

УДК 594.56:591.463.5

**СТРОЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ  
РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ САМЦОВ  
ТРЕХ ВИДОВ НЕПЛАВНИКОВЫХ ОСЬМИНОГОВ  
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ**

*А.В. Беспятых*

**Аннотация**

В работе приведено сравнительное описание морфологии и основ функционирования половой системы трех массовых видов осьминогов: *O. dofleini*, *O. conispadiceus* и *V. abruptus*.

Сперматофорные комплексы органов исследованных видов имеют сходное строение. Они представлены семепроводом, I – IV отделами сперматофорной железы, придаточной железой, нидхэмовым мешком и penisом с дивертикулумом. У рассмотренных видов отличаются абсолютные размеры желез детали морфологии протоков и сперматофорного мешка. Различия определяются размерами осьминогов и количеством продуцируемых в онтогенезе сперматофоров. Показано, что у неплавниковых осьминогов окончательное созревание сперматофоров происходит в желобках нидхэмова мешка. Полностью сформированные сперматофоры выпадают в полость мешка и далее выводятся в penis, что сравнивается с выпадением зрелого ооцита из фолликула в яичниках самок.

Подчеркивается различие в строении продуцируемых сперматофоров. В числе основных отличительных признаков указывается число витков спирали семенного резервуара, детали строения эякуляторного аппарата и головки сперматофоров.

---

**Введение**

Несмотря на достаточно хорошую изученность головоногих, современные представления о морфологии репродуктивной системы самцов октопод, особенностях ее развития в онтогенезе, функционировании и строении сперматофоров остаются неполными и базируются на данных, полученных в 60–80 годы XX в. Р.М. Сабиров выделяет четыре хронологических периода в исследовании воспроизводительной системы самцов головоногих [1]. Первые упоминания о сперматофорах головоногих, часто с неверным толкованием их природы относятся к концу XVIII – началу XIX вв. Период же наиболее активного изучения репродуктивной системы головоногих приходится на вторую половину XX в. Среди наиболее значительных работ, посвященных изучению половой системы осьминогов, следует отметить исследования В. Маршана [2, 3], Т. Мана [4, 5], в которых авторы закладывают основу для дальнейшего изучения предмета. В работах Г. Дрю [6] описываются строение и функционирование репродуктивной системы и сперматофоров обыкновенного осьминога. А в фундаментальном исследовании Дж. Робсона [7, 8] приводятся данные о строении половой

системы и сперматофоров осьминогов из коллекции зоологического отдела «Британского музея естественной истории». Эти работы по сей день остаются основными источниками наших знаний о функциональной морфологии сперматофорной железы осьминогов.

В то же время современная филогения головоногих моллюсков в значительной степени базируется на данных о строении репродуктивной системы. Особую актуальность приобретают знания об анатомии половой системы самцов неплавниковых осьминогов, у самок которых часто отсутствуют четкие внешние морфологические признаки связанные с созреванием и пригодные для таксономических построений [9]. Особенности репродуктивной стратегии, данные о плодовитости в разных группах октопод до настоящего времени выстраивались по показателям половой системы самок и оставались несовершенными. Имеющиеся на сегодняшний день детальные сводки по некоторым видам головоногих [10, 11] также основываются на данных по самкам и не позволяют сформировать общей картины. Описание морфологии и функционирования половой системы трех массовых видов осьминогов отчасти восполняет данный пробел.

### 1. Материалы и методы

Исследованные осьминоги принадлежат к подотряду неплавниковых – *Incirrata: Octopodidae*. Это крупно- и среднеразмерные осьминоги. Они составляют значительную долю в промысле октопод в Японском, Охотском и Беринговом морях.

*Octopus dofleini apollion* (Berry, 1913) – гигантский северо-тихоокеанский осьминог. Это самый крупный из неплавниковых осьминогов. Бореальный вид, обитающий в сублиторали и верхней батии от Берингова моря до Курильских островов, северной части Японского моря и залива Аляска. Длина мантии до 60 см, общая длина до 5 м, масса до 50 кг. Важный промысловый вид [12, 13].

*Octopus (Paroctopus) conispadiceus* (Sasaki, 1917) – песчаный осьминог. Низкобореальный сублиторальный вид, распространенный от Татарского пролива и Южных Курил до Корейского пролива и Внутреннего моря Японии на глубинах от 0 до 280 м. Он относится к средним по размерам осьминогам с длиной мантии до 25 см, общая длина – 150 см и весом до 4 кг. Важный объект промысла в Японии и Корее [14, 15].

*Benthoctopus abruptus* (Sasaki, 1920) – бентоктопус. Батииальный вид распространенный в Северо-Западной Пацифике. Средний по размерам осьминог с длиной мантии до 17 см [12]. Виды рода *Benthoctopus* плохо изучены. Точные данные о распространении и промысловом значении *B. abruptus* в литературе отсутствуют.

Было обработано 9 экземпляров сперматофорных комплексов органов и семенников гигантского осьминога из района Северных Курил на стадии зрелости от II до поздней V<sub>3-6</sub>, 15 экземпляров СКО песчаного осьминога из Татарского пролива на стадии зрелости от I – II до IV и 11 экземпляров *B. abruptus* на стадии зрелости V<sub>2</sub> – V<sub>7</sub> (табл. 1).

Табл. 1

Объем и характер обработанного материала

Вид	№	Стадия зрелости	Размер, см		Вес, г	Вид	№	Стадия зрелости	Вес, г
			Длина мантии	Длина общая					
<i>Octopus dofleini</i>	1	II	13.5	61.0	860	<i>Octopus conispadiceus</i>	1	I-II	550
	2		13.0	–	650		2		680
	3		19.0	–	–		3	300	
	4	III	18.0	82.0	1900		4	II	1300
	5	III <sub>1-1</sub>	24.0	–	–		5		550
	6	V <sub>2</sub>	19.8	98.0	2750		6		1100
	7		22.5	96.0	3300		7	III	1350
	8		27.0	109.0	–		8		1400
	9	V <sub>3-6</sub>	21.0	–	–		9		1650
<i>Benthoctopus abruptus</i>	1	V <sub>2</sub>	–	–	–		10	III-IV	1900
	2		–	–	–		11		1100
	3	V <sub>2-2</sub>	10.7	–	–		12	IV	2100
	4		15.5	–	–		13		2100
	5	V <sub>2-3</sub>	12.5	–	–		14	V	2500
	6	V <sub>3-1</sub>	13.8	–	–		15		2200
	7	V <sub>3-1-2</sub>	11.6	–	–				
	8	V <sub>3-2-2</sub>	11.0	–	–				
	9	V <sub>3-2-6</sub>	11.0	–	–				
	10	V <sub>6</sub>	11.8	–	–				
	11	V <sub>7</sub>	11.2	–	–				

В общей сложности исследовано 520 сперматофоров. Их морфометрия включала промеры длины сперматофора, семенного резервуара, ширины головки и семенного резервуара. У отдельных экземпляров фиксировалась длина нити, измерялась масса.

Промеры частей репродуктивной системы осуществлялись с точностью до миллиметра по разработанной нами схеме (рис. 1), которая включает 16 основных измеряемых параметров и содержит диагностические признаки для достоверного определения границ отделов сперматофорной железы. Для измерения размеров внутренних структур СКО и сперматофоров использовался бинокляр с окулярной шкалой.

Внутреннее строение частей СКО изучалось на кросс-секциях, окрашенных борным кармином. Гистологические исследования отделов СКО проводились по стандартным методикам. Микротомные срезы тканей толщиной 4–7 мкм окрашивались борным кармином и заключались в канадский бальзам.

## 2. Результаты и обсуждение

В естественном состоянии СКО с семенником у рассматриваемых видов осьминогов представляют собой овальное тело, заключенное в генитальный мешок, крепящийся мезентерием к внутренней дорсальной стенке мантии в задней четверти мантийной полости (рис. 2–4). За пределы мешка выступает только дистальная часть сперматофорного мешка с пенисом и дивертикулумом, соединенная с мантией собственным мезентерием. Семенник округлой формы

имеет радиальный тип строения. На вентральном полюсе семенника, прилежащем к СКО, семявыносящие трубочки впадают в два у *O. conispadiceus* или один у *B. abruptus* и *O. dofleini* семенных синуса, свободно открывающихся в половой целом вблизи половой воронки, ведущей к сфинктеру семепровода. Возможно, двойной синус *O. conispadiceus* является следствием парного строения полового зачатка развивающегося зародыша, который еще в эмбриогенезе сливается в непарную гонаду [16]. Семепровод имеет вид трубки круглого сечения, компактно уложенной в 3-х уровнях: первичный – укладка трубки семепровода вдоль своей оси в форме нерегулярной спирали, вторичный – зигзагообразная укладка первичной спирали в разных плоскостях и третичный – укладка вторичной структуры в виде объемных неправильных клубков.

Сперматофорная железа представляет собой систему компактно уложенных, спирально закрученных отделов и протоков, в которых происходит формирование сперматофоров (рис. 2–4). Она имеет сходное строение у рассматриваемых видов и состоит из 4-х последовательно соединенных отделов, компактно уложенных в виде S-образно свернутой спирали.

I отдел сперматофорной железы невелик, к дистальному концу он плавно сужается. На его проксимальном конце имеется небольшой слепой отросток, расположенный под прямым углом к основной части отдела. Проток этого отдела сперматофорной железы располагается на самой периферии под тонкой наружной оболочкой.

II отдел сперматофорной железы представляет собой подковообразно изогнутую трубку. В отличие от I отдела, проток здесь занимает значительно больший объем. На границе II и III отделов происходит разворот спирали сперматофорной железы в противоположном направлении.

III отдел имеет вид трубки эллиптического сечения. Переход в IV отдел сперматофорной железы выражен слабо и диагностируется в месте утоньшения стенок и общего диаметра железы. Именно в этом месте располагается граница семенного резервуара и эйякуляторного аппарата формирующегося в просвете железы сперматофора. Короткий проток в дистальной части IV отдела соединяет его с придаточной железой.

Придаточная железа или простата, в принципе, может рассматриваться как V отдел сперматофорной железы. Этот орган у изученных видов представляет собой слепо замкнутый массивный мешок с толстыми стенками из хорошо развитой железистой ткани. Диаметр, форма сечения и рельеф этой железы очень непостоянны и определяются характером прилегания граничащих отделов СКО.

Короткий проток в виде сильно уплощенной трубки со щелевидным просветом соединяет V отдел со сперматофорным или нидхэмовым мешком.

Последний имеет вид сильно вытянутого конуса, закрученного в пологую спираль. Через его полупрозрачную оболочку хорошо видны семенные резервуары созревающих сперматофоров. Проксимальная, широкая часть сперматофорного мешка соединяется с дивертикулумом коротким трубчатым сперматофорным протоком, который у *B. abruptus* свернут в плотную спираль из 3-х витков. У *O. conispadiceus* и *O. dofleini* этот проток не спиральный.

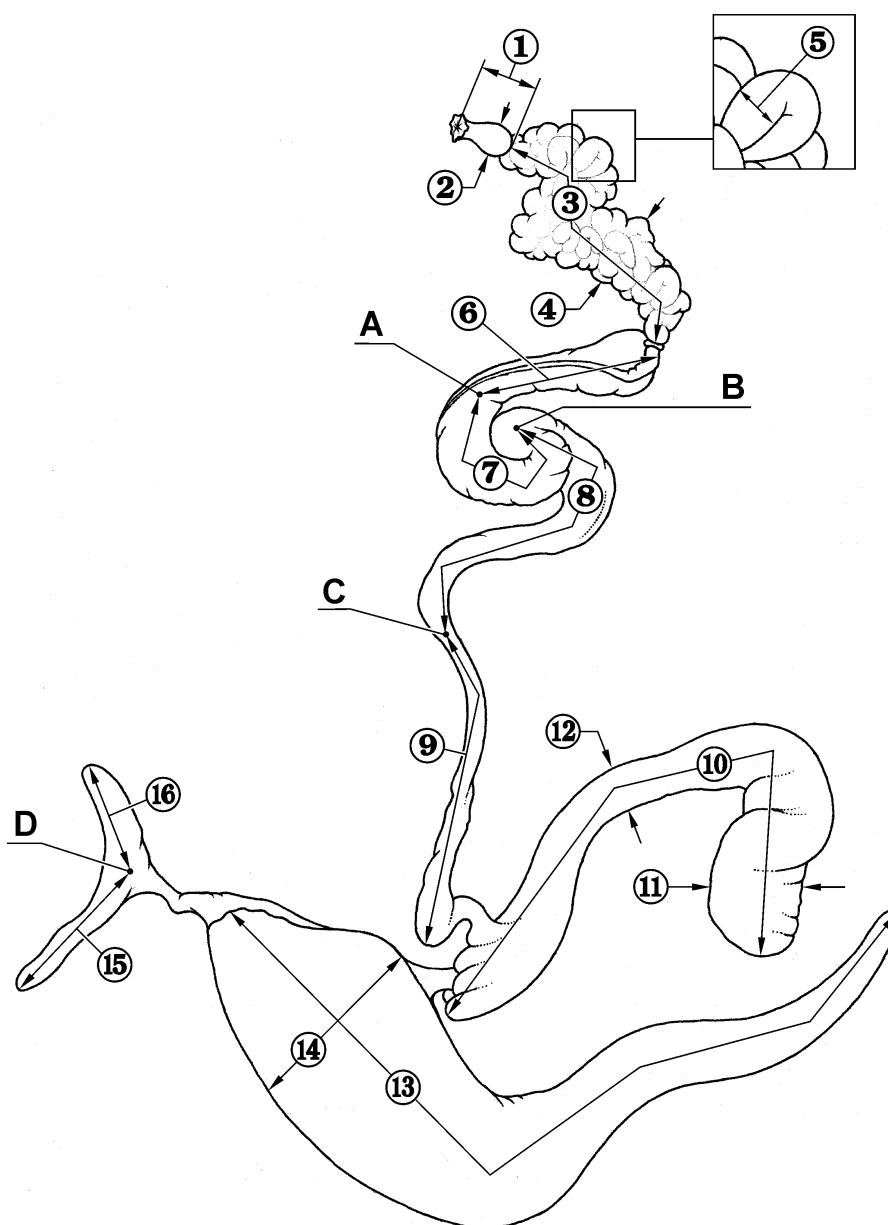


Рис. 1. Схема промеров сперматофорного комплекса органов осьминога.

1 – длина ампулы семепровода, 2 – диаметр ампулы, 3 – длина семепровода в свернутом состоянии, 4 – ширина «клубка» семепровода, 5 – диаметр семепровода, 6 – длина первого отдела сперматофорной железы (СЖ), 7 – длина второго отдела СЖ, 8 – длина третьего отдела СЖ, 9 – длина четвертого отдела СЖ, 10 – длина придаточной железы, 11 – ширина придаточной железы в дистальной части, 12 – ширина придаточной железы в средней части, 13 – длина сперматофорного мешка, 14 – максимальная ширина сперматофорного мешка, 15 – длина дивертикула, 16 – длина пениса.

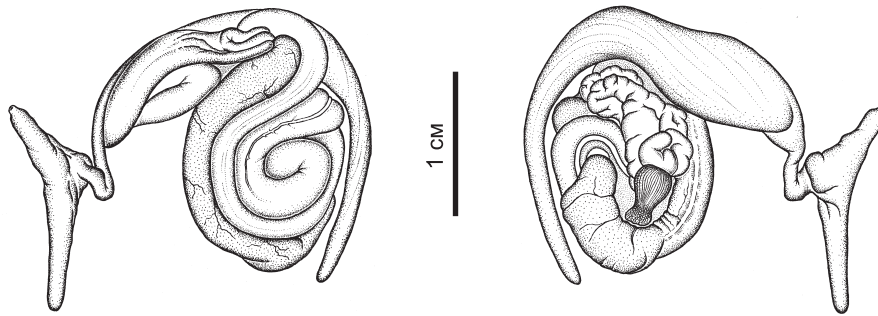
А – точка фиксируется в начале изгиба II отдела СЖ в районе борозды, отделяющей железистую ткань I отдела.

В – точка фиксируется в месте изгиба СЖ с вентральной стороны на дорзальную.

С – точка определяется в месте изменения характера железистой ткани железы, хорошо диагностируется по просвечивающей передней границе семенного резервуара сперматофора.

Д – точка лежит на средней линии, являющейся осью сперматофорного протока

**в естественном состоянии** (стадия зрелости I-II, масса 550 г)



вид с вентральной стороны

вид со стороны семенника  
(семенник удален)

**в расправленном состоянии**

Стадия зрелости I - II, масса 550 г

Стадия зрелости - IV, масса 2500 г

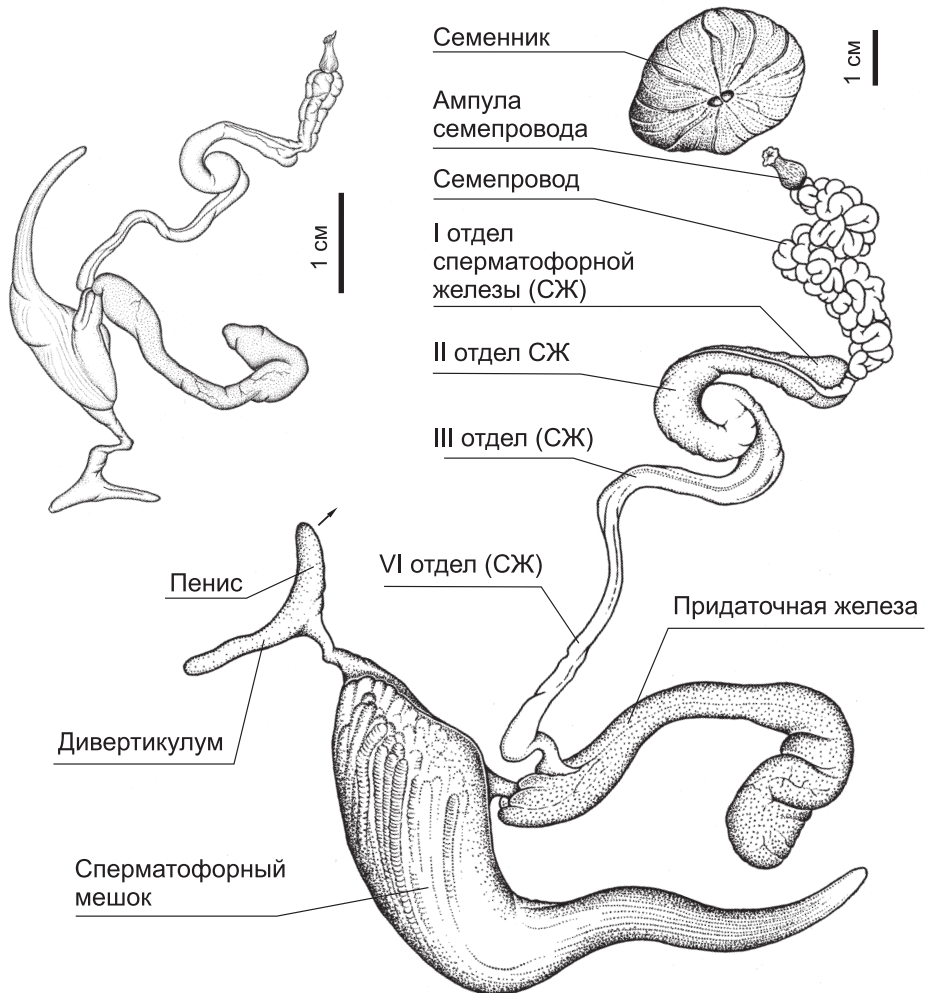


Рис. 2. Сперматофорный комплекс органов *O. conispadiceus*

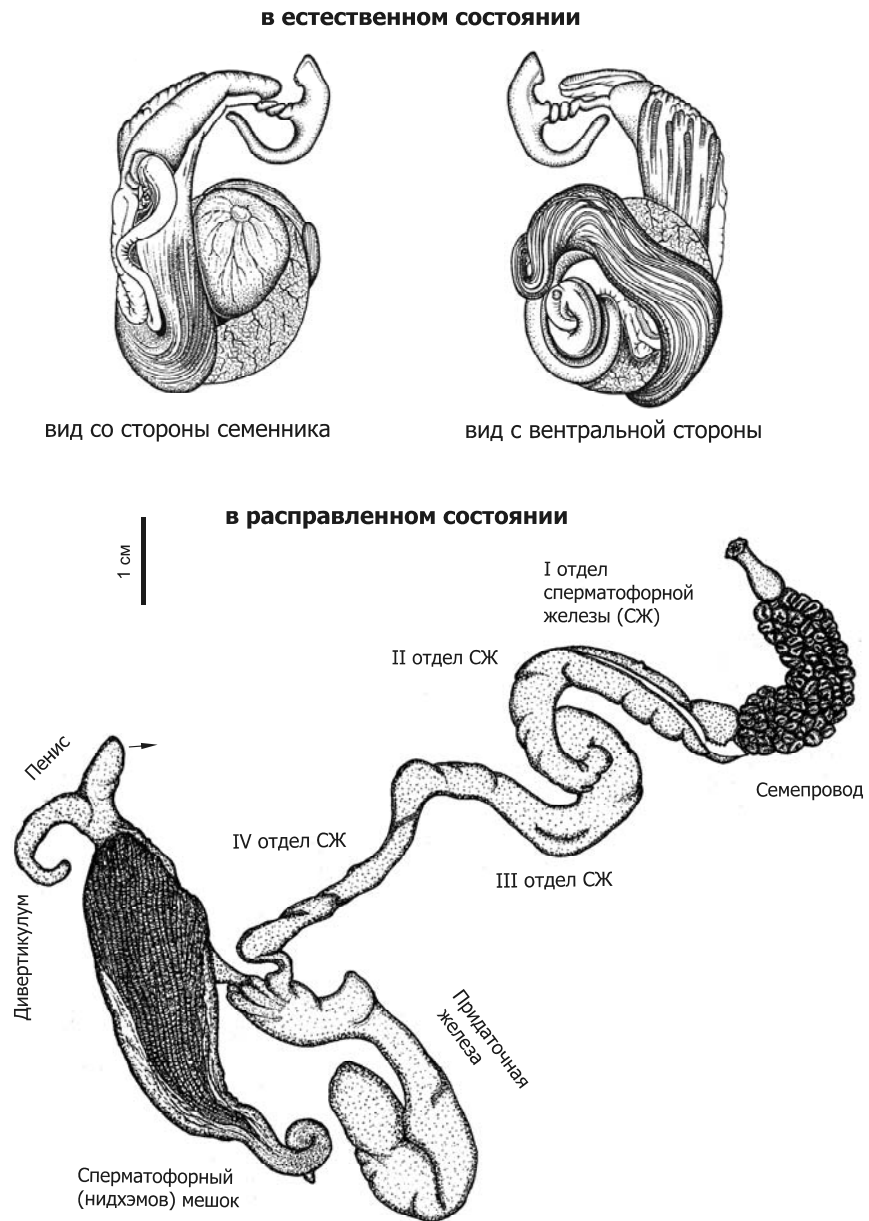
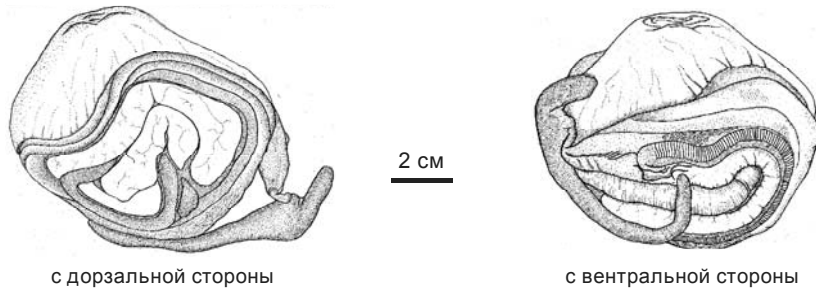


Рис. 3. Сперматофорный комплекс органов *B. abruptus*, стадия зрелости  $V_{3-2}$

В естественном состоянии (висцеральные оболочки удалены)



В развернутом виде

Стадия зрелости III, масса 1900 г

Стадия зрелости V<sub>2</sub>, масса 2750 г

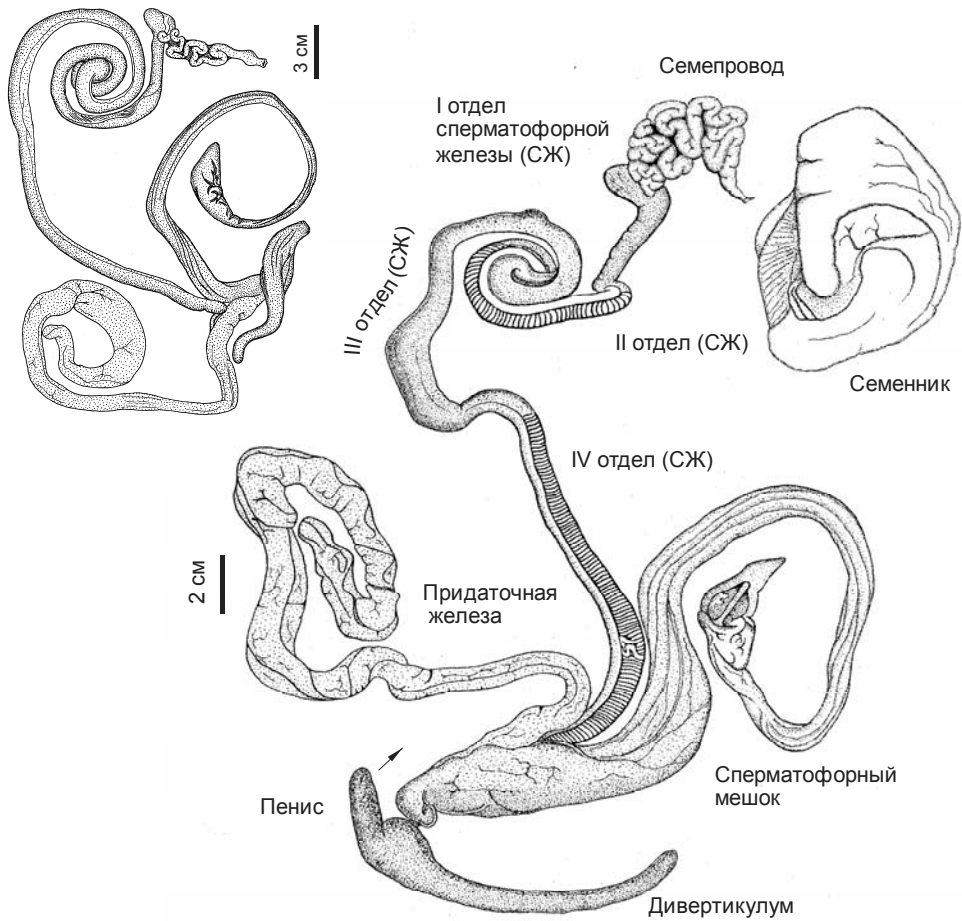


Рис. 4. Сперматофорный комплекс органов *O. dofleini*





Рис. 5. Папилла сперматофорного протока в полости дивертикулума (вскрыт)

В дивертикулуме сперматофорный проток открывается на вершине небольшой мускулистой папиллы направленной в противоположном от пениса направлении (рис. 5). Любопытно, что выводящее отверстие пениса расположено субтерминально и направлено в сторону сперматофорного протока, а пенис зрелых особей заканчивается небольшим слепым отростком.

СКО *O. conispadiceus* и *B. abruptus* имеют сходное строение. СКО гигантского осьминога отличается бóльшим абсолютным размером и относительно большей длиной III – IV отделов сперматофорной железы, придаточной железы, сперматофорного мешка, и дивертикулума.

Нами получены первичные данные о внутренней морфологии отделов СКО осьминога дофлейна (рис. 6).

Устьевая часть ампулы имеет мощную мускульную обкладку. Очевидно, это сфинктер, препятствующий обратному току поступившей в семепровод спермиомассы. Формирование сперматофора начинается в семепроводе с образования «первичного жгута» спермиомассы из спермиев, перемешанных с секретом стенок семепровода – основы будущего семенного резервуара. Вращаясь вокруг собственной оси в протоке I отдела, жгут спермиомассы завивается в первичную спираль. Во втором отделе первичная спираль сворачивается еще раз, приобретая характерный для содержимого семенного резервуара облик. Этому процессу способствуют развитые здесь структуры в виде крист и направляющих гребней из опорной ткани. У *B. abruptus* и *O. conispadiceus* двойная спирализация содержимого семенного резервуара не прослеживается. На границе II и III отделов, очевидно, происходит отсекание порции спермиомассы и в III – IV отделах продолжается формирование уже дискретного сперма-

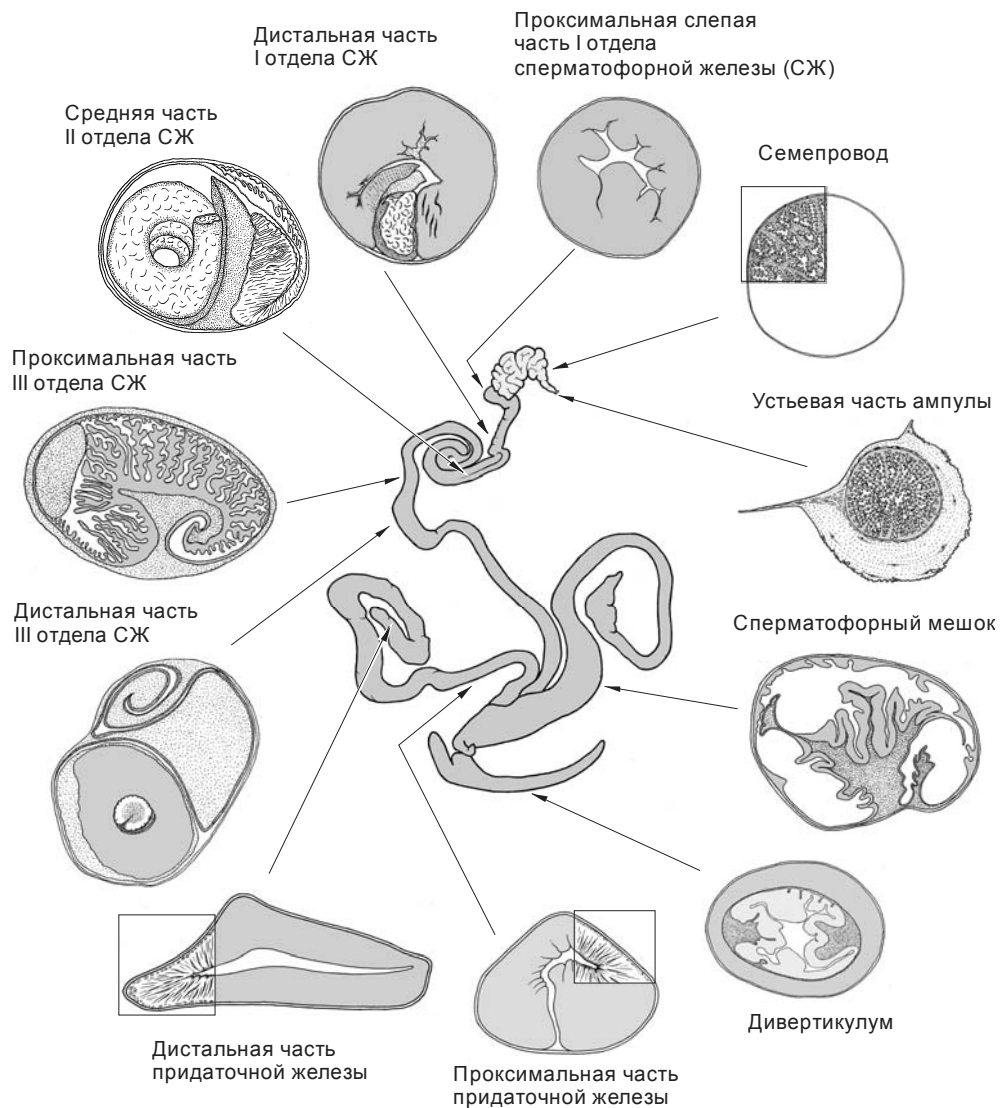


Рис. 6. Поперечные сечения отделов СКО *O. dofleini* (масштаб не выдержан)

тофора. Причем основная функциональная нагрузка приходится на III отдел, где формируется эякуляторный аппарат будущего сперматофора. Здесь хорошо развита железистая ткань в форме борозчатых крист на хрящевидной опорной структуре. В перечисленных отделах формирующийся сперматофор постоянно вращается вокруг своей оси, на что указывает спиральная форма содержащего семенного резервуара, компонентов эякуляторного аппарата и «рулонная» структура наружной оболочки сперматофора.

В придаточной железе практически сформированный сперматофор теряет избыточную влагу и значительно уменьшается в объеме. Здесь сперматофор приобретает близкую к дефинитивной форму, уплотняется его консистенция, оболочка приобретает тургор. Стенки железы представлены хорошо развитой железистой тканью.

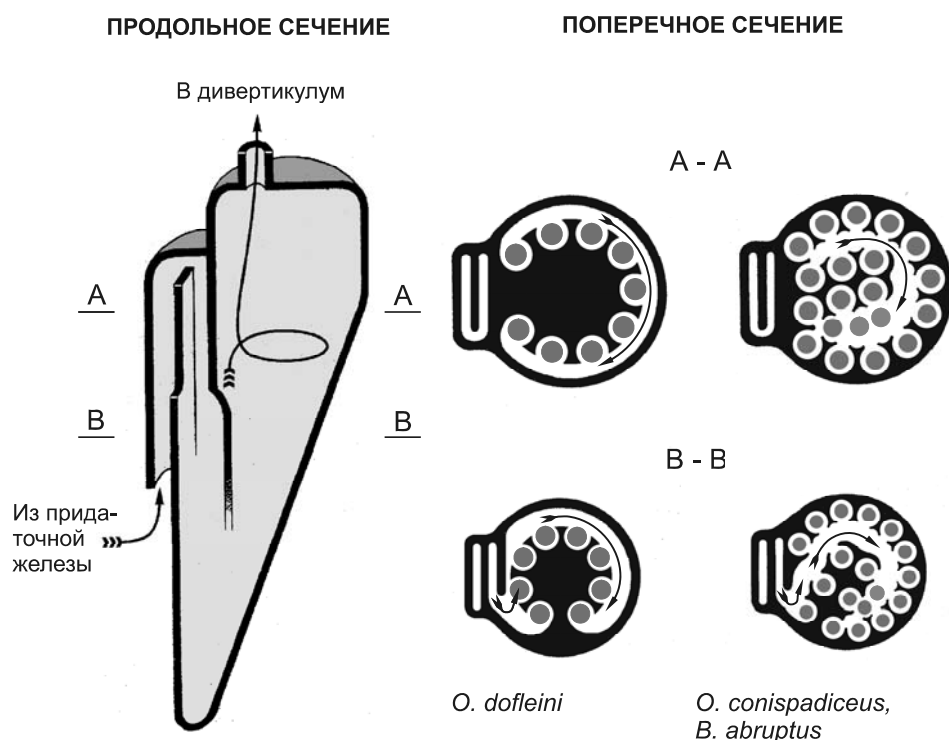


Рис. 7. Схема движения сперматозоидов (обозначены кружками на поперечном сечении) в сперматозоидном мешке. Сперматозоиды и кристы на продольном сечении не изображены.

Двигаясь передним концом вперед по короткому, уплощенному протоку, сперматозоиды попадают в сперматозоидный мешок. Здесь происходит аккумуляция сперматозоидов, но своеобразным образом. Полупрозрачное хрящевидное вещество образует в полости мешка перегородки ячеек, в которых и оказываются сперматозоиды. Укладка сперматозоидов в мешке напоминает расположение патронов в барабане револьвера (рис. 7).

У *O. dofleini* перегородки (или септы) формируют ряд продольных ячеек на единственной кристе, крепящейся к стенке мешка со стороны протока придаточной железы. По мере формирования сперматозоиды заполняют ячейки кристы от ближайших к протоку и далее по часовой стрелке. Сформированные сперматозоиды из ячеек сразу выводятся в пенис с дивертикулумом. У *O. conispadiceus* и *B. abruptus*, помимо септы, кристы формируются на стенке нидхэмова мешка, и сперматозоиды начинают заполнять мешок именно с ячеек на стенках. После заполнения пристеночных ячеек поступающие в мешок сперматозоиды располагаются в ячейках кристы. Созревшие сперматозоиды до выхода в пенис покидают ячейки и лежат свободно в полости мешка.

Сперматозоиды располагаются в сперматозоидном мешке в одном ярусе, а их задние концы оказываются слегка изогнутыми. В ячейках сперматозоидного мешка к сперматозоидам прикрепляются нити и происходит их окончательное «дозревание». У *O. dofleini*, образующего небольшое количество сперматозоидов (до 10), они остаются в кристах вплоть до выхода в дивертикулум, а у

*O. conispadiceus* и *B. abruptus*, образующих несколько десятков сперматофоров, сформированные сперматофоры выпадают из крист в полость сперматофорного мешка и аккумулируются там.

У исследованных самцов песчаного осьминога в сперматофорном мешке было обнаружено до 64 сперматофора, у *B. abruptus* – 80, у гигантского осьминога – 7. Данные укладываются в общую закономерность изменения величины плодовитости сперматофоров самцов неплавниковых осьминогов: у среднеразмерных она составляет 50–100 [5, 17], максимально до 150 [18], а у крупных обычно не превышает 10 сперматофоров [19].

Сперматофоры у изученных видов осьминогов имеют вид тонкой длинной трубки слепо замкнутой с обоих концов и напоминают по форме сильно вытянутую бейсбольную битку (рис. 8–10).

От переднего конца сперматофора отходит нить, задняя треть занята семенным резервуаром. Длина сперматофора *O. conispadiceus* – 115 мм, *B. abruptus* – 150 мм, *O. dofleini* – до 460 мм. Семенной резервуар составляет 32–35% (*O. conispadiceus*, *B. abruptus*) и до 60% (*O. dofleini*) от общей длины сперматофора. Он имеет вид спирально закрученного тяжа спермиомассы, расположенного под тонкой наружной оболочкой сперматофора. Число витков спирали семенного резервуара практически постоянно у каждого вида и составляет 43–46 витков (чаще 45) у *O. conispadiceus*, 115–122 у *B. abruptus* и 300–315 у *O. dofleini*. У *O. conispadiceus* укладка спирали плотная, равномерная, в передней трети семенного резервуара диаметр семенного тяжа становится заметно больше и шаг спирали увеличивается. В передней трети семенного резервуара гигантского осьминога у части сперматофоров спираль становится более «рыхлой». Вторичная спираль семенного резервуара *O. dofleini* образует подобие трубки, заполненной рыхлым содержимым светло-бурого цвета.

Зрелые сперматофоры поодиночке выводятся в полость пениса с дивертикулом, где лежат в свернутом состоянии, упираясь задним концом в слепой вырост пениса. Выходят сперматофоры из отверстия пениса передним концом.

Эйякуляторный аппарат занимает от 1/3 до 2/3 переднего отдела сперматофора. У *O. dofleini* его элементы хорошо различимы только в формирующихся сперматофорах из придаточной железы. У зрелых сперматофоров оболочки становятся непрозрачными и приобретают жемчужно-глянцевитый блеск. Большая часть эйякуляторного аппарата представлена частично спирализованной трубкой, заключенной под наружной оболочкой сперматофора. В передней части трубка заканчивается овальной капсулой у *O. conispadiceus* и *B. abruptus* и наперстковидным образованием у *O. dofleini*.

От боковой передней части головки сперматофоров отходит нить, имеющая воротничок в виде лентовидного расширения, лучше выраженный у *O. conispadiceus*. У *O. conispadiceus* и *B. abruptus* на наружной оболочке заднего конца сперматофора имеется небольшой тяж в виде обрывка ленты. Этот тяж является продолжением нити, которая крепится по всей длине сперматофора (рис. 11).

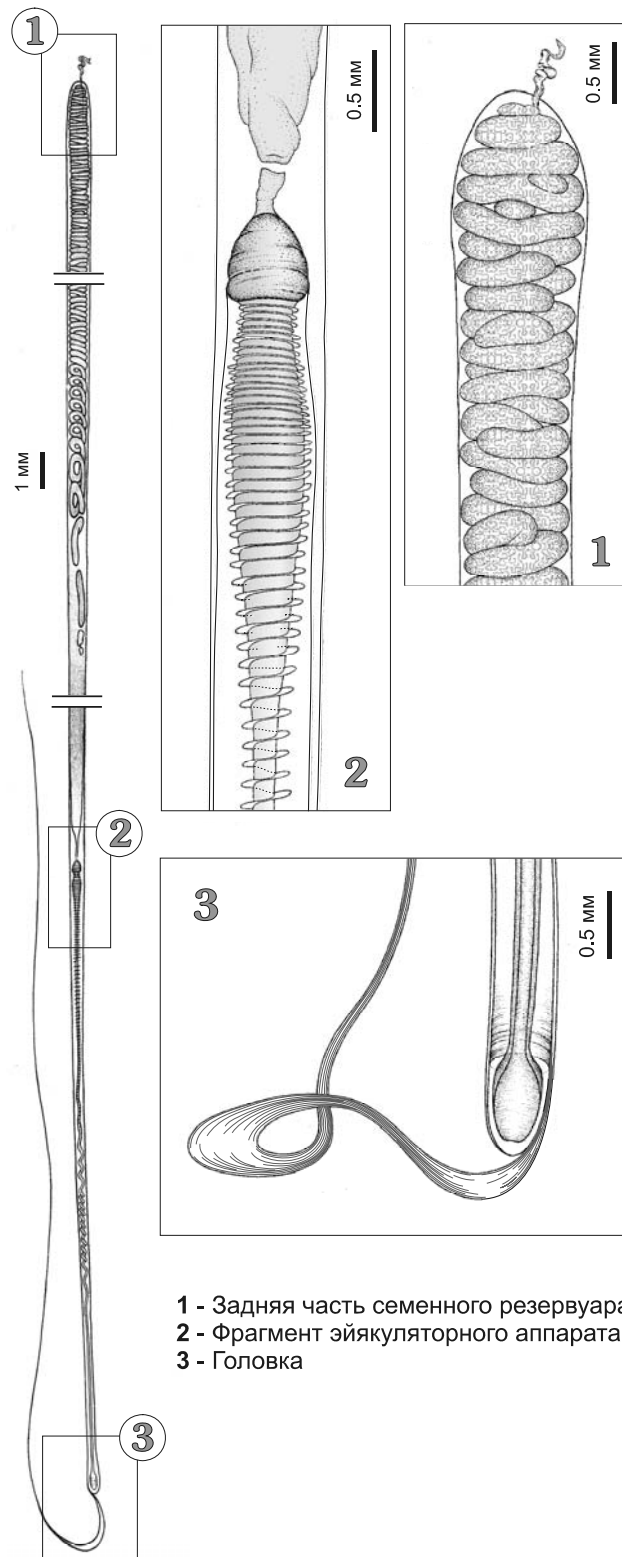


Рис. 8. Внешний вид и детали строения сперматофора *B. abruptus*

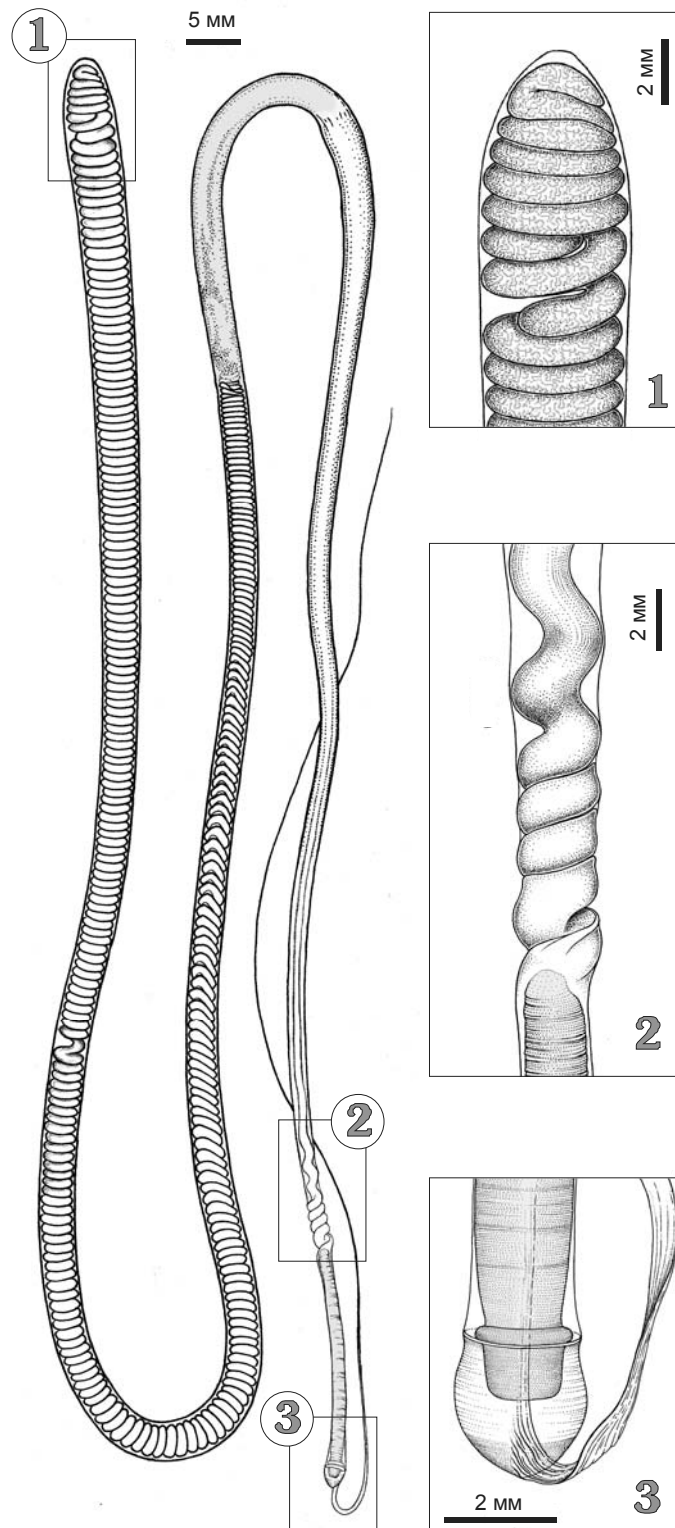


Рис. 9. Внешний вид и детали строения сперматофора *O. dofleini*. Обозначения как на рис. 8

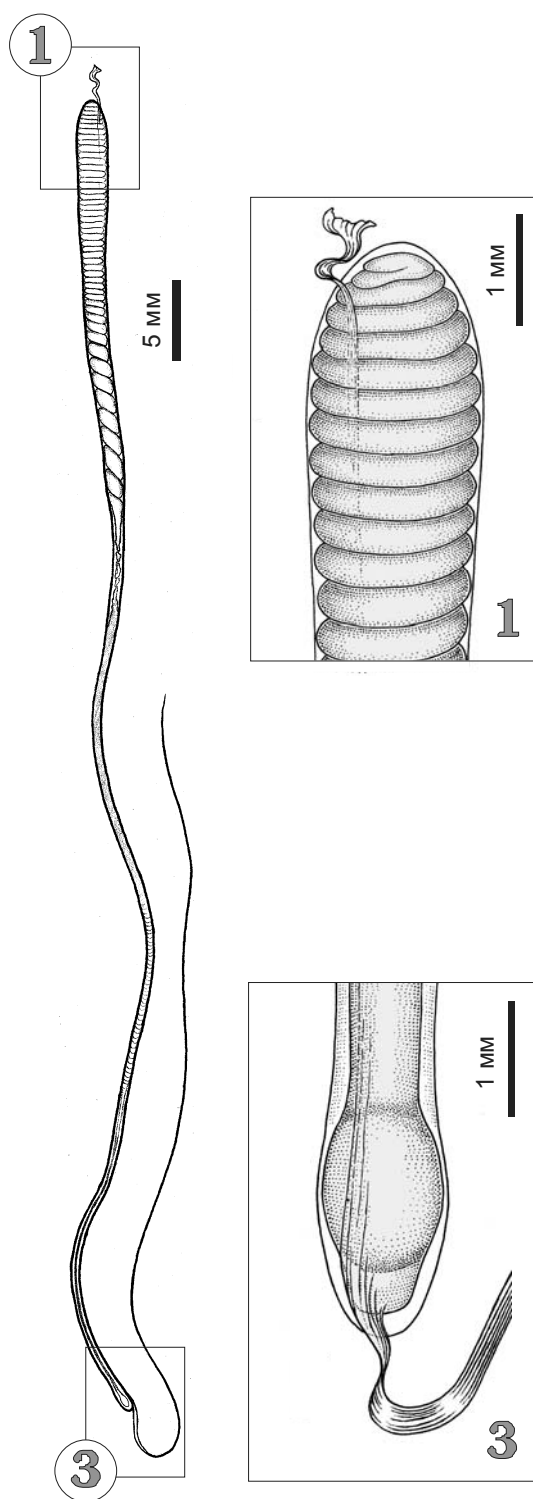


Рис. 10. Внешний вид и детали строения сперматофора *O. conispadiceus*. Обозначения как на рис. 8

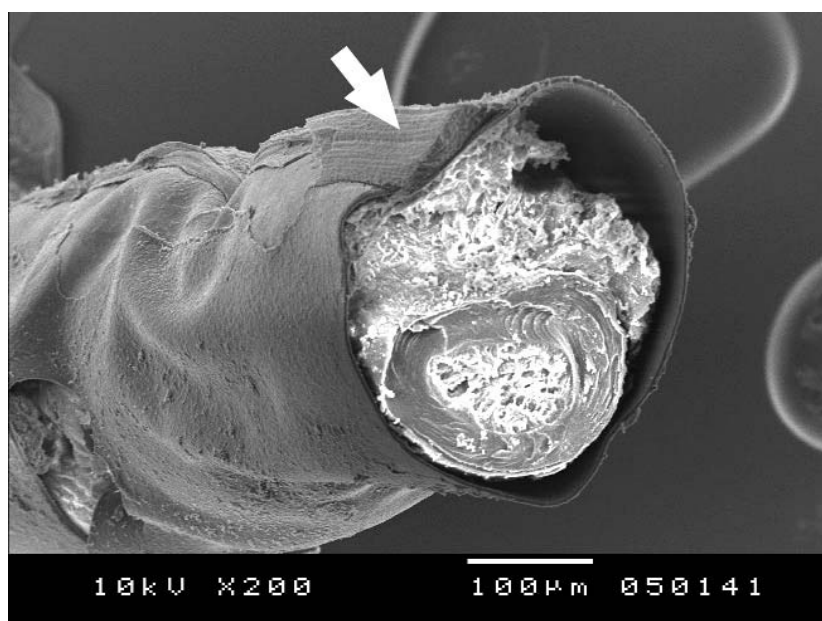


Рис. 11. Рассеченный на уровне средней части семенного резервуара сперматофор *B. abruptus*. Стрелкой указана лентовидная нить, прикрепленная к оболочке

### Заключение

Общий план строения СКО у трех исследованных видов осьминогов оказался сходным. Отличались лишь абсолютные размеры желез и некоторые детали морфологии протоков и сперматофорного мешка *O. dofleini* от *O. conispadiceus* и *B. abruptus*. Указанные различия определяются главным образом размерами осьминогов и количеством продуцируемых в онтогенезе сперматофоров. Плодовитость осьминогов, в отличие от других головоногих, сравнительно невысокая. К примеру, по данным Сабирова [1], у вида *Illex illecebrosus* (Сем. *Illicinae*) максимальное количество сперматофоров достигало 1743 при их длине 21–24 мм, тогда как у *B. abruptus* максимальное количество обнаруженных сперматофоров едва доходило до 80, у *O. conispadiceus* – 64. С увеличением размеров осьминога количество продуцируемых им сперматофоров уменьшается. В нашем материале их число в нидхэмовом мешке *O. dofleini* не превышало 10. При такой плодовитости у этого осьминога отпадает необходимость в накоплении сперматофоров в полости мешка, и они, вплоть до выхода в пенис, могут храниться в его ячейках.

У неплавниковых осьминогов окончательное созревание сперматофоров происходит в желобках, образованных выростами стенок нидхэмова мешка. Полностью сформированные сперматофоры выпадают в полость мешка и далее выводятся в пенис. Такое выпадение зрелого сперматофора из желобка между крист можно сравнить с выпадением зрелого ооцита из фолликула в яичниках самок.

На фоне значительного сходства морфологии СКО исследованных осьминогов различия в строении продуцируемых ими сперматофоров оказались бо-



лее очевидны. В числе основных отличительных признаков обращает на себя внимание число витков спирали семенного резервуара, детали строения эякуляторного аппарата, а также форма и внутренняя организация элементов головки сперматофоров.

Выражаю глубокую признательность Р.М. Сабирову и К.Н. Несису за обсуждение результатов, критические замечания и помощь в работе, Ч.М. Нигматуллину и И.Р. Аюпову за предоставление уникального материала и ценные советы.

### Summary

*A.V. Bespyatikh.* Structure and features of functioning of males reproductive system three species incirrate octopuses from North-West Pacific.

This study presents the comparative description of morphology and basic function principles of male reproductive system of three numerous octopus species: *O. dofleini*, *O. conispadiceus* and *B. abruptus*. Reproductive system of the examined species has a similar structure. It consists of testicle, vas deferens, I – IV parts of spermatophore gland, accessory gland (prostate), spermatophore sac and penis with diverticulum. The examined species have differences in the gland absolute size, features of channel morphology and spermatophore sac. Differences result from the octopus size and the amount of produced spermatophores in ontogenesis. Final spermatophores maturation of *Incirrata* is shown to occur in grooves of spermatophore sac. Completely formed spermatophores get in the sac cavity and then in penis, this process is compared to the mature oocyte release from the follicle in female ovaries.

The difference in produced spermatophores structure is emphasized. The coil number of the spiral seminal reservoir, the structure of ejaculation apparatus and the spermatophores head are pointed out as the main distinctive features.

### Литература

1. Сабиров Р.М. Сперматофорогенез и репродуктивная стратегия самцов кальмаров-оммастрефид (*Oegopsida: Ommastrephidae*): Дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 1995. – 198-с.
2. Marchand W. Studien über Cephalopoden. I. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. – Leipzig, 1907. – S. 311–415.
3. Marchand W. Studien über Cephalopoden. II. Über die spermatophoren // Zoologica. – Stuttgart, 1913. – S. 171–200.
4. 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. B. – 1970. – V. 175. – P. 31–61.
5. Mann T. Spermatophores: Development, structures, biochemical attributes and role in the transfer of spermatozoa. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1984. – 386 p.
6. Drew G.A. The structure and ejaculation of the spermatophores of *Octopus americana* // Carnegie Inst Wash. Papers from the Tortugas Laboratory. – 1919. – V. 13. – P. 35–47.
7. Robson G.C. A monograph of the Recent Cephalopoda based on the collections in the British Museum. Part I. Octopodinae. – London: British Museum of Natural History, 1929. – 236 p.

8. *Robson G.C.* A monograph of the Recent Cephalopoda based on the collections in the British museum. Part II. The Octopoda. – London: British Museum of Natural History, 1932. – 359 p.
9. *Nesis K.N.* Mating, spawning, and death in oceanic cephalopods: a review // *Ruthenica*. – Moscow, 1996. – V. 6, No 1. – P. 23–64.
10. *Laptikhovskiy V.V.* Differentiation of reproductive strategies within a taxon, as exemplified by octopods // *Ruthenica*. – Moscow, 1998. – V. 8, No 1. – P. 77–80.
11. *Лантиховский В.В.* Плодовитость и особенности репродуктивной стратегии трех видов осьминогов Северо-Западной части Берингова моря // *Биология моря*. – 1999. – Т. 25, № 4. – С. 311–317.
12. *Несис К.Н.* Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1982. – 360 с.
13. *Nesis K.N.* Giant North Pacific octopus, *Octopus dofleini apollyon* (Berry) in deep water of the Western Bering Sea // *Ruthenica*. – Moscow, 1994. – V. 4, No 2. – P. 173–180.
14. *Roper C.F.E., Sweeney M.J., Nauen C.E.* Cephalopods of the world // Food and Agriculture Organization. – Rome, Italy, 1984. – V. 3. – 277 p.
15. *Филиппова Ю.А., Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Хромов Д.Н.* Справочник-определитель промысловых и массовых головоногих моллюсков Мирового океана. – М.; Изд-во ВНИРО, 1997. – 272 с.
16. *Беспятых А.В., Сабиров Р.М., Аюнов И.Р.* Морфология и функционирование репродуктивной системы самцов песчаного осьминога *Paroctopus conispadiceus* (Cephalopoda: Octopoda) // Автореф. докл. XIV совещ. по изуч. моллюсков. – СПб., 2000. – С. 19–21.
17. *Haimovici M.* *Eledone gaucha*, a new species of eledonid octopod (Cephalopoda: Octopodidae) from Southern Brazil // *Nautilus*. – 1988. – V. 102, No 2. – P. 82–87.
18. *Нигматуллин Ч.М., Остапенко А.А.* Некоторые черты экологии обыкновенного осьминога *Octopus vulgaris* побережья Северо-Западной Африки // Тез. докл. Всесоюз. науч. конф по использованию промысловых беспозв. на пищевые кормовые и техн. цели. – М.: Изд-во ВНИРО, 1977. – С. 56–58.
19. *Hanson D., Mann T., Martin A.W.* Mechanism of the spermatophoric reaction in the giant octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini* // *J. Exp. Zool.* – 1973. – V. 58, No 3. – P. 711–723.

Поступила в редакцию  
05.03.07

---

**Беспятых Андрей Васильевич** – заведующий отделом беспозвоночных зоологического музея Казанского государственного университета.

E-mail: [Andyoctopus@mail.ru](mailto:Andyoctopus@mail.ru)