

头足类生殖系统及其在分类学上的应用

刘必林^{1,2,3}, 陈新军^{1,2,3*}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学大洋生物资源可持续开发和利用上海市高校重点实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306)

摘要: 头足类被认为是未来重要蛋白质来源之一。生殖系统是头足类的重要系统之一, 不仅是生物学研究的基础, 也是繁殖生物学研究的重点, 且在分类学上也具有重要作用。分析认为, 雌性个体的输卵管和缠卵腺在柔鱼类、枪乌贼类、乌贼类和蛸类间存在明显差别; 十腕类的纳精囊位于口球内, 而蛸类位于输卵管腺上; 交配囊是耳乌贼亚科的特殊生殖结构, 在小乌贼属的分类上具有一定意义。茎化腕是雄性头足类的重要生殖器官, 也是重要的分类性状, 各大类的茎化腕部位和特征有所差异; 交配器为耳乌贼亚科茎化腕上的特殊结构, 在分类上具有一定作用。绝大多数雄性个体的精囊结构复杂, 其放射导管、连接管以及精团在帆乌贼科的分类上具有一定意义。

关键词: 头足类; 生殖系统; 分类学

中图分类号: Q 178.1; S 917

文献标识码: A

头足类作为软体动物门的重要经济种类, 是人类重要的渔业对象, 广泛分布于北冰洋至南极的各大洋和海域, 少数种类也可在河口低盐度水域或热水口生活^[1], 包括鹦鹉螺亚纲(Nautiloidea)和鞘亚纲(Coleoidea)。与腹足类和瓣鳃类不同, 头足类均为雌雄异体, 生命周期内无性别转换^[2]。Wells等^[3]阐述了八腕目(Octopoda)的生殖系统, Arnold等^[4]则描述了枪形目(Teuthoidea)和乌贼目(Sepioidea)的生殖系统, Mangold^[5]对整个鞘亚纲的生殖系统进行了总结。生殖系统不仅是头足类生物学研究的基础, 而且在分类学上也具有重要意义。为此, 本文根据国内外学者研究现状, 系统描述鞘亚纲头足类雌雄生殖系统的组成及各部分功能, 详细阐述它们特征差异及其在分类学上的应用, 从而加深国内学者对头足类生殖系统的了解, 为其在生物学、生态学和分类学等方面的研究提供基础。

1 生殖系统概述

1.1 雌性生殖系统

头足类雌性生殖系统主要由卵巢、输卵管和缠卵腺组成^[6]。卵巢位于外套腔的后端。输卵管开口于生殖腔, 柔鱼类(Oegopsid squids)^[7]和无须蛸类(Incirrate octopods)^[8]输卵管为1对, 而枪乌贼类(Myopsid squids)^[7]、乌贼类(Sepioids)^[8]和须蛸类(Cirrate octopods)^[8]的右侧输卵管已经退化, 仅存左侧输卵管具功能。输卵管的远端具一个膨大的输卵管腺, 再向前为雌性生殖孔, 开口于外套腔。输卵管腺一般具有分泌卵壳的功能^[2], 而蛸属(*Octopus*)种类还具有储藏精子的功能^[9]。蛸类(Octopods)的生殖系统更加细化, 输卵管细分为近端和远端输卵管, 输卵管腺也细分为近端和远端输卵管腺。近端和远端输卵管或输卵管腺的长度比, 以及近端和远端输卵管腺的色素沉着, 在种类区分上具有一定意义^[10]。在直肠后方两

收稿日期:2008-06-14 修回日期:2008-11-24

资助项目:国家自然科学基金项目(NSFC40876090);上海市优秀学科带头人计划(10XD1402000);曙光跟踪计划(08GG14);教育部博士点基金(20093104110002);上海市教委创新基金(10YZ127)

通讯作者:陈新军, Tel:021-61900306, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

侧,柔鱼类、枪乌贼类和乌贼类具有 1 对左右对称的缠卵腺,乌贼类的缠卵腺大而发达,在其前方有 1 对副缠卵腺;蛸类不具有缠卵腺。缠卵腺通常分泌凝胶质物质将枪乌贼或柔鱼类的卵鞘包裹起来^[2]。

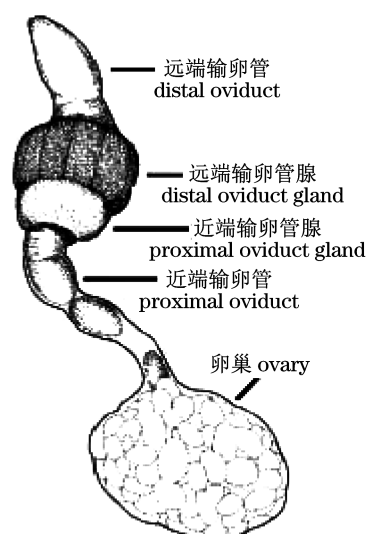


图 1 蛸类雌性生殖系统示意图(引自 Collins^[10])

Fig. 1 Reproductive system of octopods for females (cited Collins^[10])

1.2 雄性生殖系统

头足类雄性生殖器主要由精巢、输精管、阴茎、一些附属腺体和囊组成(图 2)^[6]。精巢位于外套腔后端,有小孔通向输精管。输精管由本体部、生殖囊、贮精囊、前列腺和精囊组成^[11]。精囊

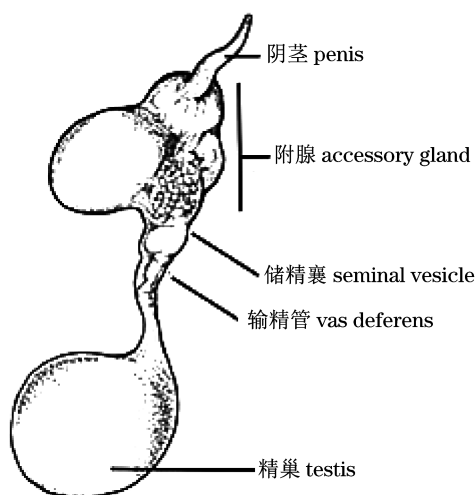


图 2 蛸类雄性生殖系统示意图(引自 Collins^[10])

Fig. 2 Reproductive system of octopods for males (cited Collins^[10])

前端为雄性生殖孔,生殖囊也有通向外套腔的孔。精荚包藏于精囊中,数目很多,精荚由冠线、荚冠、放射导管、胶合体、连接导管和被膜等组成^[11]。阴茎为雄性生殖管末端长的肌肉质结构(图 2),主输送精荚至雌性体内的功能。

2 生殖系统特殊结构

2.1 纳精囊

某些十腕类(Decapodiformes)雌性口球内,由皮肤形成储存精子的特殊凹陷结构(图 3),或蛸类输卵管上储存精子的特殊结构,称为纳精囊(seminal receptacle 或 spermathecae)^[8]。十腕类纳精囊呈凹陷状,交配时用来接纳雄性的精子,凹陷内还有许多小囊,能够接纳更多的精子^[11]。精子能够在纳精囊内生活一个多月,与卵在口膜附近受精。蛸类纳精囊位于输卵管腺上,卵子在输卵管内受精^[11]。

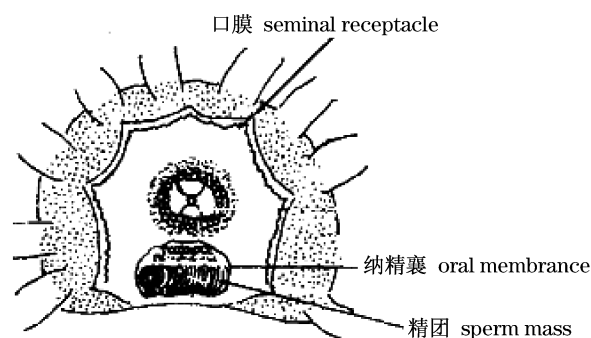


图 3 十腕类纳精囊示意图(引自董正之^[11])

Fig. 3 Seminal receptacle structure of Decapodiformes (cited Dong^[11])

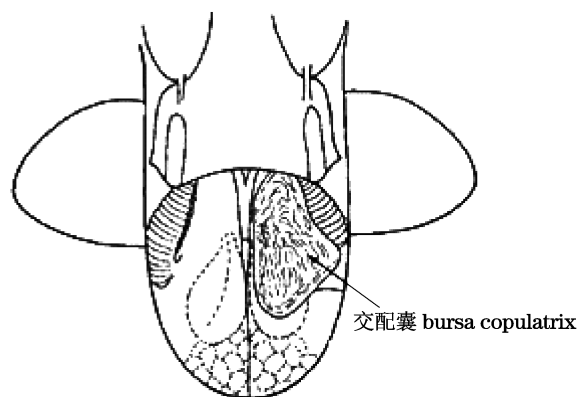
2.2 交配囊

交配囊(bursa copulatrix)为耳乌贼亚科(Sepiolinae)的特殊生殖结构,位于外套腔内输卵管开口附近的腺状上皮褶皱处(图 4),具有储藏精荚的功能^[12],其大小在小乌贼属(*Sepietta*)种水平的分类意义尤为明显。神秘小乌贼(*S. obscura*)雌性交配囊小,延伸不超过鳃末端;而小乌贼(*S. oweniana*)和雅小乌贼(*S. neglecta*)雌性交配囊大,延伸超过鳃末端^[12]。

2.3 茎化腕

茎化腕(hectocotylus)是雄性头足类腕中的特殊结构,为某一腕或一对腕特化而来,结构与非茎化腕明显不同,主与雌性交配过时传递精荚的功

能。现生鞘亚纲头足类绝大多数种类具有茎化腕,所有须蛸类均无茎化腕。据不完全统计,无茎化腕的有 11 科 22 属 80 种(表 1),占总量 700 余种 10% 左右。茎化腕位置是分类上的重要依据。在有茎化腕的种类中,枪形目多数为左侧或右侧第 4 腕茎化,少数种类为第 4 对腕、第 1 对腕、第 2 对腕或第 1 和第 2 腕茎化(表 1);乌贼目乌贼科(Sepiidae)和后耳乌贼科(Sepiariidae)左侧第 4 腕茎化,耳乌贼科(Sepiolidae)左侧第 1 或第 1 对腕茎化,少数种类右侧第 1 或第 2 腕茎化(表 1);微鳍乌贼目(Idiosepiida)和旋壳乌贼目(Spirulida)第 4 对腕茎化;无须亚目(Incirrata)多数为右侧第 3 腕茎化,少数为左侧第 3 腕茎化(表 1)。

图 4 交配囊示意图(引自 Jereb 等^[12])Fig. 4 Bursa copulatrix structure of *Sepietta* (cited Jereb, et al. ^[12])表 1 头足类茎化腕部位
Tab. 1 Location of Cephalopods hectocotylus

目 order	科 family	茎化腕 hectocotylus
枪形目 Teuthoidea	大王乌贼科 Architeuthida	第 4 对腕 ^[11]
	手乌贼科 Chiroteuthidae	无茎化腕, 共计 4 属 13 种 ^[8]
	小头乌贼科 Cranchiidae	左侧或右侧第 4 腕茎化, 少数第 1、2 腕或第 2 对腕茎化 ^[13-15]
	武装乌贼科 Enoploteuthidae	左侧或右侧第 4 腕茎化 ^[16-19]
	狼乌贼科 Lycoteuthidae	灯乌贼属右侧第 4 腕茎化 ^[20] ; 狼乌贼属、线灯乌贼属和月乌贼属无茎化腕, 共计 5 种 ^[8]
	火乌贼科 Pyroteuthidae	翼乌贼属左侧第 4 腕茎化, 火乌贼属右侧第 4 腕茎化 ^[14,19]
	贍乌贼科 Gonatidae	至少无钩贝乌贼 <i>Beryteuthis anonychus</i> ^[21] 和北方拟贍乌贼 <i>Gonatopsis borealis</i> ^[21] 无茎化腕, 共计 2 属 2 种
	帆乌贼科 Histoteuthidae	第 1 对腕茎化或无茎化腕, 无茎化腕至少 1 属 1 种 ^[22,23]
	鳞甲乌贼科 Lepidoteuthidae	无茎化腕, 共计 1 属 1 种 ^[8]
	蛸乌贼科 Octopoteuthidae	无茎化腕, 共计 2 属 8 种 ^[8]
微鳍乌贼目 Idiosepiida	角鳞乌贼科 Pholidoteuthidae	无茎化腕, 共计 1 属 2 种 ^[8]
	柔鱼科 Ommastrephidae	左侧或右侧第 4 腕, 少数第 4 对腕茎化 ^[7]
	爪乌贼科 Onychoteuthidae	至少爪乌贼属和斑乌贼属无茎化腕, 共计 6 种 ^[8]
	菱鳍乌贼科 Thysanoteuthidae	左侧第 4 腕茎化 ^[7,11]
	澳洲乌贼科 Australiteuthidae	左侧第 4 腕茎化 ^[24]
	枪乌贼科 Loliginidae	左侧第 4 腕茎化 ^[7]
	乌贼科 Sepiidae	第 4 对腕茎化 ^[11]
	耳乌贼科 Sepiolidae	左侧第 4 腕茎化 ^[12]
	后耳乌贼科 Sepiariidae	左侧第 1 或第 1 对腕茎化, 少数右侧第 1 或第 2 腕茎化 ^[12]
	左侧第 4 腕茎化 ^[12]	
旋壳乌贼目 Spirulida	旋壳乌贼科 Spirulidae	第 4 对腕茎化 ^[12]
须亚目 Incirrata	须蛸科 Cirroteuthidae	无茎化腕, 共计 2 属, 3 种 ^[8]
	面蛸科 Opisthoteuthidae	无茎化腕, 共计 4 属, 37 种 ^[8]
	十字蛸科 Stauroteuthidae	无茎化腕, 共计 1 属 2 种 ^[8]
	水母蛸科 Amphitretidae	右侧第 3 腕茎化 ^[25]
	异肤蛸科 Alloposidae	右侧第 3 腕茎化 ^[25]
	船蛸科 Argonautidae	右侧第 3 腕茎化 ^[26]
无须亚目 Cirrata	快蛸科 Ocythoidae	右侧第 3 腕茎化 ^[14]
	水孔蛸科 Tremoctopodidae	左侧第 3 腕茎化 ^[25]
	单盘蛸科 Bolitaenidae	左侧第 3 腕茎化 ^[27]
	蛸科 Octopodidae	左侧或右侧第 3 腕茎化 ^[8]
	玻璃蛸科 Vitreledonellidae	左侧第 3 腕茎化 ^[8]

茎化腕形态特征是分类的重要性状之一,其中鞘亚纲种类的茎化腕形态结构分化明显。枪形目大王乌贼科 (Architeuthida)、柔鱼科 (Ommastrephidae)、枪乌贼科 (Loliginidae)、澳洲乌贼科 (Australiteuthidae) 茎化部吸盘特化为乳突 (图 5-1)^[7]; 武装乌贼科 (Enoploteuthidae) 茎化部独特的膜结构 (图 5-2)^[19]; 小头乌贼科 (Cranchiidae) 茎化部吸盘扩大, 且背腹两列吸盘间距宽 (图 5-3)^[13]; 帆乌贼科 (Histioteuthidae) 茎化部吸盘柄膨大 (图 5-4)^[22]; 火乌贼科 (Pyroteuthidae) 翼乌贼属 (*Pterygioteuthis*) 具特殊的“齿盘”结构 (图 5-5)^[7]。

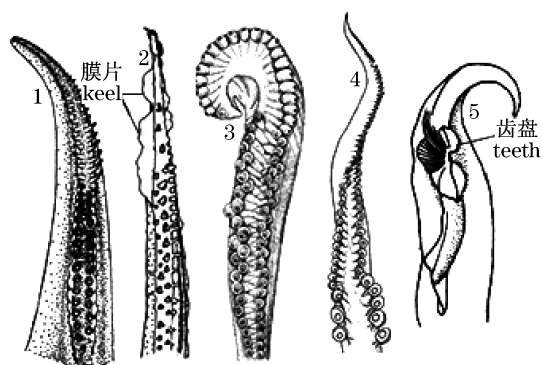


图 5 枪形目茎化腕示意图

(引自 Roper 等^[7]; Voss^[13,22]; Riddell^[19])

1. 僧伽罗尾枪乌贼; 2. 吉氏小钩腕乌贼; 3. 纺锤乌贼; 4. 帆乌贼; 5. 翼乌贼。

Fig. 5 Hectocotylus structure of order Teuthoidea

(cited Roper *et al.*^[7]; Voss^[13,22]; Riddell^[19])

1. *Uroteuthis singhalensis*; 2. *Abraliopsis gilchristi*; 3. *Liocranchia reinhardti*; 4. *Histioteuthis heteropsis*; 5. *Pterygioteuthis giardi*.

微鳍乌贼目左侧茎化腕末端为二裂片, 且形成

半月形膜; 右侧茎化腕生皱折^[12]。乌贼目乌贼科茎化部吸盘骤然变小或消失 (图 6-1), 耳乌贼科茎化部背腹两列吸盘间距大 (图 6-2)^[12], 或者两列吸盘柄扩大 (图 6-3)^[12], 耳乌贼属 (*Sepietta*)、龙德莱耳乌贼属 (*Rondeletiola*)、小乌贼属 (*Sepietta*) 和暗耳乌贼属 (*Iniotheuthis*) 茎化腕具特殊的“交配器” (图 6-2)^[12]。旋壳乌贼目茎化腕具乳突和翼片, 无吸盘^[12]。

无须亚目 (Incirrata) 茎化腕特化部分称之为“端器”, 由交接基、舌叶和精沟组成 (图 7-4)^[8]。异夫蛸科 (Alloposidae)、船蛸科 (Argonautidae)、快蛸科 (Ocythoidae) 和水孔蛸科 (Tremoctopodidae) 十分特殊, 茎化腕基部具一个囊状结构, 交配后茎化腕会自动断裂, 并留在雌性体

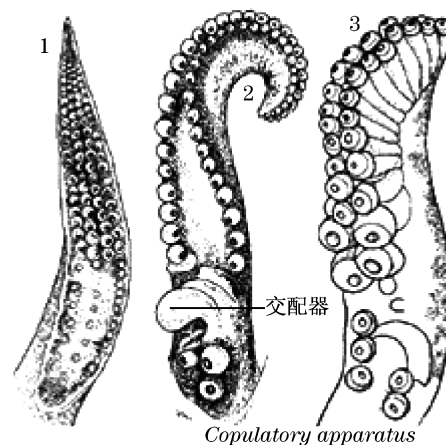


图 6 乌贼目茎化腕示意图 (引自 Jereb 等^[12])

1. 乌贼; 2. 粗壮耳乌贼; 3. 多斑耳乌贼。

Fig. 6 Hectocotylus structure of order Sepioidea

(cited Jereb *et al.*^[12])

1. *Sepia officinalis*; 2. *Sepiolo robusta*; 3. *Sepiolo parva*.

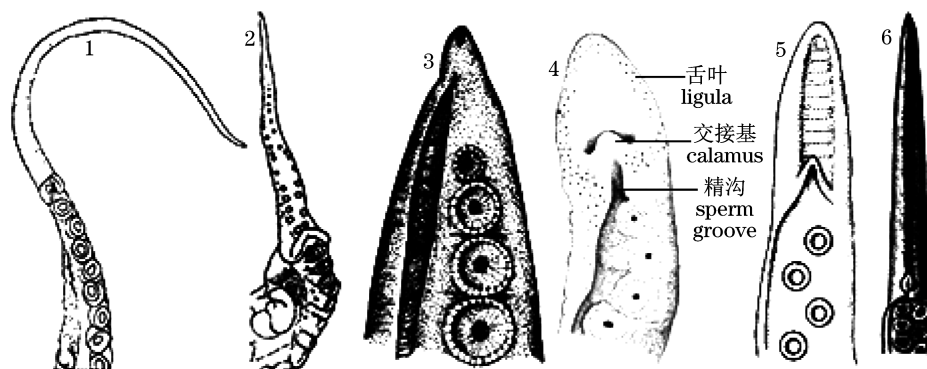


图 7 无须亚目茎化腕示意图 (引自 Roper 等^[7]; O'Shea^[25]; Allcock^[28])

1. 蒂勒氏水母蛸; 2. 水母蛸; 3. 大爱尔斗蛸; 4. 曙光近爱尔斗蛸; 5. 蓝蛸; 6. 水蛸。

Fig. 7 Hectocotylus structure of order Incirrata (cited Roper *et al.*^[7]; O'Shea^[25]; Allcock^[28])

1. *Amphitretus thielei*; 2. *Amphitretus pelagicus*; 3. *Eledone massyae*; 4. *Pareledone aurorae*; 5. *Octopus cyanea*; 6. *Enteroctopus dofleini*.

内^[8]。水母蛸科 (Amphitretidae) 舌叶光滑或具乳突,无凹槽(图 7-1、7-2)^[25]。单盘蛸科 (Bolitaenidae) 舌叶膨大^[27]。蛸科 (Octopodidae) 茎化腕具有典型的端器,有勺形(图 7-4)、锥形等,舌叶凹槽具(图 7-5)或不具横脊(图 7-5),少数无交接基或交接基不明显(图 7-3)^[7,28]。

2.4 交配器

交配器 (copulatory apparatus) 是耳乌贼亚科茎化腕上的特殊结构,在分类上具有重要意义。除四盘耳乌贼属 (*Euprymna*) 外,耳乌贼属、龙德莱耳乌贼属、小乌贼属和暗耳乌贼属的茎化腕均具交配器,其形状是种分类的重要性状(表 2)^[12]。

表 2 耳乌贼亚科种类茎化腕交配器特征^[12]
Tab. 2 Copulatory apparatus characteristic of species in subfamily Sepiolinae^[12]

属 genus	种 species	交配器特征 copulatory apparatus characteristic
耳乌贼属 <i>Sepiola</i>	舌状耳乌贼 <i>S. ligulata</i>	舌状
	耳乌贼 <i>S. rondeleti</i>	眼孔状
	粗壮耳乌贼 <i>S. robusta</i>	钩状,3 个,内弯
	中耳乌贼 <i>S. intermedia</i>	钩状,1 个,粗壮并向内弯曲
	近缘耳乌贼 <i>S. affinis</i>	钩状,1 个
	大西洋耳乌贼 <i>S. atlantica</i>	钩状,1 个,生附属乳突
	双喙耳乌贼 <i>S. birostrata</i>	钩状,2 个,内弯
龙德莱耳乌贼属 <i>Rondeletiola</i>	多斑耳乌贼 <i>S. parva</i>	钩状,1 个,内弯
	三喙耳乌贼 <i>S. trirostrata</i>	具钩和舌状突起
	龙德莱耳乌贼 <i>R. minor</i>	弯曲的钩状,其上生小乳突
小乌贼属 <i>Sepietta</i>	开普龙德莱耳乌贼 <i>R. capensis</i>	钩状,结构复杂
	小乌贼 <i>S. oweniana</i>	侧钩 1, 弯曲
	雅小乌贼 <i>S. neglecta</i>	钩 2 个,略弯曲,钩间生小乳突
暗耳乌贼属 <i>Iniotheuthis</i>	神秘小乌贼 <i>S. obscura</i>	具 4 个突起,最外侧 1 个十分显著并向内弯曲,内侧一个简单
	暗耳乌贼 <i>I. japonica</i>	宽大,无钩
	斑结暗耳乌贼 <i>I. maculosa</i>	宽大,无钩

2.5 尼氏囊、精荚、精包

尼氏囊 (Needham's sac) 为雄性十腕类繁殖系统末端延长的膜状囊结构,主储存精荚的功能;或雄性蛸类卵管腺上储存精子的特殊结构^[8]。

精荚 (spermatophore) 为雄性头足类用来储藏精子的管状结构,交配时被输入雌性体内^[11]。大多数鞘亚纲头足类精囊结构复杂,由冠线 (thread)、荚冠 (cap)、放射导管 (ejaculatory

apparatus)、胶合体 (cement body)、连接管 (connective complex)、精团 (sperm mass) 和被膜 (tunic) 等组成(图 8)^[29]。放射导管是精荚中与精团翻转相关的结构,位于胶合体之前(图 8),有单环型、双环型和多环型等。胶合体是精荚内支持释放精荚的结构(图 8)。连接管是连接射导管和胶合体的管道,有的种类没有。精团是精荚内精子团(图 8)。

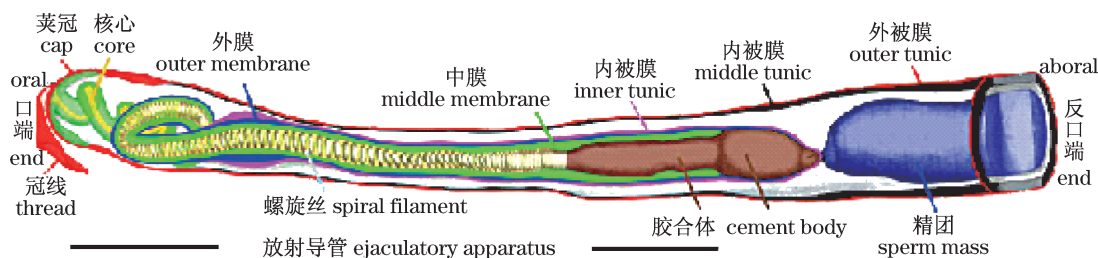


图 8 精荚结构示意图(引自 Drew^[29])

Fig. 8 Structure of spermatophore of cephalopod (cited Drew^[29])

精荚放射导管类型、连接管有无以及精团大小在帆乌贼科的分类上具有一定意义(表 3)。帆

乌贼属 (*Histioteuthis*) 精荚具连接管;相模帆乌贼属 (*Stigmatoteuthis*) 精荚无连接导管,相模帆乌贼

表 3 帆乌贼科种类精英特征^[22-23]
 Tab.3 Spermaphore characteristic of species in family Histiotentaculidae^[22-23]

种 species	各部长与精英长比值 ratio of each part length to spermaphore's length			放射导管 ejaculatory apparatus
	连接导管 connective complex	精团 sperm mass	胶合体 cement body	
	大西洋帆乌贼 <i>H. atlantica</i>	5% ~ 8%	75% ~ 80%	
帆乌贼 <i>H. bonnellii</i>	10% ~ 34%	19% ~ 68%	20% ~ 39%, 1 ~ 3 环	具连接管
艾尔唐易纳帆乌贼 <i>H. eltaninae</i>	2% ~ 4%	67% ~ 75%	21% ~ 26%, 单环	连接管发达
异帆乌贼 <i>H. heteropsis</i>	11% ~ 17%	56% ~ 64%	26% ~ 30%, 单环	连接管发达
大帆乌贼 <i>H. macrohista</i>	7% ~ 8%	64% ~ 74%	26% ~ 27%, 单环	具连接管
珠鸡帆乌贼 <i>H. meleagroteuthis</i>	28% ~ 39%	15% ~ 37%	28% ~ 36%, 单环	连接管发达
米兰达帆乌贼 <i>H. miranda</i>	10% ~ 14%	62% ~ 70%	24% ~ 27%, 单环	连接管发达
大洋帆乌贼 <i>H. oceani</i>	6% ~ 8%	58% ~ 61%	31% ~ 35%, 单环	连接管发达
长帆乌贼 <i>H. reversa</i>	4% ~ 34%	43% ~ 83%	13% ~ 21%, 单环	连接管短
相模帆乌贼 <i>S. dofleini</i>	46% ~ 59%	18% ~ 28%	21% ~ 31%, 单环	无连接管
阿克特氏相模帆乌贼 <i>S. arcturi</i>	35% ~ 46%	10% ~ 21%	34% ~ 49%, 多环	无连接管
霍氏相模帆乌贼 <i>S. hoylei</i>	59% ~ 63%	20% ~ 21%	17% ~ 19%, 多环	无连接管

(*S. dofleini*) 放射导管单环型, 阿克特氏相模帆乌贼 (*S. arcturi*) 和霍氏相模帆乌贼 (*S. hoylei*) 放射导管多环型。

2.6 阴茎

阴茎 (penis) 是雄性生殖管末端长的肌肉质结构, 主输送精英至雌性体内的功能。在具茎化腕种类中, 阴茎先将精英输送至茎化腕, 再由茎化腕将精英输送到雌性体内; 在无茎化腕的种类 (例如大手乌贼 *Chiroteuthis mega*^[30]) 中, 阴茎十分延长, 常可延伸出外套腔, 阴茎直接将精英输送到雌性体内。阴茎是否发达、是否具有憩室以及憩室是否盘绕等, 在头足类的分类中具有一定的作用。

3 结语

头足类是软体动物门的重要类群, 人们对它的认识至少始于 16 世纪^[1], 对其分类学的研究始于 18 世纪中叶^[31]。生殖系统作为头足类的重要系统之一, 它不仅是头足类生物学研究的基础, 繁殖生物学研究的重点, 而且在分类学上也具有重要作用。目前, 雌、雄生殖系统的组成已被研究者广泛认知和了解, 但对主要生殖器官的定义和功能仅有一些概括性的描述, 尚缺乏对其组织结构、运行机制等方面深层次的了解, 因此, 可考虑从解剖学上分析其微结构特征, 并结合生理生化知识明确其在头足类机体运行中的作用。

主要生殖器官 (如输卵管、输卵管腺) 在分类

学上也具有重要意义, 目前其应用基本处于目、亚目的高级分类水平。在今后的研究中, 有必要将研究细化至科、属的较低级分类水平。虽然输卵管的结构和性状在须蛸类种水平的分类意义较大, 但是目前研究缺乏对种间特征差异的探讨。

茎化腕是头足类最为重要的特殊生殖器官之一, 在头足类分类学上有着重要作用, 其研究主要是从分布部位、结构特征两方面展开。本研究统计了 32 科头足类茎化腕的部位, 但仍未完全覆盖整个头足类物种 (占已知头足类 46 科的约 70%), 余者需待以后的研究给予补充。茎化腕部位在有些科 (如小头乌贼科^[13-15]、耳乌贼科^[12]) 的不同属或种之间往往会存在差异, 因而, 将研究细化至属、种水平是极其必要的。从目前的研究现状来看, 对茎化腕特征的研究比较简单, 缺乏对茎化腕茎化位置、吸盘或钩的大小、数目、排列和特征, 以及其它特殊结构 (如耳乌贼亚科的交配器^[12]、武装乌贼科^[16-19] 的膜片) 的研究。深入开展上述研究将有利于掌握头足类的茎化腕特征及其差异性, 从而将茎化腕在分类学上的应用推动至低级分类水平。

参考文献:

- [1] Nixon M, Young J Z. The brains and lives of Cephalopods [M]. New York: Oxford University, 2003: 1-392.
- [2] Boyle P, Rodhouse P. Cephalopods ecology and fisheries [M]. Oxford: Blackwell Science, 2005:

- 1 - 452.
- [3] Wells M J, Wells J. Cephalopoda, Octopoda [M]. New York: Academic Press, 1977: 201 - 336.
- [4] Arnold J M, Williams-Arnold L D. Cephalopoda, decapoda [M]. London: Academic Press, 1977: 243 - 290.
- [5] Mangold K. Reproduction [M]. London: Academic Press, 1987: 157 - 200.
- [6] 王尧耕, 陈新军. 世界大洋性经济柔鱼类资源及其渔业 [M]. 北京: 海洋出版社, 2005: 1 - 366.
- [7] Roper C F E, Sweeney M J, Nauen C E. Cephalopod of the world [M]. FAO Fisheries Synopsis, 1984, 125 (3): 1 - 277.
- [8] 陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类 [M]. 北京: 海洋出版社, 2009: 1 - 714.
- [9] Froesch D, Marthy H J. The structure and function of the oviducal gland in octopods (Cephalopoda) [C]. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 1975, 188: 95 - 101.
- [10] Collins M A. The genus *Grimptoteuthis* (Octopoda: Grimptoteuthidae) in the North-east Atlantic, with descriptions of three new species [J]. Zool J Linnean Soc, 2003, 139: 93 - 127.
- [11] 董正之. 世界大洋经济头足类生物学 [M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1991: 1 - 279.
- [12] Jereb P, Roper C F E. Cephalopod of the world [M]. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, 2005: 1 - 262.
- [13] Voss N A. A generic revision of the Cranchiidae (Cephalopoda: Oegopsida) [J]. Bull Mar Sci, 1980, 30: 365 - 412.
- [14] Young R E. The systematics and areal distribution of pelagic cephalopods from the seas off Southern California [J]. Smithsonian Contr Zool, 1972, 97: 1 - 159.
- [15] Voss N A. Systematics, biology and biogeography of the cranchiid cephalopod genus *Teuthowenia* (Oegopsida) [J]. Bull Mar Sci, 1985, 36: 1 - 85.
- [16] Burgess L A. Four new species of squid (Oegopsida: *Enoploteuthis*) from the central Pacific and a description of adult *Enoploteuthis reticulata* [J]. Fish Bull, 1982, 80(4): 703 - 734.
- [17] Burgess L A. Squids of the genus *Abralia* (Cephalopoda) from the central equatorial pacific with a description of *Abralia heminuchalis*, new species [J]. Bull Mar Sci, 1992, 49 (1 - 2): 113 - 136.
- [18] Okutani T. Epipelagic decapod cephalopods collected by midwater tows during the EASTROPAC Expedition, 1967 - 1968 (systematic part) [J]. Bull Tokai Reg Fish Res Lab, 1974, 80: 29 - 118.
- [19] Riddell D J. The Enoploteuthidae (Cephalopoda: Oegopsida) of the New Zealand region [J]. Fish Res Bull (NZ), 1985, 27: 1 - 52.
- [20] Young R E. A note on three specimens of the squid, *Lampadioteuthis megaleia* Berry, 1916 (Cephalopoda: Oegopsida) from the Atlantic Ocean, with a description of the male [J]. Bull Mar Sci Gulf Carib, 1964, 14(3): 444 - 452.
- [21] Percy W G, Voss G L. A new species of gonatid squid from the northeastern Pacific [J]. Proc Biol Soc Wash, 1963, 76: 105 - 112.
- [22] Voss N A. A monograph of the Cephalopoda of the North Atlantic the family Histiotteuthidae [J]. Bulletin of Marine Science, 1969, 19(4): 713 - 867.
- [23] Voss N A, Nesis K N, Rodhouse P G. The cephalopod family Histiotteuthidae (Oegopsida): Systematics, biology, and biogeography [J]. Smiths Contr Zool, 1998, 586(2): 293 - 372.
- [24] Lu C C. A new family of myopsid squid from Australasian waters (Cephalopoda: Teuthida) [J]. Phuket Marine Biological Center Research Bulletin, 2005, 66: 71 - 82.
- [25] O' Shea S. The marine fauna of New Zealand: Octopoda (Mollusca: Cephalopoda) [J]. NIWA Biodiversity Memoir, 1999, 112: 280
- [26] Chun C. Die Cephalopoden Oegopsida [M]. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition, "Valdivia" 1898 - 1899, 1910, 1 - 522.
- [27] Thore S. Investigations on the "Dana" Octopoda [R]. Dana-Report No. 33: 1 - 85.
- [28] Allcock A L. On the confusion surrounding *Pareledone charcoti* (Joubin, 1905) (Cephalopoda: Octopodidae): endemic radiation in the Southern Ocean [J]. Zool J Linnean Soc, 2005, 143: 75 - 108.
- [29] Drew G A. Sexual activities of the squid *Loligo pealii* (Les.). II. The spermatophore; its structure, ejaculation and formation [J]. J Morph, 1919, 32: 379 - 435.
- [30] Joubin L. Notes préliminaires sur les céphalopodes des croisières du DANA [J]. Ann Instit Océanogr, 1933, 13: 1 - 49.
- [31] 董正之. 中国动物志软体动物门头足纲 [M]. 北京: 科学出版社, 1987: 1 - 201.

Cephalopods reproductive system and its application to taxonomy

LIU Bi-lin^{1,2,3}, CHEN Xin-jun^{1,2,3*}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. The Key Laboratory of Shanghai Education Commission for Oceanic Fisheries Resources Exploitation, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. The Key Laboratory of Ministry of Education for Oceanic Fisheries Resources Sustainable Exploitation, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: Cephalopods is one of the most important sources of protein for human. Its reproductive system is an important part for cephalopods, not only is considered as the basis of biological study and the focus of reproductive biology, but also plays an important role in the taxonomy. For females, there are such remarkable differences as the oviduct and oviducal gland among Ommastrephids, Myopsids, Sepioids and Octopods. Seminal receptacle of Decapodiformes is located in buccal mass, but that of Octopodiformes on oviducal gland. Bursa copulatrix is one special organ in subfamily Sepiolinae to be considered as a certain role in taxonomy for genus *Epietta*. For males, hectocotylus is an important taxonomy characteristic and there are some differences in their locations and structures among different cephalopods. Copulatory apparatus is a special structure in hectocotylus, whose usage is also considered. The majority of cephalopods with complex spermatophore of which ejaculatory apparatus, connective complex and sperm mass are considered of certain significance at taxonomy in family Histioteuthidae, but major cephalopods with simple spermatophore is generally called sperm packet.

Key words: Cephalopoda; reproductive system; taxonomy

Corresponding author: CHEN Xin-jun. E-mail: xjchen@shou.edu.cn