диаметр формирующегося сперматофора. Стенки протока покрыты мощно развитым мерцательным эпителием.

4-й отдел СЖ сообщается с 5-м посредством узкой трубки – промежуточного протока, клетки стенок которого сильно вакуолизированы и являются секреторирующими. От этого протока отходит тонкая экскреторная трубка, высланная изнутри мерцательным эпителием и свободно открывающаяся в полость полового мешка.

5-й отдел СЖ имеет вид вытянутого мешка и прилегает к компактно уложенным в одной плоскости предыдущим отделам с дорсальной стороны. Стенки 5-го отдела мягкие и рыхлые. С внутренней стороны вдоль них равномерным слоем располагается губчатая железистая ткань, образующая многочисленные гребни. Внутренняя полость этого отдела очень обширна и заполнена бесцветным прозрачным секретом. Выводной проток из 5-го отдела СЖ располагается вблизи входного отверстия промежуточного протока. С внешней стороны в этом месте имеется хорошо заметный перехват, отделяющий 5-й от 6-го, последнего отдела СЖ, имеющего вид согнутого в средней части почти под прямым углом мешочка, сужающегося и закругленного в терминальной части. Железистая ткань в этом отделе желеобразна, прозрачна и имеет обширную полость в терминальной части. Проток 6-го отдела СЖ петлеобразно изогнут. На его границе со сперматофорным протоком открывается длинная тонкая трубчатая железа с гранулированными клетками и залегающая вдоль проксимальной части сперматофорного протока.

Сперматофорный проток впадает в фундус СМ. В этой и срединной частях мешка из его стенок внутрь полости выступают спирально расположенные ламеллы, благодаря которым накапливаемые сперматофоры в мешке также располагаются по спирали. Стенки СМ мускулистые и способны к сокращению. Он наиболее широк в срединной части и сужается в области выводного отверстия в пенис.

4. Формирование сперматофоров

Образование сперматофоров в СЖ (сперматофорогенез) в половозрелой части онтогенеза в целом идет под нейромускульным контролем [29]. Г. Дрю [4] отметил также, что в СКО, выделенных у самцов *L. pealei* и содержащихся в свежей морской воде, продолжается образование сперматофоров в течение 1 ч.

Сперматофоры цефалопод относятся к очень сложным типам агрегатов спермы. Исключение составляют сперматоцейгмы *Cirroteuthidae* и простые сперматофоры бочонковидной формы у *Opisthoteuthidae* и червеобразные у *Nautilidae* [20, 33]. Обобщенная схема процесса формирования сложных спер-

матофоров в большинстве таксонов цефалопод представлена на рис. 1. Он начинается с поступления спермы из семепровода в СЖ, нормированная подача которой регулируется сфинктером. Сперма поступает в проток 2-го отдела СЖ, в проксимальной части которого смешивается с клейким секретом, изливающимся из 1-го отдела СЖ. Начиная с места попадания спермы в СЖ на границе 1-го и 2-го отделов и до конца 4-го отдела, происходит постоянное вращение формирующегося сперматофора ресничными покровами протоков, и продукция железистой секреции накручивается на него тонкими слоями.

В протоке 2-го отдела СЖ лента спермы с клейким секретом скручивается в спираль, витки которой плотно прилегают друг к другу, образуя спермиомасу в виде вытянутого цилиндра (рис. 1, *а*). У зрелых сперматофоров оммастремид спиральность в строении спермиомассы практически незаметна. Поступление сперматозоидов в СЖ и формирование спермиомассы продолжается до тех пор, пока ее дистальный конец не достигнет точки на границе 2-го и 3-го отделов СЖ [4]. С внешней стороны СЖ в этом месте имеется хорошо заметная выемка.

После завершения образования спермиомассы по мере ее выхода из протока 2-го отдела СЖ за ней формируется цементное тело (рис. 1, *б*). Г. Дрю [4] допускает, что при его формировании используется продукция железистой секреции не только 2-го, но и 1-го отделов. Здесь становится очевидным, что с самого начала своего формирования сперматофор движется задним концом вперед. Перед тем, как цементное тело покинет проток 2-го отдела СЖ, за ним формируется гиалиновый стержень (рис. 1, *в*). Его размеры соответствуют диаметру полости и длине эйякуляторной трубки, формирование которой будет происходить в следующем 3-м отделе. У зрелых сперматофоров кальмаров, как и у большинства других головоногих, гиалиновый стержень исчезает, а на его месте остается полость эйякуляторной трубки.

В 3-м, самом небольшом из отделов СЖ, происходит формирование спирального филамента и четырех внутренних мембранных структур сперматофора: внутренней, средней, наружной мембран и внутренней оболочки. Зоны образования этих структур располагаются последовательно друг за другом от дистальной до проксимальной частей отдела. Однако включение этих зон в работу происходит в обратной последовательности, в направлении от проксимальной части к дистальной. В результате этого спермиомасса покрывается только внутренней оболочкой – образуется семенной резервуар. Важно заметить, что терминальный участок заднего конца семенного резервуара остается неприкрытым внутренней оболочкой. Задняя половина цементного тела первоначально покрывается наружной мембраной, а затем внутренней оболочкой. Начиная с середины длины цементного тела, включаются зоны образования внутренней и средней мембран. При прохождении протока 3-го отдела СЖ гиалиновым стержнем функционируют все зоны. Первым на стержень накручивается спиральный филамент, состоящий из небольших звездчатых телец, а далее последовательно – внутренняя, средняя, наружная мембраны и внутренняя оболочка. Таким образом, у сперматофора, покидающего 3-й отдел СЖ, имеются полностью сформированные семенной резервуар, цементное тело и эйякуляторная трубка (рис. 1, *г*).

В 4-м отделе СЖ образуется толстая средняя оболочка, и сперматофор принимает свой типичный вид сильно вытянутой пробирочки, которая пока еще открыта с переднего конца и не эластична (рис. 1, *д*). Наружная оболочка сперматофора, как полагает большинство авторов, появляется в результате секреции в промежуточном протоке. Однако Т. Бланкер (1925) [5] считает, что наружной оболочки как таковой вообще не существует, а за нее принимают периферический слой основной (то есть средней) оболочки, который подвергся пропитке серозным секретом в 5-м отделе СЖ. Сперматофоры теутид, выходящие из промежуточного протока в 5-й отдел СЖ, уже имеют плотную наружную оболочку (рис. 1, *е*). В этом же отделе происходит первый поворот сперматофора: его ориентировка меняется на противоположную, и далее он движется передним, пока еще открытым концом. Помимо этого, здесь происходит резкое уменьшение содержания хлористого натрия в плазме формирующегося сперматофора (рис. 1, *ж*) [34].

В петлеобразно изогнутом протоке 6-го отдела СЖ выделяются восходящий и нисходящий участки. В первом, стенки которого содержат секреторные клетки, образуется колпачок, а сам сперматофор приобретает эластичность (рис. 1, *з*). В нисходящий участок открывается проток маленькой трубчатой железы, секрет которой образует вещество нити. Как только колпачок сперматофора оказывается у отверстия этой железы, ее секрет в виде воротничка приклеивается к колпачку, и далее, при продвижении сперматофора, идет формирование нити (рис. 1, *и*). У некоторых видов кальмаров, образующих от нескольких сотен сперматофоров, например у крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus*, в этом отделе СЖ можно наблюдать временное скопление нескольких сперматофоров, до 3–5.

По сперматофорному протоку сформированный сперматофор поступает в фундус СМ. Здесь происходит его второй поворот, к пенису он направляется уже задним концом. В этот момент, как считает Т. Бланкер [5], у каракатиц нити всех сперматофоров прикрепляются своими терминальными концами в фундусе мешка. При выходе сперматофоров из пениса нити натягиваются, вызывая эякуляцию. У других головоногих, как и у кальмаров-оммастрефид, такого прикрепления нитей в фундусе мешка нет. В мешке накапливаемые сперматофоры располагаются по спирали, которая тянется внутрь мешка и далее к пенису. Такое размещение сперматофоров происходит благодаря их передвижению при сокращении стенок мешка, от которых в его полость выступают спирально расположенные ламеллы. Внутренняя жидкая среда в СМ отличается большой вязкостью. Ряд авторов полагает, что здесь происходит «дозревание» сперматофоров. Свежие сперматофоры из фундуса, в отличие от более ранних из пениса, не способны к эякуляции, так как створки их колпачка охвачены желатинообразным веществом [35]. Функциональная зрелость сперматофоров наступает после растворения этого вещества во внутренней среде мешка.

В процессе образования сперматофоров в онтогенезе выделяют три периода [12, 36–38]. *Первый* – пробное (налагодное) образование. Происходит формирование и удаление через пенис сперматофороподобных образований (СО), строение которых по мере физиологического созревания самцов постепенно усложняется до вида типичных сперматофоров. Этот период наиболее заметен

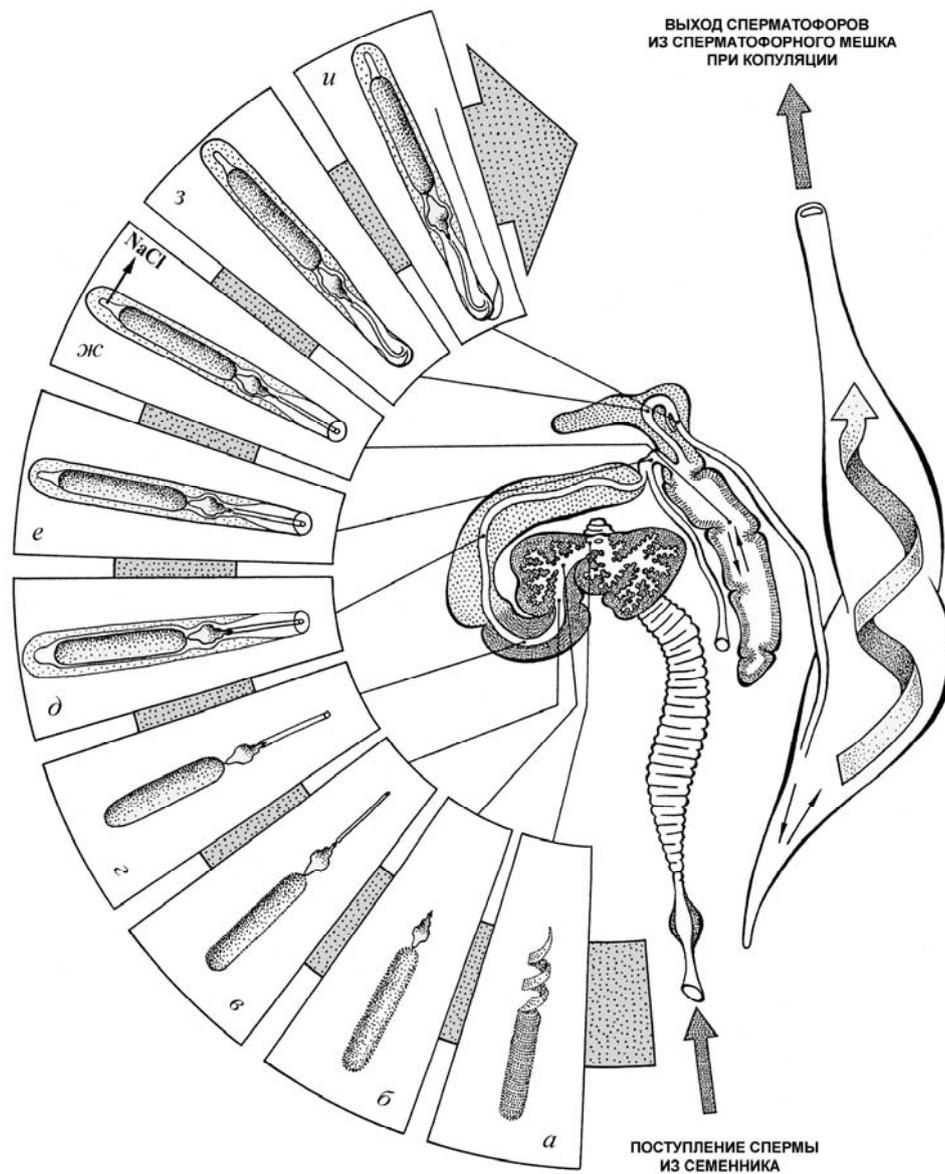


Рис. 1. Схема процесса формирования сперматофоров в сперматофорном комплексе органов головоногих. Пояснения – в гл. 4

у головоногих, образующих большое число сперматофоров, до сотни и более. Можно выделить шесть типов продукции пробного сперматофорогенеза: четыре СО, псевдосперматофоры и квазисперматофоры (рис. 2). 1-й тип СО – обрывки трубок наружной оболочки без какого-либо внутреннего содержимого (рис. 2, а). 2-й тип СО – небольшие трубки с бесформенным внутренним содержимым, могут быть запаяны с одного или обоих концов (рис. 2, б). 3-й тип СО – напоминают настоящие сперматофоры, но сильно изогнуты, внутренние

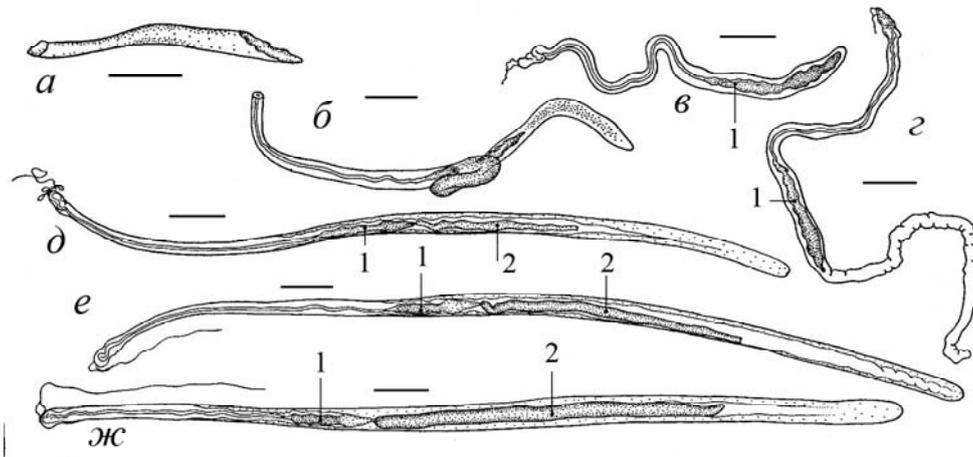


Рис. 2. Продукция наладочного (а–д) и истинного сперматофорогенеза (е–ж): а–г – сперматофороподобные образования в порядке усложнения строения; д – псевдосперматофор; е – квазисперматофор; ж – типичный сперматофор (1 – цементное тело, 2 – семенной резервуар). Шкала 1 мм

компоненты пока еще нетипичной формы, нет задней полости (рис. 2, в). 4-й тип СО – по строению сходен с предыдущим типом, но имеется задняя полость за цементным телом, которая, как правило, сильно изогнута и заполнена мутным секретом (рис. 2, г). Псевдосперматофоры внешне напоминают типичные сперматофоры, но резервуар за цементным телом по длине очень небольшой и спермы не содержит (рис. 2, д). Квазисперматофоры – первые настоящие сперматофоры, резервуар содержит сперму, но он пока полупрозрачный и короче, чем у обычных сперматофоров (рис. 2, е). Из выделенных пробных сперматофоров только квазисперматофоры, редко – псевдосперматофоры сохраняются в СМ и оказываются в первой порции сперматофоров, передаваемых при спаривании самцом самке. Остальные типы в СМ не накапливаются и постепенно удаляются через пенис. С эволюционной точки зрения пробный сперматофорогенез – акселерационная гетерохрония. С позиций конечного результата системогенеза репродуктивного аппарата как единой функциональной системы этим достигается минимизация потерь сперматозоидов при их запаковке в сперматофоры на фоне постепенного усложнения строения сперматофоров и СКО и повышения цены половых клеток.

Второй – собственно сперматофорогенез: продуцирование и накопление до спаривания в СМ нормальных сперматофоров (рис. 2, ж). Скорость образования сперматофоров зависит от их размеров и, соответственно, от количества запакованного полового продукта – чем они крупнее, тем медленнее образуются. У Teuthida и Sepiida СМ вмещают от нескольких сотен до 1–2 тыс. сперматофоров, формирование которых идет довольно быстро: от нескольких штук до первых десятков в сутки [4, 39, 40]. Плодовитость сперматофоров самцов у Sepiolida, среднеразмерных видов Incirrata составляет обычно до 100, максимально до 150, а у крупных видов не превышает 10–15. Соответственно, скорость формирования сперматофоров у них низкая – 2–3 сперматофора в сутки и медленнее [12, 41–43]. *Третий* – остаточный сперматофорогенез – идет при дегенерации

семенника и ослаблении потока спермы в СКО. Образуются более мелкие сперматофоры с уменьшенным семенным резервуаром.

5. Стадии зрелости половой системы

Наличие надежного метода определения зрелости исследуемых объектов является необходимым условием при изучении популяционной структуры, репродуктивных циклов и создании моделей управления промыслом. Все используемые шкалы стадий зрелости цефалопод можно разбить на три группы [44]. В *первую* входят шкалы, построенные лишь на более или менее подробном качественном описании состояния репродуктивной системы. Причем могут выделяться либо две стадии – зрелая и незрелая [45], либо несколько стадий [46–51]. В некоторых случаях здесь могут также использоваться и некоторые индексы. *Вторая* группа – нумерические шкалы, целиком или почти целиком построенные на количественных показателях (индексах, размерах различных частей половой системы и т. п.). Разные исследователи выделяют здесь две [52], три [53] или более стадий зрелости [49, 54–56]. *Третья* группа объединяет комплексные шкалы зрелости, в которых наряду с качественным описанием используются и количественные показатели репродуктивной системы [57–61]. Универсальная шкала А.И. Архипкина [62], учитывающая место аккумуляции зрелых половых продуктов для выделения стадии, оригинальна, но не пригодна для практического применения.

Шкалы стадий зрелости самцов, включающие как подробное качественное описание состояния различных частей репродуктивной системы, так и ряд количественных показателей (индексы репродуктивной системы), наиболее объективны. Каждая стадия зрелости характеризуется по совокупности признаков семенника и СКО. Следовательно, она описывает состояние всей репродуктивной системы. Шкалы зрелости головоногих – это не шкалы стадий зрелости гонад, как это характерно для рыб, а стадий зрелости половой системы в целом. У большинства Teuthida, Sepiida, Sepiolida шкалы состоят из стадий физиологического созревания (I–IV), функционального созревания (V_1) и зрелости (V_2 – V_3), физиологического выбоя при сохраняющейся функциональной зрелости (VI), полного выбоя (VII). Момент физиологической зрелости можно определить, к примеру, по появлению спермы в проксимальной части семепровода.

Шкалы зрелости самцов Octopoda наименее разработаны. С одной стороны, это связано со сложностью строения и необычайным разнообразием специфических особенностей их репродуктивной системы [63], с другой – с ее слабой изученностью. Выделяют от трех (зрелая/созревающая/незрелая) [64] до шести стадий созревания [65, 66], основанных на морфологических признаках половой системы. Была также неудачная попытка оценивать стадию зрелости лишь по признакам гектокотилия [67].

Для *Octopodidae* можно использовать комплексную шкалу для трех морфоэкологических групп, которые различаются особенностями строения и функционирования половой системы. Модельные виды в группах: 1 – *Enteroctopus dofleini*, самый крупный из Incirrata, формирует до 10 крупных сперматофоров, спаривается единожды в конце репродуктивного цикла (К-стратег); 2 – средне- и мелкоразмерные *Octopus vulgaris*, *O. conispadiceus*, *Benthoctopus abruptus*,

образуют > 100 сперматофоров, спариваются неоднократно (*r*-стратегии); 3 – мелкоразмерный, глубокоководный *Bathypolypus arcticus*, формирует несколько крупных сперматофоров (*K*-стратег). Окончательное формирование и аккумуляция сперматофоров у октоподид происходит в пре-дистальном отделе, называемом СМ и гомологичном 6-му отделу СЖ (аппендиксу) Teuthida и Sepiida. Самый дистальный отдел – пенис с дивертикулумом, гомологичный СМ кальмаров, выполняет у октоподид функцию по одиночной передачи сперматофоров. В шкале используются признаки семенника, количество и место локализации сперматофоров, строение гектокотилия. Выделены стадии физиологического созревания (I – III), функционального созревания (IV₁) и зрелые (IV₂), зрелые предвыбойные (IV₃), выбойные (V). Момент физиологической зрелости определяется началом формирования сперматофоров – первый из них виден через покровы 3-го отдела СЖ [68].

Аккумуляция и завершение формирования сперматофоров у Octopoda происходят в желобках центрального хрящевидного тяжа мешка и вдоль его стенки. При этом заполнение сперматофорами идет по часовой стрелке, а их укладка напоминает расположение патронов в барабане револьвера. В разных группах *Octopodidae* детали механизма накопления сперматофоров различаются. У *E. dofleini* накопительные желобки формируются только на центральном хрящевидном тяже мешка, отсюда сперматофоры выводятся непосредственно в пенис с дивертикулумом. У *O. conispadiceus* и *B. abruptus* аккумуляция начинается с желобков в стенке мешка, продолжается в центральном тяже, а затем сформированные сперматофоры выпадают в свободную полость мешка, где хранятся до вывода в пенис [69, 70].

Автор безгранично благодарен К.Н. Несису и Ч.М. Нигматуллину за ценные критические замечания, высказанные при обсуждении разделов настоящей статьи.

Summary

R.M. Sabirov. Reproductive System in Males of Cephalopoda. II. Spermatophoric Complex of Organs.

The article presents analytic review of literary and own data on emergence and development of males reproductive system in ontogenesis, on structure of testis and spermatophoric complex of organs, and formation of spermatophores. General structure of males reproductive system varies in different groups of cephalopods. The evolution of accessory glands in Cephalopoda, obviously, went in direction to lengthening of distal parts jointly with a differentiation of all its parts in connection with structure complication of formed sperm aggregates and perfection of their transfer mechanisms. The morphofunctional differences in sexual system structures are connected with different types of reproductive strategy in different groups of cephalopods on the one hand, and with formation of unique morphological appearance on the basis of evolution of the support-motive system on the other hand. Comparison of nomenclatures in names of male sexual system in cephalopods is made. Principles of scales of maturation stages are discussed.

Key words: cephalopods, spermatophoric complex of organs, development of reproductive system during ontogenesis, formation of spermatophores, scales of maturation stages.

Литература

1. *Marchand W.* Studien der Cephalopoden. I. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten // *Z. Wiss Zool.* – 1907. – Bd. 86. – S. 311–415.
2. *Brock J.* Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden // II. Beitrag. Diese Zeitschr. – 1882. – Bd. 36. – S. 558.
3. *Chun K.* Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden // *Zool. Anz.* – 1906. – Bd. 29, H. 25–26. – S. 743–753.
4. *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.
5. *Blancquart T.* L'origine et la formation des spermatophores les Cephalopodes dekapodes // *Cellule Rec Cytol Histol.* – 1925. – F. 36. – P. 315–356.
6. *Kerr J.G.* Notes upon de Dana specimens of *Spirula* and upon certain problems of Cephalopoda morphology // *Oceanogr Rep. Danish "Dana" Exped. 1920–22.* – 1931. – No 8. – P. 1–36.
7. *Peterson R.P.* The anatomy and histology of the reproductive systems of *Octopus bimaculoides* // *J. Morphol.* – 1959. – V. 104. – P. 61–88.
8. *Badenhorst J.H.* The morphology and histology of the male genital system of the squid *Loligo reynaudii* (d Orbigny) // *Ann. Univ. Stellenbosch. Ser. A* – 1974. – V. 49. – P. 1–36.
9. *Roper C.F.E.* A study of the genus *Enoploteuthis* (Cephalopoda: Octopoda) in the Atlantic ocean with a redescription of the type species, *E. leptura* (Leach, 1817) // *Dana-Report.* – 1966. – No 66. – P. 1–46.
10. *Austin C.R., Lutwak-Mann C., Mann T.* Spermatophores and spermatozoa of the squid *Loligo pealii* // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. Biol. Sci.* – 1964. – V. 161. – P. 143–152.
11. *Mann T., Martin A.W., 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.
12. *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 биографии в эпоху глобальных изменений. – Мурманск, 2009. – 14 с. (в печати).
13. *Rocha F., Guerra A., Gonzalez A.* A review of reproductive strategies in cephalopods // *Biol. Rev.* – 2001. – V. 76. – P. 291–304.
14. *Сабиров Р.М.* Репродуктивная система головоногих моллюсков Cephalopoda. I. История изучения // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 2. – С. 33–50.
15. *Сабиров Р.М.* Планы строения репродуктивной системы самцов головоногих моллюсков (Cephalopoda): корреляции и заключения // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 194–201.
16. *Бизиков В.А.* Эволюция раковины головоногих моллюсков. – М.: Изд-во ВНИРО, 2008. – 448 с.
17. *Бобрецкий Н.В.* Исследования о развитии головоногих // Изв. о-ва любит. естествозн., антропол., этногр. – 1877. – Т. 24, вып. 1. – С. 1–73.
18. *Давыдов К.Н.* Курс эмбриологии беспозвоночных. – Петербург-Киев: Сотрудник, 1914. – 184 с.
19. *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.

20. *Tsukahara J.* Structural changes during spermatophore formation of the *Nautilus pompilius* // Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac., Occasional Papers. – 1988. – No 15. – P. 48–51.
21. *Дондуа А.К.* Биология развития. Т. 2. Клеточные и молекулярные аспекты индивидуального развития. – СПб: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2005. – 239 с.
22. *Mangold K.* Reproduction // Cephalopod life cycles, Acad. Pr. Lond. – 1987. – V. 2. – P. 157–200.
23. *Ливанов Н.А.* О закономерностях живой природы // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. – 1960. – Т. 120, кн. 6. – С. 3–32.
24. *Voss N.A.* A monograph of the Cephalopoda of the North Atlantic. The family *Histioteuthidae* // Bull. Mar. Sci. – 1969. – V. 19, No 4. – P. 713–867.
25. *Несис К.Н.* Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. – М.: Лег. и пищ. пром-ть, 1982. – 236 с.
26. *Wodinsky J.* Hormonal inhibition of feeding and death in Octopus: control by optic gland secretion // Science. – 1977. – No 198. – P. 948–951.
27. *Wells M.J., Wells J.* Cephalopoda: *Octopoda* // Giese A.C., Pearse J.S. (eds) Reproduction of marine invertebrates. – New York; San Francisco; London: Acad. Press, 1977. – V. 4. – P. 291–336.
28. *Taki J.* The research of octopods. II. Reproductive system of females and males // Jap. Journ. Malacol. – 1945. – V. 13, No 5–8. – P. 267–310.
29. *Young J.Z.* The visceral nerves of Octopus // Proc. R. Soc. Lond. Ser. Biol. Sci. – 1967. – No 253. – P. 1–22.
30. *Северцев А.С.* Введение в теорию эволюции. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. – 318 с.
31. *Grieb T.M., Veeman R.D.* A study of spermatogenesis in the spawning population of the squid *Loligo opalescens* // Fish Bull. Fish Game. – 1978. – V. 169. – P. 11–21.
32. *Резник Я.И.* Гаметогенез и стадии зрелости кальмара Бартрама *Ommastrephes bartrami* // Биология, распределение и состояние запасов кальмаров Тихого океана. – Владивосток, 1982. – С. 39–40.
33. *Collins M.A., Villanueva R.* Taxonomy, ecology and behaviour of the Cirrate Octopods // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. – 2006. – V. 44. – P. 277–322.
34. *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.
35. *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.
36. *Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М.* Морфология и функционирование репродуктивной системы самцов кальмаров семейства *Ommastrephidae* // Автореф. докл. 8 Всес. совещ. по изучению моллюсков. – Л.: Наука, 1987. – С. 243–244.
37. *Нигматуллин Ч.М., Лантиховский В.В., Сабиров Р.М.* Репродуктивная биология командорского кальмара // Промысл. аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. – М.: Изд-во ВНИРО, 1996. – С. 10–13, 101–124.
38. *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. Boletzky. – Berlin: Berliner Palabiologische Abhandlungen, 2003. – Bd. 3. – S. 80–96.

39. 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.
40. Сабиров П.М., Озарева Ю.Д. Сперматогенез длинноперых кальмаров *Loligo vulgaris* и *L. forbesi* (Myopsida, Loliginidae) // Автореф. докл. VIII Всес. совещ. по изуч. моллюсков. – Л.: Наука, 1987. – С. 332–333.
41. 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.
42. Mann T. Spermatophores. Development, structure, biochemical attributes and role in the transfer of spermatozoa. – Springer-Verlag, 1984. – 386 p.
43. Haimovici M. *Eledone gaucha*, a new species of eledonid octopod (Cephalopoda: Octopodidae) from southern Brazil // Nautilus. – 1988. – V. 102, No 2. – P. 82–87.
44. Juanico M. Squid maturity scales for population analysis // FAO Fish. Tech. Paper. – 1983. – No 231. – P. 341–378.
45. Summers W.S. Age and growth of *Loligo pealei*, a population study of the common Atlantic coast squid // Reierence: Biol. Bull. – 1971. – No 141. – P. 189–201.
46. Tanaka J. On the stock of *Octopus (Octopus) vulgaris* Lamarck, on the East Coast of Boso Peninsula, Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1958. – V. 24, No 8. – P. 601–607.
47. Cabrera G. Pulpus y calamares en aguas del Sahara Español // Publ. Tech. de la junte de Estudios de pesca. – 1969. – No 8. – 5 p.
48. Hixon R.F. Growth, reproductive biology, distribution and abundance of three species of Loliginid squid (Myopsida, Cephalopoda) in the northwest Gulf of Mexico: Ph.D. thesis. – Coral Gables: University of Miami, 1980. – 233 p.
49. Coelho M.L., O'Dor R.K. Evaluation of male reproductive features in *Illex illecebrosus* for maturity staging. // NAFO SCR. – 1984. – Doc. 84/IX/101. Ser. No 898. – P. 1–22.
50. Martins H.R. Biological studies of the exploited stock of *Loligo forbesi* (Mollusca: Cephalopoda) in the Azores // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1982. – No 62. – P. 799–808.
51. Шевцов Г.А. Тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus* Steenstrup, 1880 (Cephalopoda, Ommastrephidae) северо-западной части Тихого океана (биология, распределение, состояние запасов): Дис. ... канд. биол. наук. – 1978. – 186 с.
52. Кавасаки Ц. Популяционная структура обыкновенного тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus*, распространенного в водах у восточного побережья п-ва Идзу / Пер. с яп. – Токай суй кэмпо, 1971. – № 61. – С. 81–84 (№ Ц-41919. – М.: Всесоюз. центр переводов, 1975).
53. Sanchez P. Maturation des gonades en fonction de la croissance chez *Eledone cirrosa* de la Mediterranee // Rap-p. proc.-verb. reun. commus int. explor. sci. mer. Mediterr. – Monaco, 1979. – No 10. – P. 25–26.
54. Guerra A.S. Determinacion de las diferentes fases del desarrollo sexual de *Octopus vulgaris* Lamarck, mediante un indice de madurez. // Inv. Pesq. – 1975. – T. 39, F. 2. – P. 397–416.
55. Guerra A.S. Estudio sobre la biologia y estructura de las poblaciones del pulpo comun (*Octopus vulgaris*): Tesis doctoral. – Barcelona, 1979. – 20 p.
56. Wiborg K.F., Gjøsaeter J. The squid *Todarodes sagittatus* (Lamarck). Distribution and biology in northern waters, April 1980 – April 1981 // Int. Coun. Expl. Sea, Shellfish Comm. – 1981. – C.M. K: 14. – 23 p.
57. Squires H.J., Barragan J.H. *Lolliguncula panamensis* (Cephalopoda: Loliginidae) from the Pacific coast of Colombia // Veliger. – 1979. – V. 22, No 1. – P. 67–74.

58. Hixon R.F., Ramirez M.J.S., Villoch M. Aspects of morphometrics and reproduction of the squid *Ommastrephes pteropus* Steenstrup 1885 in the western Gulf of Mexico // Bull. Amer. Malacol. Un., Inc., Ann. meet. – 1980. – V. 46. – P. 54–60.
59. Burukovsky R.N., Froerman Yu.M., Nigmatullin Ch.M. Reproductive biology and scale of maturity stage of reproductive system of female squid (*Illex illecebrosus*) // NAFO SCR. – 1984. – Doc. 84/IX/120, Ser. No 917. – P. 1–4.
60. Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M., Froerman Yu.M. Reproductive biology and Scale of maturity Stages of the reproductive system of male squid (*Illex illecebrosus*) // NAFO SCR. – 1984. – Doc. 84/IX/119, Ser. No 916. – P. 1–3.
61. Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н. Нектонные океанические кальмары. – М.: Агропромиздат, 1985. – 224 с.
62. Arkhipkin A.I. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages // J. Northw. Atl. Fish. Sci. – 1992. – V. 12. – P. 63–74.
63. Nesis K.N. Mating, Spawning and dearth in oceanic cephalopods: a review // Ruthenica. – М., 1996. – V. 6, No 1. – P. 23–64.
64. Quetglas A., Gonzalez M., Carbonell A., Sanchez P. Biology of the deep-sea octopus *Bathypolypus sponsalis* (Cephalopoda: Octopodidae) from the western Mediterranean Sea // Marine Biol. – 2001. – V. 138. – P. 785–792.
65. Нигматуллин Ч.М. Методики изучения головоногих моллюсков // Инструкции по производству биологических работ и их первичной обработке. – Калининград: АтлантНИРО, 1977. – С. 56–76.
66. Аюпов И.П. Особенности репродуктивной стратегии осьминогов *Octopus dofleini* из популяции Южно-Курильского района по материалам японского ярусного промысла // Тр. СахНИРО. – Южно-Сахалинск, 2006. – Т. 8. – С. 170–191.
67. O'Dor R.K., Macalaster E.G. *Bathypolypus arcticus* // Cephalopod life cycles. V. 1. Species Accounts / Ed. P.R. Boyle. – London: Acad. Press, 1983. – P. 401–410.
68. Беснятых А.В., Сабиров Р.М. Шкала стадий зрелости самцов осьминогов семейства Octopodidae (Cephalopoda: Incirrata) // Тез. докл. 10 Съезда Гидробиол. о-ва РАН. – Владивосток, 2009. – С. 42.
69. Беснятых 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.
70. Беснятых А.В., Любин П.А., Сабиров Р.М. Черты биологии и экологии осьминога *Bathypolypus arcticus* в Баренцевом море (Cephalopoda) // Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики. – М.: ГЕОС. – 2008. – Вып. 8. – С. 42–45.

Поступила в редакцию
25.02.09

Сабиров Рушан Мирзович – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.

E-mail: rsab@ksu.ru, Rushan.Sabirov@mail.ru