

ОРДЕНОВ ЛЕНИНА И ДРУЖБЫ НАРОДОВ АКАДЕМИЯ НАУК
УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукописи

УДК 594.5:591.473.2

ЖИВОТОВСКАЯ Людмила Анатольевна

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
ЛОКОМОТОРНОГО АППАРАТА
ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ РАЗЛИЧНОЙ
ЭКОЛОГИИ

03.00.08 — зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Киев — 1988

Работа выполнена в Отделе функциональной морфологии водных животных и гидробионики Института зоологии им.И.И.Шмальгаузена АН УССР

Научный руководитель:

доктор медицинских наук профессор Г.Б.Агарков

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук К.Н.Несис

доктор биологических наук М.Ф.Ковтун

Ведущее научное учреждение - Зоологический институт АН СССР

Защита

в Ю *

Инсти

252650

С. дис

Инсти

Автор

Учен

Совет

Д-016.09.01

адресу:

В.В.Золотов

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Общеизвестным является мнение о том, что эволюция Cephalopoda состояла из большого количества периодов ароморфозов и что основным ее звеном было приспособление к активному хищничеству. Способ добывания пищи являлся стимулирующим фактором для развития локомоторного аппарата этих животных, а оно, в свою очередь, повлекло прогрессивное развитие других систем органов. Современные головоногие являются наиболее высокими организованными моллюсками, на что указывает строение их головного мозга и связанные с ним формы поведения, система гигантских аксонов, обеспечивающая необходимую скорость проведения нервного импульса, глаза, аналогичные глазам позвоночных, сердце и кровеносная система, аппарат нейтральной плавучести, уникальная система камуфляжа и другие черты, благодаря которым головоногие превосходят многих беспозвоночных. Яркой особенностью данной группы является реактивный способ движения. Его используют и другие гидробионты, однако только головоногие оказались способными достигать значительных скоростей, высокой маневренности и совершать протяженные миграции. Все эти качества, говоря словами А.Наэфа A.Naef, 1922/, "позволили представителям класса выдерживать активную борьбу за существование с преуспевающими позвоночными".

Многие особенности организации головоногих представляют интерес как для фундаментальных, так и для прикладных исследований, но изучаются они недостаточно интенсивно и немногочисленно. Проводимые в нашей стране и за рубежом исследования, направленные на решение вопросов о происхождении головоногих и о филогенетических взаимосвязях таксонов внутри класса, вносят большой вклад в эволюционную теорию. Тем не менее, в сложной филогении этих животных много сторон остаются невыясненными в силу того, что она строится на конхологической основе.

Немалое внимание уделяется головоногим как объекту промысла. С целью разработки модели пульсирующего движителя с переменной массой и диаметром изучается их гидродинамика. Другим исследованиям - морфологии, физиологии, биохимии головоногих отводится меньше места в отечественной и зарубежной науке, в связи с чем современный уровень знаний в этих областях остается неудовлетворительным.



В последнее время за рубежом повысился интерес к морфофункциональному изучению локомоторного аппарата данной группы животных, благодаря которому были получены интересные сведения об организации мантии нескольких видов активно плавающих десятируких /A. Packard, 1969; A. Packard, E. Trueman, 1974; D. Ward, 1972; Q. Bone et al., 1980-1983; J. Gosline et al., 1983 и др./.

Ввиду того, что проводимые исследования были бессистемными, они не дают возможности составить целостного представления об устройстве мантии колеоидей. Плавники и воронка этих моллюсков изучены хуже. Сведения о тонком строении плавников нам удалось обнаружить только в работе Л. Вильямса /L. Williams, 1909/, изучавшего *Loligo realei*, об анатомическом строении воронки и плавников *Sepia officinalis* - у Д. Томсета /D. Tompsett, 1939/. В нашей стране изучение функциональной морфологии внешнего строения головоногих проводилось Г. В. Зуевым /1966/, которому принадлежит и единственная статья по гистологическому строению мантии нектонного кальмара /1969/. Внешнее строение плавников и их функциональные возможности описаны К. Н. Несисом /1982/.

По поводу ультраструктуры соматической мышечной ткани головоногих существует несколько мнений. Одни авторы называют ее гладкой /Л. Проссер, 1977/, другие - гладкой со спирально закрученными протофибриллами /J. Hanson, J. Lowy, 1957/, третьи - косоисчерченной /D. Ward, 1972; F. Moon, W. Hulbert, 1975; Q. Bone et al., 1980, 1981/.

Изложенное выше указывает на актуальность исследования локомоторного аппарата головоногих, результаты которого могут оказать влияние на воссоздание филогении этих животных, углубить существующее представление о локомоции беспозвоночных, а также быть полезными для решения ряда прикладных задач.

Цель и задачи. Основной целью настоящей работы является морфофункциональное исследование локомоторного аппарата головоногих моллюсков, принадлежащих к пяти различным типам жизненных форм, что определило конкретные задачи:

1. Изучить организацию гидрореактивного и ундуляционного движителя *Coleoidea*, включающих мантию, вентральную септу, воронку и ее ретракторы, умбреллу и плавники, посредством их реконструкции по гистологическим препаратам.
2. Провести сравнительно-морфологический анализ локомоторного аппарата *Coleoidea*, направленный на определение общих

черт и различий.

3. Изучить организацию воронки и мантии представителя *Nautiloidea* посредством их реконструкции по гистологическим препаратам.

4. Провести сравнительно-морфологический анализ мантии и воронки *Nautiloidea* и одноименных органов *Coleoidea*, направленный на выявление структурных особенностей, свойственных последним.

5. Провести морфофункциональный анализ структур, входящих в состав локомоторного аппарата головоногих моллюсков.

6. Выделить плезиоморфные и апоморфные черты локомоторного аппарата *Coleoidea* на основании результатов сравнительно-морфологического и морфофункционального изучения.

7. Выделить адаптации к различным экологическим условиям, которые сформировались в локомоторном аппарате *Coleoidea*.

Научная новизна. Впервые проведено сравнительное изучение локомоторного аппарата головоногих моллюсков с различным систематическим положением и экологией, включая архаичные виды: *Nautilus pompilius*, *Spirula spirula*, *Vampyroteuthis infernalis*, *Opisthoteuthis californiana*. Это позволило:

1. Уточнить ультраструктурную организацию соматической мышечной ткани *Coleoidea* и *Nautiloidea*, что дало основание отнести ее к подтипу косоисчерченной мускулатуры.
2. Уточнить и дополнить имеющиеся сведения по гистологическому строению мантии *Coleoidea*.
3. Получить оригинальные данные по гистологическому строению плавников, воронки и ее ретракторов у *Coleoidea*.
4. Установить, что строение органов, входящих в состав локомоторного аппарата *Coleoidea*, подчинено единому плану, а исключение составляют умбрелла и плавник осьминогов.
5. Выявить общие для подкласса *Coleoidea* черты строения локомоторного аппарата.
6. Выявить различия в строении локомоторного аппарата *Coleoidea* и на их основании разделить подкласс на два морфологических типа - "октоподный" и "декаподный".
7. Дать функциональную оценку структурам, выявленным впервые, а также дополнить и внести уточнение в морфофункциональный анализ мантии, проведенный другими авторами.

8. Выделить плезиоморфные и апоморфные признаки локомоторного аппарата Coleoidea и показать, что первые принадлежат отр. Octopoda, а вторые - отр. Teuthida, Sepiida, Vampyromorpha.

9. Выявить адаптации локомоторного аппарата Coleoidea к различным экологическим условиям.

Теоретическое и практическое значение. Настоящая работа направлена на расширение теоретических представлений об устройстве локомоторной системы беспозвоночных, поскольку она раскрывает особенности структурной организации движителей головоногих и механизмы, обуславливающие высокую скорость и маневренность этих животных.

Проведенные сравнительные и морфофункциональные исследования дали возможность выдвинуть предположение о направлении морфофункциональных перестроек в локомоторном аппарате колеоидей в процессе их исторического развития.

Была установлена принадлежность соматической мышечной ткани головоногих к подтипу косоисчерченной, а также причина, обуславлившая характерное для нее пространственное положение актомиозиновой системы, что вносит некоторую ясность в понимание закономерностей эволюционной динамики сократимых тканей.

Установление факта наличия у колеоидей фиброзного эндоскелета, представленного коллагеновыми волокнами, при незначительном количестве оседлых клеточных элементов позволяет внести поправку в утвердившееся представление о моллюсках как о "паренхиматозных" животных /В.Н.Веклемшев, 1952; А.А.Заварзин, 1953 и др./. Оно дает материал для сравнительного исследования опорнотрофических тканей беспозвоночных, указывая при этом на высокий уровень дифференцировки основного вещества у колеоидей и на причину такой дифференцировки - редукцию наружного скелета.

Выявленные в локомоторном аппарате колеоидей адаптации, направленные на увеличение скорости плавания и повышение маневренности, могут быть использованы в области гидробионики при конструировании подводных технических объектов. Другие адаптации, обеспечивающие механическую прочность и автоматическое изменение формы, могут быть использованы в архитектурной бионике при разработке упруго-гибких конструкций, необходимых в зонах по-

вышенной сейсмичности.

Полученные данные могут быть также использованы в учебном процессе при изложении курсов зоологии, сравнительной анатомии и гистологии.

Некоторые положения диссертации изложены в отчете Отдела функциональной морфологии водных животных и гидробионики Института зоологии им.И.И.Шмальгаузена АН УССР, принятом для внедрения Институтом гидромеханики АН УССР по акту от 25 октября 1984г.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на VII и VIII Всесоюзных совещаниях по изучению моллюсков /Ленинград, 1983, 1987/, I Всесоюзной конференции по проблемам эволюции /Москва, 1985/, VII Республиканской конференции по бионике /Житомир, 1985/, XVI, XVII, XIX конференциях молодых исследователей Института зоологии им.И.И.Шмальгаузена АН УССР /Киев, 1982, 1983, 1985/, совместном заседании отделов функциональной морфологии водных животных и гидробионики; эволюционной морфологии; цитологии и гистогенеза Института зоологии им.И.И.Шмальгаузена АН УССР /1987/.

По материалам диссертации опубликовано 8 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов и списка цитированной литературы. Рукопись изложена на 192 страницах текста /из них основная часть - 115 стр./, включает 82 рисунков / 43 стр./ и 4 таблицы /7 стр./. Список литературы включает 116 отечественных и 134 зарубежных источников.

Материал и методика. Изучались опорные и сократимые ткани мантийно-вороночного комплекса, плавников и зонтиков внутренне-раковинных головоногих. В целях сравнения изучались также воронка и мантия представителя наружнораковинных *Nautilus pompilius*, а также нога и мантия представителей двух других классов моллюсков - *Limax maculatus* /Gastropoda/ и *Anodonta cygnea* /Bivalvia/. Всего было исследовано 32 вида колеоидей, охватывающих все подотряды и 18 семейств и относящиеся к 5 типам жизненных форм по К.Н.Несису /1985/.

Материал по головоногим был получен из фондов ВНИРО, ИнБЮМ АН УССР, ИОАН СССР, АтлантНИРО, ЗИН АН СССР, за что автор выражает сердечную благодарность В.А.Бизикову, Г.В.Зуеву, К.Н.Несису, Ч.М.Нигматуллину, Я.И.Старобогатову.

Исследование проводилось на цитологическом, гистологическом и органном уровнях с использованием общепринятых методик /Б.Ромейс, 1953; Б.Уикли, 1975/. Основными были гистологические исследования. Пробы отбирались по разработанной нами схеме, срезы изготавливались в 3-х взаимно перпендикулярных плоскостях.

Для ультрамикроскопии был использован электронный микроскоп БС-500, для световой - МБИ-6, для макроморфологических исследований - бинокулярная лупа МБС-6.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Соматическая мышечная ткань всех изученных нами колеоидей, а также *Nautilus pompilius*, *Limax maculatus* /Gastropoda/ и *Anodonta cygnea* /Bivalvia/ образована веретеновидными удлиненными волокнами, в центре которых лежат крупные палочковидные ядра. Изучение их под электронным микроскопом показало, что они являются косоисчерченными. Сократимая часть мышечного волокна располагается по периферии, а трофическая - центрально. Актиновые протофибриллы прикреплены к Z-телам, лежащим в ряд и косо по отношению к оси клетки. Расположение Z-тел в ряд определяет саркомерную организацию сократимых структур, а положение этого ряда по отношению к оси клетки - ее косою исчерченность. Миозиновые протофибриллы не соединены с опорными элементами, но на поперечном сечении они обнаруживают правильную пространственную упаковку. Отношение миозиновых и актиновых протофибрилл равно 1:5.

В процессе изучения мантии нектонных и нектобентосных видов выяснилось, что волокна кольцевого мышечного слоя имеют различия: в центре преобладают те из них, в которых гипертрофирована сократимая часть, а по периферии - волокна с большим количеством митохондрий. В продольных и радиальных мышечных слоях преобладающими являются волокна с гипертрофированной сократимой частью. У восьмируких и планктонных десятируких такой дифференцировки выявить не удалось.

Полученные результаты микро- и макроморфологического исследования локомоторного аппарата колеоидей мы изложим для каждого типа жизненных форм на примере одного из его представителей. Если тип жизненной формы объединяет далекородственные виды, для него будет описано несколько характерных представителей.

Нектонные и нектобентосные виды

В силу того, что между нектонными и нектобентосными видами обнаружены наименее выраженные различия, мы дадим их описание на примере нектонного кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis*, как наиболее совершенного пловца.

Мантийная мускулатура представлена, в основном, слоем кольцевых волокон. Максимальной толщины он достигает в области наибольшего диаметра тела, а по направлению к каудальному концу тела и к мантийной щели становится заметно тоньше. На наружной стороне мантии располагается продольная мускулатура, окружающая ее каудальный и краниальный участки. Слой продольной мускулатуры, расположенный в области каудального участка, по длине составляет 30% длины мантии / L_m /, а по толщине - 15% толщины ее стенки / t_m /. По сравнению с ним слой продольной мускулатуры, окружающий свободный край мантии, менее развит - его длина не превышает 6,1% L_m , а толщина - 12,3% t_m /табл./. Часть его волокон проникает в кайму, являющуюся продолжением свободного края мантии и имеющую вид складки покровов. Исследование под микроскопом показало наличие в ней сложного сократительного аппарата. На внутренней поверхности мантии обнаружены тонкие и короткие продольные мышечные слои, берущие начало от замыкательных хрящей.

Слой кольцевой и продольной мускулатуры разделены слоями радиальной, которые мы называем септами из-за их незначительной толщины. Они разделяют кольцевую мускулатуру поперечно, а продольную - продольно. Среднее расстояние между ними в кольцевой мускулатуре измеряется долями миллиметра и зависит от длины тела, увеличиваясь в области его наибольшего диаметра и уменьшаясь по направлению к каудальному концу и мантийной щели. Как правило, радиальные септы прямые и тонкие, но в участках, где мантийная стенка имеет максимальную толщину, они расщепляются. В месте расположения хрящей они ветвятся по всей длине, а у свободно с края мантии утолщаются. На долю радиальной мускулатуры приходится около 6% общей мышечной массы мантии /табл./. Схематическое изображение продольного сечения мантии в области наибольшего диаметра тела дано на рисунке I.а.

Дифференцированная мантийная мускулатура указывает на наличие в ней хорошо развитых опорных элементов. К ним относится фиброзный кутикс, покрывающий мантию снаружи и изнутри, система интрамускулярных волокон, хрящи и гладиус.

Таблица

Данные морфометрии локомоторных органов колесидей

Тип жизненной формы /отряд/	к-во видов	L_m	P_{mf}	P_f	t_m	L_1^1	L_1^2	t_1^1	t_1^2	R
Нектон /Teuthida/	4	60,3	53,4	9,7	3,6	6,1	28,6	12,3	14,4	7
Микронектон /Teuthida/	2	50	42,9	4,4	2,9	4,9	24	12	13,5	11,5
Нектобентос /Teuthida/	I	63	44	9	2,7	4,8	25	14	16	12
/Sepiida /	I	63	40,3	4,6	7,6	19	38	17	20	13
Планктон /Teuthida/	4	46,3	33	4,7	0,8	3,9	18,8	8,5	10,3	26,8
/Octopoda/	2	27	39	-	5,8	-	-	13	3	15
Бентос /Octopoda/	3	32,7	16,3	-	4,5	-	-	16	4	13

L_m - длина мантии, % абсолютной длины тела; P_b - масса тела; P_{mf} - масса мантии и плавников, % P_b ; P_f - масса плавников, % P_{mf} ; t_m - толщина стенки мантии, % L_m ; L_1 - длина продольного краниального /I/ и каудального /2/ слоя, % L_m ; t_1 - толщина продольного краниального /I/ и каудального /2/ слоя, % t_m ; R - доля радиальной мускулатуры, % общей массы мантийной мускулатуры.

Гладиус представляет собой тонкую и прозрачную конхиолиновую пластинку, лежащую дорсально в соединительнотканной капсуле под мышечным слоем.

Хрящи находятся в основании плавников и у свободного края мантии, где они образуют замыкательный аппарат. Их тонкое строение и характер окраски основного вещества указывают на сходство с гиалиновым хрящем позвоночных. Хондроциты в них образуют изогенные группы по 2-4 клетки, которые окружены фибриллярными капсулами и лежат в большом количестве однородного основного вещества. Для хондроцитов характерна строгая пространственная локализация по степени зрелости. Судя по гистологическому строению, данный хрящ обладает прочностью на сжатие, одновременно являясь опорой для мышечных и соединительнотканых волокон.

Последние образуют сложную систему. Она состоит из взаимно пересекающихся волокон, которые одновременно пересекают и толщину мантийной мускулатуры, а также из волокон, лежащих параллельно мышечным пучкам по всем слоям. Взаимно пересекающиеся волокна проходят в трех плоскостях: продольной, поперечной и тангенциальной. Во всех плоскостях они образуют острый угол как по отношению к продольной оси тела, так и по отношению друг к другу. На препаратах они всегда прямые и не образуют анастомозов. Мы отнесли их к волокнам I типа /рис. I. д/. Ко II типу мы отнесли волокна, которые не пересекаются ни между собой, ни с мышечными пучками. Они также не образуют анастомозов, но в отличие от волокон I типа, имеют волнистую форму /рис. I. е/.

Самая большая плотность распределения соединительнотканых волокон выявлена в области свободного края мантии, в других участках она меньше и, кроме того, отмечено, что в периферических слоях мантии соединительнотканые волокна лежат плотнее, нежели в центральном.

Интрамускулярные волокна I типа выходят из фиброзного кутиса, покрывающего мантию, являясь его производным и образуя вместе с ним единую механическую систему. Фиброзный кутис имеет слоистую структуру и состоит из волокон, лежащих параллельно в каждом слое и под углом в соседних слоях. Принцип их взаимного расположения такой же, как и у волокон I типа /рис. I. а/. Пересегающиеся волокна образуют острый угол с продольной осью тела и между собой. Часть волокон из одного слоя переходит в смежные, как бы сшивая их между собой, другая часть проникает в мышечную ткань. На гистологических препаратах они прямые и не дают ветвлений. Используемые нами методы избирательной окраски показали, что все описанные фибриллярные структуры имеют коллагеновую природу. Эластических волокон не выявлено.

Мышечные пучки и отдельные волокна покрыты тончайшими коллагеновыми волокнами, окутывающими их в виде сети и образующими перимизий и эндомизий. Аморфное вещество развито слабо, оседлых клеточных элементов мало и встречаются они, главным образом, в петлях фиброзного кутиса. Цитоплазма этих клеток сливается с фоном и практически не видна, ядра имеют вид атрофирующихся.

Фиброзный кутис служит опорой для радиальной и продольной мускулатуры. Совместно с волокнами I и II типов он образует

подужесткий эндоскелет, обнаруженный нами не только в мантии, но и в остальных локомоторных органах нектонных и нектобентосных видов. Такой же эндоскелет, характеризующийся пространственной упорядоченностью коллагеновых волокон, имеется у всех исследованных теутид, сепиид, вампироморф.

Воронка, как и мантия, образована, в основном, кольцевой мускулатурой. Продольной мускулатуры в ней меньше, но она более дифференцирована и состоит из многочисленных слоев, пучков и обособленных мускулов. Кольцевые и продольные мышечные слои пронизаны регулярно расположенными радиальными. По наружной и внутренней стороне вентральной стенки воронки проходят тонкие продольные мышечные слои, образуя утолщение в ее средней части /рис.3.в.3/. Дорсальная стенка воронки устроена сложнее. На ее наружной стороне лежит мощный дорсальный продольный двуглавый мускул воронки /ДПДМВ/, который берет начало от ее свободного конца /рис.2.в.5/. Дистальная часть этого мускула уплощена и разделена на внутренний и наружный слой кольцевыми мышечными волокнами /рис.3.а/. Она охватывает отверстие воронки, переходя в ее вентральную стенку. Проксимальные продольные слои сливаются вначале в единый мускул, а затем разделяются на две части и входят в состав ретракторов воронки /РВ/. Снаружи от участка, где продольные волокна объединяются в единый мускул, лежит небольшой и плоский дорсальный поперечный мускул воронки /ДПМВ/ /рис.2.б.6/. По обе стороны от ДПМВ находится слабый парный дорсальный аддуктор воронки /ПДАВ/ /рис.2.б.3/.

Сняв ДПМВ и отведя ДПДМВ, можно увидеть собственно дорсальную стенку воронки, продолжающуюся в так называемый вороночный клапан, который является ее дистальной частью /рис.2.г/. Его образуют чередующиеся кольцевые и радиальные мышечные слои, расположенные центрально, и продольные слои, идущие по наружной и внутренней сторонам /рис.3.б/.

Латерально расположен парный латеральный аддуктор воронки /ЛПАВ/, берущий начало от замыкательных хрящей /рис.2.а-в.2/. Он значительно мощнее, чем ПДАВ. Дистальнее от него находится еще один мускул - парный латеральный двуглавый мускул воронки /ЛПДМВ/, состоящий из наружной и внутренней частей. Его наружная часть соединяется с ПДМВ посредством пучка коллагеновых волокон, а внутренняя прикрепляется к фиброному кутису, выстилаю-

щему воронку изнутри /рис.2.а-в.4/.

Гистологическое изучение РВ показало, что он состоит из дифференцированных мышечных слоев, среди которых основными являются продольные. Они разделены регулярными дорсовентральными мышечными септами. По окружности ретрактора располагается еще один, очень тонкий, слой мышечных волокон /рис.1.ж/.

Мышечная система плавника во многом напоминает таковую мантии, сложенной вдвое, и состоит из дорсальной и вентральной частей, которые разделены прослойкой интерстициальной ткани. Эта прослойка сопровождает большое количество нервных пучков и крупных кровеносных сосудов. Над ней лежит слой продольных мышечных волокон, а под ней - два пересекающихся косых слоя. Основное место в плавнике занимают поперечные и дорсовентральные мышечные слои, являющиеся как бы продолжением кольцевых и радиальных слоев мантии /рис.1.в/.

К характерным чертам, отличающим плавник от мантии, следует отнести то, что он разделен фронтально на две части и эти последние обнаруживают асимметрию: отношение поперечных и дорсовентральных мышечных слоев в дорсальной части равно 1:1, а в вентральной - 1:3. Толщина дорсовентральных мышечных слоев в плавнике больше, нежели радиальных слоев в мантии.

Поперечная мускулатура плавника состоит из пучков различной длины, которые последовательно прикрепляются к коллагеновым волокнам, в большом количестве лежащим в прослойке интерстициальной ткани. Благодаря этому толщина и ширина поперечных мышечных слоев к периферии уменьшается, что происходит одновременно с дихотомическим ветвлением дорсовентральных мышечных слоев, постепенно замещающих поперечные. Дорсовентральная мускулатура прикрепляется к опорным элементам интерстициальной прослойки и фиброзного кутиса.

Локомоторный аппарат нектонных видов отличается от такового нектобентосных видов более высоким относительным объемом кольцевой мускулатуры мантии, выраженной дифференцировкой мускулатуры воронки и выраженной дорсовентральной асимметрией в тонком строении плавника.

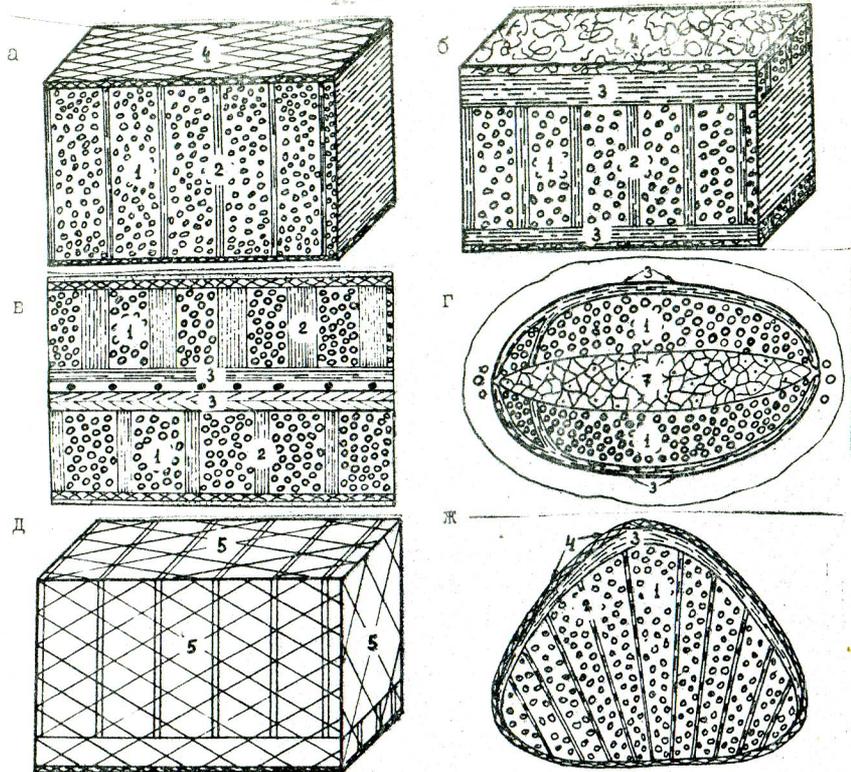


Рис. I. /схема/ Мышечные и опорные элементы мантии /а, д, е/ и плавника /в/ десятируких; мантии /б/ и плавника /г/ восьмируких; ретрактор воронки /ж/ внутреннероговинных /а-е - продольное сечение, ж - поперечное сечение/. 1 - кольцевая /поперечная в плавнике и ретракторе воронки/ мускулатура; 2 - радиальная /дорсовентральная в плавнике и ретракторе воронки/ мускулатура; 3 - продольная мускулатура; 4 - фиброзный кутис; 5 - интрамускулярные волокна I типа; 6 - интрамускулярные волокна II типа; 7 - тургорная соединительная ткань.

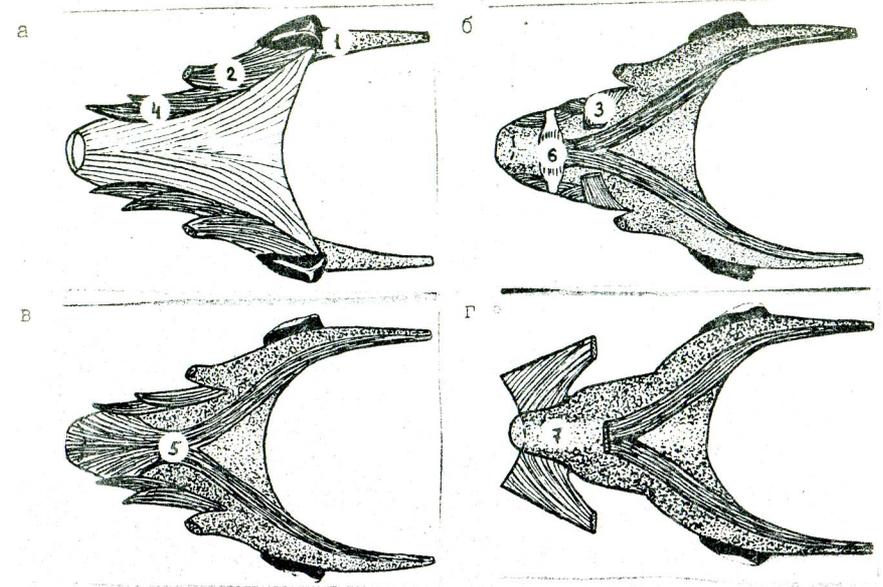


Рис. 2. /полусхема/ Мышечная система воронки нектонных Tentaculida /а - вентральная, б-г дорсальная сторона/: 1 - ретракторы воронки; 2 - парный латеральный аддуктор воронки; 3 - парный дорсальный аддуктор воронки; 4 - парный латеральный двуглавый мускул воронки; 5 - дорсальный продольный двуглавый мускул воронки; 6 - дорсальный поперечный мускул воронки; 7 - вороночный клапан.

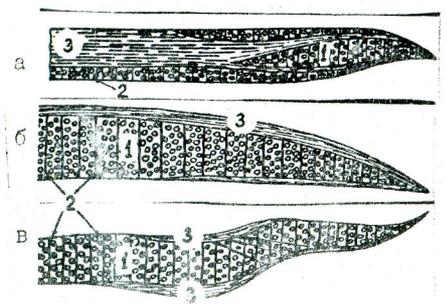


Рис. 3. /полусхема/ Продольный срез воронки: а - дорсальная стенка, в - вентральная стенка, б - вороночный клапан /обозначения рис. I/.

Бентосные виды

Аппарат движения бентосных колеоидей мы рассмотрим на примере *Ostoria vulgaris*.

Мышечная система мантии этого осьминога представлена кольцевыми, радиальными и продольными слоями, в которых волокна располагаются взаимно перпендикулярно. Основная часть ее мускулатуры состоит из кольцевых слоев, разделенных тонкими радиальными мышечными септами /их отношение равно 1:7/. По обе стороны от них располагаются два сплошных продольных мышечных слоя - один снаружи, другой внутри /рис. I.6/. Наружный довольно толстый и составляет 16% L_m , внутренний тоньше и несколько короче. Строго говоря, в этих слоях продольную ориентацию имеет лишь часть мышечных волокон, а остальные отклоняются вправо и влево, образуя переплетение. Свободный край мантии не имеет каймы, однако взаимоотношения мышечных слоев в нем более сложные, нежели в других участках.

Вентральная септа образована тонкими чередующимися слоями продольных и поперечных мышечных волокон.

К механическим тканям мантии и вентральной септы относится фиброзный кутис и связанная с ним система интрамускулярных волокон, а также небольшие хрящи, лежащие латерально в каудальном отделе мантии. Волнистая форма, отсутствие анастомозов и характер окраски волокон, образующих эндоскелет мантии, указывают на их коллагеновую природу. Эластических волокон не обнаружено.

Интерстициальная ткань мантии характеризуется более низким уровнем дифференцировки основного вещества и большим количеством оседлых клеточных элементов. Ее фибриллярные структуры также можно разделить на волокна I типа, пронизывающие стенку мантии, и II типа, лежащие вдоль мышечных пучков. В пространственном расположении волокон I типа закономерности не обнаружено; не обнаружено ее и в расположении волокон, образующих фиброзный кутис /рис. I.6/, в связи с чем он способен растягиваться в любую сторону, сохраняя при этом прочность. Для радиальной и продольной мускулатуры он служит опорой.

Описанное строение коллагенового эндоскелета мантии *Ostoria vulgaris* распространяется на все его органы. По такому

же принципу он организован у других, изученных нами, бентосных и пелагических осьминогов, отличаясь при этом степенью развития, коррелятивно связанной с двигательной активностью вида.

Палочковидные хрящи, находящиеся в латеральных стенках мантии, служат для прикрепления соединительнотканых и мышечных пучков. Гистологическое исследование показало, что они имеют слабо развитое аморфное вещество, много коллагеновых волокон, образующих концентрические кольца, и много удлинённых клеток. По своей структурной организации и функциональному значению они напоминают волокнистый хрящ позвоночных.

Мускулатура воронки образована слоями кольцевых, продольных и радиальных мышечных волокон, среди которых преобладают кольцевые. Обособленных мышц нет. Ретрактор воронки имеет такое же строение, как и у описанных выше видов, отличаясь соотношением мышечных слоев.

Умбрелла образована диффузными продольными и поперечными мышечными пучками, лежащими в рыхлой соединительной ткани с хорошо развитым гомогенным основным веществом. В ней нет характерного для локомоторных органов колеоидей чередования мышечных слоев.

Планктонные виды

Этот тип жизненных форм объединяет как филогенетически отдаленные, так и близкородственные виды, которые, к тому же, в разной степени приспособлены к пассивному образу жизни в пелагиали, что и обуславливает его большое разнообразие. В связи с этим мы рассмотрим представителей планктона, относящихся к отрядам *Teuthida*, *Sepiida*, *Ostropoda*, *Vampyromorpha*

Cranchia scabra

Мантия этого кальмара тонкая, но плотная, при микроскопическом исследовании показала строение, свойственное нектонным и нектобентосным видам. Ее мускулатура состоит из чередующихся кольцевых и радиальных слоев, соотношение которых сдвинуто в

сторону уменьшения относительного объема кольцевых /70%/. На наружной стороне мантии имеется продольная мускулатура, лежащая в виде двух тонких и коротких слоев, окружающих ее свободный край и каудальный участок. На внутренней стороне мантии продольной мускулатуры нет.

Воронка образована кольцевыми, продольными и радиальными мышечными слоями. Дифференцированных мышц нет. Ее дорсальная стенка состоит из двух накладывающихся друг на друга частей, в связи с чем можно говорить о наличии в ней вороночного клапана.

Плавник разделен фронтально на дорсальную и вентральную части прослойкой интерстициальной соединительной ткани, сопровождающей нервные пучки и кровеносные сосуды. Его мышечная система образована тонкими продольными слоями, лежащими центрально, и чередующимися поперечными и дорсовентральными слоями, лежащими снаружи. Их соотношение равно 1:1 в обеих частях плавника. В основании плавника находится хрящ, который по своему строению напоминает гиалиновый хрящ позвоночных.

Мышечная система ретрактора состоит из чередующихся слоев, располагающихся в трех плоскостях, и не отличается от таковой описанных выше видов.

Эндоскелет локомоторных органов характеризуется пространственной упорядоченностью и сильным развитием интрамукулярных коллагеновых волокон I и II типов, а также наличием беспорядочно лежащих волокон, окутывающих мышечные пучки. Часть из них соединяется с гипертрофированным фиброзным кутисом, образованным толстыми коллагеновыми волокнами, которые расположены под углом в смежных слоях.

Кранхииды являют собой пример планктонных кальмаров, имеющих слабо развитую соматическую мускулатуру, слой которой, однако, характеризуются плотной упаковкой, а интерстициальная ткань преобладанием фибриллярных структур над аморфным веществом. Другие теутиды, принадлежащие к планктону, имеют оводненные ткани, в которых слабое развитие мускулатуры и коллагенового эндоскелета сочетается с гипертрофией аморфного вещества. Плавники их имеют плотные ткани, типичную для кальмаров архитектуру мышечной системы, а у некоторых видов обнаруживают даже дорсовентральную асимметрию.

Spirula spirula

Организация локомоторного аппарата *Spirula spirula* и *Cranchia scabra* имеет много сходных черт, которые проявляются не только в принципе его строения, но и в топографии, а также в соотношении мышечных слоев. В связи с наличием раковины каудальная часть мантии спидулы лишена продольной мускулатуры. Ее воронка образована слоями кольцевых, продольных и радиальных волокон, не имеет дифференцированных мышц, но имеет вороночный клапан. Структура плавника типична для десятируких и практически не отличается от таковой *Cranchia scabra*.

Характерной чертой этого вида является мощный коллагеновый эндоскелет, образованный большим количеством интрамукулярных волокон и упорядоченным многослойным фибриозным кутисом. Он состоит из толстых длинных волокон, лежащих на мышечной ткани, и тонких коротких волокон, лежащих поверхностно.

Alloposus mollis

Изучение строения локомоторного аппарата этого осьминога указало на наличие особенностей, которые не были отмечены у описанных выше колеоидей. Мускулатура мантии *A. mollis* состоит из четырех сплошных слоев: двух кольцевых и двух продольных. Кольцевые слои лежат центрально, имеют одинаковую толщину и разделены обширной полостью, заполненной прозрачной жидкостью. Более тонкие продольные слои мышечных волокон занимают периферическое положение. Радиальной мускулатуры нет. Воронка организована так же, как и мантия. Коллагенового эндоскелета практически нет - фиброзный кутис очень тонкий, а интрамукулярных волокон мало.

По такому же принципу устроен и локомоторный аппарат *Japetella diafana*. Другие планктонные осьминоги, изученные нами (*Argonauta argo* и *Tremoctopus violaceus*), имеют все черты строения, характерные для бентосного типа жизненных форм, отличающаяся от них лишь более слабым развитием сократимых и механических тканей.

Vampyroteuthis infernalis

Вампиротейтис имеет наиболее просто устроенный локомоторный аппарат. Его мантия состоит лишь из двух кольцевых мышечных слоев, разделенных полостью, содержащей жидкость. Радиальная мускулатура представлена слабыми пучками, расположение которых, однако, характеризуется некоторой регулярностью. Продольной мускулатуры выявить не удалось.

Воронка также, в основном, образована кольцевой мускулатурой, слои которой разделены полостью. Продольная и радиальная мускулатура в ней представлена слабыми пучками. На ее дорсальной стороне имеется выступ, напоминающий вороночный клапан.

Плавник, как у всех десятируких, состоит из дорсальной и вентральной частей, разделенных рыхлой соединительной тканью. Вдоль прослойки этой ткани проходит продольная мускулатура. В вентральной и дорсальной частях плавника имеются чередующиеся слои мышечных волокон, расположенных поперечно и дорсовентрально. Их соотношение в этих частях различно, что и обуславливает дорсовентральную асимметрию тонкого строения плавника.

Коллагеновый эндоскелет развит слабо, но при этом его волокна имеют некоторую упорядоченность.

Бентопелагический вид

В качестве представителя бентопелагического типа жизненных форм был изучен *Oristoteuthis californiana*, характеризующийся невысоким развитием мантийно-вороночного комплекса. Ткани его своднены, мускулатура представлена диффузными пучками, лежащими в рыхлой соединительной ткани. Часть из них формирует два кольцевых слоя - внутренний и наружный, другая часть - два продольных слоя, занимающих периферическое положение. Между кольцевыми слоями находится полость, заполненная прозрачной жидкостью. Толщу мантийной стенки пронизывают редкие пучки радиальной мускулатуры. Такую же архитектуру имеет мышечная система воронки.

Фиброзный кутис этого вида толстый и рыхлый. Он образован волокнами коллагена, лежащими в гиперфибрированном аморфном

основном веществе. Интрамускулярных соединительнотканых волокон очень мало.

Отличительной способностью *O. californiana* является его плавник. Он так же, как и у десятируких, состоит из дорсальной и вентральной частей, разделенных соединительнотканной прослойкой. Однако у десятируких эта последняя представлена рыхлой соединительной тканью с высоко дифференцированным основным веществом, а у осьминога - плотно лежащими полигональными вакуолизированными клетками с эксцентрично расположенными ядрами. Форма, внешний вид клеток и отсутствие между ними промежутков, заполненных основным веществом, указывает на то, что это недифференцированная предхрящевая ткань тургорного типа. Снаружи она покрыта тонкой коллагеновой капсулой.

Мышечная система плавника состоит из двух толстых поперечных слоев, расположенных внутри по обе стороны от соединительнотканной прослойки, и двух более тонких слоев продольной мускулатуры, расположенных снаружи /рис. 1, г/. Поперечные мышечные пучки имеют разную длину и потому они последовательно прикрепляются к опорным элементам, функцию которых выполняют коллагеновые волокна фибриллярной капсулы. К ним же прикрепляются и продольные пучки. Нервы и кровеносные сосуды в плавнике осьминога проходят не в прослойке центрально лежащей соединительной ткани, а в мышечной ткани и кутисе.

Nautilus pompilius

Локомоторный аппарат наружнораковинного вида головоногих во многих отношениях отличается от такового колеоидей. Отвороты его мантии образованы мускулатурой в виде диффузных пучков, погруженных в рыхлую соединительную ткань. Они очень многочисленны в проксимальной части отворотов, но дистальнее сливаются в крупные продольные пучки и прикрепляются к раковине. Кольцевые пучки располагаются под покровами, обнаруживая тенденцию к формированию в два слоя. Радиальная мускулатура выражена слабо и представлена редкими и тонкими пучками. Эндоскелетом для них служат толстые коллагеновые волокна фиброзного кутиса, имеющие продольную ориен-

тацию, и беспорядочно лежащие интрамукулярные коллагеновые волокна.

Воронка наутилуса - развитый мышечный орган, образованный большим количеством плотно упакованных мышечных пучков различной толщины. Они ориентированы поперечно, продольно и перпендикулярно к плоскости воронки. Преобладают среди них поперечные, расположенные кнутри. Соединительная ткань воронки характеризуется слабо дифференцированным основным веществом, в ее центральной части обнаружены крупные лакуны, заполненные кровью. Механической структурой является также пространственно неорганизованный фиброзный кутис коллагеновой природы.

Anodonta cygnea /Bivalvia/

Край мантии этого моллюска в значительной мере сходен с отворотами мантии наутилуса. Его отличительной чертой является более слабый фиброзный кутис и наличие недифференцированной соединительной ткани тургорного типа.

В ноге имеются крупные мышечные пучки, проходящие продольно, поперечно и дорсовентрально. Опорную функцию в ней несет соединительная ткань тургорного типа и синусы, заполняемые кровью.

Limax maculatus /Gastropoda/

Мускулатура мантии данного вида образована тонкими мышечными пучками, проходящими в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, которые лежат в рыхлой соединительной ткани.

В ноге обнаружены пересекающиеся диагональные пучки мышечных волокон, между которыми проходят продольные. Они пронизывают соединительную ткань тургорного типа, выполняющую механическую функцию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенный фактический материал показал, что межвидовые различия в опорно-двигательной системе колеоидей заключаются в общем уровне развития сократительного аппарата, а также в степени дифференцировки и топографических взаимоотношениях мышечных

слоев, однако основу ее составляют чередующиеся мышечные слои-антагонисты, в которых волокна расположены взаимно перпендикулярно. Известно, что косоисчерченная мускулатура /выявленная в локомоторном аппарате изученных видов/ способна к быстрому сокращению, но расслабление ее происходит относительно медленно. В этой связи взаимно перпендикулярное расположение мышечных волокон в соседних слоях, следует рассматривать как механизм, направленный на активное расслабление мускулатуры.

Помимо него в локомоторном аппарате колеоидей существует и пассивный механизм расслабления мускулатуры - коллагеновый эндоскелет, возникший в результате эволюции основного вещества соединительной ткани. Присущая ему пространственная организация и физико-химические свойства позволяют выполнять функцию упругого антагониста по отношению к мышечной ткани, служить для нее опорой и ограничивать ее растяжение.

Характерные для колеоидей архитектоника мышечной системы и коллагеновый эндоскелет являются следствием редукции наружной раковины у предковой формы и появились в связи с совершенствованием локомоторной функции. Максимальное развитие они получают у быстро плавающих видов, ослабевают у видов, вторично перешедших к пассивному образу жизни в пелагиали, и отсутствуют у наутилуса, равно как и других малоподвижных представителей типа Mollusca, имеющих раковину, или лишившихся ее.

Показано, что при значительной общности строения локомоторного аппарата колеоидей, самый большой разрыв существует между восьми- и десятирукими, который указывает на наиболее раннюю дивергенцию этих групп. Другие, выявленные нами различия, приобретены вторично и имеют узкоадаптивный характер. Наиболее выраженными среди них являются редукция радиальной мускулатуры и коллагенового эндоскелета в мантийно-вороночном комплексе *J. diafana*, *A. mollis*, *O. californiana*, *V. infernalis* и сопряженное с ней вторичное образование гидроскелета в виде полости, содержащей жидкость; упрощение мускулатуры в воронке планктонных десятируких; утрата плавников бентосными и планктонными осьминогами.

Морфофункциональный анализ показал, что наиболее характерные для восьмируких черты строения локомоторного аппарата являются плезиоморфными по отношению к таковым десятируких, в резуль-

тате чего мы не можем выводить осьминогов ни из одной линии последних. При этом десятируких нельзя выводить из осьминогов в силу того, что все они имеют сложный, устроенный по единому принципу, плавник, в то время как сохранившийся у представителя подотряда *Cirratata* плавник характеризуется совершенно иным строением. Это дает основания полагать, что обе группы взяли начало от предковой формы, не имевшей плавников. Тонкое строение плавника /деривата мантии/ наиболее архаичного осьминога указывает на то, что локомоторный аппарат этой предковой формы был примитивнее локомоторного аппарата современных осьминогов.

ВЫВОДЫ

1. Мускулатура мантии, вентральной септы, плавников, воронки и ее ретракторов *Coleoidea* имеет единый план строения /исключая плавник осьминога *Opisthoteuthis californiana*/ и принадлежит к подтипу косоисчерченной. Ее основу составляют чередующиеся слои, в которых волокна расположены взаимно перпендикулярно. Такая архитектура мышечной системы взаимосвязана с особенностями организации опорных структур и имеет следующее функциональное значение: поочередное сокращение мышечных слоев-антагонистов обуславливает быстрое расслабление косоисчерченной мышечной ткани и приводит к увеличению частоты ритмических движений.

2. Эндоскелет мантии, вентральной септы, убреллы, плавников, воронки и ее ретракторов *Coleoidea* имеет единый план строения /исключая плавник осьминога *Opisthoteuthis californiana*/ Он состоит из фиброзного кутиса и системы интрамускулярных волокон коллагеновой природы, пространственная организация и механические свойства которых позволяют ему выполнять функцию упругой опоры: обеспечивать прикрепление мышечных волокон, их пассивное расслабление и ограничение их удлинения.

3. Наиболее выраженные различия в строении локомоторного аппарата *Coleoidea* существуют между отрядом *Ostropoda*, с одной стороны, и отрядами *Teuthida*, *Sepiida*, *Vampyromorpha*, с другой, что указывает на наиболее раннюю дивергенцию осьминогов и ос-

тальных внутрэннераквинных. По данному признаку мы делим *Coleoidea* на два структурных типа: "октоподный" и "декаподный".

4. Общими чертами строения локомоторного аппарата, свойственными видам, относящимся к "октоподному" типу являются:

а/мантия, в которой имеются два сплошных продольных мышечных слоя;

б/воронка, не имеющая клапана и обособленных мышц;

в/плавник, организованный по принципу кожно-мышечного мешка;

г/пространственно неупорядоченный коллагеновый эндоскелет.

Они рассматриваются нами как плезиоморфные, а их сохранение - как результат снижения роли гидрореактивного и ундуляционного движителей в процессе приспособления к донному и придонному существованию.

5. Общими чертами строения локомоторного аппарата, свойственными видам, относящимся к "декаподному" типу являются:

а/мантия, не имеющая сплошных продольных мышечных слоев;

б/воронка, в которой имеются клапан и обособленные мышцы;

в/плавник, мышечная система которого образована чередующимися слоями-антагонистами;

г/пространственно упорядоченный коллагеновый эндоскелет.

Они рассматриваются нами как апоморфные, а их появление - как результат приспособления к активному плаванию в пелагиали, сопряженного с формированием более выгодных в энергетическом плане структур.

6. Различия в строении "октоподного" и "декаподного" плавников указывают на то, что:

а/плавники появились независимо /и, видимо, одновременно/ в двух филогенетических линиях восьми- и десятируких;

б/мантия восьми- и десятируких имела различное гистологическое строение к моменту появления плавников;

в/рассматриваемые филогенетические линии колеоидей берут начало от предковой формы, не имевшей плавников.

7. Мускулатура отворотов мантии и воронки *Nautilus pompilius* принадлежит к подтипу косоисчерченной и представлена диффузными пучками, расположенными в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Опорными образованиями для мускулатуры отворотов мантии служат фиброзный кутис и наружная раковина, а для воронки - фиброзный кутис и лакуны, представляющие собой вариант гидроскелета.

8. Сравнительно-морфологический анализ опорно-мышечной системы мантии и ноги /воронки/ представителей классов *Gastropoda* и *Bivalvia* и *Nautilus pompilius* показал сходство их строения, которое заключается в ультраструктурной организации мускулатуры, ее архитектонике, а также в организации опорных образований ноги /воронки/, представляющих собой гидроскелет.

9. Сравнительно-морфологический анализ опорно-мышечной системы мантии и ноги /воронки/ *Coleoidea* и *Nautiloidea* показал принципиальные различия, которые заключаются в существовании чередующихся слоев мышц-антагонистов и коллагенового эндоскелета у *Coleoidea* и отсутствии их у *Nautiloidea*. Указанные черты являются новообразованием, возникшим у головоногих в процессе совершенствования локомоторной функции, что оказалось возможным в результате редукции наружной раковины.

10. В процессе адаптивной радиации *Coleoidea* бентосные виды сохранили оба продольных мышечных слоя в мантии; воронку, не имеющую обособленных мышц и клапана; пространственно неупорядоченный коллагеновый эндоскелет; утратили плавники "октоподного" типа.

У нектонных и нектобентосных видов появился пространственно упорядоченный коллагеновый эндоскелет; произошла гипертрофия кольцевой мускулатуры мантии при одновременной редукции продольной и радиальной мускулатуры и частичной ее замены на коллагеновый эндоскелет; развитие клапана и обособленных мышц в воронке; появление плавников "декаподного" типа.

У планктонных и бентопелагического видов произошла редукция опорно-мышечной системы локомоторного аппарата с сохранением исходного "октоподного" или "декаподного" типа строения.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

1. Коваль А.П., Животовская Л.А. Эколого-морфологические особенности мантийно-вороночного комплекса кальмаров. //Систематика и экология головоногих моллюсков, Л.: ЗИН АН СССР, 1983. - С. 56-57.

2. Агарков Г.Б., Животовская Л.А. Морфо-функциональная эволюция сократительного аппарата гидрореактивного движителя головоногих. //Материалы I Всес. конф. по проблемам эволюции. Макроэволюция, М.: Наука, 1984. - С. 108-109.

3. Коваль А.П., Животовская Л.А. Строение сократительного аппарата мантии нектонных кальмаров. //Бионика. Киев: Наук. думка, 1984. - вып. 18. - С. 62-65.

4. Животовская Л.А., Коваль А.П. Сравнительный морфофункциональный анализ движителей головоногих моллюсков различной экологии. //Бионика, Киев: Наук. думка, 1985. - вып. 19. - С. 88-92.

5. Животовская Л.А. Об эволюционном развитии локомоторного аппарата головоногих моллюсков. //Вестник зоологии, Киев: Наук. думка, 1985. - № 6. - С. 72-75.

6. Животовская Л.А. Морфология локомоторного аппарата *Nautilus pompilius*. //Моллюски. Итоги и перспективы их изучения, Л.: Наука, 1987. - С. 246-248.

7. Животовская Л.А. Типы организации мускулатуры гидрореактивного движителя головоногих. //Моллюски. Итоги и перспективы их изучения, Л.: Наука, 1987. - С. 248-250.

8. Животовская Л.А., Агарков Г.Б., Коваль А.П. Морфофункциональные аспекты работы мантийно-вороночного комплекса головоногих моллюсков. //Бионика. Киев: Наук. думка, 1987. - вып. 21. - С. 70-76.

БФ-21804

Подписано в печать 12.04.88 Формат бумаги 60x84
Усл. печ. л. Зак. № 447 Тираж 100
Гортипография Киево-Святошинского р-на. 252179.
г. Киев, 179, ул. Львовская, 72.