

УДК 594.581.3:591.463

СТРУКТУРА РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ САМЦОВ СПИРУЛЫ (*Cephalopoda: Spirula spirula*)

Р.М. Сабиров, А.А. Новиков, А.В. Голиков

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

Аннотация

Дано описание общей морфологии репродуктивной системы самца *Spirula spirula*, приведены морфометрические показатели сперматофоров и особенностей их продуцирования в онтогенезе. Репродуктивная система имеет типичное строение для Coleoidea. Однако положение репродуктивной системы в теле самцов уникально для Cephalopoda: семенник и сперматофорный комплекс органов (СКО) располагаются в задней части мантийной полости соответственно справа и слева от главной оси тела. Их симметричное латеральное положение возникло вследствие развития внутренней спиральной раковины. Для связи семенника с СКО развился необычно вытянутый целомодукт (половая воронка), проходящий сквозь полость внутри первого (внутреннего) оборота раковины. Сперматофоры характеризуются своеобразным строением цементного тела, их общая длина составила 10.81–12.07 мм, в среднем 11.37 мм, это составляет 29.2% к длине мантии (ДМ). В процессе продуцирования сперматофоров происходит постепенное уменьшение количества запакованного полового продукта в семенных резервуарах. Общее число сперматофоров в сперматофорном мешке 84, общий объем спермиомассы во всех сперматофорах 0.0168 см³, средняя масса одного сперматофора 0.65 мг, общая масса всех сперматофоров 0.021 г. В целом репродуктивная система самцов спидуры демонстрирует черты высокой специализации: уникальная топография, длинный целомодукт, протяженный экономичный сперматофорогенез, которые возникли в ходе эволюции соотношения её эндогастрической спиральной раковины и висцерального мешка.

Ключевые слова: спидура, репродуктивная система самцов, функциональная морфология, сперматофоры, онтогенетическая изменчивость

Введение

Spirula spirula Linnaeus, 1758 – единственный вид отряда Spirulida. Он распространен в мезопелагиали (от 100 до 1000 м, преимущественно 300–700 м) субтропических и тропических вод Атлантики и Индоветспацифики, однако раковины погибших спидуры выносятся на берег до субарктической Канады на севере. Ведет уникальный образ жизни среди головоногих моллюсков: плавает головой вниз, задний конец тела с раковинной и фотофором находятся наверху [1–4]. Достоверных морфологических и молекулярно-генетических различий между спидурами из разных океанов нет [5, 6]. Спирулиды существуют на Земле не менее 120 млн лет. При этом, судя по небольшому количеству их ископаемых находок, они всегда были немногочисленными формами в морских экосистемах [7].

Внешняя морфология и анатомия спинулы, в том числе их репродуктивная система, описаны лишь в немногих работах [5, 8–11]. Первое описание половой системы самцов сделано Р. Оуэном [8] для незрелого экземпляра, при этом отмечены только гектокотилизация обеих вентральных рук и положение семенника в правой части мантийной полости. Позднее гектокотили спинулы описаны более подробно, в том числе указано на морфологические различия правого и левого [5, 11б 12]. Упоминание о репродуктивной системе самцов спинулы имеется только в работе Дж.Г. Керра [11], который приводит качественные рисунки сперматофорного комплекса органов (СКО) и сперматофоров. Однако это описание носит крайне ограниченный характер. Дж.Г. Керр лишь подразделяет СКО на проксимальную, промежуточную и дистальную части, упоминает размеры сперматофоров (длина около 10.5 мм, толщина около 0.4 мм) и их семенных резервуаров (длина около 5.0 мм, толщина около 0.2 мм).

В связи с этим мы поставили цель восполнить существующий пробел в подробном описании общей морфологии репродуктивной системы самцов спинулы, метрических показателей сперматофоров и особенностей их продуцирования в онтогенезе.

Материал и методы

Материалом для исследования послужил самец спинулы, выловленный в рейсе № 17 НИС «Витязь» 20 ноября 1978 г. креветочным тралом на глубине 900–950 м в Мозамбикском проливе (20°48' ю.ш. – 35°56' в.д.) Индийского океана.

Биологический анализ включал измерение дорсальной длины мантии (ДМ), семенника, частей СКО (с точностью до 1 мм), массы тела, семенника, СКО (с точностью до 0.1 г). Стадия зрелости была определена по шкале, разработанной для десятируких головоногих моллюсков [13]. Рассчитаны следующие индексы: коэффициент зрелости $K_{зр}$ (отношение веса репродуктивной системы к весу тела), коэффициент гонады K_g (отношение веса семенника к весу тела), коэффициент СКО $K_{СКО}$ (отношение веса СКО к весу тела).

ДМ самца составила 39 мм, общая масса тела 10.7 г, стадия зрелости V_2 .

Морфометрический анализ сперматофоров включал измерение его общей длины (ДС) и всех внутренних компонентов (с точностью до 0.01 мм). Для изучения онтогенетической изменчивости сперматофоры из передней части (раньше сформированные) и задней части – фундуса (позже сформированные) сперматофорного мешка анализировались отдельно. Размер выборки сперматофоров из каждой части мешка составлял по 20 шт. Объем семенного резервуара сперматофора (мм^3) определялся по формуле объема цилиндра

$$V = \pi i^2 l / 4,$$

где V – объем семенного резервуара, мм^3 , i – ширина семенного резервуара, мм, l – длина семенного резервуара, мм.

Индивидуальная эффективная продукция спермы (мм^3) определялась умножением среднего значения объема семенного резервуара на число сперматофоров у самца.

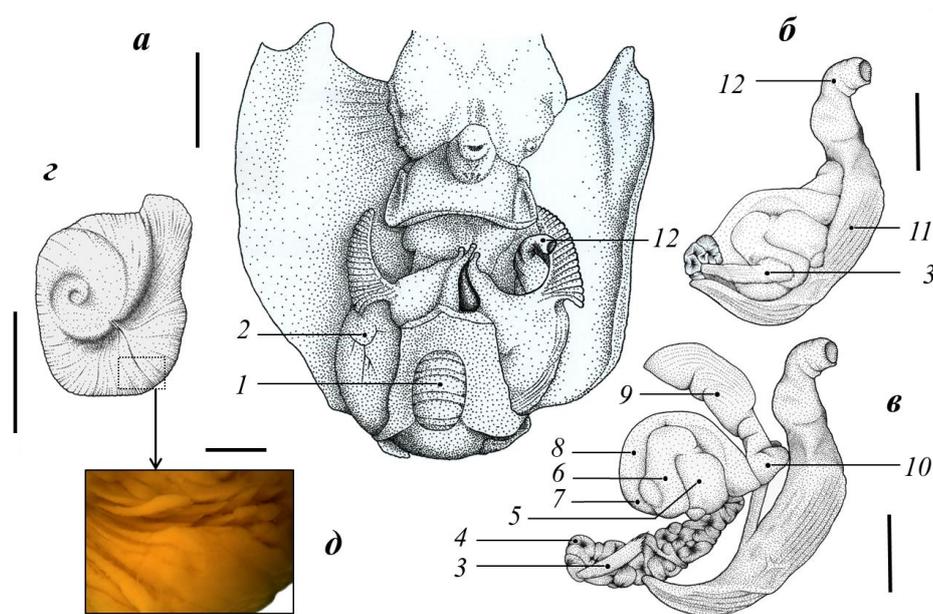


Рис. 1. Половая система самцов спидулы: *a* – положение семенника и СКО в мантийной полости, вид с вентральной стороны; *б* – СКО, вид с вентральной стороны; *в* – СКО в расправленном виде; *г* – семенник, вид с медианной стороны, прилегающей к раковине; *д* – фотография фрагмента семенника с радиальным расположением семявыносящих канальцев. Шкала: *a, г* – 1 см; *б, в* – 0,5 мм; *д* – 0,1 мм. 1 – раковина; 2 – семенник; 3 – целомодукт (половая воронка); 4 – семяпровод; 5–10 – соответственно I–VI отделы сперматофорной железы; 11 – сперматофорный (Нидхемов) мешок; 12 – пенис

Результаты и их обсуждение

Репродуктивная система расположена в задней части мантийной полости, латерально от медианной оси тела: семенник справа, СКО слева (рис. 1, *a*); $K_{зр} = 0.132$. Внутренняя раковина спидулы, которая развивается в онтогенезе в виде эндогастрической спидулы [7], располагается медианно между семенником и СКО. Внутри первого (внутреннего) оборота раковины имеется полость, через которую половой отдел целома, где располагается семенник, сообщается вытянутым целомодуктом (половой воронкой) с семяпроводом СКО (рис. 1, *б, в*). Семенник овально-четырёхугольной формы, размеры 20.5×13.4 мм, плотно прилегает к раковине, его поверхность с медианной стороны повторяет конфигурацию раковины (рис. 1, *г*); $K_r = 0.089$. Семенник состоит из упорядоченно расположенных семенных канальцев, идущих от периферии к центральной части семенника и открывающихся на его стороне, обращенной к раковине в области целомодукта (рис. 1, *д*).

Общий план строения СКО является характерным для десятируких головоногих моллюсков [14]. Он состоит из семяпровода, 6 отделов сперматофорной железы (СЖ) и сперматофорного мешка с пенисом (рис. 1, *б*); $K_{СКО} = 0.043$. Однако семяпровод выделяется своей массивностью, плотной укладкой витков в разных плоскостях. На проксимальном конце семяпровод соединен с необычно длинным

целомодуктом, на дистальном – с I отделом СЖ. I–IV отделы СЖ располагаются последовательно друг за другом в виде S-образной фигуры. V отдел СЖ (простата) прилегает к предыдущим отделам с дорсальной стороны, имеет более нежную рыхлую консистенцию. Сквозь полупрозрачную оболочку этого отдела просвечивают многочисленные тонкие гребни, направленные в просвет отдела и расположенные параллельно длине отдела. VI отдел имеет вид небольшого слепого кармана, от которого идет проток, впадающий в заднюю часть сперматофорного мешка (фундус) (рис. 1, *в*).

Сперматофорный мешок в вытянутом состоянии имеет длину около 3 см (до 75% к ДМ), но в естественном положении сильно изогнут в виде бумеранга и занимает левую часть мантийной полости. Из-под левой жабры выступает пенис сперматофорного мешка, стенки которого плотные и мускулистые. Очевидно, пенис способен к сильному вытягиванию в момент вывода сперматофоров наружу. В сперматофорном мешке находилось 84 сперматофора. Масса сперматофорного мешка со сперматофорами составила 0.176 г (1.64% от общей массы тела).

Сперматофоры спироулы имеют вид изогнутых трубок, расширенных и запаянных на заднем (аборальном) конце, суженных и закрытых колпачком – на переднем (оральном) (рис. 2, *а*, *б*). Наружная прозрачная оболочка сперматофоров имела светло-коричневый цвет. ДС составила 10.81–12.07 мм, средняя 11.37 ± 0.36 мм. Относительная ДС к ДМ составила 27.72% – 30.96%, в среднем (29.18 ± 0.76)% к ДМ. Эйякуляторная трубка с четко выраженной спиральной структурой составила около 1/4 длины сперматофора. Цементное тело состоит из двух частей: овальной задней и вытянутой цилиндрической передней. Общая длина цементного тела составляет около 7% к ДС. В месте соединения с эйякуляторной трубкой передняя цилиндрическая часть цементного тела сужается и образует наконечник в виде характерной темной линзы (рис. 2, *в*, *г*). Семенной резервуар цельный, достигает 40% к ДС. В задней части сперматофора имеется протяженная полая часть, заполненная гигроскопическим веществом, создающим основное внутреннее давление для эйякуляции сперматофора (рис. 2, *д*). Длина задней части составляет около 1/5 ДС.

По мере продуцирования сперматофоров в половозрелой части онтогенеза у спироулы происходит некоторое увеличение их общей длины, в среднем, с 11.08 ± 0.15 до 11.87 ± 0.20 мм (с (28.26 ± 0.78) % до (30.43 ± 0.51) % к ДМ) (табл. 1). Однако относительные размеры всех внутренних частей при этом незначительно уменьшаются, в том числе и семенного резервуара – с (40.25 ± 2.34) % до (38.29 ± 2.74) % к ДС. Соответственно, уменьшается и объем семенного резервуара с 0.23 ± 0.03 до 0.18 ± 0.04 мм³. Исключение составляет только длина задней полый части, которая возрастает с (21.24 ± 4.73) % до (23.43 ± 2.58) % к ДС (табл. 1). Однако ограниченность материала не позволяет говорить о достоверности данной закономерности.

Общий объем спермиомассы, запакованной во всех 84 сперматофорах, составил 0.0168 см³. Средняя масса одного сперматофора 0.65 мг, общая масса всех сперматофоров 0.021 г (0.2% от общей массы тела).

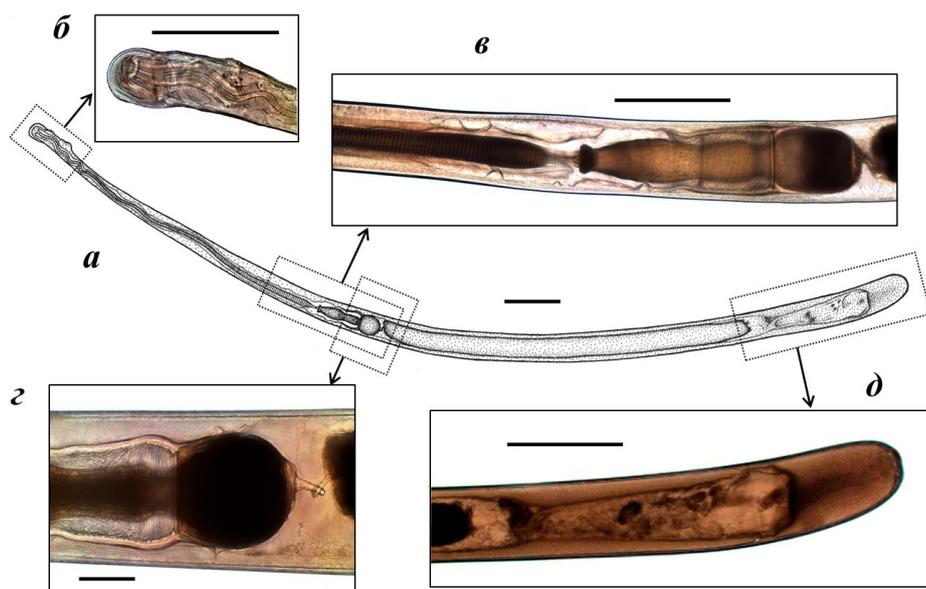


Рис. 2. Сперматофор спирулы: *a* – внешний вид; *б* – головка; *в* – цементное тело и прилегающий участок эякуляторной трубки; *г* – участок соединения цементного тела и семенного резервуара; *д* – задняя полая часть сперматофора. Шкала: *a* – 1 см; *б*, *в*, *г* – 5 мм; *г* – 2 мм

Табл. 1

Онтогенетическая изменчивость морфометрических показателей сперматофоров *S. spirula*

Число проанализированных сперматофоров		Средние значения ± стандартные отклонения	
		из передней части СМ и пениса	из задней части СМ (фундуса)
		32	52
Длина сперматофора (ДС)	мм	11.08 ± 0.15	11.87 ± 0.20
	в % к ДМ	28.26 ± 0.78	30.43 ± 0.51
Длина головки	мм	0.52 ± 0.03	0.52 ± 0.04
	в % к ДС	4.72 ± 0.30	4.39 ± 0.37
Длина эякуляторной трубки	мм	2.93 ± 0.42	2.78 ± 0.21
	в % к ДС	26.36 ± 3.58	23.42 ± 1.67
Длина цементного тела	мм	0.82 ± 0.04	0.84 ± 0.07
	в % к ДС	7.42 ± 0.38	7.04 ± 0.57
Длина семенного резервуара	мм	4.43 ± 0.23	4.55 ± 0.37
	в % к ДС	40.25 ± 2.34	38.29 ± 2.74
Объем семенного резервуара, мм ³		0.23 ± 0.03	0.18 ± 0.04
Общий объем спермиомассы, запакованной во всех сперматофорах, см ³		≈ 0.0074	≈ 0.0094
Длина задней полой части	мм	2.34 ± 0.54	2.78 ± 0.31
	в % к ДС	21.24 ± 4.73	23.43 ± 2.58
Ширина сперматофора	мм	0.35 ± 0.01	0.34 ± 0.03
	в % к ДС	3.13 ± 0.13	2.86 ± 0.22
Вес сперматофора, мг		≈ 0.65	≈ 0.65
Общий вес всех сперматофоров, г		≈ 0.021	≈ 0.034

Заключение

Репродуктивная система спидулы в целом имеет типичное для колеоидных головоногих моллюсков строение – непарный семенник и СКО, устроенный по декаподному плану [14]. Однако топография репродуктивной системы в мантийной полости значительно отличается от других цефалопод. Семенник и СКО располагаются в задней части мантийной полости соответственно справа и слева от главной оси тела. Их симметричное латеральное оттеснение производит эндогастрическая спиральная раковина, вследствие чего возникает своеобразная компактизация внутренностного мешка спидулы [7]. При этом семенник сообщается с СКО необычно вытянутым целомодуктом (половой воронкой), проходящим через полость внутри первого (внутреннего) оборота раковины, через который зрелые спермии доставляются к сперматофорной железе для их упаковки в сперматофоры. Последние являются одними из наиболее крупных среди десятируких головоногих моллюсков и составляют около 30% к ДМ, по этому показателю уступают только сперматофорам Sepiolida, длина которых достигает 50% к ДМ [15, 16]. Возможно, процесс продуцирования сперматофоров у спидулы идет по пути постепенного уменьшения количества запакованного полового продукта в семенных резервуарах с целью увеличения продолжительности половозрелого периода онтогенеза. Это приспособление возникло на фоне своеобразной биологии и низкой численности.

В настоящее время Spirulida с эволюционной точки зрения по молекулярно-генетическим и морфологическим данным считаются сестринским таксоном для Oegopsida и Bathyteuthidae, близким к их анцестральным формам [17–20]. При этом репродуктивная система самцов спидулы демонстрирует черты высокой специализации (уникальная топография, длинный целомодукт, протяженный экономичный сперматофорогенез), возникшей в ходе эволюции соотношения висцерального мешка и эндогастрической спиральной раковины [7, 21–23].

Литература

1. *Hesic K.H.* Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1982. – 360 с.
2. *Schmidt J.* Live specimens of *Spirula* // *Nature*. – 1922. – V. 110, No 2771. – P. 788–790.
3. *Mercer M.C.* A synopsis of recent cephalopoda of Canada. Part 2 // *Fisheries Research Board of Canada Studies*. – 1969. – No 1327. – P. 55–65.
4. *Jereb P., Roper C.F.E.* Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue. – Rome, 2005. – V. 1: Chambered nautilus and sepioids. – 262 p.
5. *Bruun A.F.* The biology of *Spirula spirula* (L.) // *Dana Report, Carlsberg Foundation*. – 1943. – V. 24. – P. 1–46.
6. *Haring E., Kruckenhauser L., Lukeneder A.* New DNA sequence data on the enigmatic *Spirula spirula* (Linnaeus, 1758) (Decabrachia, suborder Spirulina) // *Ann. Naturhist. Mus. Wien, Ser. B*. – 2012. – V. 113. – P. 37–48.
7. *Бизиков В.А.* Эволюция раковины головоногих моллюсков. – М.: ВНИРО, 2008. – 448 с.
8. *Owen R.* On the external and structural characters of the male *Spirula australis*, Lam. // *Proc. Zool. Soc. London*. – 1880. – P. 352–354.

9. *Chun C.* Die Cephalopoden. II. Teil: Myopsida, Octopoda // *Chun C., Brauer A.* (eds.), *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898–1899.* – Jena: Gustav Fischer, 1915. – V. 18. – P. 405–552.
10. *Naef A.* Die Cephalopoden // *Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte: Monographie 35.* – Berlin: Verlag von R. Friedlander & Sohn, 1921–1923. – T. I, Bd. 1–2. – P. 1–863.
11. *Kerr J.G.* Notes upon the Dana specimens of *Spirula* and upon certain problems of Cephalopod morphology // *The Danish "Dana"-Expeditions 1920–22 in the North Atlantic and the Gulf of Panama: Oceanographical reports edited by the "Dana" Committee.* – 1931. – No 8. – P. 1–35.
12. *Clarke M.R.* Growth and development of *Spirula spirula* // *J. Marine Biol. Association.* – 1970. – V. 50. – P. 53–64. – doi: 10.1017/S002531540000059X.
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 // *Berl. Paläobiol. Abh.* – 2003. – Bd. 3. – P. 80–96.
14. *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.
15. *Сабиров Р.М.* Репродуктивная система самцов головоногих моллюсков Cephalopoda. III. Сперматофоры // *Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки.* – 2010. – Т. 152, кн. 2. – С. 8–21.
16. *Golikov A.V., Sabirov R.M.* The reproductive system morphology and reproductive strategies of bobtail squids in the Arctic (Cephalopoda: Sepiolida) // *Abst. Int. Congress on Invertebrate Morphology ICIM-4, August 18–23, 2017, Moscow.* – М.: Пепо, 2017. – P. 217.
17. *Healy J.M.* Ultrastructure of spermatozoa and spermiogenesis in *Spirula spirula* (L.): systematic importance and comparison with other cephalopods // *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 1990. – V. 44. – P. 109–123. – doi: 10.1007/BF02365434.
18. *Warnke K., Plotner J., Santana J.I., Rueda M.J., Llinas O.* Reflections on the phylogenetic position of *Spirula* (Cephalopoda): Preliminary evidence from the 18S ribosomal RNA gene // *Berliner Paläobiologische Abhandlungen.* – 2003. – Bd. 3. – S. 253–260.
19. *Lindgren A.R., Pankey M.S., Hochberg F.G., Oakley T.H.* A multi-gene phylogeny of Cephalopoda supports convergent morphological evolution in association with multiple habitat shifts in the marine environment // *BMC Evol. Biol.* – 2012. – V. 12. – Art. 129, P. 1–15. – doi: 10.1186/1471-2148-12-129.
20. *Strugnell J.M., Hall N.E., Vecchione M., Fuchs D., Allcock A.L.* Whole mitochondrial genome of the Ram's Horn Squid shines light on the phylogenetic position of the monotypic order Spirulida (Haeckel, 1896) // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* – 2017. – V. 109. – P. 296–301. – doi: 10.1016/j.ympev.2017.01.011.
21. *Warnke K., Keupp H.* *Spirula* – a window to the embryonic development of ammonoids? Morphological and molecular indications for a palaeontological hypothesis // *Facies.* – 2005. – V. 51, Nos 1–4. – P. 60–65. – doi: 10.1007/s10347-005-0054-9.
22. *Mutvei H., Donovan D.T.* Siphuncular structure in some fossil coleoids and recent *Spirula* // *Paleontology.* – 2006. – V. 49, No 3. – P. 685–691. – doi: 10.1111/j.1475-4983.2006.00533.x.
23. *Hoffman R., Warnke K.* *Spirula* – das unbekannte Wesen aus der Tiefsee // *Denisia 32, zugleich Kataloge des oberösterreichischen Landesmuseums Neue Serie.* – 2014. – V. 157. – P. 33–46.

Сабилов Рушан Мирзович, кандидат биологических наук, заведующий кафедрой зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: *Rushan.Sabirov@mail.ru*

Новиков Александр Алексеевич, студент кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: *aan201097@yandex.ru*

Голиков Алексей Валентинович, кандидат биологических наук, ассистент кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: *Golikov_ksu@mail.ru*

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2017, vol. 159, no. 3, pp. 433–442

Structure of Male Reproductive System in *Spirula* (Cephalopoda: *Spirula spirula*)

R.M. Sabirov^{*}, *A.A. Novikov*^{**}, *A.V. Golikov*^{***}

Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

E-mail: ^{*}*Rushan.Sabirov@mail.ru*, ^{**}*aan201097@yandex.ru*, ^{***}*Golikov_ksu@mail.ru*

Received June 15, 2017

Abstract

This paper provides a description of general morphology of the reproductive system in male specimens of *Spirula spirula*, including morphometric characters of spermatophores and features of their production during the ontogenesis. The reproductive system fitted the general scheme of Coleoidea. However, the position of the reproductive system in the body of the studied male specimens was uncommon for all known Cephalopoda: the testis and spermatophoric complex (SC) were located posteriorly into the mantle cavity to the right and to the left from the middle body line, respectively. This symmetric lateral location can be attributed to the development of the internal spiral shell. To connect the testis and SC, an extremely elongated coelomoduct (reproductive funnel) developed. It runs through the empty cavity inside the first (internal) whorl of the shell. Spermatophores were morphologically characterized by the distinguishing structure of their cement body. Spermatophore length was 10.81–12.07 mm, mean length was 11.37 mm, which was 29.2% of mantle length (ML). The quantity of sperm packed in the seminal reservoirs of spermatophores continuously decreased during the ontogenesis. Spermatophore number in the spermatophoric sac was 84, total volume of sperm packed in all spermatophores was 0.0168 cm³, mean mass of the spermatophore was 0.65 mg, total mass of all spermatophores in the spermatophoric sac was 0.021 g. In general, the reproductive system in male specimens of *Spirula* bears the signs of high specialization (unique topography, elongated coelomoduct, continuous decreasing spermatophorogenesis), which developed during the evolution of ratio of their endogastric shell and visceral inner sac.

Keywords: *Spirula*, male reproductive system, functional morphology, spermatophores, ontogenetic variability

Figure Captions

Fig. 1. The reproductive system in male specimens of *Spirula*: *a* – position of the testis and spermatophoric complex (SC) in the mantle cavity, ventral view; *b* – SC, ventral view; *c* – SC, flattened view; *d* – testis, view from the medial side adjacent to the shell; *e* – a photo of the testis fragment with the radial position of seminiferous tubules. Scale: *a*, *d* – 1 cm; *b*, *c* – 0.5 mm; *e* – 0.1 mm. 1 – shell; 2 – testis; 3 – coelomduct (reproductive funnel); 4 – spermiduct; 5–10 – regions I–VI of the spermatophoric gland, respectively; 11 – spermatophoric (Needham's sac) sac; 12 – penis.

Fig. 2. The spermatophore of *Spirula*: *a* – external view; *b* – bulb; *c* – cement body with the adjacent region of the ejaculatory tube; *d* – the region of connection between the cement body and the seminal reservoir; *e* – posterior hollow part of the spermatophore. Scale: *a* – 1 cm; *b*, *c*, *d* – 5 mm; *e* – 2 mm.

References

1. Nesis K.N. Abridged Manual to the Cephalopods of the World's Ocean. Moscow, Legk. Pishch. Prom-st., 1982. 360 p. (In Russian)
2. Schmidt J. Live specimens of *Spirula*. *Nature*, 1922, vol. 110, no. 2771, pp. 788–790.
3. Mercer M.C. A synopsis of recent cephalopoda of Canada. Part 2. *Fish. Res. Board Can. Stud.*, 1969, no. 1327, pp. 55–65.
4. Jereb P., Roper C.F.E. Cephalopods of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue. Vol. 1. Chambered Nautiluses and Sepioids. Rome, 2005. 262 p.
5. Bruun A.F. The biology of *Spirula spirula* (L.). *Dana Rep., Carlsberg Found.*, 1943, vol. 24, pp. 1–46.
6. Haring E., Kruckenhauser L., Lukeneder A. New DNA sequence data on the enigmatic *Spirula spirula* (Linnaeus, 1758) (Decabrachia, suborder Spirulina). *Ann. Naturhist. Mus. Wien, Ser. B*, 2012, vol. 113, pp. 37–48.
7. Bizikov V.A. Evolution of the Shell in Cephalopoda. Moscow, VNIRO, 2008. 448 p. (In Russian)
8. Owen R. On the external and structural characters of the male *Spirula australis*, *Lam. Proc. Zool. Soc. London*, 1880, pp. 352–354.
9. Chun C. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898–1899. *Die Cephalopoden. II. Teil: Myopsida, Octopoda*. Chun C., Brauer A. (Eds.). Jena, Gustav Fischer, 1915, vol. 18. pp. 405–552.
10. Naef A. Die Cephalopoden. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Monographie 35*. Berlin, Verlag von R. Friedlander & Sohn, 1921–1923, T. I, Bd. 1–2, pp. 1–863.
11. Kerr J.G. Notes upon the Dana specimens of *Spirula* and upon certain problems of Cephalopod morphology. *The Danish "Dana"-Expeditions 1920–22 in the North Atlantic and the Gulf of Panama: Oceanographical reports edited by the "Dana" Committee*, 1931, no. 8, pp. 1–35.
12. Clarke M.R. Growth and development of *Spirula spirula*. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 1970, vol. 50, pp. 53–64. doi: 10.1017/S00253154000059X.
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. *Berl. Paläobiol. Abh.*, 2003, Bd. 3, pp. 80–96.
14. Sabirov R.M. Reproductive system in males of Cephalopoda. II. Spermatophoric complex of organs. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2009, vol. 151, no. 2, pp. 34–51. (In Russian)
15. Sabirov R.M. Reproductive system in males of Cephalopoda. III. Spermatophores. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2010, vol. 152, no. 2, pp. 8–21. (In Russian)
16. Golikov A.V., Sabirov R.M. The reproductive system morphology and reproductive strategies of bobtail squids in the Arctic (Cephalopoda: Sepiolida). *Abstr. Int. Congr. on Invertebrate Morphology ICIM-4, August 18–23, 2017, Moscow*. Moscow, Pero, 2017, p. 217.
17. Healy J.M. Ultrastructure of spermatozoa and spermiogenesis in *Spirula spirula* (L.): Systematic importance and comparison with other cephalopods. *Helgoländer Meeresunters.*, 1990, vol. 44, pp. 109–123. doi: 10.1007/BF02365434.

18. Warnke K., Plotner J., Santana J.I., Rueda M.J., Llinas O. Reflections on the phylogenetic position of *Spirula* (Cephalopoda): Preliminary evidence from the 18S ribosomal RNA gene. *Berl. Paläobiol. Abh.*, 2003, Bd. 3, S. 253–260.
19. Lindgren A.R., Pankey M.S., Hochberg F.G., Oakley T.H. A multi-gene phylogeny of Cephalopoda supports convergent morphological evolution in association with multiple habitat shifts in the marine environment. *BMC Evol. Biol.*, 2012, vol. 12, art. 129, pp. 1–15. doi: 10.1186/1471-2148-12-129.
20. Strugnell J.M., Hall N.E., Vecchione M., Fuchs D., Allcock A.L. Whole mitochondrial genome of the Ram's Horn Squid shines light on the phylogenetic position of the monotypic order Spirulida (Haeckel, 1896). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2017, vol. 109, pp. 296–301. doi: 10.1016/j.ympev.2017.01.011.
21. Warnke K., Keupp H. *Spirula* – a window to the embryonic development of ammonoids? Morphological and molecular indications for a palaeontological hypothesis. *Facies*, 2005, vol. 51, nos. 1–4, pp. 60–65. doi: 10.1007/s10347-005-0054-9.
22. Mutvei H., Donovan D.T. Siphuncular structure in some fossil coleoids and recent *Spirula*. *Paleontology*, 2006, vol. 49, no. 3, pp. 685–691. doi: 10.1111/j.1475-4983.2006.00533.x.
23. Hoffman R., Warnke K. *Spirula* – das unbekannte Wesen aus der Tiefsee. *Denisia 32, zugleich Kataloge des oberösterreichischen Landesmuseums Neue Serie*, 2014, Bd. 157, S. 33–46. (In German)

⟨ **Для цитирования:** Сабиров Р.М., Новиков А.А., Голиков А.В. Структура репродуктивной системы самцов спидуры (Cephalopoda: *Spirula spirula*) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2017. – Т. 159, кн. 3. – С. 433–442. ⟩

⟨ **For citation:** Sabirov R.M., Novikov A.A., Golikov A.V. Structure of male reproductive system in *Spirula* (Cephalopoda: *Spirula spirula*). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2017, vol. 159, no. 3, pp. 433–442. (In Russian) ⟩