

**Семейство Argonautidae Tryon, 1879**  
***Argonauta nodosa* Solander, 1786**  
**(аргонавт)**

***Argonauta: shell structure and its relationship with the soft body.*** Argonauts, or paper nautilus, are muscular epipelagic octopods inhabiting subtropical and tropical surface waters of all oceans, but only rarely encountered nearshore [Nesis, 1982/1987]. Females reach 10 cm ML and build the 'shell' up to 30 cm in length. Males are dwarf, approximately one tenth the size of females, and have been reported living within salps [Banas *et al.*, 1982]. Argonauts are poor swimmers, at least females. The stylets in argonauts are entirely lacking. A pair of breaks in the muscular tissue on the dorso-lateral sides in the posterior 1/3 of the mantle indicates the former position of the shell (Fig. 53). Although the true shell is absent, females secrete a thin external calcareous shelter, often called the 'shell', in which they live and brood eggs [Nesis, 1982/1987]. This 'shell' is a planispiral, laterally compressed, boat-shaped structure with paper-thin, ribbed walls. The web between arms II- IV is distinct but shallow. Dorsal arms of females have large sail-like webs. The inner surface of the web is covered with glandular tissue and is responsible for secretion and shaping of the 'shell'. Typically the female sits in the 'shell' with the beak facing outward, its dorsal arms curved back with the web expanded over the 'shell' and all other arms inside the 'shell' holding onto it (Fig. 53A).

The mantle is muscular, smooth, elongated and ovoid. Posterior part of the mantle is curved dorsally, while its middle part forms distinct dorsal swelling giving the animal humpback appearance (Fig. 53A). The mantle length is ca. 27% TL; mantle width is about 47% ML. Anterior dorsal margin of the mantle has a shallow incision in the middle separating two anteriorly projecting lobes. Each lobe is connected with the head by a narrow and long nuchal muscle (Fig. 53B). The head is slightly narrower than the mantle. Funnel is very broad and long, projecting well beyond the arm bases. Its distal half is free from the head. Proximal half of the funnel is fused with the head and fastened to the bases of ventral arms by a pair of long, strip-like lateral funnel adductors (Fig. 53C). The funnel locking-apparatus is similar to that of squids: it consists of oval depressions on the funnel corners and corresponding cartilage-like knobs on the mantle. The mantle aperture is very wide; its lateral margins are situated well above the level of eyes. The anterodorsal mantle adductors are twisted long bands. Ventral median mantle septum is narrow. Anterior margin of the septum at its ventral attachment is at some distance from the anteroventral margin of the mantle. The mantle wall adjacent to the ventral adductor bears deep transversal groove, which looks as conspicuous constriction on longitudinal section (Fig. 53C).

The funnel retractors are highly modified as compared with other octopods: anteriorly they attach to the visceral sac by thin connective-tissue membrane; posteriorly they attach through special supporting cartila-

ges, oval in cross-section. Inner side of each supporting cartilage is embedded in the connective-tissue envelope of the visceral sac, while its outer side attaches to the funnel retractor. At the site of attachment to the mantle, each funnel retractor is triangular in cross-section, with the low outer apex inserted into the mantle, the long dorsal apex connected with the visceral sac, and the long, ventral apex hanging freely into the mantle cavity (Fig. 54C). Breaks in the mantle muscle at the sites of attachment of the funnel retractors mark the normal position of stylets. Each break is filled by cartilage, probably the remnant of the shell sac (Fig. 54D). The lateral sides of the cartilage attach to the mantle walls, while inner concave side of the cartilage together with the mantle wall, form a shallow concavity, in which the funnel retractors are inserted. Thus, the funnel retractors attach to the inner side of the cartilage the same way they attach to the stylets in other shell-bearing incirrates. The gills fasten to the mantle wall below the attachment of the funnel retractors.

General morphological design of *Argonauta* shows many features of adaptation to epipelagic mode of life. This species does not have a hydrostatic organ like *Ocythoe* and some other pelagic octopods but it is known to trap air in its 'shell' for buoyancy [Young, 1960]. Muscular components in all adductors in *Argonauta* are weak. The funnel retractors are connected with the visceral sac through thin connective-tissue membrane (anteriorly) and unusual cartilage (posteriorly) (Fig. 54A, B). Ventral median mantle adductor at the site of attachment to the visceral sac is thin and narrow (Fig. 54C) and does not extend very far (Fig. 54C). Anterodorsal mantle adductors are very weak as they consist partly of a thin membrane (Fig. 54B). Reduction of muscle tissue makes the animal body rather fragile and unable to produce rapid jet thrusts. Reduction of stylets in *Argonauta* is compensated by the development of a strong funnel locking-apparatus of teuthid type and by unusual strengthening of the attachment of the funnel retractors to the visceral sac. Complete loss of stylets in *Argonauta* did not induce any major morphological transformation in this animal.

**Краткая характеристика.** Аргонавты, или бумажные наутилусы, это мускулистые эпипелагические осьминоги, встречающиеся в субтропических и тропических водах всех океанов. Самки достигают длины мантии до 10 см. Воронка большая, ее передний конец достигает основания рук. Мантийно-вороночные замыкательные хрящи сложные, кнопковидные. Руки 1-й пары у самок длиннее прочих и несут широкую парусовидную кожистую оторочку. Внутренняя поверхность оторочки покрыта железистым эпителием, который выделяет и формирует известково-органический домик-убежище, часто именуемый «раковиной», хотя к раковине моллюсков эта структура не имеет никакого отношения. Домик аргонавтов достигает 30 см в диаметре и

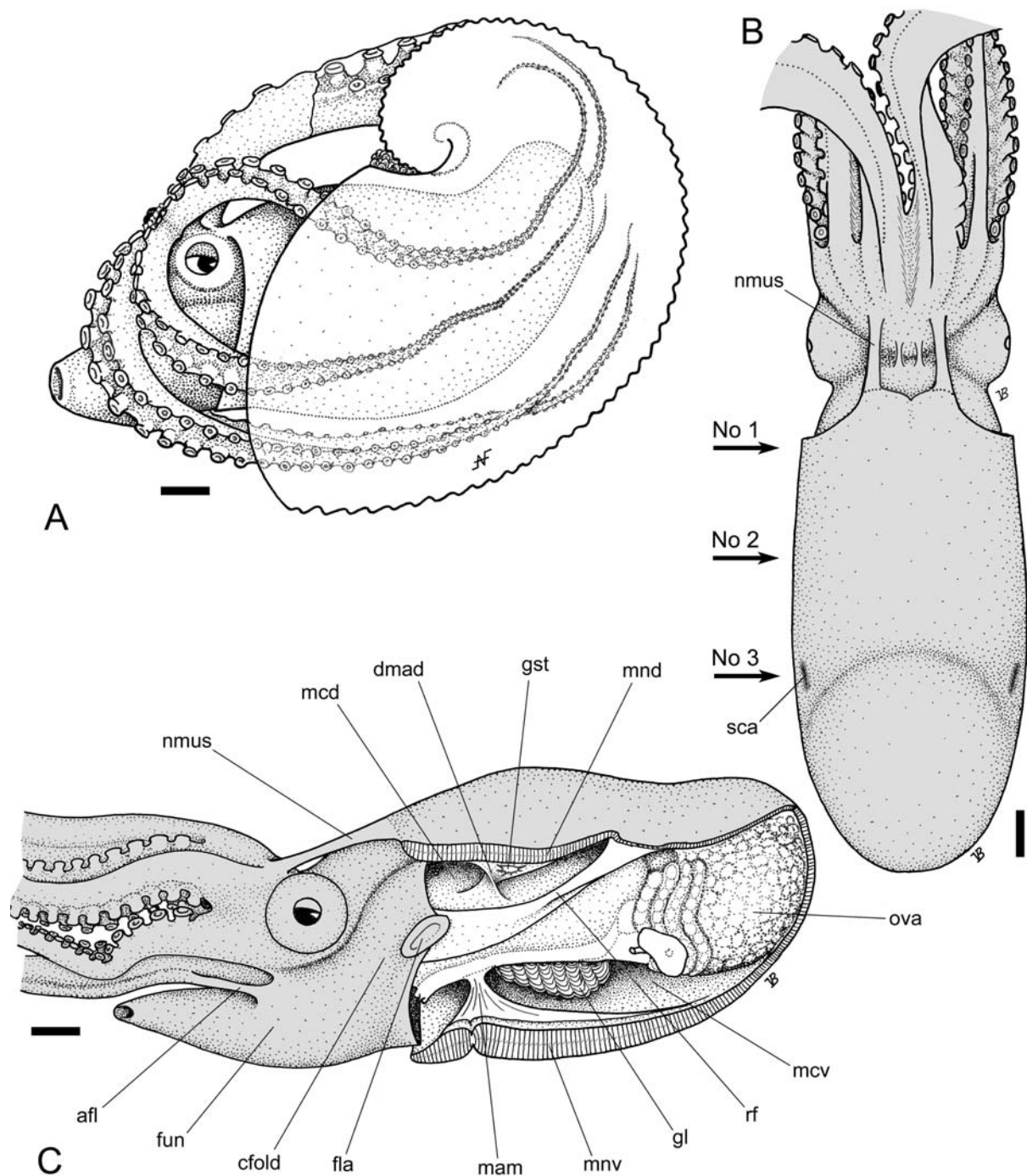


Рис. 53. Строение *Argonauta*. А. Взрослая самка *Argonauta argo*, плывущая в естественной позе (из [Naef, 1923]). В. Зрелая самка *A. nodosa* (108 мм ДМ); вид с дорсальной стороны. Стрелки с цифрами указывают положение соответствующих срезов (показаны на Рис. 54). С. Зрелая самка (94 мм ДМ); вид сбоку после удаления стенки мантии и жабры с левой стороны. Масштаб = 1 см.

Fig. 53. General anatomy of *Argonauta*. A. Adult female of *Argonauta argo* in normal swimming position (from [Naef, 1923]). B. Mature female of *A. nodosa* (108 mm ML); dorsal view. Bold arrows with numbers indicate the planes of cross-sections (shown in Fig. 54). C. Mature female (94 mm ML); lateral view after removal of the mantle wall and the gill from the left side. Scale bars = 1 cm.

внешне напоминает раковину аммонитов: он имеет планиспиральную, сжатую с боков форму, ребристый киль и тонкие легкие ребристые стенки. Самка сидит в домике в горизонтальном пол-

ожении, головой наружу. Руками 1-й пары с широкой парусовидной оторочкой она покрывает домик снаружи, а остальными руками удерживается в домике изнутри (Рис. 53А). Домик ис-

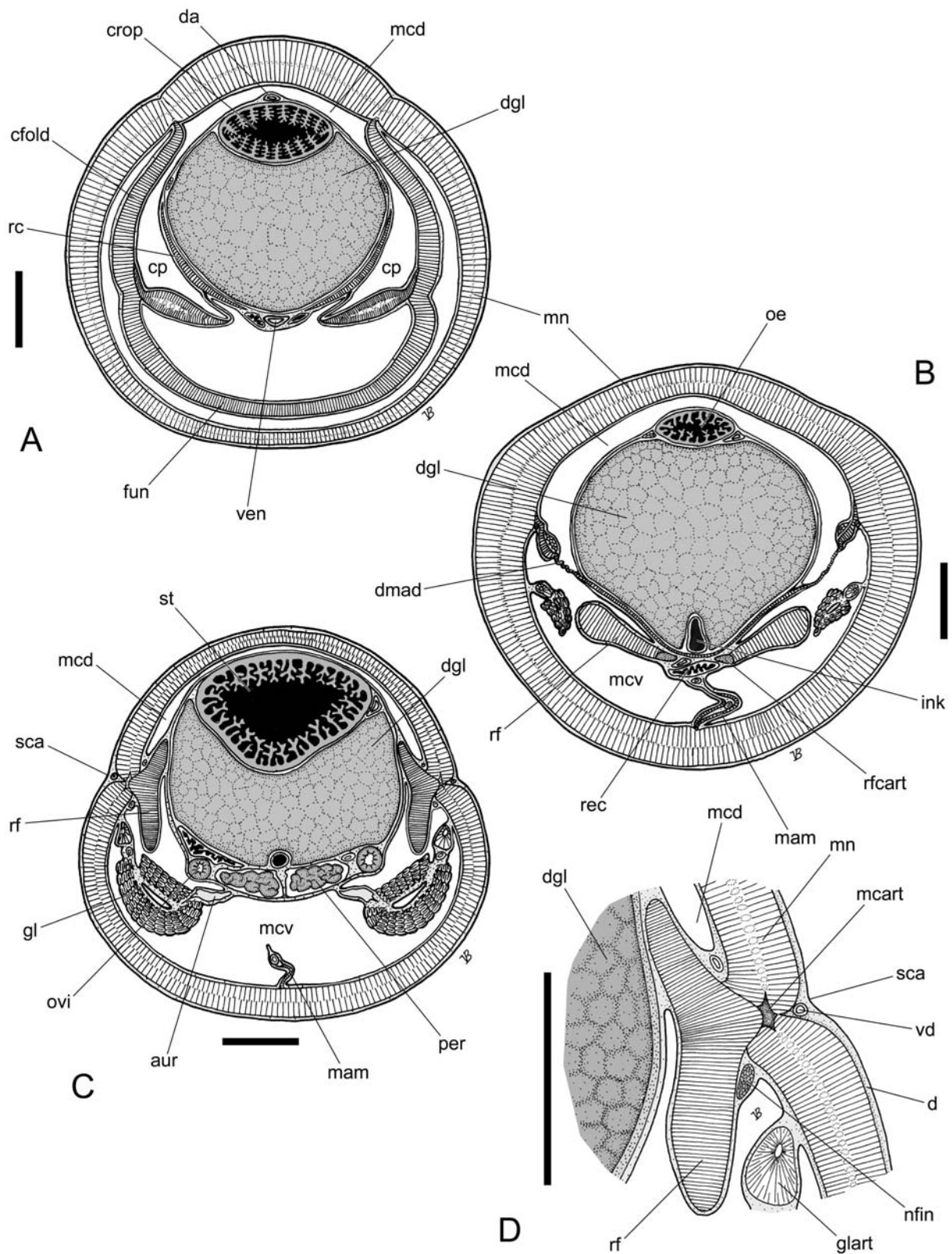


Рис. 54. Срезы *Argonauta nodosa* (зрелая самка; 108 мм ДМ). А. Срез 1, на уровне воронки. В. Срез 2, на уровне передних дорсальных аддукторов. С. Срез 3, на уровне прикрепления ретракторов воронки. D. Увеличенный фрагмент вида 'C', показывающий прикрепление ретрактора воронки к мантии. Положение срезов показано на Рис. 53. Масштаб = 1 см.

Fig. 54. Schematic cross-sections of *Argonauta nodosa* (mature female; 108 mm ML). A. Section 1, at the level of the funnel. B. Section 2, at the level of dorsal mantle adductors. C. Section 3, at the level of attachment of the funnel retractors. D. Enlarged fragment of image 'C' showing attachment of the funnel retractor to the mantle. The position of the sections is indicated on Fig. 53. Scale bars = 1 cm.

пользуется как выводковая камера, а также как гидростатический аппарат: в его задней части может находиться воздух, который аргонавт захватывает с поверхности (Young, 1960). Самцы карликовые, примерно в 10 раз меньше самок, тоже живут в убежищах, используя в качестве них пустые оболочки салпы. Плавают аргонавты плохо. Если они оказываются рядом с дрейфующим судном, их можно поймать сачком.

**Строение мягкого тела.** Раковина аргонавтов редуцирована полностью. Пара косых рубчиков на дорсо-латеральных стенках в задней трети мантии указывает прежнее положение стилетов (Рис. 53В). Мантия гладкая, мускулистая, овальная. Задняя часть мантии слегка изогнута на дорсальную сторону, повторяя форму домика, а передняя часть вздута на дорсальной стороне в виде небольшого горба. Передний дорсальный край мантии в месте срастания с головой образует две выступающие вперед доли, от которых к основанию рук тянутся парные узкие затылочные мускулы (Рис. 53В). Воронка большая и широкая; ее проксимальная половина слита с вентральной частью головы, а дистальная свободна и заметно выдается вперед за основания рук. Воротниковые складки широкие, мускулистые, прирастающие к дорсальной стенке мантии. Имеются хорошо развитые мантийно-вороночные замыкательные хрящи, напоминающие по строению хрящи кальмаров (Рис. 53С). Они состоят из удлиненных хрящей с глубоким продольным желобком на вентральных углах воронки и соответствующих им хрящевых гребней на вентральной стенке мантии. Мантийное отверстие очень широкое, его латеральные края расположены выше уровня глаз. Вентральная мантийная септа вблизи висцерального мешка узкая, постепенно расширяющаяся к вентральной стенке мантии. Последняя вблизи крепления мантийной септы имеет глубокую поперечную бороздку. Передние дорсальные аддукторы узкие, лентовидные, с характерным для осьминогов перекручиванием на 180°.

На поперечных срезах видно, что мантийная полость аргонавта весьма обширная (Рис. 54). В передней части мантии дорсальный отдел мантийной полости больше вентрального, а в задней части это соотношение становится обратным. Ретракторы головы очень тонкие, не образуют замкнутой оболочки висцерального мешка, а идут вдоль его боковых стенок как пара тонких лентовидных мышц (Рис. 54А). На уровне звездчатых ганглиев ретракторы головы образуют

тонкие боковые ответвления, формирующие передние дорсальные аддукторы (Рис. 54В).

Вороночные ретракторы – задние продолжения дорсальных стенок воронки – у аргонавтов имеют вид длинных лентовидных мышц, идущих диагонально вдоль стенок висцерального мешка и срастающихся с ним внутренними краями. Крепление ретракторов к висцеральному мешку и мантии весьма необычно: в месте прирастания внутренних краев ретракторов к висцеральному мешку расположены продольные опорные хрящи, внутренняя поверхность которых срастается с висцеральным мешком, а наружная – с ретрактором (Рис. 54В). В местах крепления к мантии вороночные ретракторы расширяются и становятся треугольными в сечении (Рис. 54С, D): на их внешней стороне появляется невысокий гребень, врастающий в стенку мантии, дорсальный край ретракторов срастается с висцеральным мешком, а вентральный свободно свисает в мантийную полость. В местах срастания вороночного ретрактора с мантией мышечный слой мантии образует разрыв, заполненный хрящом, возможно, представляющим собой остаток раковинного мешка. Внешние и боковые стороны этого хряща срастаются с мантийными мышцами, а его внутренняя поверхность вместе с прилегающими участками мантии образует вогнутую ложбинку, к которой прирастает вороночный ретрактор.

**Комментарии.** В строении аргонавтов прослеживается много признаков адаптации этого животного к жизни в эпипелагиали. Это и необычный домик, используемый как убежище, гидростатический аппарат и выводковая камера, и большой объем мантийной полости и воронки, по-видимому обеспечивающие дыхание в малоподвижном состоянии, и общее ослабление мускулатуры, по сравнению с бентосными инцирратными осьминогами, повлекшее за собой полную редукцию раковины. Исчезновение раковины привело к ослаблению крепления вороночных ретракторов к мантии. Это ослабление компенсировалось несколькими способами: развитием мантийно-вороночных хрящей, усилением крепления вороночных ретракторов к висцеральному мешку за счет опорных хрящей и развитием на месте исчезнувших стилетов мантийного хряща, который взял на себя функцию раковины. Важно отметить, что исчезновение раковины у аргонавтов не привело к существенному изменению их плана строения, который остался тем же, что и у других инцирратных осьминогов, имеющих стилеты.