

УДК 594.582.5:591.463.5

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА САМЦОВ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ CERIALORODA. I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Р.М. Сабиров

Аннотация

Ретроспективный обзор литературных данных позволяет выделить шесть основных направлений в области изучения репродуктивной биологии самцов цефалопод от неверных толкований природы сперматофоров до изучения закономерностей функционирования половой системы. При хронологическом анализе литературы выделяются четыре периода в изучении данного аспекта биологии головоногих. Значительной во все периоды времени (от трети до половины) была доля работ с кратким поверхностным описанием внешней морфологии сперматофоров и сперматофорного комплекса органов (СКО) либо с попутным упоминанием о количестве сперматофоров в сперматофорных мешках. Детальные морфологические исследования воспроизводительных систем самцов головоногих и изучение их филогении наиболее активно велись во второй половине XIX в. и, особенно, в первой половине XX столетия. В дальнейшем доля таких работ резко снизилась. Внимание исследователей последних десятилетий привлекают вопросы метаболизма спермиев в составе сперматофоров, химизма внутренней среды и компонентов сперматофоров, закономерности функционирования половой системы на разных этапах онтогенеза, разработка шкал стадий зрелости и концепций репродуктивных стратегий.

Введение

Элементы репродуктивной биологии (закономерности созревания, особенности функционирования половой системы, плодовитость и т. д.) относятся к числу важнейших эколого-популяционных показателей. Они создают механизмы, обеспечивающие наиболее эффективное расходование половых продуктов, и, следовательно, отражают уровень затрат энергетических ресурсов на репродуктивную активность, что является важнейшей характеристикой репродуктивной стратегии видов в целом [1]. У головоногих моллюсков такие механизмы связаны с наличием ряда своеобразных особенностей, которые резко отличают их от других моллюсков и экологически близких костистых рыб. Одна из таких характерных и принципиально важных черт – моноциклия. Ни у одного вида цефалопод, у которых к настоящему времени изучен гаметогенез, не отмечалось обнаружение после нереста в гонадах резервного фонда сперматогониев и оогониев и возобновление гаметогенных процессов, как это свойственно полициклическим видам, отмечалось лишь развитие в гонадах дегенеративных процессов [2–4]. Другая важная особенность – наличие комплекса добавочных органов репродуктивной системы, определяющего разделение периода половозрелости на физиологическую и функциональную зрелости. Самцы головоногих становятся функционально половозрелыми и готовыми к спариванию

только после формирования и накопления в сперматофорном комплексе органов (СКО), состоящем из семепровода, сперматофорной железы (СЖ) и сперматофорного мешка, достаточного количества сперматофоров. Особенности функционирования репродуктивной системы головоногих исследованы недостаточно, весьма неполно изучена половая система самцов головоногих. Слабая изученность особенностей функционирования половой системы определяет и отсутствие единого подхода к определению стадий зрелости в разных отрядах Cephalopoda. Назрела также необходимость систематизации данных по репродуктивной биологии головоногих в целом. В первой части данного обзора дается ретроспективный анализ истории изучения репродуктивной системы самцов Cephalopoda.

1. Первые упоминания и формирование основных представлений

Впервые о сперматофорах головоногих упоминает J. Swammerdam в 1737 г. в своей «Библии Природы» [5, 6], называя сперматофоры каракатиц трубками для выталкивания резервуаров семенной жидкости. Независимо от него, позднее в 1745 г. J. Needham в книге «Новые микроскопические исследования» [5, 6] также определил сперматофоры как агрегаты для передачи спермы. При этом он предположил, что сперматофоры, сформированные в организме самца, самостоятельно закачивают в себя оплодотворяющую жидкость. Впоследствии в течение почти столетия сперматофорам головоногих не уделялось практически никакого внимания, если не считать попутного упоминания о их существовании в обзорных описаниях животного мира рядом исследователей. Однако в первой половине XIX в. они снова вызвали к себе повышенный интерес естествоиспытателей. В этот период выходит ряд работ, авторы которых стали рассматривать сперматофоры как паразитов головоногих. «Гельминтам», содержащимся в Нидхемовых (сперматофорных) мешках каракатиц и осьминогов, delle Chiaje в 1829 г. присваивает названия *Scolex debotrius*, *Monostoma*, Wagner в 1835 г. – *Echinorinque* [5, 6], *Needhamia expulsoria* [7] и другие.

В то же время такие исследователи, как Siebold в 1836 г., Philippi в 1939 г. и другие, допускали, что данные тела – семенные резервуары головоногих [5, 6]. Окончательное определение природы этих образований у цефалопод было сделано W. Peters в 1840 г., описавшим сперматофоры сепиолы [8, 9], и в тот же год H. Milne-Edwards [10, 11] дал иллюстрированное описание сперматофоров нескольких видов каракатиц, осьминогов и *Loligo vulgaris*. Последним автором впервые даны названия некоторым внутренним частям сперматофоров: оболочка, семенной резервуар, трубка и мешковидное тело эйякуляторного аппарата, а заодно предложен и сам термин «сперматофор». Работы В. Петерса и А. Мильн-Эдвардса положили начало планомерному исследованию сперматофоров и половой системы самцов цефалопод. Появились работы, в которых было показано большое разнообразие строения сперматофоров разных видов головоногих – сепиол, каракатиц, кальмаров, осьминогов, аргонанта [12–20]. В 1853 г. M. Duvernoy [18] впервые отметил двучленное строение семенного резервуара у кальмара-стрелки *Todarodes sagittatus*. Вместе с тем среди этих работ встречаются исследования, изобилующие массой неточностей и вымыслов в описании строения и образования сперматофоров. К примеру, в 1848 г.

Г. Гро [15] рассматривает сперматофоры каракатицы как организмы, соединенные между собой в момент формирования трубчатым филаментом наподобие пупочного шнура, который исчезает у полностью сформированных сперматофоров. А французский теутолог А. Lafont из Аркашона в 1869 г. детальное изучение сперматофоров нескольких видов кальмаров и каракатиц завершает, вслед за Дж. Нидхемом, выводом о закачивании спермы в предварительно сформированные сложноустроенные вместилища [20].

Заметным событием в изучении сперматофоров цефалопод в 1878–1882 гг. явились работы германского морфолога J. Brock [21–23]. В них дано детальное описание воспроизводительной системы самцов *Sepia officinalis*, *L. vulgaris*, *Sepioloa rondeleti*, *E. moschata*. Й. Брок впервые высказал мысль о том, что половой аппарат самцов всех цефалопод построен по единому плану. На примере обыкновенного длинноперого кальмара им была предложена новая система названий для разных отделов мужского полового аппарата, нашедшая поддержку в работах последующих исследователей. Работами Й. Брок завершается период формирования основных представлений о феномене сперматофоров у головоногих и общем плане строения половой системы самцов.

2. Изучение общей морфологии и гистологии

Начиная с конца XIX в. интерес к исследованиям внутренних систем органов головоногих возрастает. Появляются работы французских, германских, американских морфологов и теутологов, в которых, наряду с подробным описанием морфологии сперматофоров и мужской репродуктивной системы ряда широко распространенных видов лолигинид, кальмаров-эгопсид, каракатиц, осьминогов, приводится описание процесса формирования и эякуляции сперматофоров, делается первое упоминание о сперматоцейгмах плавникового осьминога *Opisthoteuthis depressa* [24–38]. Классические работы этого периода – труды W. Marchand [28, 29], G. Drew [33, 34], T. Blankaert [36, 37] и R. Weill [38].

К. Chun [26, 27] и его ученик В. Маршан [28, 29] первые описали внешнюю морфологию половой системы самцов и сперматофоров короткоперых кальмаров – ньюфаундлендского *Illex illecebrosus* и европейского *I. coindetii*. Помимо этого, исследования В. Маршана включали подробное изучение общей морфологии мужской половой системы и сперматофоров 17 видов головоногих, представителей разных таксонов – кальмаров-эгопсид (2 вида), кальмаров-миопсид (*L. vulgaris*), сепииид (5 видов), октопод (9 видов). Автор выявил изменчивость в строении репродуктивных органов в разных группах цефалопод и указал на их высокую ценность для целей систематики. Некоторые названия частей половой системы, заимствованные предыдущими исследователями из анатомии позвоночных животных, были заменены новыми, более естественными терминами. В частности, В. Маршан ввел термин «сперматофорная железа». Интересны рассуждения автора о возможном пути эволюции комплексов вспомогательных желез половой системы самцов и самок у головоногих, хотя они и не опирались на данные эмбриологических и онтогенетических исследований.

Работа американского теутолога Г.А. Дрю [33], на наш взгляд, – самое безукоризненное по содержанию и форме сообщение, когда-либо сделанное по сперматофорам головоногих. Автором была поставлена задача на примере

L. pealei детально изучить строение сперматофоров, последовательность их формирования в разных отделах сперматофорной железы и механизм эякуляции. Работа проиллюстрирована прекрасными рисунками и схемами. Г.А. Дрю впервые высказал предположения о скорости процесса формирования сперматофоров (до нескольких десятков в день), движущих силах эякуляции (совместного давления эластичной водопроницаемой наружной оболочки и разбухающей от поступления воды средней оболочки), ввел новые термины для обозначения ранее не выделявшихся частей сперматофоров («колпачок», «цементное тело» и др.) и предложил свой модифицированный вариант их номенклатуры.

К сожалению, для многих последующих исследователей работа Г.А. Дрю осталась неизвестной. Так, Т. Бланкер [37] в значительной степени повторил исследования Г.А. Дрю в той части, которая касалась последовательности формирования сперматофоров в отделах сперматофорной железы, хотя и выбрал в качестве объекта изучения другой вид – *S. officinalis*. Т. Бланкер более детально изучил типы клеток и виды железистых секретов в сперматофорной железе, что позволило дифференцировать ее отделы не только по внешним признакам, но и по функциональным особенностям.

Р. Вейль [38], подробно изучивший сперматофоры *S. atlantica*, основное внимание уделил механизму их функционирования, впервые указав на возрастание скорости эякуляции по мере «созревания» сперматофоров в сперматофорном мешке.

3. Развитие морфофункциональных и биохимических исследований

Начиная с 30-х годов прошлого столетия количество работ, в которых обстоятельно или, чаще, попутно сообщается о сперматофорах и половой системе самцов головоногих, резко возрастает. Исследуются новые виды каракатиц, осьминогов, лолигинид, спинула [6, 39–46]. Расширяется круг вопросов, которые ставятся в таких исследованиях. Ряд авторов делает сравнительные обзоры существующих названий частей половой системы [47–49]. Особенности строения сперматофоров и мужской половой системы цефалопод предлагается использовать в систематических целях [40, 50–52].

Появляются работы с первыми сведениями по химическому составу сперматофоров и метаболизму сперматозоидов, заключенных в их семенные резервуары. Пионером этого направления по праву можно назвать французского исследователя М. Намон [53, 54], впервые выявившего различие в химическом составе разных оболочек и мембран сперматофоров. Вслед за М. Амоном биохимические исследования сперматофоров были продолжены целым рядом исследователей [55, 56]. Большой цикл работ, посвященный подробному изучению строения, эякуляции, биохимического состава разных компонентов сперматофоров и репродуктивной системы головоногих, главным образом, гигантского осьминога *O. dofleini martini*, был выполнен американским исследователем Т. Манн [57–63]. Особый интерес в этих исследованиях представляют данные об изменении химического состава плазмы сперматофоров при их образовании и эякуляции. В 1984 г. вышла книга Т. Манна «Spermatophores. Development, structure, biochemical attributes and role in the transfer of spermatozoa» [64], обобщающая его исследования по сперматофорам гигантского осьминога

и содержащая сведения о сперматофорах разных представителей животного царства от плоских червей до хвостатых амфибий.

В период с 1950 г. по настоящее время выходит значительное количество работ, в которых, чаще попутно, сообщается о деталях строения и размерах сперматофоров у различных видов головоногих [65–109]. В 1952 г. R. Dell [65] в монографическом описании фауны головоногих Новой Зеландии в разделе, посвященном *Nototodarus sloani*, приводит данные о размерах сперматофоров и дает изображение СКО и сперматофора. Вскоре J. Soeda [67] в работе по репродуктивной биологии тихоокеанского кальмара *T. pacificus* дает схематический рисунок и фотографию сперматофора этого вида, а G. Voss [68] – краткое описание и рисунок сперматофора *Ornithoteuthis antillarum*. Сведения о длине сперматофоров *I. argentinus* и их не совсем качественное изображение приводит Z. Castellanos [78].

Французский теутолог К. Mangold-Wirz [110] в 1963 г. в работе по бентическим и нектонным головоногим Лионского залива предприняла попытку обобщить собственные и накопленные литературные данные по размерам сперматофоров цефалопод разных таксонов. При этом сообщается о размерах сперматофоров оммастрефид *Todaropsis eblanae*, *I. coindetii*, *T. sagittatus*. Автором впервые подмечено, что длина самцов прямо связана с абсолютными размерами образуемых ими сперматофоров. В то же время крайняя ограниченность материала, отсутствие надежных исследований об изменении длины продуцируемых сперматофоров в половозрелой части онтогенеза привели автора к ряду ошибочных выводов, в частности, о надежном значении относительной длины сперматофоров как характерном признаке семейств теутид. Между тем разброс этого значения в пределах только семейства оммастрефид столь значителен (5–27%) [111], что полностью перекрывает показатели большинства семейств отряда. В 1987 г. в обзорной работе по размножению головоногих К. Мангольд [112] кратко повторяет основные результаты своих исследований по сперматофорам цефалопод.

В 1969 г. С. Roper et al. [51] в работе по распространению и особенностям морфологии кальмаров рода *Illex* приводят ключ для определения видов этого рода, одним из признаков которого служит строение передней части цементного тела сперматофоров. Массивный и рельефный наконечник цементного тела сперматофоров иллексов позволяет эффективно использовать его для надежного определения видовой принадлежности кальмаров этого рода. Однако отсутствие исследований об индивидуальной изменчивости этого признака привело к ошибочному выделению самостоятельного типа наконечника для *I. ohygonius*, признаки которого лежат в пределах изменчивости *I. illecebrosus*, как это было показано нами позже [106].

Краткое описание и изображение сперматофоров оммастрефид имеются в работах Р. Rancurel [72, 73] для *Hyaloteuthis pelagica* и южнопацифических *Ommastrephes bartrami*, К.Н. Несиса [80, 81] для *Dosidicus gigas* и *S. oualaniensis* из тропической западной Пацифики, К.Н. Несиса и Ч.М. Нигматуллина [85] для *Martialia hyadesi*. Сведения о размерах и количестве сперматофоров и их краткое описание даны в книге Г.В. Зуева и К.Н. Несиса [83] «Кальмары» для *T. pacificus*, *D. gigas*, *I. coindetii*, в работах Г.В. Зуева [82] – для *S. oualaniensis*,

Е.В. Слободского [113] – для северопацифических *O. bartramii*, О.А. Петрова [114] – для новозеландского кальмара *N. sloani*, Т.С. Borges [100] – для *T. sagittatus*, А.Ф.Г. Gonzales [109] – для *I. coindetii*.

В 1979 г. вышла работа канадских исследователей R.D. Durward et al. [92], имевших возможность провести наблюдения над ньюфаундлендским короткоперым кальмаром *I. illecebrosus* в акватроне диаметром 25 м. Они приводят сведения о количестве сперматофоров у исследованных самцов в разные месяцы, что позволяет сделать заключение о скорости продуцирования сперматофоров самцами этого вида – в среднем 5–7, максимум около 10 сперматофоров в день. Авторы сообщают также о количестве сперматангиев (300–500, до 1300) в пучках в мантийной полости самок, куда они прикрепляются самцом во время спаривания.

В ряде работ на созревающих и зрелых самцах лолигинид проведены исследования как процесса образования сперматофоров, так и особенностей морфологии семенника и спермиогенеза [2]. Появляются первые в отечественной литературе обзорные описания строения и функционирования репродуктивной системы и сперматофоров самцов цефалопод, хотя и не лишённые некоторых неточностей, особенно при описании эйякуляции сперматофоров [115, 116].

Особый интерес представляют первые подробные описания строения сперматофорных комплексов органов и продукции их секрета плавниковых осьминогов. У *Cirrothauma murrayi* агрегатами спермы являются сперматоцейгмы округлой формы, в которых головки сперматозоидов располагаются по периферии, а жгутики направлены к центру. На такое же строение агрегатов спермы другого плавникового осьминога *O. depressa* указывал W.T. Meyer [31]. Однако R. Villanueva [117], используя метод сканирующей электронной микроскопии, описывает у *O. agassizii* довольно сложно устроенные сперматофоры бочонковидной формы, прикрытые с переднего и заднего концов крышечками. Эйякуляторного аппарата нет, сперматозоиды помещаются внутри бочонка и при открытых крышечках выходят наружу с обоих концов сперматофора. У другого исследованного вида *O. vossi* автор крышечек на сперматофорах не обнаружил, посчитав это артефактом сбора и фиксации материала.

В эти же годы выходят работы, в которых приводятся сведения о количестве сперматофоров в сперматофорных мешках разных видов головоногих, а в некоторых случаях делается попытка оценить и плодовитость сперматофоров самцов кальмаров по наибольшему наполнению сперматофорного мешка сперматофорами [74, 80, 107, 109, 110, 112–114, 118–122]. Разрабатываются шкалы стадий зрелости самцов головоногих, в которых упоминается о наличии сперматофоров в сперматофорном мешке как показателе половой зрелости (см. обзоры [123, 124]).

Диссертация американского исследователя S.C. Hess, защищенная в 1982 г. [125], посвящена сравнительному анализу сперматофоров в отряде теутид, в том числе – 9 видов оммастрефид. Стандартная обработка сперматофоров, использованная автором, включала определение их длины, а также процентных индексов длины и ширины эйякуляторной трубки, цементного тела и семенного резервуара. При этом размер выборки (от 1 до 10 исследованных сперматофоров для отдельных самцов) и общий объем обработанного материала (для

всех оммастрефид – 168 сперматофоров) не позволяет говорить о пределах изменчивости изученных морфометрических признаков. С.К. Хессом приведены рисунки и описание внешней морфологии сперматофоров. Из оммастрефид исследованы *T. eblanae*, *Illex sp.*, *M. hyadesi*, *N. hawaiiensis*, *O. antillarum*, *D. gigas*, *S. pteropus*, *S. oualaniensis*, *H. pelagica*.

В 1987 г. во 2-м томе сборника «Cephalopod life cycles» появляется обзорная работа К. Мангольд [112] по размножению в классе головоногих моллюсков. Автор рассматривает особенности спаривания, оплодотворения и нереста цефалопод, природные факторы, контролирующие половое созревание. При этом особенности функционирования половой системы самцов, за исключением обзора по гаметогенезу, практически не рассматриваются. К. Мангольд лишь кратко повторяет основные факты, изложенные в своих более ранних работах. В другой книге, капитальном руководстве по зоологии, К. Мангольд описывает особенности строения мужской половой системы цефалопод, давая иллюстрированное описание для характерных представителей основных отрядов класса.

В 1992 г. в Институте океанологии РАН Д.О. Алексеевым была защищена диссертация [126] по целому спектру вопросов биологии и систематики построения в подотряде *Myopsida*. Автор уделил большое внимание строению сперматофоров исследованных видов и сделал попытку использовать особенности их морфологии для систематических целей. Отмечено отсутствие спиральной укладки внутреннего филамента эйякуляторной трубки у *Pickfordi-teuthis pulchella*, обычной для сперматофоров других видов подотряда. В работе приводятся рисунки сперматофоров 15 видов кальмаров-миопсид.

Качественно новый уровень исследования воспроизводительной системы самцов головоногих был начат в середине 1970-х годов [127, 128]. Для нескольких видов кальмаров-оммастрефид, а главным образом, для крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* путем анализа комплекса морфометрических показателей впервые были изучены некоторые особенности продуцирования сперматофоров в половозрелой части онтогенеза. В последовавшем за этими исследованиями обширном цикле работ [129–160] процесс образования сперматофоров у цефалопод изучается от момента его начала до максимального развития и последующего затухания. Выявляются виды продукции сперматофорогенеза и особенности их образования на разных этапах онтогенеза. Были получены первые данные об индивидуальной изменчивости важных морфологических признаков сперматофоров кальмаров рода *Illex*, строения и функционировании сперматофоров и СКО микронектонного кальмара *H. pelagica*, особенностях сперматофорогенеза у *T. pacificus* и *I. argentinus*.

Одна из самых заметных работ последних лет – защита докторской диссертации В.В. Лаптиховским во ВНИРО в 2006 г. [150]. Автором впервые на примере большого числа видов из трех отрядов (*Teuthida*, *Sepiida*, *Ostropoda*) цефалопод получены данные о плодовитости самок и самцов. На примере отдельных видов (аргентинского кальмара *I. argentinus*, крылорукого кальмар *S. pteropus*) впервые для головоногих моллюсков оценена продолжительность различных стадий зрелости, скорость продукции половых продуктов, рассчитана онтогенетическая динамика продукции и смертности. Описана плодови-

тость и ее формирование, особенности популяционной репродуктивной биологии у микронектонных океанических кальмаров семейства *Enoploteuthidae*, макронектонных нерито-океанических и океанических кальмаров семейства *Ommastrephidae*, нектонных шельфовых миопсидных кальмаров семейства *Loliginidae*, планктонного глубоководного семейства *Histioteuthidae*, каракатицы *Sepia officinalis*, у мелко- и крупнойцых осьминогов семейства *Octopodidae*, эпипелагических осьминогов надсемейства Argonautoidea, батипелагических плавниковых осьминогов *Opisthoteuthis* и других видов. Полученные данные позволили В.В. Лаптиховскому провести анализ эволюционных особенностей репродуктивных стратегий цефалопод. Эти факты вскрывают многие ранее неизвестные аспекты жизненных циклов Cephalopoda и раскрывают особенности формирования репродуктивных стратегий в условиях разных биотопов.

В целом, в последние десятилетия изучение особенностей сперматофорогенеза оммастрефид становится достаточно планомерным, появляются первые данные об индивидуальной и внутривидовой изменчивостях сперматофоров, выявляются основные закономерности процесса формирования сперматофоров. Этот подход позволяет рассматривать особенности функционирования половой системы самцов головоногих как важную черту их репродуктивной стратегии.

Заключение

Ретроспективный обзор проанализированной литературы позволяет выделить шесть основных направлений исследования в исследуемой области: неверные толкования природы сперматофоров головоногих; поверхностные описания, попутные упоминания; детальная морфология; сравнительно-морфологический и филогенетический аспекты; физиолого-биохимический аспект; морфофункциональный аспект. Расширение круга рассматриваемых вопросов происходило постепенно. При этом значительной во все периоды времени (от трети до половины) остается доля работ с кратким поверхностным описанием внешней морфологии сперматофоров и СКО либо с попутным упоминанием о количестве сперматофоров в сперматофорных мешках. Детальные морфологические исследования воспроизводительных систем самцов головоногих и изучение их филогении наиболее активно велись во второй половине XIX и, особенно, в первой половине XX столетия. В дальнейшем доля таких работ значительно снизилась. Внимание исследователей привлекли вопросы метаболизма спермиев в составе сперматофоров, химизма внутренней среды и компонентов сперматофоров, закономерности функционирования половой системы на разных этапах онтогенеза.

В целом, хронологический анализ литературы по основным направлениям исследований позволяет выделить четыре периода в изучении воспроизводительной системы самцов головоногих: железистой секреции отделов половой системы самцов головоногих.

Первый, подготовительный (XVIII – первая треть XIX вв.) – первые упоминания о сперматофорах головоногих, начиная с Я. Сваммердама (1737), с часто неверными толкованиями их природы.

Второй – формирование основных представлений о феномене сперматофоров у цефалопод, общем плане строения всего полового аппарата самцов.

В этот период получены сведения о большом разнообразии в строении сперматофоров разных видов, предложены первые системы названий для обозначения разных частей сперматофоров и мужской репродуктивной системы. Важнейшие работы этого периода принадлежат В. Петерса [8, 9] и А. Мильн-Эдвардса [10, 11]. Завершается период капитальными работами Й. Брока [21–23].

Третий – детальное изучение строения и, главное, формирования сперматофоров, особенностей их эякуляции, а также морфологии и железистой секреции отделов половой системы самцов головоногих. В этот период интенсивно разрабатываются номенклатуры названий. Пионером этого цикла исследований был Э. Раковица [24, 25], а завершают его работы Т. Бланкера [36, 37] и Р. Вейля [38]. К важнейшим работам этого периода следует отнести исследования В. Маршана [28, 29] и Г.А. Дрю [33].

Четвертый период включает работы с 30-х годов прошлого столетия до настоящего времени. Появляются работы по метаболизму сперматозоидов из сперматофоров, биохимии и гистологии репродуктивной системы и сперматофоров. Расширяется использование деталей строения сперматофоров и половой системы для целей систематики. Приводятся обзоры существующих номенклатур названий частей репродуктивной системы самцов и делается попытка их унифицировать. В большинстве работ этого периода лишь попутно приводятся какие-либо сведения о строении, размерах и количестве сперматофоров. Наличие сперматофоров в сперматофорном мешке используется в шкалах стадий зрелости как показатель половозрелости самцов. Изучаются закономерности функционирования мужской воспроизводительной системы цефалопод на разных этапах онтогенеза. Важнейшие работы этого периода выполнены Г.М. Фортон [6], К.Р. Остином и др. [55], Т. Манном и др. [61], Дж. Баденхорстом [49], Ч.М. Нигматуллиным и др. [107], С.К. Хессом [125], В.В. Лаптиховским [150].

Автор выражает свою глубокую благодарность К.Н. Несису, Р.Н. Буруковскому и особенно Ч.М. Нигматуллину за ценные советы, рецензирование материалов и плодотворные дискуссии, без которых данное исследование вряд ли бы состоялось. Я также искренне благодарен А.И. Голубеву, В.В. Лаптиховскому, А.В. Беспятым, И.Р. Аюпову за обсуждение основных положений статьи и всестороннюю поддержку при ее подготовке.

Summary

R.M. Sabirov. Reproductive system in males of Cephalopoda. I. The history of investigation.

Retrospective view of literature data allows to mark out six main directions in the field of reproductive biology studies of cephalopod's males since false explanations of spermatophor's nature to investigations of functioning of genital system regulation. Chronological literature analysis shows that there are four periods in the study of the current aspect of cephalopoda's biology. During whole periods the most valuable part of works are related whether to short surface description of outside morphology of spermatophores and SCO or to mention about the quality of spermatophores in spermatophore bags. The detailed morphological investigations of reproducing male's systems of cephalopoda and studies of their phylogeny actively were carried out at the second half of XIX century, and mainly, at the first half of XX century. Lately such studies have abruptly decreased. Recently the discussion of

researchers has focused on questioning topics like sperm cell's metabolism in spermatophores, chemistry of inner sphere and spermatophores components, functioning of genital system regulations on different steps of ontogenesis, development of stage's scales of maturity and conceptions of reproductive strategies.

Литература

1. Wilbur H.M., Tinkle D.W., Collins I.P. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution // *The American Naturalist*. – 1974. – V. 108(964). – P. 805–817.
2. Grieb T.M., Beeman 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.
3. Резник Я.И. Гаметогенез и стадии зрелости кальмара Бартрама *Ommastrephes bartrami* // Биология, распределение и состояние запасов кальмаров Тихого океана. – Владивосток, 1982. – С. 39–40.
4. Sauer W.H., Lipinski M.R. Histological validation of morphological stages of sexual maturity in chokker squid *Loligo vulgaris* Reunaudii D'Orb (Cephalopoda: *Loliginidae*) // *S. Afr. J. Mar. Sci.* – 1990. – No 9. – P. 189–200.
5. Marchand W. Beitrag zur vergleichenden Anatomie des mannlichen Geschlechtsapparates der Cephalopoden. // *Zool. Anz.* – 1906. – 29 p.
6. Fort G.M. Le spermatophore des cephalopodes. Etude du spermatophore d'*Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1799) // *Bull. Biol. Fr. Belg.* – 1937. – Bd. 71, H. 3. – S. 357–373.
7. Carus C.G. *Needhamia expulsoria* *Sepia officinalis* // *Nova Acta physico-medica Ac. cesarea*. – 1839. – V. 19. – P. 1–18.
8. Peters W. Uber den Ban der Needhamschen Korper // *Arch. Anat Physiol. Wiss. Med. Ihd.* – 1840. – S. 89–100.
9. Peters W. Zur Anatomie der *Sepiola* // *Mullers Archiv*. – 1842.
10. Milne E.H. Observations sur les Spermatophores des Mollusques cephalopodes, et sur la structure des Carinaires, des Dendrophyllies, etc. // *Ann. Sci. Nat. Zool.* – 1840. – Bd. 13, H. 2. – S. 193–197.
11. Milne E.H. Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacees des cotes de France. N. Sur les spermatophores des Cephalopodes // *Ann. Sci. Nat. Zool.* – 1842. – Bd. 18, H. 2. – S. 331–350.
12. Lebert H., Robin Ch. Note sur un gait relatif on mecanisme de la fecondation du Calmar eommun (*Sepia loligo* L., *Loligo vuegevriss*) // *Ann. Sci. Nat.* – Paris, 1845. –T. 4, F. 3. – P. 95–102.
13. Leuckart M. Uber die mannlichen Geschlechtsthcile der *Sepiola vulgaris* // *Archiv f. Naturgesch. Jahrg.* – 1847. – Bd. XIII, H. 1.
14. Leuckart M. Die Hectocotyle von *Octopus carenal* // *Zool. Untersuchungen Heft III.* Gieben. – 1853.
15. Гро Г. Заметка о сперматофорах каракатицы // *Bull. Soc. Jmp. Nat.* – Moscou, 1848. – No 21. – P. 474–482.
16. Verany Vogt. Memoire sur les Hectocotyles et les males de quelques Cephalopodes // *Ann. Sci. Nat.* – 1852. – Bd. XVII.
17. Muller H. Bericht uber einige im Herbst 1852 in Messina angestellten vergleichend-anatomische Vntersuchungen // *Diese Zeitsohr.* – 1852. – Bd. I–V.
18. Duvernoy M. Fragments sur les organes de generation de divers animaux // *Mem. Acad., Sci. Inst. Fr.* – 1853. – Bd. 23. – S. 215–281.

19. *Гегенбаур К.* Основания сравнительной анатомии / Пер. А. Герда. – СПб.; М., 1867. – 286 с.
20. *Lafont A.* Observations sur la fecondation des mollusques cephalopodes du Golfe de Gascogne // *Ann. Sci. Nat.* – Paris, 1869. – Т. 5, Bd. 11. – S. 109–133.
21. *Brock J.* Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden // *Z. Wiss. Zool.* – 1878. – Bd. 32. – S. 1–116.
22. *Brock J.* Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden // *Morphol. Jahrb.* – 1880. – Bd. 6.
23. *Brock J.* Zur Anatomie und Cephalopoden // *Z. Wiss. Zool.* – 1882. – Bd. 36. – S. 543–610.
24. *Racovitza E.G.* Notes de biologie. I. Accouplement et fecondation chez *l'Octopus vulgaris* Lam. // *Arch. Zool. exper.* – Paris, 1894. – Т. 3, F. 2. – P. 21–54.
25. *Racovitza E.G.* Notes de biologie. III. Moeurs et de la *Rossia macrosoma* // *Arch. Zool. exper.* – Paris, 1894. – Т. 3, F. 2. – P. 421–539.
26. *Chun K.* Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden // *Zool. Anz.* – 1906. – Bd. XXIX, H. 25–26. – Mit 5 Fig.
27. *Chun K.* The Cephalopoda. Part I: Oegopsida. Part II: Myopsida, Octopoda // *Isr. progr. Sci. transl.* – Jerusalem, 1975.
28. *Marchand W.* Studien uder Cephalopoden. I. Der mannliche Leitungsapparat der Dibranchiaten // *Z. Wiss. Zool.* – 1907. – Bd. 86. – S. 311–415.
29. *Marchand W.* Studien uder Cephalopoden. II. Uder die spermatophoren // *Zoologica.* – Stuttgart, 1913. – Bd. 26. – S. 171–200.
30. *Williams L.W.* The anatomy of the common squid, *Loligo pealeii*, Lesueur. – Leiden-Holland: Library and Printing-Office late E.J. Brill, 1909. – 92 p.
31. *Meyer W.T.* Über der den mannlichen Geschlechts apparat von *Opisthoteuthis depressa* (Jjima und Jkeda) // *Zool. Anz.* – 1906. – Bd. 29. – 758 S.
32. *Meyer W.T.* Die spermatophore von *Polypus (Octopus) vulgaris* // *Zool. Anz.* – Leipzig, 1911. – Bd. 37. – S. 404–405.
33. *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.
34. *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.
35. *Russel E.S.* Report on the Cephalopoda collected by the research steamer «Goldseckret» during the years 1903–1908 // *Fish Scotl. Sci.* – 1921. – V. 3. – P. 1–45.
36. *Blancquaret T.* Une secretion cristalliforme dans la glande a spermatophores des Cephalopodes // *C. R. Soc. Biol.* – 1923. – V. 89. – P. 440–443.
37. *Blancquaret T.* L'origine et la formation des spematophores les Gephhalopodes dekapodes // *Cellule Rec. Cytol. Histol.* – 1925. – V. 36. – P. 315–356.
38. *Weill R.* Recherches la structure, la valeur sustematique et le fonctionnement du spermatophore de *Sepiolo atlantica* D'Orb // *Bull. Biol. Fr. Belg.* – 1927. – Т. 61, F. 2. – P. 59–92.
39. *Verco J.C., Cotton B.C.* The spermatophore of *Sepioteuthis australis* (Quoy, Gaimard) // *Proc. Mal. Soc. Lond.* – 1930. – V. 19, No 1–6. – P. 168–170.
40. *Fort G.M.* *Eledone* Leach et *Acantheledone* n. g., deux genres fondes sur la structure des spermatophores (Moll., Cephalopodes) // *C. R. Acad. Sci.* – Paris, 1941. – Т. 212, F. 17. – P. 724–726.

41. Fort G.M. Le spermatophore des cephalopodes. Etude du spermatophore d'*Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1799) // Bull. biol. Fr. Belg. – 1941. – T. 75, F. 3. – P. 249–256.
42. Oordt G.J. The spermatheca of *Loligo vulgaris*. I. Structure of the spermatheca and function of its Unicellular glands // Quarterly J. Microscopical Sci. – 1938. – V. 80, Part IV. – P. 593–599.
43. Tompset D.H. *Sepia* // Daniel R.J. (ed.) L.M.B.C Memoirs on Typical British Marine Plants and Animals. – Liverpool: Univ. Press of Liverpool, 1939. – No XXXII. – P. 136–141.
44. Callan H.G. The absence of a Sex-hormone controlling regeneration of the Hectocotylus in *Octopus vulgaris* Lam // Publ. Stu. Zool. Napoli. – 1939. – V. 18. – P. 15–19.
45. Cotton B.C., Godfrey F.K. The Molluses of South Australia Part II. Scaphopoda, Cephalopoda, Aplacophora and Crepipoda // Adelaide. – 1940. – P. 432–465.
46. Pickford G.E. Le poulpe americain: a study of the littoral *Octopoda* of the Western Atlantic // Trans. Conn. Acad. Arts Sci. – 1945. – V. 36. – P. 701–811.
47. Kerr J.G. Notes upon de Dona speciamens of *Spirula* and upon certain problems of Cephalopoda morphology // Danish Dana Exped. – 1931. – No 8. – P. 1–36.
48. Peterson R.P. The anatomy and histology of the reproductive systems of *Octopus bimaculoides* // J. Morphol. – 1959. – V. 104. – P. 61–88.
49. 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, No 1. – P. 1–36.
50. 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.
51. Roper C., Lu C.C., Mangold K. A new species of *Illex* from the western Atlantic and distributional aspects of other *Illex* species (Cephalopoda, Oegopsida) // Proc. Biol. Soc. – Washington, 1969. – V. 82. – P. 295–322.
52. Сабиров P.M. О систематическом значении сперматофоров головоногих // Тез. докл. V Всесоюзн. конф. по пром. Беспозвоночным (Минск, Нароч). – М., 1990. – С. 93–94.
53. Hamon M. Les constituants chimiques des enveloppes des spermatophores de Cephalopodes // C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci. – Paris, 1939. – T. 208. – P. 387–389.
54. Hamon M. Caracterization de quelques acides L-amines entrant dans la constitution des spermatophores des Cephalopodes // C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci. – Paris, 1939. – T. 208. – P. 835–837.
55. Austin C.R., Cecil Lutwak-Mann, Mann T. Spermatophores and spermatozoa of the squid *Loligo pealii* // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. – 1964. – V. 161. – P. 143–152.
56. Martin A.W., Thiersch J.B., Dott H.M., Harrison R.A.-P., Mann T. Spermatozoa of the giant octopus of the North Pacific *Octopus dofleini martini* // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. – 1970. – V. 175. – P. 63–68.
57. Mann T. 5-Hydroxytryptamine in the spermatophoric sac of the octopus // Nature. – 1963. – No 199. – P. 1066–1067.
58. Mann T. The Biochemistry of Semen and of the Male Reproductive Tract. – London: Methuen and Co. Ltd., 1964. – 282 p.
59. Mann T. Spermatophores // The biology of the male gamete. Biol. J. Linn. Soc. (Suppl. 1). – 1975. – No 7. – P. 417–422.
60. Mann T., Martin A.W., Thiersch J.B. Spermatophores and spermatophoric reaction in the giant octopus of the north pacific, *Octopus dofleini martini* // Nature. – 1966. – No 211. – P. 1279–1282.

61. 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.
62. 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, No 2. – P. 121–127.
63. Mann T., Martin A.W., Frenoh M. Entry of Pollutants from seawater into the spermatophore and spermatozoa of the giant *Octopus* of the North Pacific // Mar. Pollut. Bull. – 1988. – V. 19, No 12. – P. 669–671.
64. Mann T. Spermatophores: Development, structures, biochemical attributes and role in the transfer of spermatozoa. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1984. – 386 p.
65. Dell R.K. The recent Cephalopoda of New Zealand // Domin. Mus. Bull. – Wellington, 1952. – No 16. – P. 115–117.
66. Winkler L.R., Ashley L.M. The anatomy of the common octopus of northern Washington // Walla Walla Coll. Publ. Biol. Sci. – 1954. – No 10. – P. 1–30.
67. Soeda J. Studies on the ecology and the breeding habits of the squid *Ommastrephes sloani pacificus* (Steenstrup) // Bull. Hokkaido, Reg. Fish., Res. Lab. – 1956. – No 14. – P. 1–24.
68. Voss G.L. Observations on *Ornithoteuthis antillarum* Adam // Bull. Mar. Sci. Gule Carrib. – 1957. – V. 7, No 4. – P. 370–378.
69. Knudsen J. Some observations on a mature male specimen of *Architeuthis* from Danish waters. // Proc. Malacol. Soc. Lond. – 1957. – V. 32. – P. 188–198.
70. 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.
71. Hoffmann H.-J. Tintenfische-ihre Braparation und mikroskopische Unter-Suchund. II. Innere organisation von Mannchen und Weibchen; Spermatophoren, Schale // Mikrokosmos. – 1970. – Bd. 59, H. 6. – P. 171–177.
72. Rancurel P. Les contenus stomacaux d'*Alepisaurus ferox* dans le sud-ouest Pacifique (Cephalopodes) // Cah. ORSTOM. Ser. Oceanogr. – 1970. – V. 8, No 4. – P. 3–87.
73. Rancurel P. Presence dans le sud-ouest Pacifique du calmar geant *Ommastrephes caroli* Furtado, 1887 (Cephalopoda, Oegopsida) et description du male // Cah. ORSTOM. Ser. Oceanogr. – 1976. – V. 14, No 1. – P. 81–96.
74. Pujals M.A. Contribucion al conocimiento de la biologia de *Octopus tehuelchus* D'Orbigny (Mollusca: Cephalopoda) // Ann. Soc. Cient. Arg. Ser. I. – 1982. – V. 46. – P. 30–71.
75. Hamabe M. Embryological studies on the common squid, *Ommastrephes sloani pacificus* Steenstrup, in the Southwestern waters of the Sea of Japan // Bull. Jap. Sea Res. Lab. – 1962. – No 10. – P. 1–45.
76. Orelli M. Die Ubertragung der spermatophore von *Octopus vulgaris* und *Eledone* (Cephalopoda) // Revue Suisse de Zool. – 1962. – Bd. 69. – P. 193–202.
77. Castellanos Z. Genitales de *Ommastrephes argentinus* (Mollusca, Cephalopoda) // Neotro. – 1962. – V. 8, No 27. – P. 1–12.
78. Castellanos Z. Contribution al conocimiento biologico del calamar argentino *Illex illecebrosus argentinus* // Bull. Just. Biol. Mar. – 1964. – No 8. – P. 3–36.
79. Fields W.G. The structure, development, food relations, reproduction and life hystjry of the squid *Loligo opalescens* Berry // Calif Fish and Game. – 1965. – V. 131. – P. 1–108.

80. *Hecus K.H.* Биология перуано-чилийского гигантского кальмара *Dosidicus gigas* // Океанология. – 1970. – Т. 10, Вып. 1. – С. 140–151.
81. *Hecus K.H.* Популяционная структура кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* (*Ommastrephidae*) в тропической западной Пацифике // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. – 1977. – Т. 107. – С. 15–29.
82. *Зуев Г.В.* Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана. – Киев: Наукова Думка, 1971. – 223 с.
83. *Зуев Г.В., Hecus K.H.* Кальмары (биология и промысел). – М.: Пищев. пром-ть, 1971. – 360 с.
84. *Arnold J.M.* Cephalopods // Experimental embryology of marine and fresh-water invertebrates / Ed. G. Reverberi. – Amsterdam: North Holland Publ., 1971. – P. 265–311.
85. *Hecus K.H., Нигматуллин Ч.М.* Придонные кальмары Патагоно-Фолклендского района // Тр. АтлантНИРО. – 1972. – Вып. 2. – С. 170–175.
86. *Hecus K.H., Нигматуллин Ч.М.* Распространение и биология родов *Ornithoteuthis* Okada, 1927 и *Hyaloteuthis* Gray, 1849 (Cephalopoda, Oegopsida) // Бюл. МОИП, Отд. биол. – 1979. – Т. 84. – С. 50–63.
87. *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.
88. *Laubier-Bonichon A., Mangold K.* La maturation sexuelle chez les males *D'Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopoda), en relation avec le reflexe photo-sexuel // Mar. Biol. (Berl). – 1975. – Bd. 29. – P. 45–52.
89. *Arnold J.M., Williams-Arnold L.D.* Cephalopoda: Decapoda // Giese A.C., Pearse J.S. (eds.) Reproduction of marine invertebrates. – N. Y.; San Francisco; London: Academic Press, 1977. – V. 4. – P. 243–290.
90. *Wells M.J., Wells J.* Cephalopoda: Octopoda // Giese A.C., Pearse J.S. (eds.) Reproduction of marine invertebrates. – N. Y.; San Francisco; London: Academic Press, 1977. – V. 4. – P. 291–336.
91. *Haven N.* Cephalopoda: Nautiloidea // Giese A.C., Pearse J.S. (eds.) Reproduction of marine invertebrates. – N. Y.; San Francisco; London: Academic Press, 1977. – V. 4. – P. 227–241.
92. *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. – 1979. – Ser. No 5338. – P. 1–11.
93. *Toll R.B., Hess S.C.* A small mature male *Architeuthis* (Cephalopoda: Oedopsida) with remarks on maturation in the family // Proc. Biol. Soc. Wash. – 1981. – V. 94, No 3. – P. 753–760.
94. *Murata M., Ishii M., Osako M.* Some information of the oceanic squid *Onychoteuthis borealijaponica* Okada // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1982. – V. 48, No 3. – P. 351–354.
95. *Резник Я.И.* Общая морфология репродуктивной системы командорского кальмара // Сист. и экол. головоногих моллюсков. – Л., 1983. – С. 64–66.
96. *Coelho M.L., O'Dor R.K.* Evaluation of male reproductive features in *Illex illecebrosus* for maturity staging. – NAFO SCR Doc. 84/IX/101. – 1984. – Ser. No 898. – P. 1–22.
97. *Boyle P.R., Knobloch D.* Male reproductive maturity in the octopus, *Eledone cirrhosa* (Cephalopoda: Octopoda) // J. Mar. Biol. Ass. – 1984. – No 64. – P. 573–579.
98. *Федорец Ю.А., Козлова О.А.* Размножение, плодовитость и численность кальмара *Beryteuthis magister* (*Gonatidae*) в Беринговом море // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. – М., 1986. – С. 66–80.

99. *Esperanza M.G.* Estudio preliminar para la determinacion de madurez gonadica del Calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'orbigny, 1835) // *Ciec. pesq.* – 1986. – No 5. – P. 77–89.
100. *Borges T.C.* A contribution to the biology of the ommastrephid squid *Todarodes sagittatus*, with emphasis on the possible application of morphometric data to population studies: Tes. Doct. – Univ. Tromso (Norw.), 1990. – 153 p.
101. *Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I., Sabirov R.M.* Structure of the reproductive system of the squid *Thysanoteuthis rhombus* (Cephalopoda: Oegopsida) // *J. Zool.* – London, 1991. – V. 224. – P. 271–283.
102. *Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I., Sabirov R.M.* Age, growth and reproductive biology of diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: *Thysanoteuthidae*) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – V. 124, No 1–3. – P. 73–87.
103. *Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M.* Ontogeny and evolution of spermatophore morphology and formation in squids of family *Ommastrephidae* // 12 Intern. Malacol. Congresso (September 1995, Vigo). Abstracts volume. – Vigo, Spain, 1995. – P. 76–77.
104. *Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M.* The ontogenetic and evolutionary peculiarities of the male reproductive system functioning in squids family *Ommastrephidae* // *Abst. CIAC-2000*, Aberdeen (Scotland). – 2000. – P. 43.
105. *Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M.* Cephalopod spermatophores, their functional, ontogenetic and evolutionary aspects (example: ommastrephid squids) // *Berliner Paleobiologische Abhandlungen Proc. Intern. Symp. "Coleoid cephalopods through time"*. – Berlin, 2002. – Bd. 1. – P. 85–87.
106. *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 Doc.* 84/IX/119. – 1984. – Ser. No 916. – P. 1–3.
107. *Nigmatullin Ch.M., Sabirov R.M., Zalygalin V.P.* Ontogenetic aspects of morphology, size, structure and production of spermatophores in ommastrephid squids: an overview // *Berliner palaobiologische abhandlungen. Proc. Intern. Symp. "Coleoid cephalopods through time"*. – Berlin, 2003 – Bd. 3. – P. 225–240.
108. *Hixon R.F.* Growth, reproductive biology, distribution and abundance of three species of Loliginid squid (Myopsida, Cephalopoda) in the northwest Gulf of Mexico: A dissert. Univ. Miami. – 1980. – P. 1–234.
109. *Gonzalez A.F.G.* Bioecologia de *Illex coindetii* (Verany, 1839) (Cephalopoda: *Ommastrephidae*) de las aguas de Galicia: Tes. Doct. – Univ. de Vigo (Spain), 1994. – 237 p.
110. *Mangold-Wirz K.* Les Cephalopodes bentiques et nectoniques de la Mer Catalane. Deuxieme partie. Considerations generables // *Reproduction. Vie Milieu, Suppl.* – 1963. – V. 13. – P. 1–285.
111. *Сабиров Р.М.* Сперматофорогенез и репродуктивная стратегия самцов кальмаров-оммастрефид (Oegopsida: *Ommastrephidae*): Дис. канд. биол. наук. – М., 1995. – 198 с.
112. *Mangold K.* Reproduction // *Cephalopod life cycles*, Acad. Pr. Lond. – 1987. – V. 2. – P. 157–200.
113. *Слободской Е.В.* Некоторые черты биологии кальмара *Ommastrephes bartrami* в северо-западной части Тихого океана // *Тез. докл. Всесоюз. конф. по пром. беспозвоночным.* – М., 1977. – С. 61–62.
114. *Петров О.А.* Некоторые черты биологии и распределения новозеландского кальмара *Nototodarus sloani sloani* (Gray) // *Автореф. докл. VI Всесоюзн. совещ. по изуч. моллюсков.* – Л.: Наука, 1979. – С. 123–124.

115. *Акимущин И.И.* Головоногие моллюски морей СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 236 с.
116. *Несис К.Н.* Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1982. – 236с.
117. *Verill A.E.* North American Cephalopods // Transactions of the Connecticut Academy. – 1881. – P. 1878–1880.
118. *Несис К.Н.* Головоногие моллюски восточно-экваториальной и юго-восточной частей Тихого океана // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. – 1973. – Т. 94. – С. 188–242.
119. *Шевцов Г.А.* Тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus* Steenstrup, 1880 (Cephalopoda, *Ommastrephidae*) северо-западной части Тихого океана (биология, распределение, состояние запасов): Дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ТИНРО, 1978. – 186 с.
120. *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. – No 46. – P. 54–60.
121. *Полежаев А.Н.* Океанические кальмары южной части Тихого океана // Зоол. журн. – 1986. – Т. 65, Вып. 7. – С. 994–1002.
122. *Haimovici M.* *Eledone gaucha*, a new species of eledonid octopod (Cephalopoda: *Octopodidae*) from southern Brazil // Nautilus. – 1988. – V. 102, No 2. – P. 82–87.
123. *Juanico M.* Squid maturity scales for population analysis // FAO Fish. Tech. Paper. – 1983. – No 231. – P. 341–378.
124. *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.
125. *Hess S.C.* A comparative analysis of spermatophores from the Order Teuthoidea (Mollusca: Cephalopoda): Univ. of Miami. Dissert. – 1982. – 250 p.
126. *Алексеев Д.О.* Система, филогения, распространение, биология и перспективы промысла кальмаров подотряда Muropsida: Дис. ... канд. биол. наук. – М.: Институт океанологии АН СССР, 1991. – 195 с.
127. *Залыгалин В.П., Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М.* Особенности продуцирования сперматофоров и плодовитость самцов кальмаров *Sthenoteuthis pteropus* // Тез. докл. Всесоюзн. конф. по пром. беспозв. – М., 1977. – С. 37–38.
128. *Залыгалин В.П., Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М.* Морфология и функционирование половой системы самцов кальмара *Ommastrephes bartrami* Lesueur // Сист. и экол. головоногих моллюсков. – Л., 1983. – С. 62–64.
129. *Архипкин А.И., Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М., Шилин К.Д.* Морфология и особенности функционирования половой системы кальмара *Thysanoteuthis rhombus* // Сист. и экол. головоногих моллюсков. – Л., 1983. – С. 59–61.
130. *Магарас Ю.И., Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М.* Модель процесса формирования сперматофоров у кальмаров семейства *Ommastrephidae* // Сист. и экол. головоногих моллюсков. – Л., 1983. – С. 61–62.
131. *Нигматуллин Ч.М.* Структура ареала и внутривидовые группировки кальмара *Illex argentinus* // Тез. докл. IV Всесоюзн. конф. по пром. беспозвоночным, Севастополь. – М., 1986. – С. 148–150.
132. *Нигматуллин Ч.М., Лаптиховский 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.

133. Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М. Морфология и функционирование репродуктивной системы самцов кальмаров семейства *Ommastrephidae* // Автореф. докл. VIII Всесоюзн. совещ. по изуч. моллюсков. – Л.: Наука, 1987. – С. 243–244.
134. Сабиров Р.М. Феномен сперматофоров в животном царстве // Материалы зональн. конф. мол. ученых-биологов: Актуальные пробл. совр. биологии. – Казань, 1989. – Деп. ВИНТИ № 7214-389. – С. 2–22.
135. Сабиров Р.М. Сперматофорогенез у тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus* (Oegopsida: *Ommastrephidae*) // Тез. докл. 9 съезда Гидробиол. о-ва РАН, – Тольятти, 2006. – Т. 2. – С. 132.
136. Сабиров Р.М., Архипкин А.И., Цыганков В.Ю., Щетинников С.А. Яйцекладка и эмбриональное развитие кальмара-ромба *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida, *Thysanoteuthidae*) // Зоол. журн. – 1987. – Т. 66, Вып. 8. – С. 1155–1163.
137. Сабиров Р.М., Беснятых 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.
138. Сабиров Р.М., Беснятых А.В. Морфофункциональные корреляции планов строения репродуктивной системы самцов в разных группах головоногих моллюсков (Mollusca, Cephalopoda) // Тез. Докл. Междунар. семинара «Пробл. репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов». – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2004. – С. 116–119.
139. Сабиров Р.М., Староверов С.А. Воспроизводительная система самцов кальмара *Hyaloteuthis pelagica* (*Ommastrephidae*): строение, функционирование, плодовитость // Материалы научно-практич. конф. мол. ученых биологов Казан. ун-та: Экологическ. аспекты функционирования организменных систем. – Казань, 1988. – Деп. ВИНТИ № 6797-1388. – С. 13–26.
140. Сабиров Р.М., Староверов С.А. Функциональная морфология репродуктивной системы самцов кальмара *Todarodes pacificus* Steenstrup, 1880 (*Ommastrephidae*) // Автореф. докл. IX Всесоюзн. совещ. по изуч. моллюсков. – Л., 1991. – С. 2.
141. Аюпов И.Р. 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.
142. Беснятых А.В., Сабиров Р.М. Морфо-функциональная организация репродуктивной системы самцов осьминога *Opisthoteuthis californiana* (Cirrata) // Тез. докл. 9 съезда Гидробиол. о-ва РАН. – Тольятти, 2006. – Т. 1. – С. 44.
143. Беснятых А.В., Сабиров Р.М., Аюпов 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.
144. Беснятых 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.
145. Беснятых А.В., Сабиров Р.М., Ханнанова Л.А. Новые данные о строении и функционировании репродуктивной системы самцов планикового осьминога *Opisthoteuthis californiana* (*Octopoda*: *Incirrata*) // Тр. Междунар. научн. конф. «Новая геометрия Природы». Т. 2, Биология, медицина. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2003. – С. 46–50.

146. Лантиховский В.В. Морфология сперматозоидов океанических головоногих моллюсков, их концентрация в сперматофорах и активность // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, Вып. 2. – С. 21–27.
147. Лантиховский В.В. Некоторые особенности функционирования сперматангов крылоруккого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup) // Тез. докл. конф. мол. ученых: Оценка и освоение биол. ресурсов океана. – Владивосток, 1988. – С. 14–15.
148. Лантиховский В.В., Нигматуллин Ч.М. Феномен пробных сперматофоров у головоногих моллюсков // Автореф. докл. VIII Всесоюзн. совещ. по изуч. моллюсков. – Л.: Наука, 1987. – С. 240–242.
149. Лантиховский В.В. Механизмы формирования репродуктивных стратегий кальмаров семейства *Ommastrephidae*: плодовитость, длительность эмбрионального развития и смертность: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Калининград, 1995. – 27 с.
150. Лантиховский В.В. Экология размножения колеоидных головоногих моллюсков: Дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2005. – 330 с.
151. Сабиров Р.М., Огарева Ю.Д. Сперматогенез длинноперых кальмаров *Loligo vulgaris* и *L. forbesi* (Myopsida, Loliginidae) // Автореф. докл. VIII Всесоюзн. совещ. по изуч. моллюсков. – Л.: Наука, 1987. – С. 332–333.
152. 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. Doc. 84/IX/120. – 1984. – Ser. No 917. – P. 1–4.
153. Clarke M.R. A review of the systematics and ecology of oceanic squids // Ann. Mar. Biol. – 1966. – V. 4. – P. 91–300.
154. Clarke W.C. Sperm transfer mechanisms: some correlates and consequences. // N. Zealand J. Zool. – 1981. – V. 8. – P. 49–65.
155. Coelho M.L., Amaratunga T., Dupouy H. Some histological observations on gonadal development of *Illex illecebrosus* (Le Sueur). – NAFO SCR Doc. 82/VI/30. – 1982. – Ser. No 518. – P. 1–13.
156. 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.
157. Okutani T. *Todarodes pacificus* // Cephalopod life cycles. – London: Acad. press, 1983. – V. 1. – P. 201–214.
158. Okutani T., Uemura K. Rare and interesting squid from Japan. II. A new species of the genus *Nototodarus* from Japan (Oegopsida: *Ommastrephidae*) // Venus. The Japanese journal of malacology. – 1973. – V. 32, No 2. – P. 39–47.
159. Laptikhovskiy V.V., Nigmatullin Ch.M. Caracteristicas reproductivas de machos y hembras del calamar (*Illex argentinus*) // Frente Maritimo. Ser. A. – 1992. – V. 12. – P. 23–37.
160. Rocha F., Guerra A., Gonzalez A. A review of reproductive strategies in cephalopods // Biol. Rev. – 2001. – V. 76. – P. 291–304.

Поступила в редакцию
05.03.07

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

E-mail: rsab@ksu.ru