

УДК 594.5:591.463.5:575.8

**ПЛАНЫ СТРОЕНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ
САМЦОВ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ (CERPHALOPODA):
КОРРЕЛЯЦИИ И ЗАКЛЮЧЕНИЯ**

Р.М. Сабиров

Аннотация

Проведен сравнительный анализ планов строения репродуктивной системы в основных систематических группах головоногих моллюсков. Описаны различия в планах строения СКО у Nautilida, Octopoda Cirrata и Incirrata, Teuthida и Sepiida. Эволюция комплекса аксессуарных желез Cerphalopoda шла в направлении непрерывного удлинения дистальной части на фоне дифференцировки всех отделов в связи с усложнением строения образуемых агрегатов спермы и совершенствованием механизма их передачи.

Головоногие моллюски по основным чертам биологии размножения резко отличаются от других моллюсков и экологически близких костистых рыб. Помимо сложного репродуктивного поведения и моноциклии, для них характерно наличие комплекса вспомогательных желез половой системы, обеспечивающих надежную запаковку полового продукта перед выводом во внешнюю среду [1, 2]. У самцов это сперматофорный комплекс органов (СКО), термин К. Ропера [3], состоящий из семепровода, сперматофорной железы (СЖ) и сперматофорного мешка. Самцы становятся функционально половозрелыми и готовыми к спариванию только после накопления в СКО достаточного количества сперматофоров. Сперматофорогенез протекает в несколько этапов и занимает большую часть онтогенеза [4, 5].

Сперматофорное осеменение в эволюционном плане занимает промежуточное положение между наружным и внутренним осеменением, приближаясь к последнему [6, 7]. При этом оно может иметь и определенные достоинства по сравнению с внутренним, в частности, облегчает реализацию промискуитета и повышает генетическое разнообразие популяции. Но по энергозатратам сперматофорное осеменение проигрывает внутреннему. Очевидно, сперматофоры, широко распространенные в животном царстве, являются приспособлением к экономии спермы в условиях ограничений морфологической организации. У моллюсков таким ограничением явилось положение первичного полового отверстия в мантийной полости. Но, как указывал А.А. Любищев [8], «ограниченность формообразования не накладывает никаких ограничений на форму путей развития». Головоногие барьер эволюционно сложившихся морфологических ограничений преодолели путем возникновения вспомогательных желез и структур половой системы. У самцов этот путь определил эволюцию СКО и образуе-

мых агрегатов спермы от сперматоцейгмов (*Cirrata*) и простых червеобразных агрегатов (*Nautilida*) до сложных сперматофоров (*Teuthida*, *Sepiida*, *Incirrata*) [9, 10].

Материалом для сравнительного анализа послужили результаты исследований половой системы у более 1.2 тыс. экз. самцов головоногих около 30 видов из отрядов *Sepiida*, *Teuthida*, *Octopoda*, а также литературные данные (*Nautilida*; *Argonautoidea*) [6, 11–15].

СКО *Nautilida* представлен не дифференцированной на отделы СЖ, сперматофорным мешком и длинным пенисом с боковым слепым отростком. Червеобразно изогнутые сперматофоры состоят из спермиомассы в виде нити толщиной около 1 мм, покрытой двуслойной оболочкой. Они поступают в мешок по длинному трубчатому протоку. Таким же длинным протоком сперматофорный мешок соединяется с пенисом [14].

У осьминогов СКО с семенником представляет собой овальное тело, заключенное в генитальный мешок (целотелий). За пределы мешка выступает только дистальная часть сперматофорного мешка с пенисом и дивертикулом. СЖ – система компактно S-образно уложенных пяти отделов. Сперматофорный мешок сильно вытянут, спирально слегка скручен в виде конуса (рис. 1, *a–c*). Проксимальная, широкая часть сперматофорного мешка соединяется с дивертикулом, переходящим в пенис. Выводное отверстие пениса некоторых видов может располагаться субтерминально, а сам пенис зрелых особей заканчивается небольшим слепым отростком (*O. dofleini*) [16].

Созревающие сперматофоры в мешке лежат в желобках, отделенных друг от друга высокими параллельными септами. Зрелые сперматофоры выпадают из желобков в полость мешка и аккумулируются там. Такое явление можно сравнить с выпадением зрелого ооцита из фолликула в яичниках самок [15]. Плодовитость сперматофоров самцов у среднеразмерных видов *Incirrata* составляет 50–100, максимально – до 150, а у крупных видов обычно не превышает 10 [6, 17, 18].

Особняком среди *Incirrata* стоят *Argonautoidea*, несущие черты крайней специализации. В СЖ у них формируется единственный крупный сперматофор, который эякулирует прямо в сперматофорном мешке. Затем мешок со спермиомассой и остатками оболочек сперматофора переносится в полость гектокотилия [11, 12, 15].

У плавниковых осьминогов отделы СКО имеют округлую мешковидную форму и менее дифференцированы, чем у неплавниковых. Основная масса отделов СЖ представлена плотной железистой тканью (рис. 1, *d*). Сформированные агрегаты спермы – яйцевидные сперматоцейгмы до 1 мм в длину. Они аккумулируются в дистальной части 3-го отдела СЖ, соединенный протоком с двумя долями придаточной железы. На ее дистальной доле лежит слабо изогнутый пенис, частично срастаясь с ней основанием. Дивертикулум, характерный для *Incirrata*, отсутствует [19].

СКО кальмаров и каракатиц – система компактно сложенных семепровода, отделов СЖ, и сперматофорного мешка (рис. 2). У некоторых видов, образующих от нескольких сотен сперматофоров до 1–2 тыс., в VI отделе СЖ можно наблюдать временное скопление нескольких сперматофоров, до 5–10. По сперматофорному протоку сперматофор из этого отдела попадает в фундус сперматофорного мешка.

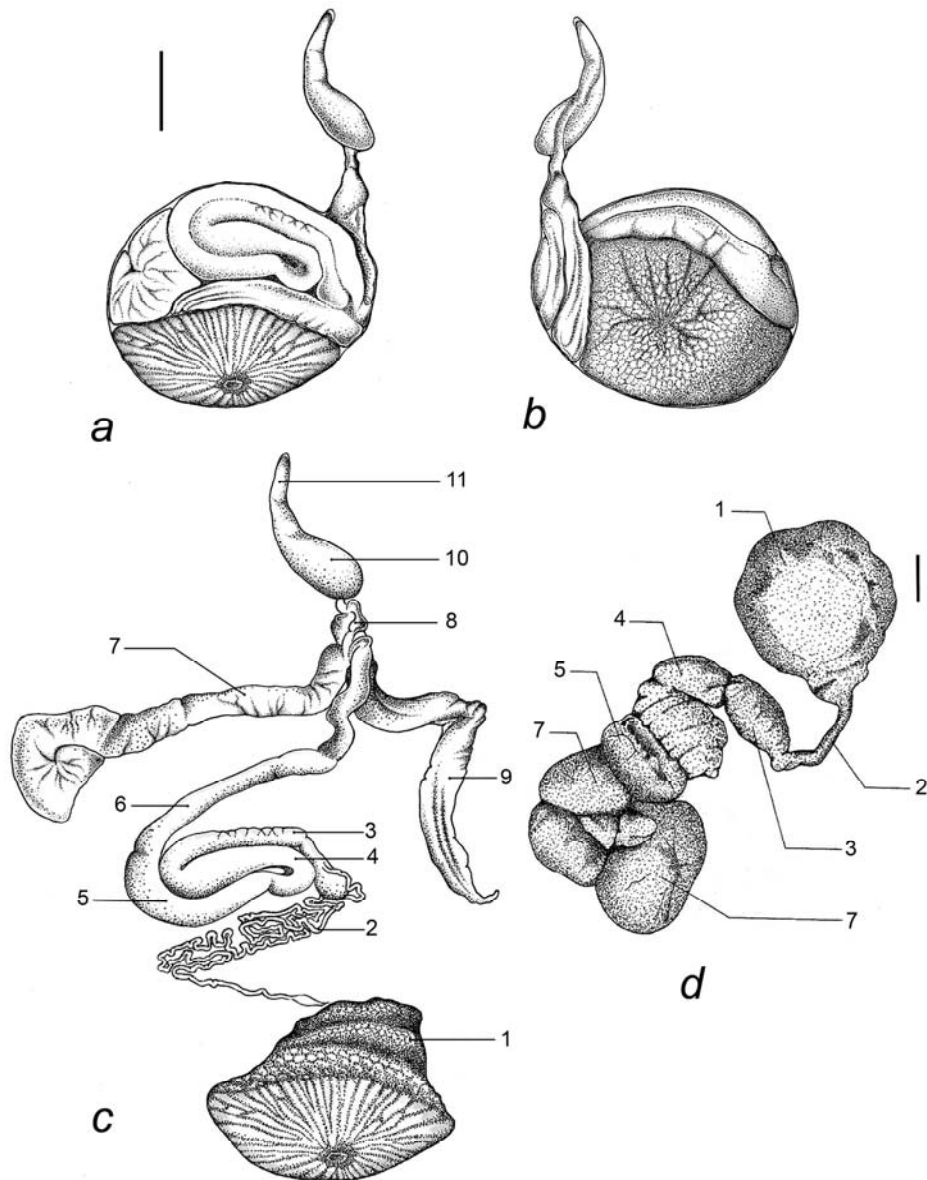


Рис. 2. Половая система осьминогов: *a-c* – *Scaevirus unicirrhus* (Incirrata), *d* – *Opisthoteuthis californiana* (Cirrata). Вид в естественном состоянии с вентральной (*a*), дорсальной (*b*) сторон и в расправленном (*c*, *d*); покровы висцерального целома и полового мешка удалены. 1 – семенник; 2 – семяпровод; 3–6 – I–IV отделы СЖ соответственно; 7 – V отдел СЖ (простата); 8 – промежуточный проток; 9 – сперматофорный мешок; 10 – дивертикулум; 11 – пенис. Шкала 0.5 см

Здесь и в срединной части мешка из стенок внутрь полости выступают спирально расположенные ламеллы, благодаря которым сперматозоиды в мешке располагаются по спирали. В мешке происходит не только накопление, но и «дозревание» сперматозоидов [20, 21]. Скорость образования сперматозоидов зависит от их размеров – чем они крупнее, тем медленнее образуются. Сперма-

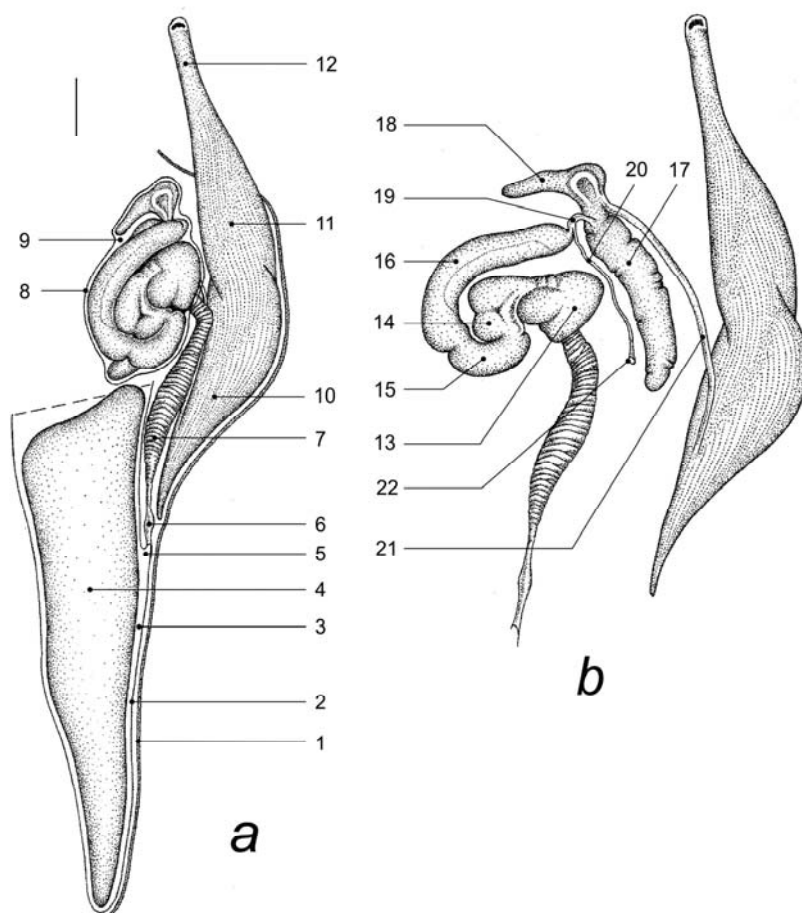


Рис. 2. Половая система *Ommastrephes bartrami* (Teuthida). Вид в естественном состоянии с вентральной стороны (а) и в расправленном (b). 1 – оболочка внутренней массы; 2 – покровы висцерального целома; 3 – задняя часть висцерального целома; 4 – семенник; 5 – воронка семепровода; 6 – ампула семепровода; 7 – семепровод; 8 – покровы полового мешка; 9 – половой мешок; 10–12 – фундус, основная часть и пенис сперматофорного мешка соответственно; 13–18 – I–VI отделы СЖ соответственно; 19–21 – промежуточный, экскреторный (22 – его воронка) и сперматофорный протоки соответственно. Шкала 1 см

тофорные мешки Teuthida и Sepiida вмещают от сотни до 1–2 тыс. сперматофоров, формирование которых идет довольно быстро: от нескольких штук до нескольких десятков в сутки [20, 22, 23].

Как видно, общий план строения репродуктивной системы самцов в разных группах цефалопод различается (рис. 3). Анцестральный план, очевидно, представлял собой недифференцированную железистую трубку, продуцирующую железистый матрикс в качестве защитной среды для выводимой спермы. Строение СКО *Siggrata* носит черты наиболее архаичного: отсутствие сперматофорного мешка, аккумуляция сперматоцейгмов в дистальной части СЖ, отсутствие гектокотилия.

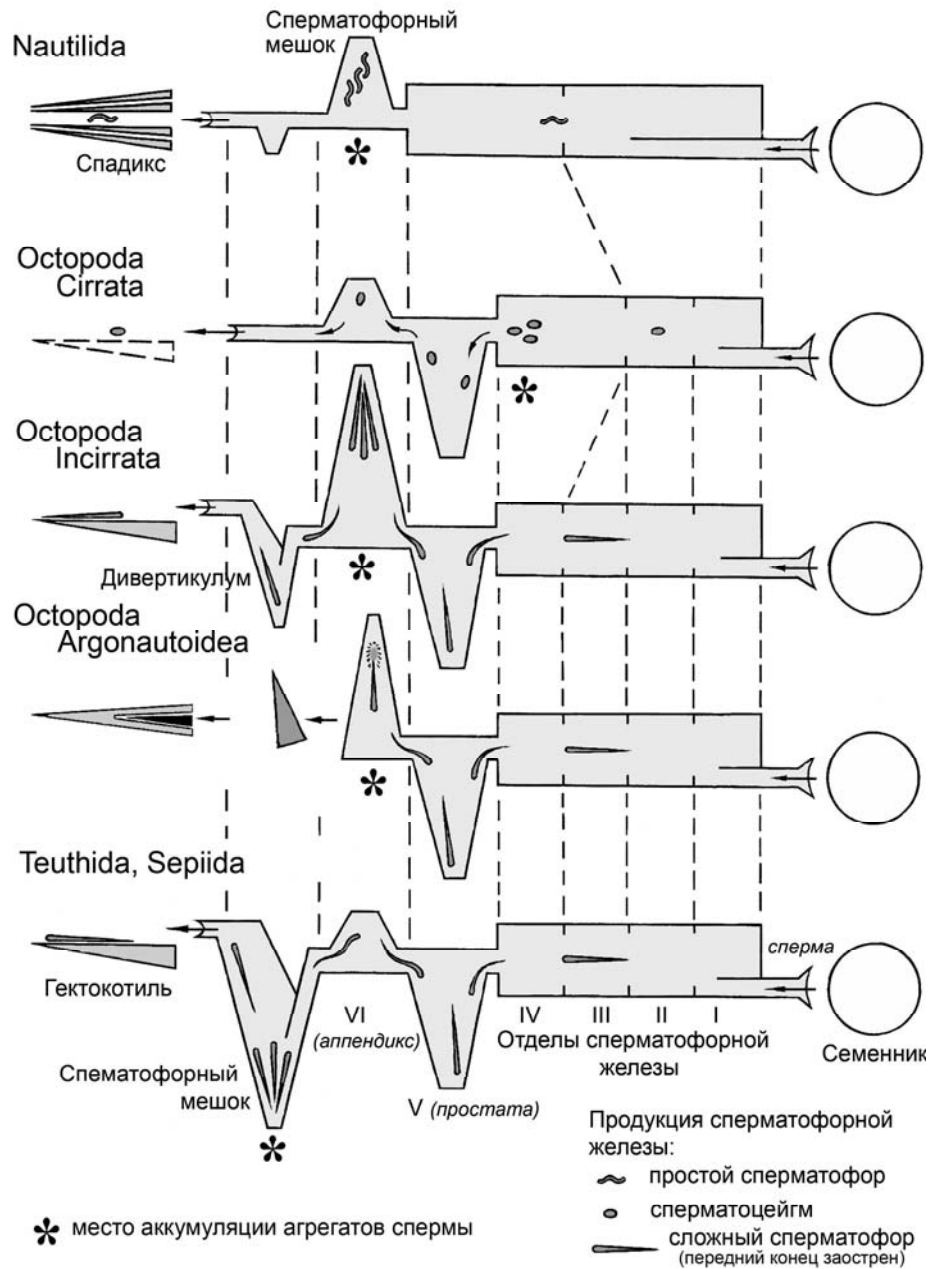


Рис. 3. Морфофункциональное соотношение частей репродуктивной системы самцов в основных систематических группах головоногих моллюсков

У *Nautilida* аккумуляция простых сперматозоидов сдвинулась в более дистальную часть, очевидно, гомологичную сперматофорному мешку *Incirrata* и VI отделу СЖ (аппендиксу) кальмаров и каракатиц. При этом часть вентральных рук самцов преобразовалась в копулятивный орган – спадикс. У *Incirrata* и, особенно, *Teuthida* дальнейшая эволюция дистальных отделов СЖ в органы завершения формирования сложных сперматозоидов и их аккумуляции сопро-

вождалась специализацией одной или двух рук (гектокотили) для целей максимально эффективной передачи полового продукта.

У неплавниковых осьминогов на фоне низкой скорости формирования (не более 1–2 шт./сут и медленнее) относительно небольшого числа сперматофоров, их окончательное формирование и аккумуляция стали происходить в преддистальном отделе, называемом сперматофорным мешком и гомологичном VI отделу СЖ Teuthida и Sepiida. Самый дистальный отдел – пенис с дивертикулом, гомологичный сперматофорному мешку кальмаров, при этом стал выполнять исключительно функцию по одиночной передаче сперматофоров, которые выводятся передним концом в направлении половых путей самок. Это привело к появлению в ряде групп Octopoda сложных вариантов внутреннего осеменения сперматофорами.

У Teuthida и Sepiida морфофункциональная дифференцировка дистальных отделов исторически шла на фоне развития порционной передачи сперматофоров при копуляции, увеличения их числа и скорости формирования (до 5–30 шт./сут). Функции завершения формирования сперматофоров и их аккумуляции распределились, соответственно, между VI отделом СЖ и сперматофорным мешком как самой дистальной частью СКО.

Эволюция комплекса аксессуарных желез Cephalopoda, очевидно, шла в направлении непрерывного удлинения дистальной части на фоне дифференцировки всех отделов в связи с усложнением строения образуемых агрегатов спермы и совершенствованием механизма их передачи. Морфофункциональные различия планов строения СКО связаны с разными типами репродуктивных стратегий в разных группах головоногих моллюсков.

За неоценимую помощь при подготовке статьи автор сердечно благодарен К.Н. Несису и Ч.М. Нигматуллину. Автор также очень признателен А.В. Беспятым и В.В. Лаптиховскому за плодотворное обсуждение основных положений статьи.

Summary

R.M. Sabirov. Views of male reproductive system structure in Cephalopoda: correlations and consequences.

The comparative analyse of reproductive systems in main systematic groups of Cephalopoda are described. The general plans of structure of SCO in Nautilida, Octopoda Cirrata и Incirrata, Teuthida и Sepiida are essentially differ. The evolution of accessory glands system in Cephalopods evidently developed on direction of lengthening of its distal parts on a background of morphological and functional differentiation. This made it possible the improvement of mechanism of complexity spermatophores transfer.

Литература

1. *Mangold K.* Reproduction // Boyle P.R. (ed). Cephalopod Life Cycles. V. II. Comparative Reviews. – London: Academic Press, 1987. – P. 157–200.
2. *Nesis K.N.* Mating, spawning and death in oceanic cephalopods: a review // *Ruthenica*. – 1996. – V. 6, No 1. – P. 23–64.

3. *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.
4. *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. 122–124.
5. *Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M.* Cephalopod spermatophores, their functional, ontogenetic and evolutionary aspects (example: ommastrephid squids) // Pap. Intern. Symp. “Coleoid cephalopods through time”. Berliner Paleobiologische Abhandlungen / Ed. K. Warnke. – Berlin, 2002. – Bd. 1. – S. 85–87.
6. *Mann T.* Spermatophores. Development, structure, biochemical attributes and role in the transfer of spermatozoa. – Springer-Verlag, 1984. – 217 p.
7. *Реунов А.А.* Сперматогенез многоклеточных животных. – М.: Наука, 2005. – 123 с.
8. *Любичев А.А.* Проблемы формы и систематики эволюции организмов. – М.: Наука, 1982. – 279 с.
9. *Сабиров Р.М., Беспятовых А.В.* Агрегаты спермы Octopoda: многообразие и классификация // Матер. докл. VII съезда гидробиол. о-ва РАН. – Казань, 1996. – Т. 1. – С. 146–148.
10. *Сабиров Р.М., Беспятовых А.В.* Архитектоника репродуктивной системы самцов Octopoda и Teuthida (Mollusca, Cephalopoda): аналитический взгляд // Тр. Междунар. научн. конф. «Новая геометрия Природы». Т. 2. Биология, медицина. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2003. – С. 297–304.
11. *Несис К.Н.* Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. – М.: Легкая и пищевая пром-ть, 1982. – 360 с.
12. *Wells M.J., Wells J.* Cephalopoda: Octopoda // Reproduction of marine invertebrates / Ed. A.C. Giese, J.S. Pearse. – N. Y.-San Francisco-London: Academic Press, 1977. – V. 4. – P. 291–336.
13. *Abdul Rahim S.V.M., Chandran M.R.* Studies on the reproductive biology of the warm water squid *Loligo duvauceli* D’Orbigny. 1. Functional morphology of the male reproductive system // J. Mar. Biol. Ass. India. – 1984. – V. 26, No 1, 2. – P. 71–79.
14. *Tsukahara J.* Structural changes during spermatophore formation of the Nautilus pompilius. – Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac., Occasional Papers, No 15. – 1988. – P. 48–51.
15. *Laptikhovskiy V., Salman A.* On the reproductive strategies of the epipelagic octopods of the superfamily Argonautoidea (Cephalopoda: Octopoda) // Mar. Biol. – 2003. – No 142. – P. 321–326.
16. *Беспятовых А.В., Сабиров Р.М., Аюпов И.Р.* Функциональная морфология половой системы самцов осьминогов *Octopus conispadiceus* и *Octopus dofleini* (Incirrata: Octopodidae) // Тез. докл. 8 Съезда гидробиол. о-ва РАН. – Калининград, 2001. – Т. 1. – С. 37–38.
17. *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-p. Biol. – 1973. – V. 58, No 3. – P. 711–723.
18. *Haimovici M.* *Eledone gaucha*, a new species of eledonid octopod (Cephalopoda: Octopodidae) from southern Brazil // Nautilus. – 1988. – V. 102, No 2. – P. 82–87.
19. *Беспятовых А.В., Сабиров Р.М., Ханнанова Л.А.* Новые данные о строении и функционировании репродуктивной системы самцов плавникового осьминога *Opisthoteuthis californiana* (Octopoda: Incirrata) // Тр. Междунар. научн. конф. «Новая гео-

- метрия Природы». Т. 2. Биология, медицина. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2003. – С. 46–50.
20. *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.
21. *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.
22. *Durward R.D., Vessey E., O'Dor R.K.* Aspects of maturation, mating, spawning and larval development of *Illex illecebrosus* relevant to field studies // *ICNAF Res. Doc. 79/XI/13*, Ser. No 5338. – 1979. – P. 1–11.
23. *Сабиров Р.М., Озарева Ю.Д.* Сперматофорогенез длинноперых кальмаров *Loligo vulgaris* и *L. forbesi* (Myopsida, Loliginidae) // Автореф. докл. 8 Всес. совещ. по изучению моллюсков. – Л.: Наука, 1987. – С. 332–333.

Поступила в редакцию
10.07.07

Сабиров Рушан Мирзович – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.
E-mail: rsab@ksu.ru