

В. С. ЛЕВИН

ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ТРЕПАНГ



Владивосток

USSR Academy
of Sciences
Far East Science Centre
Institute of Marine
Biology
Scientific Council
for Biosphere Problems



Soviet Committee
for the UNESCO
Programme
«Man and Biosphere»

Species
of the Fauna
of the USSR
and the Contiguous
Countries

V. S. Levin

**JAPANESE
SEA CUCUMBER**

VLADIVOSTOK
1982

Академия наук СССР
Дальневосточный
научный центр
Институт биологии
моря
Научный совет по
проблемам биосферы



Советский комитет
по программе ЮНЕСКО
«Человек и биосфера»

Виды
фауны СССР
и сопредельных
стран

В. С. ЛЕВИН

ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ТРЕПАНГ

Дальневосточное
книжное издательство
ВЛАДИВОСТОК
1982

В. С. Левин. Дальневосточный трепанг. Владивосток: Дальневосточное книжное издательство, 1981. 191 с.

Монография представляет собой первую в мировой литературе сводку по биологии представителя иглокожих. Книга посвящена описанию различных сторон биологии и практическому использованию важнейшей промысловой голотурни — дальневосточного трепанга. Рассматриваются распределение, систематика, морфология, физиология, особенности образа жизни и продукционные показатели этого вида. Затрагиваются вопросы использования дальневосточного трепанга как источника получения пищевых продуктов, ценных химических соединений и фармакологических препаратов.

Рассчитана на гидробиологов, зоологов, физиологов, биохимиков, специалистов по добыче и обработке морского биологического сырья, а также студентов биологических факультетов.

Ил. 51, табл. 20, библиограф. 330.

This book is of the world's science literature first attempt to present the problems of biology and utilization of the Japanese sea cucumber, *Stichopus japonicus* Selenka comprehensively. Taxonomic position, morphology, physiology and chemical composition of tissues are given in detail. Distribution of the species, its habitats, behaviour, seasonal activity rhythms, reproduction and growth are also considered. Production characteristics and the data on biomass and abundance are given. Technique and equipment of fishery and methods of preparation are described. A special section deals with important substances contained in the sea cucumber and promising for pharmacology. Some recommendations on protection and cultivation of sea cucumber are given.

The book is intended for marine biologists, specialists in the fishery and preparation of sea products, as well as for teachers and students. The book may be of interest for everybody interested in marine life.

Издано по решению Редакционно-издательского совета
Дальневосточного научного центра АН СССР

Ответственный редактор доктор биологических наук О. Г. КУСАКИН

Editor O. G. KUSSAKIN

Рисунки автора

На обложке — фото Е. И. Козлитина и А. А. Голубева

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая монография посвящена чрезвычайно популярному в Приморье и прибрежных странах Северо-Восточной Азии виду голотуррий — дальневосточному трепангу, издавна используемому в качестве деликатесной и лечебной пищи.

Институтом биологии моря ДВНЦ АН СССР уже были опубликованы работы, посвященные отдельным особенно важным морским видам. В первой такой работе, «Исследования ядовитой медузы «крестовик» (Владивосток, 1974), описаны биология, культивирование, токсическое действие и клиническая картина интоксикации, вызываемой этой медузой у человека. В другой книге, «Биология анфельции» (Владивосток, 1980), рассматриваются проблемы систематики, морфологии, экологии и физиологии важнейшего агароноса прибрежных вод юга Дальнего Востока.

В отличие от этих изданий настоящая книга написана с учетом разработанной Институтом эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова и Научным советом по проблемам биосферы Академии наук СССР схемы для новой серии «Виды фауны СССР и сопредельных стран».

Как отметил в предисловии к книге «Зубр» — первой работе этой серии — академик В. Е. Соколов, наши знания о большинстве животных, даже сравнительно хорошо изученных, достаточно ограничены и фрагментарны. Тем более их объединение в монографии представляется крайне полезным с точки зрения как характеристики вида, так и выявления круга проблем, на которые надо обратить внимание в дальнейших исследованиях.

Автор книги «Дальневосточный трепанг» Валерий Семенович Левин в течение ряда лет изучал вопросы распределения, продуктивности, экологии, этологии и физиологии трепангов. В. С. Левин — опытный водолаз, и это дает ему возможность описывать такие особенности образа жизни и поведения, которые обычно неизвестны исследователю, получающему морских животных от рыбаков.

Наряду с детальным описанием систематики, морфологии, физиологии, онтогенеза и экологии трепанга в книге мы находим главы по биохимии, фармакологии, промыслу, обработке и охране этого ценного объекта. Автор хорошо знает литературу по трепангу, критически рассматривает полученные коллегами данные о распределении, возрасте, продукции и др. Некоторые разделы зоологу могут показаться излишними, но они заинтересуют биохимика, фармаколога или специалиста по рыбному хозяйству.

Работа представляет существенный интерес как дальнейшее развитие опыта описания отдельного вида. Этот опыт предполагается продолжить в описании других морских животных.

А. В. Жирмунский

ВВЕДЕНИЕ

Голотурии широко распространены в Мировом океане и составляют один из заметнейших компонентов многих сообществ донных организмов. Наибольшего видового разнообразия и численности они достигают в верхней сублиторали, где местами образуют скопления биомассой до нескольких килограммов на квадратный метр. Голотурии играют важную роль в хозяйственной деятельности человека. Их используют в качестве пищевого продукта и прежде всего — трепанга, которому издавна приписываются кроме гастрономических и лечебные качества. В пищу употребляется около 25 видов голотурий. В последние годы голотурии привлекли внимание фармакологов и биохимиков, так как в них обнаружены химические соединения с выраженной биологической активностью.

Основным потребителем трепанга является Китай, небольшая часть продукта экспортируется в Европу, в частности в Гамбург. Главная масса трепанга на сумму около 1 млн. долларов через Сингапур и Гонконг импортируется из многих стран Азии, Африки, островов южной Пасифики, Японии, Австралии. Ввезенный трепанг или потребляется в Сингапуре и Гонконге, или реэкспортируется в другие районы, преимущественно в Малайзию.

Важнейший из промысловых видов голотурий — *Stichopus japonicus* Selenka — дальневосточный трепанг, добыча которого в 10—30 раз превышает вылов всех остальных видов голотурий, вместе взятых. Дальневосточный трепанг дает продукт наилучшего качества. Так, несмотря на то, что у побережья Китая встречается около 20 видов голотурий, в том числе такие коммерчески важные, как *Thelenota ananas*, *Actinopurga*, *miliaris*, *Holothuria nobilis*, наиболее высоко ценится продукт, получаемый именно из дальневосточного трепанга.

Необходимо отметить, что русское название голотурии *Stichopus japonicus* — «трепанг» — следует признать крайне неудачным. Заимствованное из разговорного малайского языка слово «трепанг» широко используется в целом ряде стран Тихоокеанского региона для обозначения продукта, приготовляемого из различных промысловых голотурий независимо от их видовой принадлежности, а также как сборное название самих голотурий. В русский язык название «трепанг» пришло от китайских промышленников, импортирующих голотурий из разных районов Тихого и Индийского океанов и Средиземного моря. Таким образом, русское название «трепанг» означает просто «продукт из голотурий» или «голотурии, из которых можно получить продукт». В старой литературе такое двойственное толкование термина не раз приводило к недоразумениям или недопониманию. Например, в очень серьезной и содержащей много ценных сведений работе М. Алексина (1912) часто трудно установить, идет ли речь о продукте именно из дальневосточного трепанга или из других видов голотурий.

Исследованию дальневосточного трепанга посвящено много работ. Это один из наиболее хорошо изученных видов морских беспозвоночных вообще и, безусловно, наиболее полно изученный вид иглокожих. Но, несмотря на значительный интерес, который проявляли к этому животному исследователи различных специальностей, наши знания о дальневосточном трепанге весьма ограничены. Многие цитируемые ниже работы выполнены разными методами, часто содержат сведения трудносопоставимые, а порой и противоречивые.

Кроме того, возникает сомнение, выполнены ли они на систематически однородном материале. Систематика голотурий осложняется небольшим набором у этих животных регистрирующих структур, трудностью сохранения в фиксированном материале таких важнейших морфологических признаков, как форма тела, окраска и др., быстрым автолитическим разрушением покровов тела на воздухе (последнее явление особенно заметно у стихоподид). Исследования дальневосточного трепанга связаны с дополнительными трудностями, обусловленными чрезвычайно сильно выраженной возрастной, экологической и географической изменчивостью, очень низкой информативностью сплуккул кожи тела у взрослых особей, а также практической невозможностью получить материал из ряда участков ареала. В результате этого установление таксономического статуса рассматриваемого вида, и особенно его внутривидовая систематика, еще далеки от окончательного завершения.

В настоящей работе предпринята попытка обобщить современные сведения о биологии и практическом использовании дальневосточного трепанга. К сожалению, в силу указанных причин эти сведения неполны, а иногда и недостаточно точны. Тем не менее автор надеется, что предлагаемая работа облегчит дальнейшие исследования дальневосточного трепанга и окажется полезной при использовании промысловых запасов, охране и воспроизводстве этого вида.

Понимание объема вида

В 1867 г. Э. Селенка описал два новых вида голотурий — *Stichopus japonicus* и *Holothuria armata* (Selenka, 1867). У первого вида он, основываясь на исследовании экземпляра длиной 110 мм, отметил два типа спикул кожи тела: правильные башенки с заостренным или расширяющимся на вершине выростом и «Hemmungsbildungen» — небольшие овальные пластинки с отверстиями. У *H. armata* он нашел только перфорированные пластинки с отверстиями, сходные со спикулами *H. floridana* Pourtalès.

Э. Маренцеллер (Marenzeller, 1881) исследовал несколько особей *S. japonicus*, из которых наибольший имел длину 70 мм. Он описал только один тип спикул — башенки, некоторые из них имели редуцированный вырост; пластинок с отверстиями этот автор не обнаружил.

Х. Тиль (Théel, 1886) при исследовании одного экземпляра *S. japonicus* (размер не указан) нашел, помимо правильных башенок с круглым диском, большое число круглых и овальных перфорированных пластинок, некоторые из них напоминали пряжки. У двух особей длиной по 220 мм он описал башенки с низким или деформированным выростом и диском, имеющим неровный или зазубренный край. Основываясь на форме башенок и отсутствии мелких перфорированных пластинок, Тиль выделил новый вариант *S. japonicus* var. *typicus*.

К. Мицукури в своей классической работе (Mitsukuri, 1897) показал, что разногласия, возникшие при описании *S. japonicus*, объясняются чрезвычайно сильной возрастной изменчивостью спикул этого вида. Он свел *H. armata* Selenka и *S. japonicus* var. *typicus* Théel в синонимы *S. japonicus* Selenka и продемонстрировал, что экземпляры, исследованные Селенкой, Маренцеллером и Тилем, представляют собой разные возрастные стадии одного вида. Неполовозрелой особью *S. japonicus* был признан и описанный Э. Августином (Augustin, 1908) вид *S. roseus* (Ohshima, 1918, цит. по: Чое, Ohshima, 1961; Clark, 1922; Chang, Chao, 1951).

Некоторую путаницу в вопрос о таксономической принадлежности голотурий, обитающих у берегов нашей страны и именуемых «трепангом», внесли авторы ряда работ на русском языке, весьма вольно обращавшиеся с научными названиями животных. Так, в выполненной с большой тщательностью работе С. Масленникова (1894) дальневосточный трепанг, промышленный в водах Уссурийского залива, т. е. несомненно *S. japonicus*, именуется *Holothuria edulis*; в обзоре П. Ю. Шмидта (1905) тот же вид с Сахалина назван *Holothuria* sp. Ряд ошибочных таксономических высказываний содержится в книге М. Алексина (1912). К счастью, ввиду того, что дальневосточный трепанг — единственный представитель щитовиднощупальцевых голотурий на мелководье наших морей, эти таксономические нонсенсы не сыграли заметной отрицательной роли.

Таким образом, таксономический статус рассматриваемого вида

к началу века казался вполне установившимся. Однако данные, полученные в 60-е гг. японскими исследователями (Choe, Ohshima, 1961; Choe, 1963) и в самое последнее время автором настоящей работы, позволяют предположить, что *S. japonicus* — вид политипический или даже сборный.

Для окончательного выяснения этого вопроса потребуются, по-видимому, значительные усилия и время. В этой работе я придерживаюсь понимания объема вида в общепринятом смысле.

Положение в системе

Дальневосточный трепанг *Stichopus japonicus* Selenka относится к типу Иголкожие — Echinodermata, классу Голотурии — Holothurioidea, отряду Щитовиднощупальцевые — Aspidochirota, семейству Стихоподиды — Stichopodidae, роду Стихопус — *Stichopus*.

ОТРЯД ASPIDOCHIROTA

Диагноз. Щупальца щитовидные, многочисленные (от 15 до 30, обычно 20). Водные легкие имеются. Мезентерий заднего нисходящего колена кишки прикрепляется к стенке тела в правом вентральном интеррадиусе. Мышцы-ретракторы отсутствуют. Продольные мышцы тела в виде двойных полос. (По: Pawson, 1963).

Семейство Stichopodidae

Диагноз. Гонады в два пучка, по одному с каждой стороны дорсального мезентерия. Каменистый канал связан со стенкой тела, но не открывается наружу. Спиккулы — башенки или, реже, пряжки. (По: Pawson, 1963).

Род Stichopus

Диагноз. Щитовиднощупальцевые голотурии с уплощенной вентральной стороной, заметно отграниченной от дорсальной. Амбулакральные ножки более или менее полно покрывают вентральную сторону. Дорсальная сторона, по крайней мере по бокам, с ножками или папиллами. Щупальцев обычно 20. Гонады в два пучка, расположенные по сторонам дорсального мезентерия. Кювьеровы органы отсутствуют. Анальные зубы или заметные папиллы вокруг клоакального отверстия отсутствуют. Сликулы кожи тела — многочисленные башенки. Полиевы сосуды немногочисленные. Каменистый канал одиночный. (По: Clark, 1922).

Stichopus japonicus Selenka

Stichopus japonicus Selenka, 1867: 318, Taf. XVII, Fig. 33—36; Semper, 1868: 74; Marenzeller, 1881: p. 18—19 (136—137), Taf. V, Fig. 11; Lampert, 1885: 104; Théel, 1886: 160, 194—195, pl. VII, Fig. 3; Ludwig, 1887: 26 (1242); Mitsukuri, 1896: 408; — 1897: 31—42, 3 textfig; Sluiter, 1901; Clark, 1902: 563—564; Britten, 1906: 9—11 (131—133); Mitsukuri, 1912: 163—171, pl. IV, Fig. 32—44, textfig. 29; Ohshima, 1915: 247—248; Clark, 1922: 61; Chang, 1934: 4—7, fig. 1; Савельева, 1933: 38; — 1941: 74; Panning, 1944: 33—35, Abb. 5—6; Ушаков, 1953: 298; Савельева, 1955: 216—217, табл. XIV, рис. 4.

Holothuria armata Selenka, 1867: 330, Taf. XVIII, Fig. 66; Lampert, 1885: 91.
Stichopus armatus Semper, 1868: 75; Marenzeller, 1881: 121; Théel, 1886: 196;
 Mitsukuri, 1896: 408; Augustin, 1908: 10—11.
Stichopus japonicus var. *typicus* Théel, 1886: 161—162, pl. VIII, Fig. 2.
Stichopus japonicus var. *armatus* Дьяконов, 1949: 68; Барапова, 1957: 237; Дьяконов и др., 1958: 366; Барапова, 1971: 247—249; — 1976: 115, цв. фот. 46.

Название. Научное название образовано от греческих существительных *στίχος* — ряд и *πούς* — нога и латинского прилагательного, указывающего на географическую принадлежность.

В языках народов разных стран для обозначения голотурий, относящихся к виду *S. japonicus*, используются различные названия; важнейшие из них приведены ниже.

В русском языке ранее данный вид голотурий называли «трепангом»; это название часто употребляют и в настоящее время. Однако использование этого распространенного во многих странах термина в качестве названия конкретного вида голотурий следует признать крайне неудачным. В последние годы в употребление вошло уточненное название «дальневосточный трепанг», которого мы и рекомендуем придерживаться.

В японском языке наиболее широко распространено название «намако». В различных районах Японии используются названия «акако», «куроко», «торако», «таварага», «ута» и др.

В китайском языке в древности дальневосточного трепанга называли «сясон», «шякин», в более поздние времена стало использоваться название «хайшень» (морской корень). В английском языке — *Sea cucumber* (морской огурец, голотурия), *Common sea cucumber* (обыкновенная голотурия), *Japanese sea cucumber*¹ (японская голотурия).

Во французском языке — *Beche-de-mer japonaise* (от португальского *Vicho-do-mar* — японский морской червь).

В испанском языке — *Sohombro de mar japonés*¹ (японский морской огурец).

Диагноз. Длина тела до 43 см. 20 щупалец. На спинной стороне папиллы на крупных конусообразных выростах, расположенных в четыре ряда; у особей с юга ареала выросты могут быть небольшими или почти отсутствовать. Брюшные амбулакральные ножки тремя более или менее отчетливыми полосами или равномерно покрывают всю брюшную сторону. Полиев пузырь в норме один, крупный, с закругленным или оттянутым концом. Спиккулы кожи тела у молодых особей — только правильные башенки; по мере роста голотурий башенки деформируются и редуцируются и помимо них встречаются мелкие перфорированные пластинки; у взрослых особей башенки отсутствуют и встречаются только пластинки. С-образные спиккулы отсутствуют.

Описание. Крупная голотурия, длина тела до 43 см, ширина до 9 см. Тело вытянутое, в сечении почти трапецевидное, брюшная сторона уплощена в отчетливую ползательную подошву. Покровы довольно плотные. Щупалец 20. Амбулакральные ножки с присасывательным диском, многочисленные, расположены тремя более или менее отчетливыми полосами вдоль брюшных радиусов; у крупных осо-

¹ Название используется в официальном издании *Yearbook of fishery statistics*. Rome, FAO, 1977—1979.

бей часто сплошь покрывают брюшную поверхность. На спинной стороне четыре ряда крупных конусообразных выростов, несущих папиллы — два двойных ряда по спинным радиусам и два вдоль боковых брюшных радиусов. Между крупными выростами папиллы располагаются на небольших возвышениях или непосредственно на теле. Размер, количество и расположение спинных выростов очень изменчивы и связаны с географической широтой мест обитания и размерами животного. Рот более или менее субвентральный. Анус терминальный.

Окраска спинной стороны желтоватая, темно-зеленая, коричнево-красная или черная; спинные выросты по цвету могут отличаться от основного фона. Брюшная сторона зеленая (часто с продольной более темной полосой), красная или черная. Амбулакральные ножки и щупальца темно-зеленые, красные или черные. Папиллы белые или коричневатые.

Каменистый канал изогнутый, прикреплен к спинному мезентерию. Мадрепорит грушевидный, располагается в миддорсальном интеррадиусе. Полиев пузырь в норме один (редко два или три), размещается вдоль мидвентрального радиуса, очень крупный. Слепой конец пузыря закруглен или оттянут. Гонада из двух пучков, расположенных по сторонам спинного мезентерия.

Глоточное кольцо крепкое, состоит из 10 пластинок примерно равной ширины, дорсальные пластинки значительно выше вентральных. Спиккулы кожи тела — башенки и круглые или овальные пластинки с тремя — шестью отверстиями (пластинки Селенки). У наиболее молодых особей башенки правильные, очень многочисленные, пластинки Селенки единичные. Диск башенки с разным числом отверстий (до 150), в поперечнике до 125 мкм, край гладкий, ровный или дугообразный, реже неправильно зубчатый. Выrost башенки высотой до 125 мкм, образован четырьмя стойками, сходящимися на вершине и связанными одной — четырьмя перекладинами, вершина выроста и наружные края стоек несут разное число шипов. В спинных папиллах многочисленные вытянутые пряжкообразные пластинки с двумя полными или неполными рядами отверстий, изогнутые опорные палочки и мелкие концевые пластинки. В амбулакральных ножках круглые концевые пластинки, пряжки, опорные решетчатые пластинки с крупными отверстиями, башенки и (или) (в зависимости от возраста голотурий) пластинки Селенки. В стенках клоаки и водных легких многочисленные решетчатые разветвленные пластинки с отверстиями неправильной формы. В гонадах и стенке пищеварительной трубки прямые, изогнутые или разветвленные палочки с неровной поверхностью.

Условия обитания. Обитает в бухтах и у открытых участков побережья на грунтах различных типов, за исключением подвижных песчаных и жидких илов. Скопления обычно наблюдаются на смешанных грунтах, вдоль границы каменистого склона с песчаным грунтом, на каменистых россыпях, вблизи зарослей морских трав и массовых поселений прикрепленных двустворчатых моллюсков. Взрослые особи живут на глубинах 0,5—150 м, обычно от 1 до 25 м, молодь — от литорали до 20 м. Встречается при температуре воды от отрицательной зимой до 26—28°C летом и солености не ниже 25‰.

Распространение. Тихоокеанский приазиатский субтропическо-низкобореальный вид. Распространен у берегов Приморья, до-

ходя на север до зал. Владимира, у о-ва Монерон, по западному и восточному побережьям Южного Сахалина, в зал. Анива, у о-ва Кунашир, вдоль западного и восточного побережий Японии на юг до зал. Кагосима, у берегов Кореи, в Желтом море по азиатскому берегу на юг приблизительно до 35° с. ш.

Внутривидовая систематика

В конце прошлого века К. Мицукури (Mitsukuri, 1897) выделил два варианта *S. japonicus* — *var. armatus* и *var. australis*. К первому варианту, характеризующемуся высокими спинными выростами, он отнес трепанга с о-ва Хоккайдо и северных частей о-ва Хонсю, ко второму — почти лишенных выростов голотурий, встречающихся в южных районах Японии. Здесь же Мицукури отметил, что он связывает указанные морфологические особенности также и с условиями обитания животных, в первую очередь с характером грунта.

В последнем, опубликованном уже посмертно, труде Мицукури вместо термина «вариетет» употребляет более нейтральный термин «форма» (в связи с чем меняется и написание — *armata* вместо *armatus*). Он достаточно определенно высказал свою точку зрения на причину такой замены: «Это не варианты в том смысле, что они отличаются от типичной формы вида, а скорее две крайности [extremities] большой группы форм, связанных промежуточными формами» (Mitsukuri, 1912, с. 169).

Рассмотрев характер географического распространения «вариететов» дальневосточного трепанга и приняв во внимание приведенное высказывание Мицукури, вряд ли можно сомневаться, что формы *armata* и *australis* — географические клины по признаку «размер и количество спинных выростов» (японский исследователь не мог использовать этот термин, так как последний появился только четверть века спустя). Тот факт, что Мицукури не признавал за рассматриваемыми формами таксономического статуса, подтверждается также тем, что он не включил их в синонимию, приведенную в работе 1912 г.

Вопрос о том, затрагивают ли клинальные изменения популяции дальневосточного трепанга по всему ареалу вида либо ограничиваются только Японией, остается неясным. Мицукури отмечал, что, тогда как на севере Японии распространена только форма *armata*, на юге встречаются обе формы. Бриттен (Britten, 1906) сообщает об экземпляре *S. japonicus* с западного побережья п-ова Корея, который, по его мнению, можно рассматривать как промежуточный между *australis* и *armata*, что свидетельствует в пользу существования клинальной изменчивости у трепанга, обитающего вдоль материкового побережья. В то же время в описании этого вида, выполненном по материалам, собранным в Китае (Chang, 1934), нет никаких указаний на присутствие в этом районе особей с низкими выростами.

Учитывая несомненный клинальный характер изменчивости таких морфологических признаков дальневосточного трепанга, как размер и количество спинных выростов, и руководствуясь указанием статьи 45е «Международного кодекса зоологической номенклатуры», следует отказаться от использования при видовом названии *S. japonicus* обозначения «*var. armatus*», распространенного в отечественной литературе.

В последние годы все большее таксономическое значение приобретают данные, связанные с существованием у побережья Японии группировок дальневосточного трепанга, различающихся окраской особей. Впервые о существовании двух цветовых форм трепанга — зеленой и красной — сообщил в 1912 г. К. Мицукури. Значительно позже (Choe, Ohshima, 1961) была выделена третья цветовая, или, как их стали именовать, «коммерческая», форма — черная. Работы японских ученых (Choe, Ohshima, 1961; Choe, 1963) показали, что эти «коммерческие» формы различаются не только окраской, но и другими существенными морфологическими чертами.

Вопрос о таксономическом статусе основных «коммерческих» форм остается в настоящее время открытым. С. Чои в своей последней работе (Choe, 1963, с. 221) писал: «...морфологические и экологические различия между зеленой и красной формами позволяют предположить, что это более чем просто вариации, и дают достаточные основания для установления нового вида». К сожалению, безвременная кончина не позволила С. Чои завершить успешно начатые исследования биологии и систематики дальневосточного трепанга, обитающего у побережья Японии.

Полученные мною данные показывают, что дальневосточный трепанг, обитающий у побережья Приморья, обладает рядом морфологических черт, отличающих его от голотурий, встречающихся у берегов Японии. Эти различия, так же как и различия между «коммерческими» формами, весьма существенны и позволяют ставить вопрос о том, что *S. japonicus* объединяет по меньшей мере два различных подвида, а возможно, как считал С. Чои, и вида. Для окончательного решения вопроса необходима тщательная ревизия материала из разных участков ареала с привлечением новейших методов исследования, в том числе генетических.

Строение тела голотурий подчиняется в основном пятилучевой симметрии. Она проявляется в расположении важнейших структур — элементов амбулакральной, кровеносной и нервной систем, пластинок скелетного глоточного кольца, щупалец и др. Кроме пятилучевой явно обнаруживается вторичная двусторонняя симметрия, проявляющаяся в положении полового, мадрепорового и ротового отверстий, расположении амбулакральных ножек и папилл. Два указанных типа симметрии сочетаются с диссимметрией кишечника и сопровождающих его структур.

Форма тела

Тело дальневосточного трепанга удлиненное, вальковатое, с хорошо развитой ползательной подошвой. На переднем конце тела располагается рот, сдвинутый на брюшную сторону, на заднем терминально размещается анальное отверстие. На спинной стороне имеются крупные конусообразные выросты (промысловики называют их шипами), несущие папиллы (рис. 2, см. вклейку). Выросты в норме образуют четыре ряда — два сдвоенных по спинным радиусам и два боковых вдоль брюшных радиусов. В спинных рядах выросты располагаются зигзагообразно, а в боковых обычно вытянуты в одну линию. Интеррадиальные поля между рядами крупных выростов несут папиллы на небольших возвышенностях или непосредственно на поверхности тела. Тело таких особей в поперечном сечении имеет характерную трапециевидную форму.

Однако наряду с животными, имеющими описанную форму тела, которую можно считать типичной, встречаются голотурии с измененным расположением спинных выростов. У таких особей промежутки между сдвоенными радиальными рядами увеличиваются, в интеррадиусах появляются дополнительные выросты, и у наиболее сильно уклонившихся особей в расположении выростов бывает трудно установить какую-либо систему. Поперечное сечение тела голотурий в этих случаях приближается к полукругу.

Значительно варьируют также размеры и форма выростов. Между их относительными размерами и количеством наблюдается обратная зависимость — одни особи несут небольшое количество очень крупных «шипов», у других многочисленные мелкие выросты покрывают всю спинную сторону. Число выростов в одном ряду при длине тела голотурий около 15 см может варьировать от 10 до 30, высота — от 5 до 20 мм. У мелких (молодых) особей относительная высота выростов больше, а их общее количество значительно меньше, чем у крупных.

Брюшные амбулакральные ножки у молодых животных располагаются тремя резко отграниченными полосами по радиусам. На боковых радиусах ножки расположены в два, на срединном — в четыре (два двойных) ряда. С увеличением размера голотурий число ножек по ширине полосы увеличивается, но срединная полоса остается вдвое шире краевых. У крупных особей в отдельных случаях такое расположение ножек сохраняется, но чаще они покрывают всю брюшную сторону равномерно, без заметных промежутков. Впечатление о расположении ножек рядами в значительной степени создается (либо усиливается) распространенной характерной окраской брюшной стороны с темной полосой по срединному радиусу (рис. 3, см. вклейку).

Число ножек у крупных особей может достигать 800—1000, хотя в отдельных случаях у животных таких же размеров имеется всего 100—200 ножек.

Между распределением амбулакральных придатков на брюшной и спинной сторонах тела дальневосточного трепанга есть определенная связь. У особей с немногочисленными крупными упорядоченно расположенными спинными выростами брюшные локомоторные ножки также относительно немногочисленны и имеют тенденцию к расположению по радиусам; у животных, несущих многочисленные невысокие выросты, многочисленны и густо распределенные брюшные ножки.

Ротовое отверстие дальневосточного трепанга, как уже отмечалось, сдвинуто на брюшную сторону. Оно окружено растяжимой околоротовой (буккальной) мембраной, по периферии которой располагаются щупальца (рис. 4, см. вклейку). В норме 20 щупалец, иногда встречается 19 и 18, редко меньше.

Околоротовые щупальца представляют собой выпячивания стенки тела, в которые заходят ответвления радиальных каналов амбулакральной системы. Обычно щупальца голотурий рассматриваются как видоизмененные амбулакральные ножки (иногда их даже называют буккальными ножками), однако, по мнению О. М. Ивановой-Казас (1978), это положение нуждается в уточнении (см. главу 9).

Щупальца дальневосточного трепанга имеют характерную для всех представителей отряда *Aspidochirota* форму. Они состоят из цилиндрического ствола и овального щитка, образованного разветвленными выростами, отходящими в одной плоскости от вершины ствола. Размеры щупалец зависят от степени их наполнения амбулакральной жидкостью. В полностью расправленном состоянии длина ствола достигает 25—30 мм, поперечник 5 мм³.

Щиток щупальца асимметричен: ветви, направленные вперед по ходу ствола, т. е. наружу, наиболее длинные, тогда как направленные в стороны и особенно назад, ко рту,— короткие. Общая форма щитка напоминает, по образному определению Л. Хаймен (Hutman, 1955), лист настурции. Размеры щитка в полностью расправленном состоянии могут достигать 15 мм по большой оси.

Ротовое отверстие со щупальцами находится в глубине околоротовой воронки. Ее край и наружная стенка образованы венчиком из многочисленных плотно сросшихся друг с другом выростов стенки тела, несущих крупные папиллы. Внутренняя стенка воронки образует широкую, чрезвычайно растяжимую околощупальцевую мембрану, которая хорошо заметна при частичном или полном втягивании щупалец. По степени развития венчика околоротовой воронки отдельные особи трепанга сильно отличаются друг от друга. У молодых животных венчик развит относительно сильнее, чем у взрослых.

Конусообразные выросты в задней части тела, которыми заканчиваются спинные ряды, всегда хорошо развиты. Они обычно сближены и направлены назад, но не образуют венчика вокруг анального отверстия. Анальное отверстие перекрывается тонкой околоанальной мембраной.

³ Здесь и ниже, если размер тела голотурий специально не оговорен, данные относятся к животным длиной 15—20 см.

Окраска

Окраска дальневосточного трепанга очень изменчива. У голотурий, обитающих у побережья Приморья, спинная сторона окрашена в цвета от светлого зеленовато-желтого до почти черного в различных сочетаниях (табл. 1). Варианты неравномерной окраски могут встречаться раздельно или присутствовать у одной особи совместно.

Т а б л и ц а 1. Окраска спинной стороны дальневосточного трепанга с побережья Приморья

Тип окраски	Основной фон	Выросты
Равномерная	Красно-коричневый Светло-коричневый Зеленовато-желтый	
Неравномерная выросты светлее фона	Коричневый Красно-коричневый Черный	Светло-коричневый Зеленовато-желтый Темно-коричневый
нижняя часть боковой поверхности тела светлее верхней	Светло-коричневый Красно-коричневый	Зеленовато-желтый Светло-коричневый Красно-коричневый
темные зоны вокруг спинных выростов во внутренних рядах	Зеленовато-желтый Светло-коричневый	

Приведенная таблица отражает только наиболее общие типы окраски, тогда как реальная расцветка конкретных особей значительно сложнее. Весьма заметную роль при этом играет окраска папилл. Наиболее обычны белые папиллы с черным ободком, но встречаются, напротив, темные папиллы с более светлым ободком (в последнем случае тело трепанга имеет характерную «мраморную» окраску). У некоторых особей папиллы, расположенные непосредственно на теле, имеют вид длинных белых конусов, тогда как на выростах они очень невелики и почти незаметны. Различен и характер перехода цветов тела и выростов — от очень плавного до резко разграниченного.

Сочетания разных типов окраски тела, выростов и папилл дают большое разнообразие цветов. Поэтому особи дальневосточного трепанга даже с одинаковым цветом основного фона могут выглядеть совершенно по-разному.

Брюшная сторона чаще окрашена в светлые желтовато-зеленоватые цвета. По срединному радиусу часто располагается более темное зеленовато-коричневое или почти черное пятно. Оно может быть чуть темнее основного фона и резко не выделяться, иметь форму четкой темной полосы либо захватывать почти всю ширину брюшной стороны. В то же время независимо от интенсивности окраски и ширины пятна оно, как правило, не затрагивает приротовую и прианальную области.

Брюшные амбулакральные ножки зеленоватого цвета либо имеют вокруг присасывательного диска широкий красно-коричневый ободок. У многих особей присутствуют ножки, окрашенные по обоим типам.

Ротовые щупальца обычно серовато-зеленого цвета. Необходимо отметить, что у живых голотуррий цвет щупалец в значительной степени определяется окраской околоротового конуса, поэтому у темноокрашенных животных щупальца кажутся темнее.

Описанные типы окраски можно считать наиболее типичными для популяций дальневосточного трепанга, распространенных у побережья Приморья. В других участках ареала окраска может значительно отличаться. К сожалению, сравнительное изучение типов окраски чрезвычайно затруднено полной невозможностью сохранения этого признака на фиксированном материале, поэтому приходится пользоваться описаниями, которые почти всегда неточны и недостаточно детализированы.

Наиболее широко распространены типы окраски, присущие обитающим у побережья Японии голотурриям, относящимся к зеленой, красной и черной «коммерческим» формам (табл. 2). Данные о распространении двух первых форм у побережья о-ва Хонсю приводят С. Чои и Х. Осима (Choe, Ohshima, 1961). Сведения о цветовых вариациях, встречающихся в других участках ареала вида, чрезвычайно отрывочны. Так, Н. А. Пальчевский (1897) пишет, что черные экземпляры трепанга с о-ва Хоккайдо считаются у китайцев первым сортом; можно предположить, что количество черных особей в этом районе было довольно значительным. Ярко-красные особи дальневосточного трепанга найдены в зал. Сагами о-ва Хонсю (Augustin, 1908; описан он как *S. goscus*) и в Желтом море (Chang, Chao, 1951). По-видимому, численность голотуррий с таким типом окраски очень невелика.

Таблица 2. Окраска основных «коммерческих» форм дальневосточного трепанга с побережья Японии

Форма	Спинальная сторона	Брюшная сторона	Амбулаторные ножки	Щупальца	Стенка тела в разрезе
Зеленая	Темно-зеленая	Темно-зеленая	Темно-зеленая	Темно-зеленая	Цветло-голубая
Красная	Коричнево-красная	Красная	Красная	Красная	Светло-коричневая
Промежуточная между зеленой и красной					
тип I	Темно-зеленая	»	»	»	Светло-голубая
тип II	Темная коричнево-красная	Темно-зеленая	Темно-зеленая	Коричнево-красная	Светло-коричневая
Черная	Черная	Черная	Черная	Черная	Светло-голубая

Встречается у дальневосточного трепанга и такое отклонение от нормальной окраски, как альбинизм. Особи-альбиносы встречены у побережья Японии (Mitsukuri, 1912; Ohshima, 1932), в Желтом море (Chang, Chao, 1951; Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1954), у побережья Приморья (Левин, 1979). Лишенных пигмента особей дальневосточного трепанга иногда принимали за другие виды, и требовались специальные исследования, чтобы подтвердить их таксономическую принадлежность (Chang, Chao, 1951). Идентификация особей трепангов-

альбиносов важна, в частности, потому, что почти повсюду, где они встречаются, среди промысловиков распространено мнение об особой гастрономической и фармакологической ценности этих голотурий.

Изученные дальневосточные трепанги-альбиносы имели разные размеры, среди них отмечены и довольно крупные особи. Депигментация тела может быть как частичной, так и полной. В первом случае окраска обычно сохраняется в виде пятен и колец на спинных выростах (рис. 5, см. вклейку). У полных альбиносов все тело, в том числе щупальца и амбулакральные ножки, чисто белое. Лишенные пигмента покровы приобретают некоторую прозрачность, и тело альбиносов иногда имеет голубоватый оттенок (по-видимому, именно это обстоятельство послужило основанием для бытующей среди промысловиков легенды о «голубых трепангах»).

Строение тела

Стенка тела. Стенка тела дальневосточного трепанга очень толстая, эластичная и образует хорошо развитый кожно-мышечный мешок. Она состоит из наружного эпидермиса, толстого слоя соединительной ткани, слоя кольцевых мышц и внутреннего целомического эпителия.

Строение стенки тела трепанга детально изучено С. Кавагути (Kawaguti, 1966). Наружный эпидермис выполнен одним слоем клеток. Ядра сосредоточены в проксимальной части этих клеток, поэтому поверхностный слой эпидермиса при наблюдении в световом микроскопе имеет вид светлой каймы. Клетки эпидермиса (рис. 6) очень

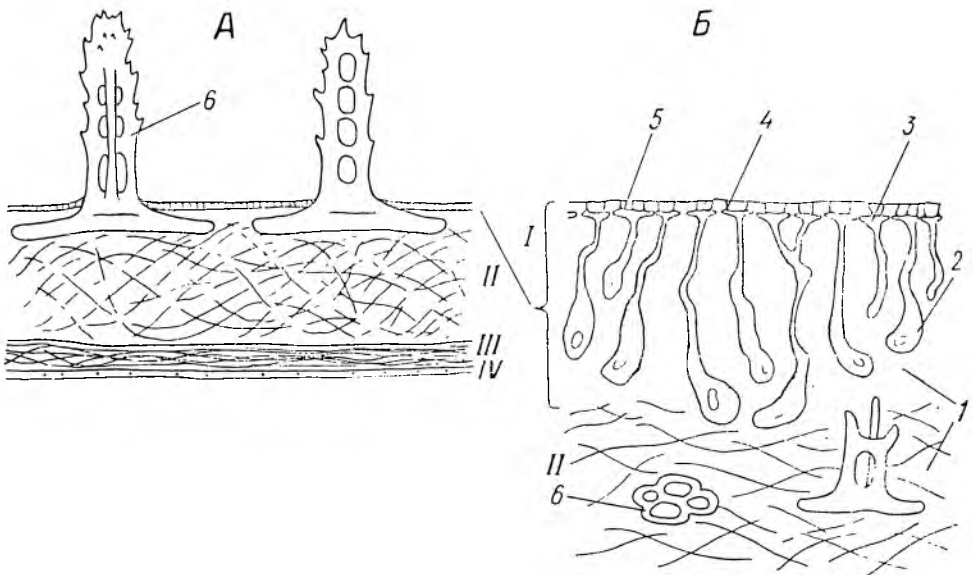


Рис. 6. Схематический разрез через стенку тела молодого (А) и взрослого (Б) дальневосточного трепанга.

I — эпидермис; II — соединительнотканый слой; III — кольцевые мышцы; IV — целомический эпителий. 1 — соединительная ткань; 2 — эпидермальные клетки; 3 — расширение шейки эпидермальной клетки; 4 — микроворсинки; 5 — слизистое вещество; 6 — спиккулы

сильно вытянуты и сужаются к проксимальному концу, образуя «шейку», а на поверхности эпидермиса их маргинальная часть образует тонкие протоплазматические расширения, граничащие с такими же расширениями соседних клеток. Расширения эпидермальных клеток имеют толщину менее 0,2 мкм и поперечник 1—2 мкм.

Клетки эпидермиса разделены толстым слоем соединительной ткани и не имеют других контактов с близлежащими клетками кроме упомянутых расширений. Большинство эпидермальных клеток содержит один — два крупных (до 1 мкм в поперечнике) слизистых пузырьков и могут быть названы слизистыми клетками. Часть клеток эпидермиса — сенсорные.

Внешняя поверхность протоплазматических расширений снабжена длинными (около 1 мкм) выростами (микроворсинками). Между этими выростами содержится диффузное слизистое вещество, выделяемое слизистыми клетками эпидермиса. Внутренняя поверхность расширений связана с тонкими коллагеновыми фибриллами, входящими в состав соединительной ткани. Благодаря такой связи расширения эпидермальных клеток, несмотря на очень незначительную толщину, могут совместно с подлежащей соединительной тканью выполнять роль внешнего покрова тела дальневосточного трепанга. В то же время при некоторых процедурах, в частности при гистологической фиксации, эта связь может нарушаться, разрушаются и сами эпидермальные клетки в районе «шейки». Вследствие этого при гистологической обработке тонкий поверхностный слой эпидермиса отделяется от нижележащей ткани. По мнению Кавагути, именно это явление создало широко распространенное ошибочное представление о существовании в покровах голотурий внешнего кутикулярного слоя (см. Ну-тан, 1955).

Как уже указывалось, эпидермальные клетки погружены в слой соединительной ткани, состоящей из диффузного вещества и тонких коллагеновых фибрилл, имеющих поперечник около 0,1 мкм. В более глубоких слоях соединительной ткани под световым микроскопом наблюдаются очень многочисленные толстые коллагеновые волокна. Электронно-микроскопическое исследование показывает, что в действительности это группы волокон, объединенных в пучки; поперечник каждого волокна, по данным Кавагути, около 0,05 мкм, реже до 0,2 мкм. Коллагеновые волокна располагаются в толще соединительной ткани беспорядочно, образуя густую сеть. Эластиновые волокна в соединительной ткани не найдены (Слущкая, 1971).

Электронно-микроскопическое исследование соединительной ткани дальневосточного трепанга, дезагрегированной химической обработкой (Matsumiga et al., 1973; Matsumiga, 1974), показало присутствие коллагеновых фибрилл с отчетливой поперечной исчерченностью, создаваемой чередующимися темными и светлыми зонами. Расстояние между соседними зонами, принятое за единицу исчерченности, около 0,064 мкм, диаметр фибрилл 0,092 мкм, средняя длина около 150 мкм. Дифференциальное центрифугирование суспензии дезагрегированной ткани выявило значительную гетерогенность коллагеновых фибрилл из разных фракций.

Некоторые эпидермальные слизистые и сенсорные клетки связаны с первыми волокнами, проникающими в толщу соединительной ткани. Эти волокна образуют очень слабо представленное у дальнево-

сточного трепанга поверхностное нервное сплетение. Напротив, нервное сплетение, залегающее с внутренней стороны стенки тела под слоем целомического эпителия, хорошо развито, имеет весьма значительную толщину и состоит из большого числа волокон (Kawaguti, 1966). В эпидермисе стенки тела располагаются известковые скелетные элементы — спикулы. В зависимости от типа они лежат на разной глубине и либо беспорядочно разбросаны, либо ориентированы определенным образом. Так, башенки располагаются выростом к наружной поверхности (рис. 6, Б). У самых молодых особей диски башенок почти соприкасаются, а выросты пронизывают покровы и выступают наружу (рис. 6, А). Эти выросты видны невооруженным глазом и придают малькам дальневосточного трепанга характерный «щетиный» вид. По мере роста голотурий выросты башенок погружаются в толщу эпидермиса.

Соединительнотканый слой стенки тела подстилается слоем кольцевых мышц, разделенным основанием продольных мышечных лент на пять вытянутых интеррадиальных полей. Волокна кольцевых мышц собраны метамерными группами, выделяющимися на внутренней поверхности стенки в виде пологих валиков.

В передней части тела кольцевые мышцы переходят на буккальную мембрану, образуя ротовой сфинктер, и на околожупальцевую мембрану. В задней части мышцы тела объединяются с кольцевыми мышцами клоаки и образуют мощный анальный сфинктер. Кольцевые мышцы располагаются и в околоанальной мембране.

Наиболее мощными мышцами тела дальневосточного трепанга являются продольные. Пять мышечных лент располагаются по радиусам, вдаваясь в полость тела (рис. 7). Каждая лента разделяется на две полосы соединительнотканной перегородкой, с помощью которой продольные мышечные ленты связаны со слоем кольцевых мышц. Кроме этого, эпителий, покрывающий мышечные ленты, связан с целомическим эпителием тела регулярно повторяющимися поперечными «мостиками».

Продольные мышечные ленты дальневосточного трепанга беловатого цвета. Они полупрозрачны, и через них просвечивают отверстия каналов, ведущих к амбулакральным ножкам. Ширина мышечных лент в средней части тела составляет (в расслабленном состоянии) около 20 мм, толщина — 3 мм. В передней части тела ленты резко сужаются и прикрепляются к радиальным пластинкам скелетного кольца. В месте прикрепления к кольцу толщина ленты значительно увеличивается и превышает ее ширину. По мере продвижения к заднему концу тела мышечные ленты постепенно сужаются и в районе анального сфинктера на околоанальной мембране заменяются небольшими радиальными мышцами-дилататорами, участвующими в процессе раскрытия анального отверстия. Подобные мышцы-дилататоры располагаются и в толще буккальной и околожупальцевой мембран.

На сокращенных волокнах продольных мышечных полос тела дальневосточного трепанга, как и других видов голотурий, часто наблюдается слабая поперечная исчерченность. Ее можно объяснить тем, что несколько волокон тесно контактируют друг с другом, образуя группы и составляя подобие синцития. Свободные поверхности волокон, обращенные к соединительной ткани, содержат направлен-

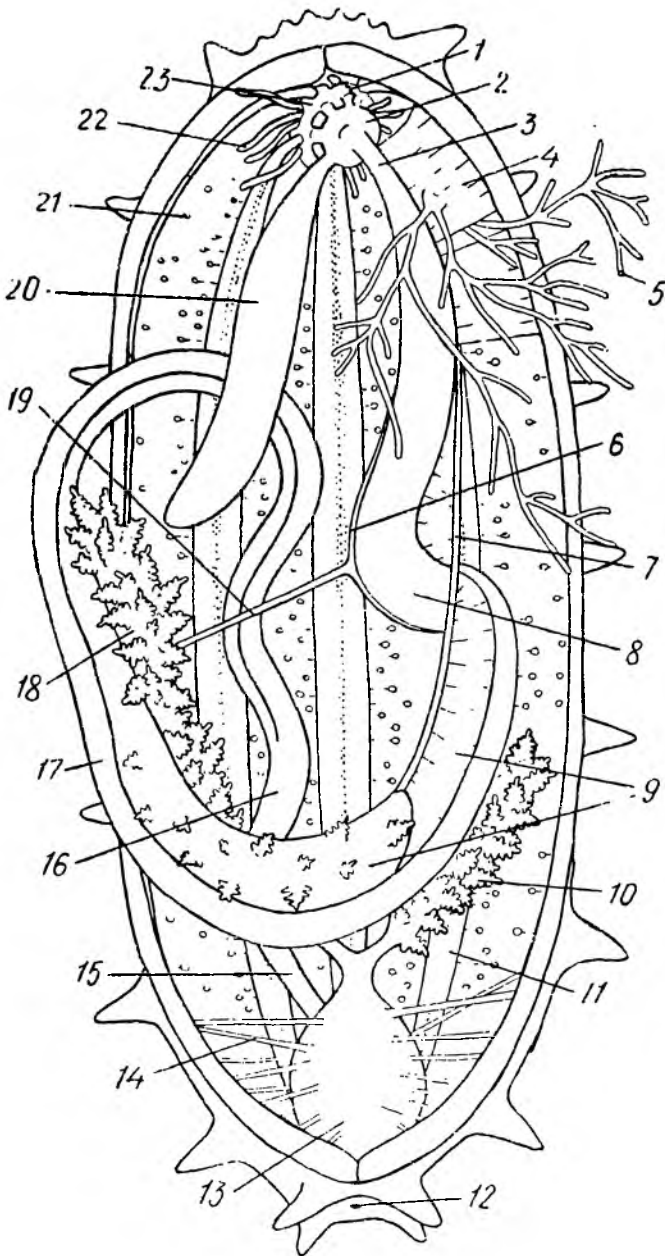


Рис. 7. Внутреннее строение дальневосточного трепанга.

1 — каменистый канал; 2 — кольцевой канал абулакральной системы; 3 — пищевод, 4 — мезентерий; 5 — половая железа; 6 — антимезентериальный кровеносный сосуд; 7 — мезентериальный кровеносный сосуд; 8 — переднее нисходящее колено кишки; 9 — «чудесная сеть»; 10 — правое водное легкое; 11 — продольные мышечные ленты; 12 — анальное отверстие; 13 — клоака; 14 — подвесочные тяжи клоаки; 15 — задняя кишка; 16 — заднее нисходящее колено кишки; 17 — среднее восходящее колено кишки; 18 — левое водное легкое; 19 — соединительный кровеносный сосуд; 20 — полиев пузырь; 21 — ампулы абулакральных ножек; 22 — ампулы щупалец; 23 — окологлоточное скелетное кольцо

ные в нее многочисленные длинные выросты. Помимо этого, картину поперечной исчерченности создают при сильном сокращении мышц волнистые миофиламенты, располагающиеся вдоль продольной оси волокон. Однако в расслабленном состоянии мышцы заметно, что волокна имеют типичное для гладких мышц строение (Kawaguti, 1964).

Мышечные волокна в расслабленном состоянии вытянуты вдоль оси тела; многие из них собраны в пучки из двух и более волокон. Средний диаметр волокна 2,5 мкм. При сокращении мышцы большинство волокон приобретает волнистую или зигзагообразную форму, их поперечник увеличивается до 5 мкм. По данным С. Кавагүти и Н. Икемото (Kawaguti, Ikemoto, 1965), зигзагообразная форма волокон наблюдается и при фиксации мышц в расслабленном состоянии.

Миофиламенты делятся (Shida, 1971) на два типа — толстые (диаметр 0,015—0,035 мкм) и тонкие (0,005 мкм). Толстые нити снабжены многочисленными выростами. Тонкие нити ровные, с гладкой поверхностью, они вытянуты вдоль толстых, образуя неправильную сеть.

Толстые нити объединяют несколько субфиламентов, закрученных в пологие спирали. Как толстые, так и тонкие нити погружены в электронно-плотное вещество, в котором различаются веретенообразные структуры размером $0,1—0,4 \times 0,01—0,1$ мкм, напоминающие темные тельца гладких мышц позвоночных. Наиболее заметные изменения при сокращении мышц заключаются в уменьшении поперечника толстых и миофиламентов с 0,035—0,05 до 0,015—0,035 мкм и исчезновении спиральных структур.

Над поверхностью тела дальневосточного трепанга выдаются амбулакральные придатки — ножки и ротовые щупальца, представляющие собой трубчатые выросты стенки тела. В местах расположения амбулакральных ножек через всю толщу стенки тела проходят каналы амбулакральной системы; некоторые из них пронизывают конические спинные выросты и направляются к папиллам, расположенным на их вершинах.

Амбулакральные ножки делятся на две группы — локомоторные ножки и папиллы, утратившие локомоторную и сохранившие только чувствительную функцию. Строение стенки амбулакральной ножки сходно с таковым стенки тела. Снаружи ножка покрыта эпидермисом, являющимся продолжением эпидермиса тела; затем следуют слой соединительной ткани и продольный мышечный слой. Полость ножки выстлана целомическим эпителием, связанным с эпителием ампулы и подводящего канала амбулакральной системы. Слой кольцевых мышц в стенке ножки отсутствует, поскольку двигательную функцию выполняет жидкость, поступающая под давлением в ее полость. Между клетками наружного эпителиального слоя залегают волокна субэпителиального нервного сплетения, особенно развитого на присасывательном диске. Эти волокна с одной стороны ножки (а именно со стороны подводящего канала) переходят в продольный нервный ствол, связанный с радиальным стволом нервной системы. Нерв ножки на значительном протяжении сопровождается эпинеуральным синусом.

В эпителии присасывательного диска локомоторных ножек содержится большое количество слизистых клеток. Под слоем соединительной ткани диска залегают спиккулы — очень крупная перфориро-

ванная концевая пластинка, а также пластинки разнообразной формы с крупными отверстиями. Многочисленные спикулы располагаются и в наружном слое соединительной ткани ствола ножки. Это преимущественно башенки и пластинки Селенки, находящиеся на стадии развития, соответствующей стадии развития спикул стенки тела. Расположение спикул в стенке ножки такое же, как и в стенке тела.

Папиллы, или папиллообразные ножки, отличаются от локомоторных отсутствием концевого диска и более мощным развитием эпителия вершины. Папиллы, располагающиеся непосредственно на теле дальневосточного трепанга, обычно значительно длиннее, чем помещающиеся на конусообразных выростах стенки тела.

В стенке щупальца гистологически можно выделить те же слои, что и в стенке тела: эпидермис, слой соединительной ткани, слой мышц (продольных, в отличие от стенки тела) и выстилающий полость щупальца целомический эпителий. Развитие этих слоев на разных участках щупальца неодинаково: по мере продвижения от ствола к кончикам веток щитка толщина соединительнотканного слоя уменьшается, а эпидермиса — увеличивается. Эпидермис на обращенной к субстрату стороне разветвлений образует отдельные ограниченные друг от друга выпуклости — узлы, или нодулы (Roberts, 1979). Нодулярное строение эпидермиса щупалец имеет решающее значение в обеспечении захвата ими пищевых частиц. Клетки, выделяющие слизь, в эпидермисе щупалец дальневосточного трепанга, как и других видов щитовиднощупальцевых голотурий, не обнаружены.

В соединительной ткани щупалец залегают многочисленные поддерживающие известковые спикулы — прямые или слегка изогнутые палочки с простыми или разветвленными шипиками на поверхности. Масса поддерживающих палочек составляет около $33 \pm 3\%$ от общей сухой массы щупалец.

Между мышечными и соединительнотканными слоями на внутренней (обращенной к рту) стороне ствола щупальца проходит широкая лента нерва, связанного с окологлоточным нервным кольцом. У вершины ствола нерв дает отростки в ответвления щитка щупальца, заканчивающиеся нервными сплетениями в основании нодулов. По ходу нерва от него отделяются небольшие волокна, проходящие через слой соединительной ткани к рецепторным клеткам эпидермиса.

Скелет. Скелет дальневосточного трепанга представлен микроскопическими известковыми телами — спикулами, располагающимися в коже и стенках ряда внутренних органов, и массивным окологлоточным кольцом.

Несмотря на чрезвычайно важную роль, которую играют спикулы в систематике голотурий, единая терминология для обозначения типов этих элементов не разработана. Даже для самого понятия «спикулы» только в английском языке используются четыре термина: *spicules*, *sclerites*, *ossicles*, *deposits*. Неоднозначен и смысл терминов, обозначающих разные типы спикул, что значительно осложняет их классификацию. Другая трудность в изучении спикул дальневосточного трепанга обусловлена сильно выраженной возрастной изменчивостью указанных структур.

Наиболее многочисленны и характерны по форме спикулы кожи тела, что и обуславливает весьма широкое их использование для целей систематики, определения возраста и др.

Основной тип спикул кожи тела дальневосточного трепанга — башенки (англ. table, нем. Turm, франц. tourelle). Такие спикулы состоят в норме из перфорированного диска (плоского или вогнутого) и отходящего от его центральной части выроста, образованного прямыми или изогнутыми стойками, соединенными на нескольких уровнях перекладинами. В верхней части выроста стойки могут сходиться, образуя вершину разной конфигурации, или оставаться разъединенными.

Башенки кожи тела дальневосточного трепанга в процессе роста подвергаются сильной деформации и редуцируются, поэтому наиболее полно характерные особенности их строения проявляются у молодых особей. Общая конфигурация таких башенок правильная, с плоским диском и конусообразным выростом, высота которого равна поперечнику диска или превышает его (рис. 8). Максимальный размер спикул — около 125 мкм.

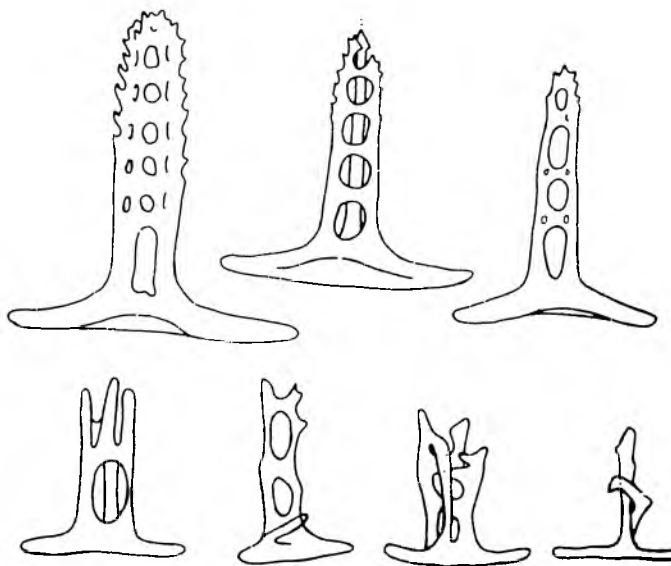
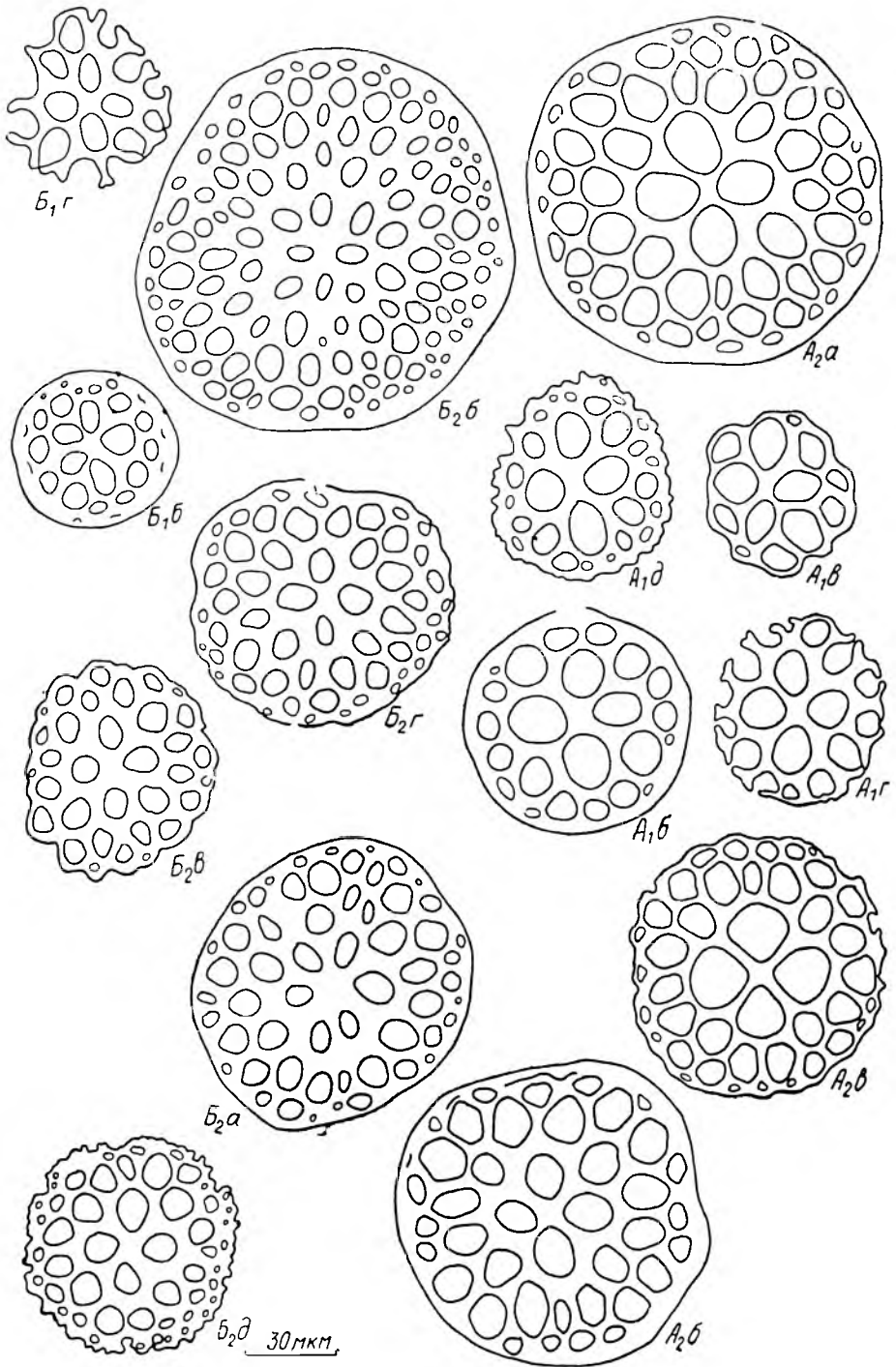


Рис. 8. Башенки из кожи тела дальневосточного трепанга. Вид сбоку

Вырост образован четырьмя стойками, в нижней части перпендикулярными к диску, а выше наклоняющимися друг к другу и сливающимися на вершине. По внешнему краю стоек и на вершине выроста располагаются относительно немногочисленные крупные острые направленные вверх шипы. Толщина стоек и перекладин в разных спикулах значительно варьирует, поэтому пространства, разделяющие эти элементы, могут быть как довольно значительными, так и уменьшаться до небольших овальных окон.

Диск башенки в общем виде представляет собой почти круглую в плане пластинку с отверстиями. Отверстия располагаются в определенном порядке. Центр диска занимает крестообразная структура — производное первичного креста, с которого начиналось развитие спикулы. Вокруг первичного креста располагаются первичные отверстия (отверстия I порядка), кнаружи от них — отверстия II, III и т. д. по-



Р и с. 9. Основные формы диска башенок из кожи дальневосточного трепанга. Обозначения индексов формы диска соответствуют табл. 3

рядков. Используя способ записи расположения отверстий в спикулах, принятых Х. Людвигом (Ludwig, 1889—1892), схему строения диска башенки можно представить следующим образом: I порядок — 4; II — 4; III — 8; IV — 12; в последующих рядах система расположения отверстий обычно сильно нарушена. Общее количество отверстий варьирует от 4 до 150 и более. Размеры диска 40—125 мкм.

Относительные размеры отверстий, число их рядов, ширина и конфигурация края диска значительно варьируют (рис. 9). Сам по себе размер диска не является характерным признаком, так как положительная корреляция между этим показателем и числом отверстий диска наблюдается далеко не всегда, поэтому необходим подсчет числа рядов (порядков) отверстий, который до III—IV порядков выполняется достаточно легко.

По относительному размеру отверстий (или относительной ширине перемычек между отверстиями) все башенки делятся на две в большинстве случаев легко визуальными различимые группы; дисков с отверстиями, размеры которых можно рассматривать как промежуточные, очень немного. В группе дисков с крупными отверстиями отношение отверстия I порядка к ширине перемычки составляет 3—8, а с мелкими — может снижаться до 1 и даже 0,8. С относительными размерами отверстий связана их форма, обычно почти круглая или пяти—шестиугольная у крупных и вытянутая эллипсоидная у мелких. Различается и характер изменения размеров отверстий в рядах. У дисков с крупными первичными отверстиями отверстия высших порядков мельче. В случае мелких первичных отверстий отверстия II—IV порядков имеют такие же размеры или значительно крупнее.

Т а б л и ц а 3. Типы диска башенок из кожи тела ювенильных особей дальневосточного трепанга

Отверстия		Край диска					
размер	число рядов	ровный		дугобразный		зубчатый	
		узкий	широкий	замкнутый	разомкнутый		
		а	б	в	г		д
Крупные	1—3	A ₁	—	++	++++	+	+
	Более 3	A ₂	++	+	+	—	—
Мелкие	1—3	B ₁	—	+	—	+	—
	Более 3	B ₂	+	+++	+	+++	+

Примечание. Число знаков «+» соответствует относительной частоте встречаемости данного типа спикул.

Сильной индивидуальной изменчивости подвержен и такой признак, как ширина и конфигурация края диска. Можно выделить пять основных форм края (табл. 3). Частота встречаемости разных типов формы диска неодинакова. Наиболее распространены типы A_{1в}, B_{2б}, B_{2г}; шесть типов сочетаний признаков нами не встречены. Две группы форм диска — с мелкими и крупными отверстиями (А и В) — резко

различаются по частоте встречаемости однотипных сочетаний признаков. Для дисков с мелкими отверстиями более характерно большое число их рядов, тогда как у дисков с крупными отверстиями редко наблюдаются порядки выше III (например, сочетание A_1B является наиболее распространенным, а «гомологичное» сочетание B_1B не встречено). Указанные различия подтверждают, что относительная величина отверстий диска — важный показатель, характеризующий существенные морфологические особенности спикул.

Весьма важным, наряду с башенками, типом спикул являются спикулы, которые в первоописании вида (Selenka, 1867) были крайне неудачно обозначены «Hemmungsbildungen». Из-за трудности интерпретирования этого термина последующие авторы (например, Mitsukuri, 1897) употребляли его в оригинальном написании, без перевода. Для облегчения использования указанного типа спикул мы предлагаем именовать их, по имени автора названия вида, «пластинками Селенки».

Пластинки Селенки — это круглые, овальные или неправильной формы пластинки с тремя—шестью отверстиями (рис. 10). Хотя в первоописании вида изображена пластинка с шестью отверстиями (Selenka, 1867, Fig. 36), наиболее обычное число отверстий в спикулах этого типа — четыре. По расположению и форме отверстий пластинки Селенки соответствуют центральной части диска башенок, с которыми, по-видимому, генетически связаны.

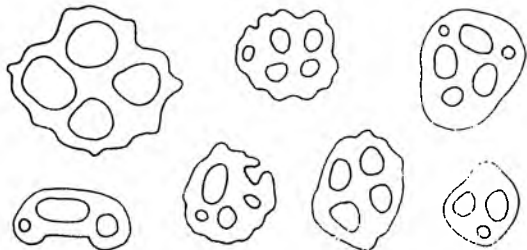


Рис. 10. Пластинки Селенки

Помимо правильных башенок и пластинок Селенки, представляющих собой как бы крайние формы в ряду развития башенок, у особей дальневосточного трепанга разного возраста встречаются и башенки, в различной степени деформированные и редуцированные (рис. 8). Видоизменение диска башенок обычно выражается в уменьшении числа отверстий и развитии сильно зазубренного или фестончатого края. Вырост башенок ниже, меньше число перекладин. Стойки выроста на вершине не соединяются и идут параллельно или в верхней части наклонены наружу. Число стоек может уменьшаться до двух, реже увеличиваться до пяти. Встречаются башенки со стойками разной высоты и сильно деформированными.

Башенки дальневосточного трепанга редко представляют собой совершенно правильные образования, в большинстве случаев их типичное строение более или менее сильно нарушено. Деформация этих спикул, прогрессивно увеличивающаяся с возрастом животных, наблюдается уже у самых молодых особей. Неправильность выроста выражается в неодинаковом количестве шипов на стойках, наклоне перекладин, в общей асимметрии. Дефекты диска проявляются в от-

клонении его формы от круга, нарушении порядка закладки отверстий (вероятность такого нарушения увеличивается по мере продвижения к периферии диска), слиянии отверстий, неравномерности ширины края диска. Эти нарушения можно проследить уже на типичных формах спикул, но в некоторых экземплярах они выражены особенно сильно (рис. 11).

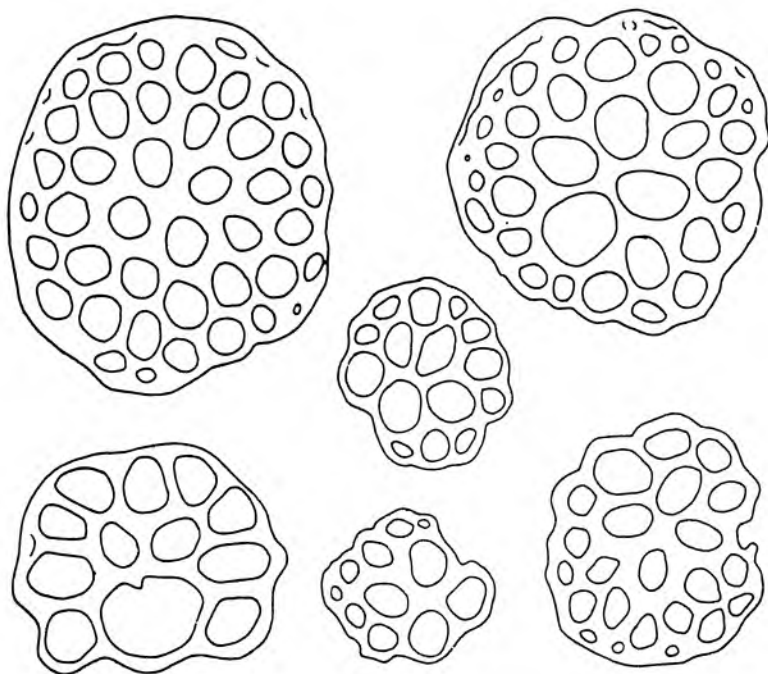


Рис. 11. Диски башенок с нарушенным строением

Кроме башенок в различных частях тела дальневосточного трепанга встречаются спикулы и других типов (рис. 12). В коже тела изредка наблюдаются искривленные заостренные палочки. В брюшных амбулакральных ножках и спинных папиллах разбросаны многочисленные поддерживающие пряжкообразные пластинки с параллельными рядами отверстий, часто неполные. В диске брюшных ножек располагаются очень крупная концевая пластинка и многочисленные пластинки с крупными отверстиями; мелкие концевые пластинки иногда отмечаются и на вершине спинных папилл. В ротовых щупальцах залегают многочисленные слегка искривленные поддерживающие палочки с многочисленными простыми или разветвляющимися шипами. Прямые, слегка изогнутые или разветвленные палочки с закругленными концами и очень мелкими шипиками разбросаны в стенках гонады и кишечника. Многочисленные крупные пластинки сложной конфигурации встречаются в стенках клоаки и основания водных легких. Помимо указанных типов спикул в отдельных случаях отмечаются иглы, крючки и тела неопределенной формы.

Наиболее развитым скелетным образованием дальневосточного трепанга является окологлоточное кольцо. Оно состоит из десяти

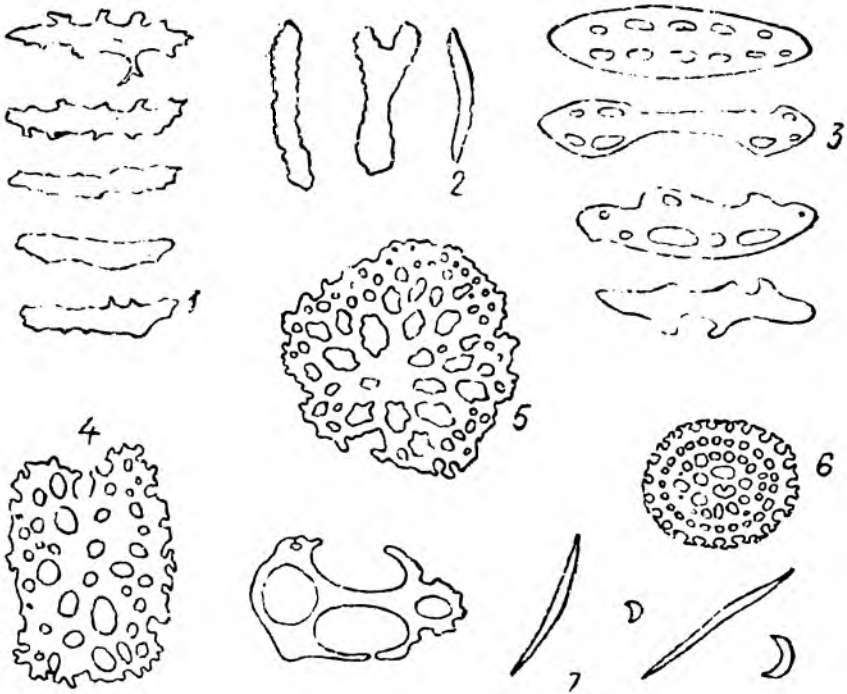


Рис. 12. Спикулы из тканей разных частей тела дальневосточного трепанга. 1 — палочки из щупалец; 2 — палочки из стенки гонады; 3 — пряжки из папилл; 4 — фрагмент опорной пластинки амбулакральной ножки; 5 — пластинка из стенки клоаки; 6 — пластинка из стенки водного легкого; 7 — иглы и крючки из разных тканей

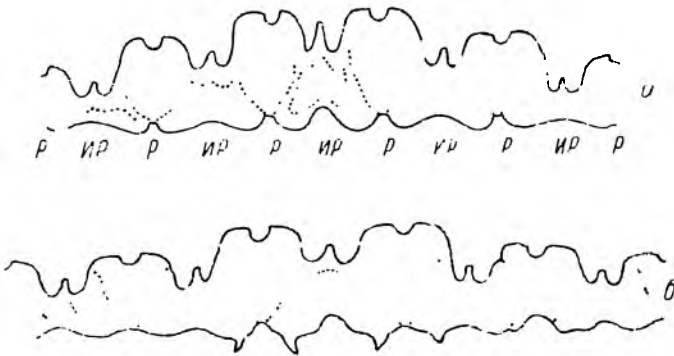


Рис. 13. Окологлоточное скелетное кольцо дальневосточного трепанга. P — радиальные пластинки, IP — интеррадиальные. Разрез выполнен вдоль срединной брюшной радиальной пластинки

известковых пластинок — пяти радиальных и пяти интеррадиальных, связанных соединительной тканью (рис. 13).

Радиальные пластинки по высоте почти вдвое превышают интеррадиальные. Их передний край слегка выгнут и несет в средней части глубокую выемку, через которую проходят каналы амбулакральной

и кровеносной систем и нервные стволы; задний край вогнут. Передний край интеррадиальных пластинок почти прямой и несет посредине высокий треугольный вырост, образующий углубления для пропуска ампул щупалец; задний край округло вогнут. По заднему краю кольца в месте контакта радиальных и интеррадиальных пластинок располагается округлый выступ (рис. 13, а), иногда снабженный направленным назад треугольным отростком (рис. 13, б), который может в некоторых случаях развиваться только на пластинках дорсальной стороны окологлоточного кольца. Пластинки несут характерную скульптуру.

Высота пластинок кольца неодинакова. Наибольшую высоту имеют две радиальные, относящиеся к дорсальным радиусам, несколько меньшую — к боковым вентральным и наименьшую — к срединному. Аналогичным образом изменяется и высота интеррадиальных пластинок. При этом их ширина как в радиусах, так и в интеррадиусах остается почти неизменной. Разная высота пластинок окологлоточного кольца находится, по-видимому, в связи с субвентральным расположением рта и обеспечивает необходимый наклон задней плоскости кольца и, соответственно, глотки и пищевода.

Окологлоточное кольцо дальневосточного трепанга очень гибко, что обеспечивается как подвижным сочленением пластинок друг с другом, так и их собственной эластичностью. Из-за этого форма пластинок кольца и особенно отношение их высоты к ширине могут довольно сильно различаться в зависимости от состояния животного перед препарированием. По-видимому, именно это обстоятельство привело Э. Селенку (Selenka, 1867) к выводу о разной ширине пластинок кольца у этого вида. Ошибочность этого вывода уже отмечалась ранее (Margenzeller, 1881; Mitsukuri, 1912).

Целом и целоциты. Для дальневосточного трепанга, как и для других иглокожих, характерно расчленение целома на обширную полость тела и несколько сложных систем каналов — амбулакральную, кровеносную (гемальную) и систему каналов, сопровождающих гипоневральные стволы нервной системы. Последнее чаще всего именуют перигемальной или псевдогемальной⁴. Строение амбулакральной и гемальной систем будет рассмотрено в специальных разделах.

Полость тела также подразделяется на несколько отделов. Наиболее крупным является собственно полость тела, или перивисцеральная, в которой располагаются основные внутренние органы — кишечник и связанные с ним структуры, водные легкие, гонада и др. Перивисцеральная полость отграничена эпителием стенок тела и внутренних органов. Мезентерий, на котором укреплен кишечник, делит ее на несколько отделов, которые, однако, широко сообщаются друг с другом.

В передней части тела дальневосточного трепанга вокруг глотки располагается второй отдел целома — перифарингеальный синус (рис. 14). Он представляет собой пространство, ограниченное с внутренней стороны стенкой глотки, а с наружной — стенками радиальных и кольцевого каналов амбулакральной системы. Посредством «окон»

⁴ Я присоединяюсь к мнению Л. Хаймен (Haiman, 1955), что использование этих терминов приводит к путанице и их следует избегать. См. также примечание к с. 46.

между этими каналами перифарингеальный отдел целома сообщается с перивисцеральным.

В передней части перивисцеральный синус граничит с третьим отделом целома — перибуккальным синусом, залегающим в основании околоротовой (буккальной) мембраны. И, наконец, небольшая целомилическая полость — перинальный синус — залегают в стенке тела вокруг анального отверстия.

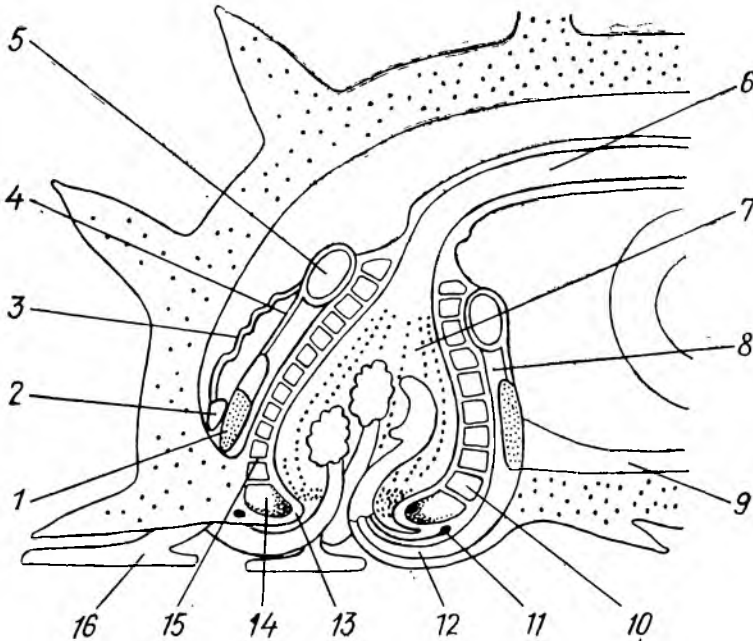


Рис. 14. Внутреннее строение передней части тела дальневосточного трепанга. 1 — околороточное скелетное кольцо; 2 — madreporит; 3 — каменный канал; 4 — аквафарингеальный комплекс; 5 — кольцевой канал амбулакальной системы; 6 — пищевод; 7 — глотка; 8 — радиальный канал амбулакальной системы; 9 — продольная мышечная лента; 10 — перифарингеальный синус; 11 — околороточное нервное кольцо; 12 — канал щупальца; 13 — буккальная мембрана; 14 — перибуккальный синус; 15 — подвесочные тяжи глотки; 16 — щупальце

Целомические пространства содержат жидкость, в которой распределены многочисленные различные по строению клетки. Эти клетки носят общее название целомоцитов, хотя кроме целомической жидкости встречаются в тканях тела, в амбулакальной и гемальной системах. Известно несколько типов целомоцитов; классификация этих клеток связана с весьма значительными трудностями (Нуман, 1955; Hetzel, 1963, 1965).

Целомоциты дальневосточного трепанга специально не исследовались. Исходя из данных, полученных при изучении других представителей рода *Stichopus* (Theel, 1921; Boolotian, Giese, 1958; Boolotian, 1962; Hetzel, 1963), можно предположить, что у него присутствуют целомоциты четырех типов (по классификации Hetzel, 1963): амебоциты, лимфоциты, морула-клетки и кристаллические клетки.

Амебоциты — наиболее многочисленная форма целомоцитов. Это

снабженные нитчатыми или пластинчатыми псевдоподиями клетки с небольшим ядром. В цитоплазме амебоцитов встречаются желтые или коричневые тела неизвестной природы. Лимфоциты представляют собой сферические клетки, имеющие очень крупное ядро; обычно у них различим только тонкий слой окружающей ядро цитоплазмы. Морула-клетки имеют сферическую форму, их цитоплазма резко базофильна и наполнена многочисленными бесцветными гранулами; ядро овальное, большое. Кристаллические клетки, в отличие от трех упомянутых форм целомочитов, не встречаются в гемальной системе голотурий (Hetzel, 1963). Они имеют ромбовидную форму, размер чаще небольшой. Эти клетки содержат один или несколько кристаллов различной формы.

Амбулакральная система. Амбулакральная (или воднососудистая) система представляет собой совокупность целомических полостей или каналов, заходящих своими ответвлениями в выступающие над поверхностью тела амбулакральные ножки и щупальца. Система построена по пятилучевому плану (рис. 15). Ее основу составляет око-

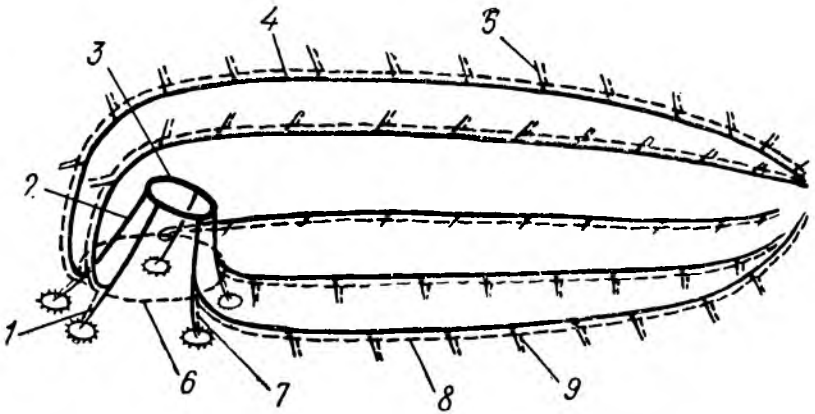


Рис. 15. Схема амбулакральной (сплошная) и нервной (штриховая линия) систем дальневосточного трепанга.

Сосуды амбулакральной системы: 1 — щупальцевый; 2 — окологлоточный участок радиального сосуда; 3 — кольцевой; 4 — радиальный; 5 — сосуд ножки. Нервные стволы: 6 — окологлоточное кольцо; 7 — нерв щупальца; 8 — радиальный; 9 — нерв ножки

лоротовое абулакральное кольцо, от которого отходят пять радиальных амбулакральных каналов, располагающихся по меридианам тела, и каналы, ведущие к щупальцам. От радиальных отходят каналы к ножкам и ампулам. Непосредственно от окологлоточного кольца в интеррадиусах отходят полнев пузырь и каменный канал.

Кольцевой канал амбулакральной системы (рис. 16) располагается вокруг дистального отдела глотки на расстоянии 5—8 мм от окологлоточного известкового кольца. Это наиболее мощный канал системы, его поперечник достигает 3—4 мм, а у крупных особей — 5 мм и более. Стенки канала более плотные, чем у других элементов амбулакральной системы. Оральная и боковые стороны кольца бесцветны и полупрозрачны. В аборальной части стенки заметно широ-

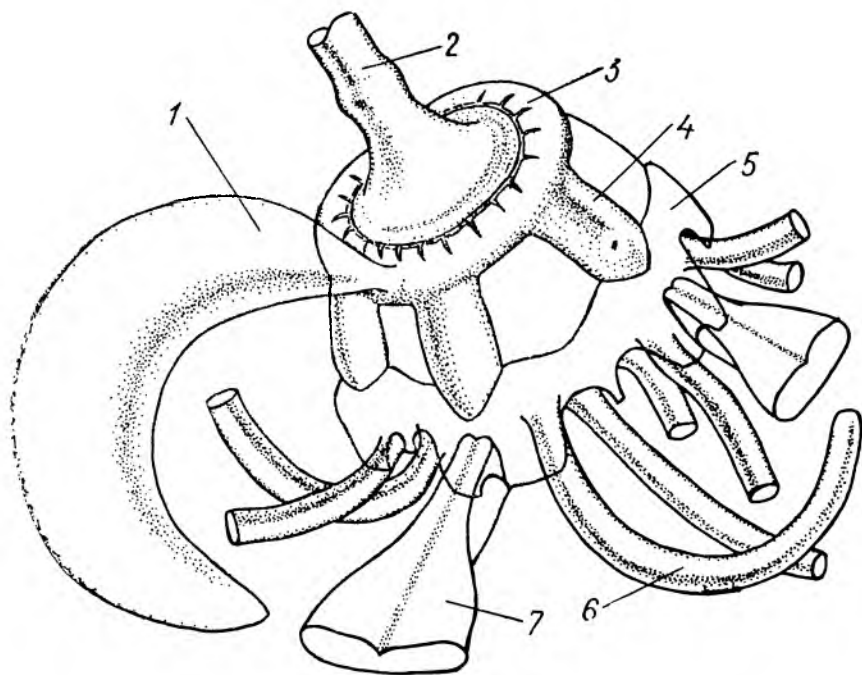


Рис. 16. Аквафарингеальный комплекс дальневосточного трепанга.
 1 — полнев пузырь; 2 — пищевод; 3 — кольцевой канал амбулакальной системы;
 4 — окологлоточный участок радиального канала амбулакальной системы; 5 — пластинки окологлоточного скелетного кольца; 6 — ампулы щупалец; 7 — продольные мышечные ленты

кое пигментированное желтоватое кольцо с отходящими от него ответвлениями, которое, по-видимому, представляет собой кольцевой сосуд кровеносной системы, хотя прямой связи его с сосудами кишечника установить не удалось.

Стенка амбулакального кольца снаружи имеет слой целомического эпителия, затем следует относительно мощный слой соединительной ткани, слой кольцевых мышц и, наконец, выступающий реснитчатый эпителий. Известковые спикулы, встречающиеся в стенке канала у некоторых видов голотурий, здесь не обнаружены.

От кольцевого канала вперед направляются пять радиальных каналов, лишь незначительно уступающих ему по диаметру. Эти каналы достигают радиальных пластинок известкового окологлоточного кольца, включая их в свою полость. Компактную систему органов, ограниченную кольцевым амбулакальным сосудом, окологлоточными участками радиальных сосудов, известковым кольцом и объединяющей их мембраной, иногда называют аквафарингеальным комплексом (рис. 16). С внутренней стороны радиальных пластинок каждый канал делится на пять ветвей, четыре из которых связаны со щупальцами, а один круто изгибается и, пройдя через глубокую выемку в переднем крае радиальной пластинки, направляется по внутренней стенке тела к его анальному концу, залегая между продольными мышечными лентами и радиальным нервным стволом. Гистологическая

структура радиальных каналов в пределах аквафарингеального комплекса сходна с таковой кольцевого канала. Участки каналов, проходящие в амбулакрах, выстланы целомическим эпителием и окружены мезенхимной тканью.

Каждое щупальцевое ответвление радиального канала в свою очередь разветвляется на полость щупальца и полость ампулы щупальца. Таких ампул у дальневосточного трепанга 20. Это длинные (20—30 мм) и тонкие (2—3 мм) мешкообразные образования, выходящие из-под переднего края известкового околوجلочного кольца и свободно свисающие в полость тела (рис. 16). Оттоку жидкости из полости щупальца в радиальный канал препятствует обратный клапан, открываемый специальной мышцей.

По всей длине радиальных каналов от них под прямым углом отделяются поперечные ответвления, ведущие к амбулакральным ножкам и связанным с ними ампулам. Каждый поперечный канал снабжен клапаном и обслуживает одну локомоторную единицу ножка — ампула. В зависимости от расположения ножек по отношению к соответствующему амбулакру длина их каналов сильно варьирует (рис. 17).

Как уже отмечалось, на брюшной стороне дальневосточного трепанга располагаются локомоторные амбулакральные ножки, а на спинной — чувствительные папиллы. При этом канал, расположенный в мидвентральном радиусе А (рис. 1), обеспечивает только локомоторные ножки, а каналы, залегающие в радиусах D и C, — только

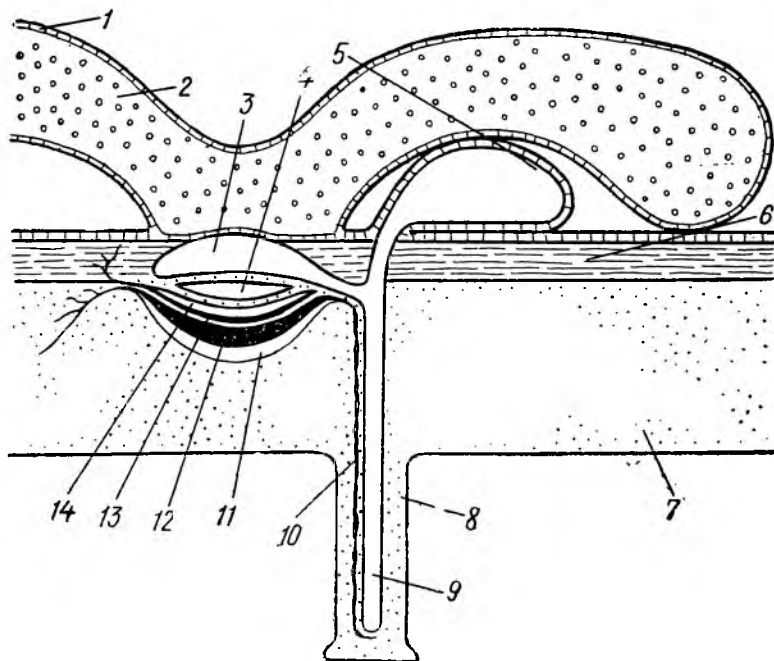


Рис. 17. Поперечный разрез через амбулакру дальневосточного трепанга. 1 — целомический эпителий; 2 — продольная мышечная лента; 3 — радиальный амбулакральный канал; 4 — радиальный кровеносный сосуд; 5 — ампула амбулакральной ножки; 6 — слой кольцевых мышц; 7 — стенка тела; 8 — амбулакральная ножка; 9 — амбулакральный канал ножки; 10 — нервный ствол ножки; 11 — радиальный эпинеуральный канал; 12 — радиальный эктонеуральный ствол; 13 — гипонеуральный ствол; 14 — гипонеуральный канал

папиллы. Что же касается радиусов В и Е, то их каналы отдают со- суды по одну сторону к локомоторным ножкам, а по другую — к па- пиллам.

Ампулы амбулакральных ножек представляют собой небольшие (примерно 2×1 мм) пузырьки, плохо различимые из-за очень тонких прозрачных стенок. Некоторые из них прикрыты широкими продоль- ными мышечными лентами, тогда как другие свободно выступают в полость тела. Папиллы также снабжены ампулами, но значительно меньших размеров.

Гистологическое строение стенок ампул ножек и щупалец очень близко таковому стенок амбулакральных ножек, но отличается более мощным развитием соединительнотканного слоя. Наружный эпителий ампул переходит в эпителий перивисцерального целома тела.

Полиев пузырь дальневосточного трепанга представляет собой мышечный мешок, отходящий от кольцевого амбулакрального кана- ла (рис. 16). Точные размеры его установить трудно, поскольку они в значительной мере определяются состоянием животного перед вскрытием. Обычно длина этого образования составляет 50—100 мм, поперечник — 10—20 мм. В норме у дальневосточного трепанга один полиев пузырь, хотя удвоение не является большой редкостью. У двух особей нами встречены по три хорошо развитых полиевых пузыря.

Единственный полиев пузырь всегда отходит от кольцевого кана- ла в месте перехода его в мидвентральный радиальный канал на уров- не левой стенки последнего и лежит в полости тела в левом вентраль- ном интеррадиусе. Второй полиев пузырь, если он имеется, чаще все- го отходит от радиального кольца симметрично первому, справа от мидвентрального радиального канала, но иногда в связи с развити- ем дополнительных пузырей порядок их закладки нарушается (рис. 18).

Форма полиева пузыря дальневосточного трепанга, особенно его слепого конца, очень изменчива и может быть использована в каче- стве признака при популяционных исследованиях этого вида. При изучении голотурий с побережья Японии С. Чои и И. Осима (Шое,

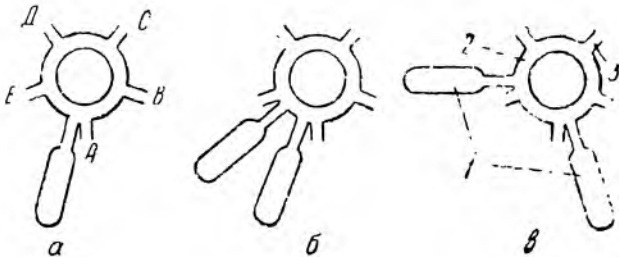


Рис. 18. Расположение полиевого пузыря дальневосточного трепанга в норме (а) и варианты расположения двух полиевых пузырей (б, в). 1 — полиев пузырь; 2 — кольцевой канал амбулакральной системы; 3 — радиальный канал. А — радиусы

Ohshima, 1961) выделили три типа формы полиева пузыря (рис. 19), характерные для животных, относящихся к разным «коммерческим» формам. У ряда особей дальневосточного трепанга, обитающего у берегов Приморья, нами встречены полиевы пузыри с оттянутым концом, имеющие одно или несколько расширений. Такая конфигура- ция, не отмеченная японскими исследователями, обозначена нами как тип IV.

Стенка полиева пузыря имеет гистологическое строение, свойст- венное другим свободным полостям амбулакральной системы.

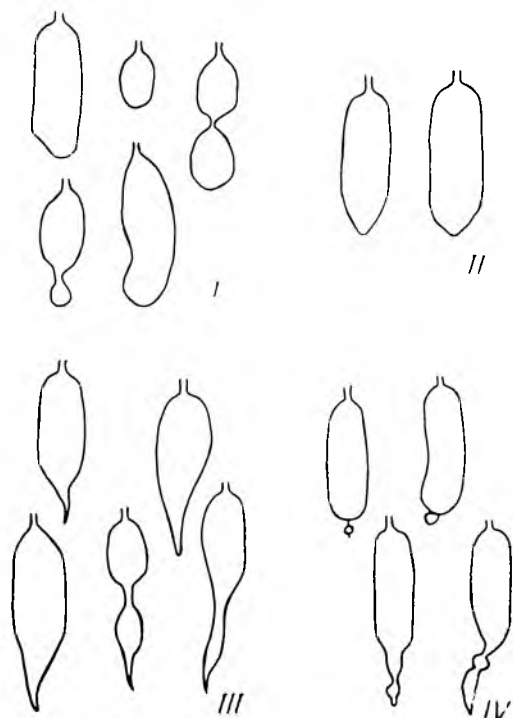


Рис. 19. Типы формы полиевого пузыря дальневосточного трепанга

ются нарушения формы этого образования (рис. 20). Каменистый канал в норме отходит от мадрепорита вдоль оси последнего, но такой порядок часто нарушается. Мадрепоровая пластинка, как это видно из ее названия, пронизана порами, окруженными реснитчатыми клетками. Пory мадрепоровой пластинки дальневосточного трепанга сгруппированы в извилистые бороздки, покрывающие всю ее поверхность. Как и каменистый канал, мадрепорит включает множество известковых спикул.

Мадрепоровая пластинка удерживается дорсальным мезентерием вплотную к стенке тела в месте ее соприкосновения со стенкой акварингеального комплекса (рис. 14). Каменистый канал залегает ме-

В миддорсальном интеррадиусе от оральной стороны кольцевого канала отходит каменистый канал, оканчивающийся мадрепоровой пластинкой (мадрепоритом). Каменистый канал беловатого цвета, его поперечник около 0,5 мм. Он может быть как почти прямым, так и извилистым; в зависимости от этого его длина варьирует от 15 до 20 мм. Полость канала выстлана реснитчатым эпителием, затем следует слой соединительной ткани, насыщенной известковыми гранулами. Снаружи канал покрыт целомическим эпителием, переходящим в эпителий мезентериальной стенки.

Мадрепоровая пластинка обычно имеет грушевидную форму, ее длина около 3 мм, поперечник в широкой части — 1,5 мм; цвет беловатый. Очень часто встреча-

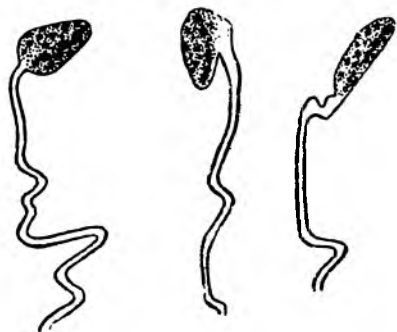


Рис. 20. Каменистый канал и мадрепорит дальневосточного трепанга

жду листками мезентерия и у вскрытой голотурии вытянут вдоль наружной поверхности известкового глоточного кольца. У интактного животного под действием натяжения мезентерия каменистый канал располагается дугообразно.

Пищеварительная система. Пищеварительная трубка голотурий неоднородна по своему строению, в ней можно выделить несколько отделов. Такое подразделение может быть основано на разнокачественных признаках — топографических, морфологических, физиологических и др., поэтому количество выделяемых отделов, их границы и наименование различаются у разных авторов. В пищеварительной трубке близкого к дальневосточному трепангу вида *Stichopus chlopotus* на основании морфологических и гистологических признаков выделено пять отделов — глотка, желудок, тонкая и толстая кишки, клоака (Sivickis, Domantay, 1928). А. В. Иванов и А. А. Стрелков (1949) по морфологическим признакам выделили в пищеварительной трубке дальневосточного трепанга пищевод, переднее и заднее нисходящие и среднее восходящее колена кишки, заднюю кишку и клоаку; С. Чои (Choe, 1963) — пищевод, первую тонкую, вторую тонкую и толстую кишки.

В настоящей работе мы придерживаемся классификации, основанной в первую очередь на особенностях рельефа и гистологического строения эпителия (Марушкина, Грачева, 1976, 1978б; Марушкина, 1978), согласно которой в пищеварительной трубке дальневосточного трепанга выделяются следующие семь отделов: глотка, пищевод, переднее нисходящее, среднее восходящее и заднее нисходящее колена кишки, задняя кишка и клоака.

Начальный отдел пищеварительной трубки — глотка, в которую открывается ротовое отверстие, окруженное буккальной мембраной. Глотка дальневосточного трепанга представляет собой обширный мускулистый мешок, сужающийся к дистальному концу (рис. 14). Она занимает центральную часть аквафарингеального комплекса и подвешена к его внутренним стенкам многочисленными соединительнотканными тяжами, пересекающими перифарингеальный синус целома. В соответствии с положением аквафарингеального комплекса глотка занимает несколько наклонное по отношению к оси ротового отверстия положение.

Дистальный конец глотки имеет вид конуса (рис. 16); у основания он окружен кольцевым каналом амбулакральной системы, с которым связан плоской мембраной. Этот отдел глотки и мембрана имеют очень плотные упругие стенки, обеспечивающие жесткую фиксацию глотки по отношению к кольцевому каналу. При переходе в пищевод суженный участок глотки образует небольшое вздутие, также имеющее жесткие стенки. Граница между этими участками пищеварительного тракта хорошо заметна и по изменению окраски: дистальный конец глотки желтого цвета, а пищевод темно-коричневого.

Пищевод, имеющий длину 25—30 мм, переходит в очень длинный кишечник, образующий в полости тела животного объемную петлю (рис. 21). Он направляется от переднего конца тела к заднему вдоль спинного срединного интеррадиуса (переднее нисходящее колено), не доходя до клоаки, загибается на 180° и идет к переднему концу тела вдоль левого спинного интеррадиуса (среднее восходящее колено), где образует вторую петлю, и вдоль брюшного радиуса направля-

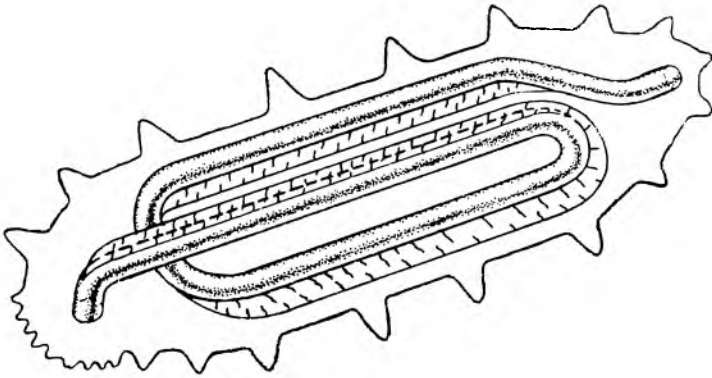


Рис. 21. Схема расположения кишечника и мезентерия дальневосточного трепанга. Трубка направлена назад (заднее нисходящее колено). Дистальная часть кишечника, называемая задней кишкой, открывается в клоаку.

Пищеварительный тракт животных в нормальном состоянии содержит кишечный сок желтоватого цвета со специфическим запахом. По всей длине кишечник фиксируется к стенке тела посредством мезентерия, в соответствии с изгибами кишечника, образующего в полости тела трепанга сложную пространственную фигуру. Часть мезентерия, поддерживающую переднее нисходящее колено кишки (а также основание гонады и каменистый канал), называют дорсальным мезентерием, поддерживающую среднее восходящее колено — левым, заднее нисходящее и заднюю кишку — вентральным.

Следует иметь в виду, что из-за спиральной закрученности кишечника вентральная сторона заднего нисходящего колена кишки, к которой прикрепляется вентральный мезентерий, является в сущности дорсальной стороной пищеварительной трубки; это обстоятельство нередко приводит к путанице, особенно в наименовании кровеносных сосудов кишечника.

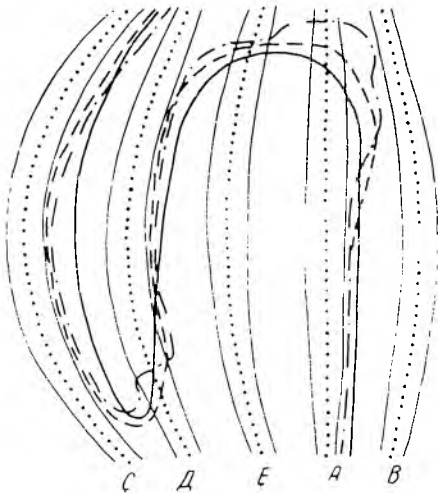


Рис. 22. Линия прикрепления мезентерия к стенке тела у *Stichopus japonicus* (сплошная линия), *S. tremulus* (штриховая) и *S. regalis* (штрих-пунктирная). Буквами обозначены амбулакры. Ротовой конец тела вверх.

Мезентерий кишечника прикрепляется к стенке тела вначале по срединной линии непарного спинного интеррадиуса CD, затем линия прикрепления круто поворачивает, косо пересекает левую спинную продольную мышечную ленту радиуса D, направляется вперед, пересекает под прямым углом мышечные ленты радиусов E и A и в непосредственной близости от ленты A направляется к заднему концу тела. Расположение мезентерия в общем однотипно в пределах всего отряда, но форма линии прикрепления характерна для каждого вида голотурий (рис. 22).

Клоака фиксируется в полости тела сложной системой подвесочных тяжей, среди которых имеются как соединительнотканые, так и мышечные ленты, тянущиеся от ее стенок к стенкам тела.

Стенка пищеварительной трубки состоит в общем случае из пяти слоев — выстилающего эпителия, внутреннего слоя соединительной ткани, мышечного слоя, внешнего слоя соединительной ткани (иногда отсутствующего) и реснитчатого перитонеального эпителия.

Строение и рельеф эпителия пищеварительной трубки дальневосточного трепанга детально исследованы Н. Б. Марушкиной и Н. Д. Грачевой (1976, 19786) и Н. Б. Марушкиной (1978). Эпителий у рассматриваемого вида однослойный многорядный призматический, вместе с подлежащей соединительной тканью он образует складки. Для каждого отдела характерны определенные форма, ориентация и высота складок, взаиморасположение и размеры ядер эпителиальных клеток, степень выраженности подлежащего соединительнотканного слоя. Проксимальный участок пищевода, в который открывается ротовое отверстие, составляет самостоятельный отдел — глотку. Эпителий этого отдела собран в высокие продольные заостренные складки (рис. 23). Эпителий высокий призматический, веретеновидные ядра занимают центральную зону эпителиального пласта. Соединительнотканый слой хорошо развит.

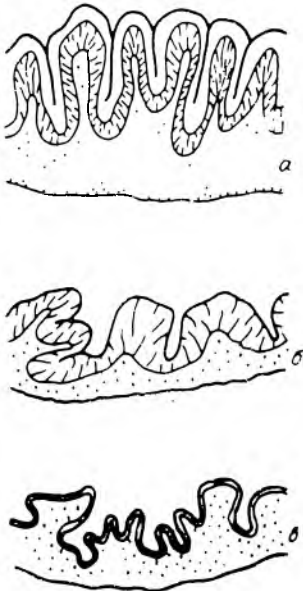


Рис. 23. Схематический разрез через стенку пищеварительной трубки дальневосточного трепанга. а — пищевод; б — среднее восходящее колено; в — задняя кишка

Заостренные складки глотки при переходе в собственно пищевод сменяются закругленными. Ядра основных призматических клеток эпителиального пласта располагаются в пять—шесть рядов. Для этого отдела пищеварительной трубки характерно присутствие клеток, резко различающихся по размеру ядер. В соответствии с относительными размерами ядер условно выделяются «мелкие», «средние» и гигантские клетки. В центральном участке пищевода ядра «мелких» клеток занимают преимущественно апикальное положение, а «средних» и гигантских сдвинуты к базальной мембране. Ядра «мелких» и «средних» клеток имеют одно или два ядрышка, гигантских — до 12.

При окраске гематоксилином с эозином цитоплазма всех эпителиальных клеток была базофильной, при окраске пикроином или по методу ШИК приобрела соответственно бледный розовый цвет или светлый малиновый оттенок. На этом фоне резко выделяются интенсивностью окраски некоторые «мелкие» и гигантские клетки. Наличие ШИК-положительных гранул в цитоплазме позволяет считать эти клетки секреторными (Марушкина, Грачева, 1976).

Упорядоченные продольные складки пищевода сменяются в переднем нисходящем отделе кишки высокими поперечными складками, заполняющими большую часть просвета кишки (рис. 23). На дорсальной стороне по линии прикрепления мезентерия и на вентральной — вдоль гемального сосуда поперечные складки прерываются и заменяются продольными. Соединительнотканый слой в этом отделе пищеварительной трубки наиболее тонок по сравнению с другими отделами.

В среднем восходящем колене пищеварительной трубки поперечные складки эпителия сменяются продольными, форма и высота которых сходны со складками пищевода. Эпителий этого отдела образован узкими призматическими клетками. Ядра клеток округлые и овальные, располагаются преимущественно в базальной и центральной зонах, широкая апикальная зона клеток остается свободной от ядер. Среди основных призматических клеток, так же как и в эпителии пищевода, встречаются секреторные клетки, располагающиеся одиночно или гнездами.

Форма и расположение эпителиальных складок проксимальной части заднего нисходящего колена кишки близка к таковой предыдущего отдела, а толщина слоя соединительной ткани несколько увеличивается.

Эпителий задней кишки дальневосточного трепанга значительно отличается по рельефу от других отделов пищеварительной трубки. Эпителий и соединительная ткань образуют здесь широкие складки, несущие, в свою очередь, нерегулярно расположенные складки второго порядка (рис. 23). Толщина соединительнотканного слоя в задней кишке по сравнению с другими отделами максимальная, а высота эпителиальных клеток — минимальная. Ядра сдвинуты к базальной мембране и расположены в несколько рядов (Марушкина, 1978).

Лакуны, пронизывающие субэпителиальный слой переднего нисходящего и среднего восходящего отделов пищеварительной трубки, сообщаются с мезентериальным сосудом, связанным в этих отделах мощной системой кровеносных каналов — «чудесной сетью». В этих лакунах найдено значительное количество амебацитов, содержащих коричнево-зеленые гранулы.

Гистологическое строение кишечника дальневосточного трепанга с помощью электронного микроскопа детально изучено С. Кавагүти (Kawaguti, 1964). Стенка пищеварительной трубки в средней части представлена четырьмя слоями. Выстилающие эпителиальные клетки вытянутые и снабжены многочисленными (до 180 на клетку) микроворсинками длиной около 7 и толщиной 0,1 мкм; их сердцевина продолжается в цитоплазму клеток. На поверхности эпителиальных клеток нет кутикулы; по-видимому, описавшие ее исследователи (Нуман, 1955) были введены в заблуждение микроворсинками при рассмотрении их в световом микроскопе. Дистальная часть выстилающего эпителия почти целиком заполнена крупными (около 0,8 мкм в поперечнике) везикулярными структурами. Значительную часть толщины стенки пищеварительной трубки занимает соединительная ткань. Ее основную массу составляют коллагеновые нити диаметром около 0,01 мкм, которые более плотно расположены на границах слоя. Здесь же встречаются соединительнотканые клетки и лакуны, заполненные целомоцитамп.

В мышечном слое можно выделить два подслоя — внешний кольцевой и внутренний продольный. Клетки внутреннего мышечного подслоя большей частью диффузно распределены в соединительной ткани. Волокна продольных мышц представлены миофиламентами с небольшим количеством мелких плотных гранул. Мышечные клетки кольцевого подслоя собраны в группы из нескольких клеток, тесно контактирующих друг с другом и часто несущих Z-диски на контактных поверхностях. Миофиламенты имеют здесь толщину 0,007 и 0,025 мкм и располагаются почти параллельно продольной оси клетки. Через неправильные промежутки они прерываются крупными гранулами размером $0,25 \times 0,8$ мкм. Контактные поверхности клеток сопровождаются крупными Z-дисками.

Таким образом, мышечные клетки стенки кишечника более высокоорганизованы, чем продольные мышцы локомоторных органов, имеющие типичное для гладких мышц строение. Высокий уровень развития мышц позволяет осуществлять медленные, но непрерывные перистальтические сокращения кишечника, тогда как продольные мышечные полосы обычно неактивны и сокращаются только в ответ на внешнее воздействие. Строение двух мышечных подслоев кишечника обеспечивает большую активность кольцевых мышц, играющих ведущую роль в осуществлении перистальтики.

Снаружи стенка кишечника покрыта перитонеальным эпителием. Эпителиальные клетки сужены к вершине и снабжены разнообразными по форме и расположению микроворсинками и ресничками. Особенностью строения кишечной стенки является хорошо развитое сплетение, располагающееся между клетками эпителия и кольцевым мышечным слоем. При этом с каждой мышечной клеткой может контактировать большое число нервных волокон из этого сплетения.

Конечный отдел пищеварительной трубки дальневосточного трепанга — клоака; поскольку в клоаку открываются водные легкие, ее можно рассматривать так же, как часть дыхательной системы. Стенка клоаки изнутри покрыта одноклеточным выстилающим эпителием, собранным в невысокие широкие продольные складки. Затем следует мощный слой соединительной ткани, снаружи от которого располагаются два слоя мышц — внутренний кольцевой и наружный продоль-

ный. В остальной части пищеварительной трубки расположение мышечных слоев обратное; район реверсии слоев в переходном участке между задней кишкой и клоакой рассматривается как «слабое звено», в котором происходит разрыв пищеварительной трубки при эвисцерации. Кольцевые мышцы дистальной части клоаки совместно с кольцевыми мышцами стенки тела образуют мощный анальный сфинктер. Снаружи клоака покрыта перитонеальным эпителием, переходящим в задней части в эпителий полости тела, а также на подвесочные ленты клоаки.

Почти на всем протяжении пищеварительную трубку сопровождают два хорошо развитых кровеносных сосуда — мезентериальный и антимезентериальный.

Кровеносная система. Кровеносная, или гемальная, система дальневосточного трепанга представляет собой сложную совокупность сосудов⁵, лежащих внутри полости тела и проникающих в некоторые органы (рис. 7). Наиболее развита часть системы, связанная с пищеварительным трактом. Она представлена двумя мощными кровеносными сосудами, сопровождающими на значительном протяжении пищеварительную трубку, — мезентериальным и антимезентериальным⁶.

Наиболее крупный сосуд кровеносной системы — мезентериальный (названный так из-за того, что залегает между листками мезентерия) — отходит от пищевода в его средней части и, быстро расширяясь и давая многочисленные ответвления (см. ниже), переходит на среднее колено кишки. По мере следования вдоль этого участка пищеварительной трубки поперечник сосуда постепенно уменьшается, а сам он приближается к кишечнику. В начальной части заднего нисходящего участка кишки мезентериальный сосуд вплотную приближается к кишечнику и далее следует в непосредственном контакте с его стенкой. Мезентериальный сосуд связан со средними отделами кишечника сложнейшей системой сосудов, называемой «чудесной сетью» (*rete mirabilis*). «Чудесная сеть» у дальневосточного трепанга образована двумя группами сосудов. Первая включает многочисленные параллельно расположенные между листками мезентерия сосуды довольно большого диаметра. Они подходят к стенке переднего нисходящего отдела кишки, где дают ответвления на ее стенку. Значительно более мощная часть «чудесной сети» начинается у границы со следующим отделом кишечника. Она включает в себя огромное количество мельчайших сосудов, соединяющих мезентериальный сосуд (называемый в этом районе легочным) со стенкой кишки. Сосудов так много, что весь этот участок «чудесной сети» имеет вид компактного сигарообразного тела длиной около 100 мм и в поперечнике (в наиболее широком месте) около 10 мм.

К этому участку «чудесной сети», который можно назвать легочным, вплотную примыкает левое водное легкое. Ветви водного легкого как бы прорастают в массу легочного сплетения, отдельные наибо-

⁵ Как показали исследования, выполненные в последние годы с использованием электронной микроскопии (Hergeid et al., 1976; Ritz, Storch, 1978), кровеносная система голотурий состоит из настоящих сосудов, поэтому при ее описании не следует использовать такие часто употребляемые термины, как синусы и лакуны.

⁶ Иногда используются также термины «дорсальный» (или спинной) и «вентральный» (или брюшной). Из-за особенностей расположения мезентерия и кишечника (см. выше) эти термины могут вводить в заблуждение, поэтому их следует избегать.

лее длинные ветви проникают сквозь всю толщу сплетения и выступают с его противоположной стороны (рис. 7). Хотя стенки сосудов «чудесной сети» и ответвлений водного легкого не срастаются, они переплетаются друг с другом очень прочно, что особенно хорошо заметно при эвисцерации. Между легочным сплетением и кишечником располагается, примыкая к стенке последнего, довольно крупный продольный коллекторный сосуд, в который собирается обогащенная кислородом после контакта с водным легким кровь.

Второй крупный сосуд кишечника располагается вдоль пищеварительной трубки со стороны, противоположной мезентерию, и соответственно называется антимезентериальным. Этот сосуд тесно связан со стенкой кишечника и покрыт совместно с ней перитонеальным эпителием. Поперечник сосуда по ходу кишечника вначале постепенно увеличивается, а затем так же постепенно уменьшается; в проксимальном отделе заднего нисходящего колена кишки сосуд заканчивается. На уровне средней части переднего нисходящего и среднего восходящего колена кишечника антимезентериальный сосуд связан поперечным соединительным сосудом, свободно лежащим в полости тела⁷.

Антимезентериальный сосуд в своей проксимальной части соединяется с очень слабо развитым у дальневосточного трепанга кольцевым каналом, залегающим в аборальной стенке кольцевого канала амбулакральной системы. Кольцевой кровеносный сосуд посылает вперед, по ходу амбулакральных каналов, пять сосудов. Достигнув переднего конца тела, эти сосуды изгибаются и направляются по радиусам к заднему концу тела, располагаясь между гипоневральным синусом и радиальным каналом амбулакральной системы. Ответвления радиальных кровеносных сосудов направляются в околоротовые щупальца и многочисленные локомоторные амбулакральные ножки и папиллы.

Кровеносные сосуды дальневосточного трепанга наполнены почти прозрачной кровью. Главные сосуды кишечника у живых голотурий на значительном протяжении прозрачны и бесцветны. Легочное сплетение тускло-оранжевого цвета, часть антимезентериального сосуда, примыкающая к кольцевому амбулакральному каналу обычно интенсивно красного цвета.

Гистологическое строение стенок кровеносных сосудов дальневосточного трепанга специально не изучалось. В то же время оно де-

⁷ В единственном руководстве, где специально рассматривается анатомия дальневосточного трепанга (Иванов, Стрелков, 1949), допущена серьезная ошибка — в тексте и подписи к табл. XXIX В, Г обозначения брыжеечного (мезентериального) и антибрыжеечного (антимезентериального) сосудов следует поменять местами. К сожалению, в отечественных руководствах путаница с наименованием сосудов кишечника голотурий встречается неоднократно. Так, в монографии В. Н. Беклемишева в подписи к рисунку, иллюстрирующему организацию кровеносной системы голотурий на примере *Holothuria tubulosa* (в оригинале — *H. tubulosa*. — В. Л.) (Беклемишев, 1952, рис. 318; 1964, т. 2, рис. 175), дорсальный сосуд назван вентральным, и наоборот. В других воспроизведениях приведенного в монографии рисунка — работе Х. Людвига (Ludwig, 1889—1892, Taf. XI, Fig. 1) и Л. Хаймен (Huyan, 1955, Fig. 73 A) сосуды обозначены правильно. Нетрудно убедиться, что причиной путаницы послужило намеренное (для наглядности) изменение положения кишечника голотурии при его зарисовке, что было специально оговорено Х. Людвигом при публикации рисунка.

тально исследовано у *Stichopus chloronotus* (Sivickis, Domantay, 1928), *S. moebi* (Herreid et al., 1976), *Holothuria tubulosa* (Ritz, Storch, 1978) и ряда других видов (Hуman, 1955). Результаты, полученные на этих видах, довольно сходны, что позволяет говорить об общих закономерностях, характерных для отряда в целом.

Стенки крупных кровеносных сосудов довольно толстые и состоят из трех слоев. Внешний представлен целомическим реснитчатым цилиндрическим эпителием, затем следуют слой мышечных клеток и внутренний соединительнотканый слой. Эпителиальный и мышечные слои содержат нервные волокна. В соединительнотканном слое встречаются фиброциты и амебоциты нескольких типов. В мелких сосудах соединительнотканый слой может отсутствовать, и к просвету сосуда обращена базальная пластина эпителиально-мышечных клеток. К просвету крупных сосудов обращена эндотелиальная выстилка (Herreid et al., 1976).

Описанные основные детали строения кровеносной системы дальневосточного трепанга показывают, что она, по-видимому, относится к типу, характерному для большинства представителей семейств *Holothuriidae* и *Stichopodidae*, и в частности для *S. chloronotus* (Sivickis, Domantay, 1928; Hуman, 1955). Недавно было показано, что у некоторых видов голотурий кровеносная система может уклоняться от такого «классического» типа. Американские исследователи (Herreid et al., 1976) установили, что *S. moebi* обладает замкнутой системой, имеющей чрезвычайно сложное строение. Она отличается целым рядом особенностей, в частности присутствием 120—150 мускульных однокамерных сердец. У *S. moebi* кровь из дорсального легочного сосуда может поступать к кишечнику двумя путями: проходя через многочисленные «шуптовые» сосуды (подобные образования имеются в «чудесной сети» и других исследованных видов) или через уникальную сосудистую фолликулярную систему. У дальневосточного трепанга аналогичные образования не найдены. Однако не исключено, что при детальном исследовании его «чудесной сети» будут обнаружены новые детали строения этого чрезвычайно сложного по структуре органа.

Органы дыхания. Дальневосточный трепанг обладает специализированными органами дыхания — парными водными легкими (рис. 24). Форма водных легких хорошо отражается в их английском названии — *respiratory tree* (респираторное дерево). Водное легкое — трубчатое весьма растяжимое образование, имеющее многочисленные ответвления, в свою очередь ветвящиеся и заканчивающиеся округлыми тонкостенными пузырьками. У основания легкие сливаются и коротким общим стволом впадают в клоаку. Цвет спавшихся водных легких дальневосточного трепанга кремовый, в растянутом состоянии их стенки бесцветны и полупрозрачны.

Правое легкое имеет относительно небольшие размеры и свободно лежит в полости тела. Левое почти вдвое крупнее и в расправленном состоянии может достигать $\frac{3}{4}$ длины тела; оно проходит снизу под первой петлей кишечника и далее следует вдоль восходящего колена последнего, тесно примыкая к легочному кровеносному сплетению «чудесной сети». Ответвления водного легкого переплетаются с сосудами «чудесной сети», но не срастаются с ними.

Водные легкие представляют собой тонкостенные выросты стен

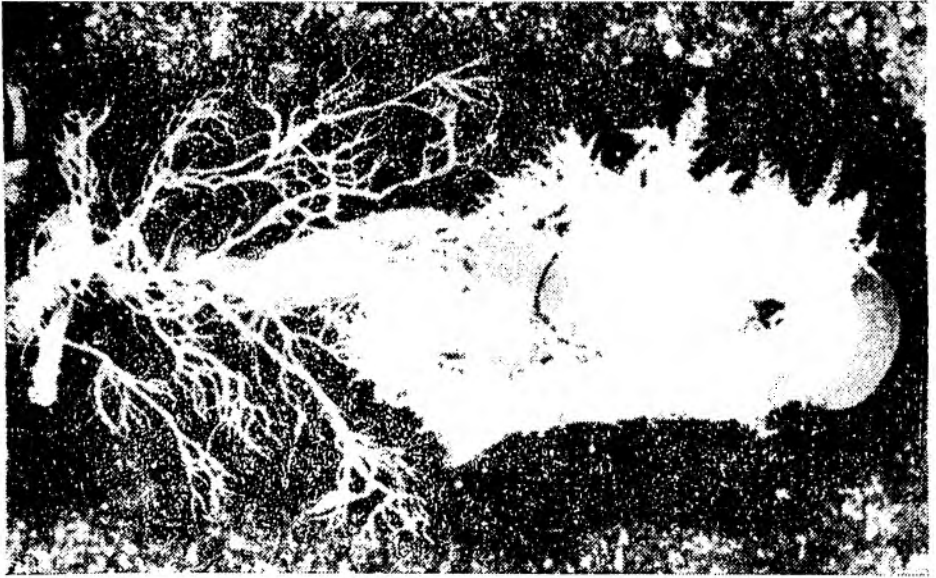


Рис. 24. Половая железа, кишечник и водные легкие дальневосточного трепанга

ки тела и имеют сходное с ней гистологическое строение — выстилающий эпителий, соединительнотканый слой, два тонких слоя мышц (продольных и поперечных) и целомический эпителий. Разветвления легких имеют более тонкую стенку, а в терминальных пузырьках она представлена только двумя слоями эпителия.

Очень важную роль в выполнении дыхательных движений играет клоака, которую с функциональной точки зрения с равным основанием можно считать частью как пищеварительной, так и дыхательной системы. В то же время морфологически клоака ближе к органам пищеварения, и ее строение рассматривается в соответствующем разделе.

Нервная система. Нервная система дальневосточного трепанга построена по общему с другими голотуриями плану (HUMAN, 1955; SMITH, 1966) и подразделяется на два отдела — эктоневральный и гипоневральный. Эктоневральная нервная система состоит из нервного кольца, радиальных нервных стволов и их ответвлений (рис. 15). Окологлоточное нервное кольцо залегает под кожей по периферии буккальной мембраны у основания щупалец, кнаружи от перибуккального синуса. От кольца отходят крупные щупальцевые нервы, волокна, иннервирующие перибуккальную мембрану и стенки глотки, и пять радиальных нервных стволов.

Радиальные стволы проходят через вырезки на переднем крае радиальных пластинок известкового окологлоточного кольца и в виде плоских тяжей направляются по амбулакрам к заднему концу тела животного, заканчиваясь у последних амбулакральных ножек. На всем протяжении радиальных нервных стволов их сопровождает, отделяя от соединительнотканного слоя стенки тела, эпиневральный канал. По пути следования радиальных нервных стволов они отдают

волокна, иннервирующие амбулакральные ножки и образующие слабо развитое у трепанга субэпидермальное и довольно мощное субэпителиальное нервные сплетения.

Гипоневральный отдел нервной системы представлен у дальневосточного трепанга радиальными стволами, которые залегают вдоль амбулакров несколько глубже эктоневральных стволов и отделяются от последних узким промежутком. Гипоневральный нервный ствол сопровождается по всей длине гипоневральным синусом⁸, отделяющим нервные стволы от лежащих глубже кровеносных и амбулакральных каналов (рис. 17). Гипоневральные стволы как в переднем, так и в заднем концах тела заканчиваются слепо. По длине гипоневрального тяжа от него отходят многочисленные нервные волокна, которые принимают участие в образовании субэпидермального и субэпителиального нервных сплетений и непосредственно иннервируют кольцевые и продольные мышцы тела.

Половая система. Дальневосточный трепанг — раздельнополое животное. Внешний половой диморфизм не выражен, и самца от самки можно отличить только после вскрытия или во время нереста — по цвету половых продуктов. Половая железа (гонада), как у всех других голотурий, одна. Она располагается в передней части полости тела в спинном интеррадиусе над кишечником. Гонада дальневосточного трепанга состоит из двух пучков разветвленных трубочек (10—30 и более), лежащих с двух сторон дорсального мезентерия (рис. 24). Размеры гонад зависят от величины животного и в значительной степени от сезона. В преднерестовый период длина половых трубочек может превышать длину тела животного, их отростки проникают в промежутки между внутренними органами, заполняя почти все свободное пространство полости тела; после нереста гонады почти неразличимы.

Цвет женских гонад интенсивно розовый, мужских — белый. Отличаются они и тем, что у самок половые трубочки имеют равномерную по длине толщину, тогда как у зрелых мужских гонад по длине трубочек располагаются утолщения и перетяжки, конфигурация которых может меняться.

В период нереста в гонадном пучке можно наблюдать, кроме нормально развитых, очень мелкие и тонкие половые трубочки. По мнению К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), половые продукты в таких трубочках растут и созревают на следующий год.

Пучки трубочек сходятся в общее основание, представляющее собой довольно плотное тело, расположенное в передней части дорсального мезентерия. Половые трубочки прикрепляются очень прочно и легко обрываются (что и наблюдается при эвисцерации), тогда как основание гонады остается на мезентерии и после отрыва от него пищеварительной трубки.

⁸ Л. Хаймен (Huyan, 1955, с. 477) пишет: «В старых работах (и не только в старых.— В. Л.) гипоневральный синус именуется псевдогемальным или иногда перигемальным каналом, что создает атмосферу тайны [air of mystery] вокруг этой полости. Гипоневральный синус, или канал, не является частью гемальной системы за исключением того, что содержащаяся в нем жидкость мало отличается от гемальной и жидкости других полостей; это просто целомический канал, который, подобно эпиневральному синусу, служит смягчающей прокладкой для радиального нервного ствола, а также, по-видимому, обеспечивает его питание».

От полости основания гонады вперед направляется длинный и очень тонкий половой проток (гонодукт), открывающийся в спинном интеррадиусе СД на некотором расстоянии от основания щупалец половым отверстием (гонопором).

Половые трубочки снаружи покрыты целомическим эпителием с четкими клеточными границами. За эпителием следуют поперечные и продольные мышечные волокна, тонкий слой соединительной ткани, содержащий вытянутые палочковидные ядра, и гомогенная базальная мембрана (Низовская, 1969). Особенности строения половой железы, связанные с развитием в ней половых клеток, рассматриваются в главе 8. Просвет полового протока выстлан реснитчатым эпителием, за которым следует слой соединительной ткани, продолжающийся в соединительнотканый слой мезентерия.

Изменчивость

Данные об изменчивости дальневосточного трепанга ограничиваются в основном популяциями, обитающими у побережья Приморья и Японских островов. Размах изменчивости основных морфологических признаков этого вида рассмотрен выше, при описании отдельных морфологических структур. Наиболее вариабельные признаки — строение спикул, полиевых пузырей и окраска голотурий.

У дальневосточного трепанга, обитающего у побережья Японии, наиболее изучены характерные особенности двух основных «коммерческих» форм этой голотурии — зеленой и красной (табл. 2 и 4). Наиболее существенные различия касаются, кроме окраски, формы спикул щупалец и кожи тела, а также строения оболочки зрелых яиц.

У особей из популяций с побережья Приморья форма палочек

Т а б л и ц а 4. Характерные признаки основных «коммерческих» форм дальневосточного трепанга с побережья Японии

Признак	Зеленая форма	Красная форма
Преобладающая форма полие- ва пузыря	Короткий с закруг- ленным концом (тип I) *	Вытянутый с оттянутым и заостренным концом (тип III) *
Строение спикул		
Палочки щупалец	С тонкими шипиками	С редкими разветвленными выростами и шипиками
Диск башенки		
Форма	Неправильная	Правильная
Перемычки между отвер- стиями	Узкие	Широкие
Наличие студенистой оболочки на зрелых яйцах	Отсутствует	Имеется
Способность сокращать тело при раздражении	Незначительная	Тело сокращается почти до формы шара

* В табл. 2 работы С. Чон и И. Осима (Choe, Ohshima, 1961) допущена опечатка — обозначения «зеленые» и «красные» следует поменять местами. В этом можно убедиться, сравнив таблицу, текст статьи, английское резюме к ней и данные более поздней работы — Чое, 1963.

щупалец варьирует, но не связана явно с другими морфологическими признаками. Несравненно выше информативность такого признака, как строение диска башенок у молодых голотурий. Исследование нашего материала не выявило преобладания какого-либо определенного типа формы диска. Практически у каждой ювенильной особи можно найти все типы формы диска, представленные в табл. 3, хотя и в разных соотношениях. В частности, рис. 9 выполнен с препарата спикулы одной особи трепанга (длина тела около 3 мм). Это позволило полностью исключить возможность влияния таксономической разнородности материала. Можно с уверенностью утверждать, что рассмотренные типы формы диска отражают именно полиморфизм этих элементов.

Сопоставим полученные нами данные о строении спикул у дальневосточного трепанга, обитающего у берегов Приморья, и у особей с японского побережья (Choe, Ohshima, 1961). С. Чои и И. Осима сообщают о существовании двух типов формы диска башенки, которые можно считать соответствующими (по крайней мере по описанию) выделяемым нами двум группам формы диска с крупными и мелкими отверстиями (группы А и Б). Однако, по данным японских исследователей, каждый из этих типов спикул характеризует определенную «коммерческую» форму, т. е. по крайней мере крупную группу особей, тогда как в нашем материале спикулы этих двух групп совместно встречаются даже у одной особи. Более того, различная ширина перемычек и края диска, отмечаемая японскими авторами как характерная для разных «коммерческих» форм дальневосточного трепанга, встречается в нашем материале не только у одной особи, но даже в одной спикуле (рис. 11, сверху).

Разница еще более очевидна, если обратиться к приводимым Чои и Осима изображениям диска башенок (Choe, Ohshima, 1961, Fig. 2). Оба изображенных на рисунке диска, характеризующих, по Чои и Осима, разные «коммерческие» формы, могут быть отнесены к одному типу (а именно А_{1а} по нашей номенклатуре). Таким образом, полиморфизм спикул изученных нами особей трепанга выражен в значительно большей степени, чем у голотурий с побережья Японии.

Чрезвычайно изменчивым признаком у дальневосточного трепанга является окраска, дающая прекрасный материал для популяционных исследований. К сожалению, как уже отмечалось, использование этого признака у рассматриваемого вида весьма затруднено нестойкостью окраски, полностью исчезающей при фиксировании любым способом. Только в самые последние годы в связи с широким развитием цветной фотографии появилась возможность получать сравнимый материал по изменчивости окраски.

У дальневосточного трепанга с побережья Приморья наиболее обычной можно считать равномерную красно-коричневую окраску спинной стороны. В большинстве исследованных районов встречены совместно обитающие особи дальневосточного трепанга, окраска которых заметно различается, и какого-либо преобладания одного из вспомогательных типов окраски не наблюдается. В то же время на некоторых участках отмечены группировки голотурий, сходных по окраске. Так, у мыса Шкота в прол. Старка и в бух. Витязь в некоторых выборках большинство особей окрашены в светлый зеленовато-желтый цвет. Существенных различий в условиях обитания этих груп-

пировок и встречающихся на соседних участках голотурий с преобладанием красно-коричневой окраски обнаружить не удалось.

Несмотря на все разнообразие окраски дальневосточного трепанга, обитающего у берегов Приморья, у взрослых особей здесь не встречаются варианты окраски, свойственные трем основным «коммерческим» формам трепанга с побережья Японии (Choe, Ohshima, 1961). Окраска спинной стороны приморского трепанга часто близка к таковой особей красной формы, но для последней характерна красная окраска и брюшной стороны, что не отмечено у голотурий в нашем материале. Не встречаются в Приморье и особи с наиболее распространенной в Японии голубовато-зеленой окраской спинной стороны тела (зеленая форма) и голотурин, полностью окрашенные в черный цвет (черная «коммерческая» форма).

Наиболее типичная окраска трепанга из зал. Петра Великого отчасти сходна с окраской очень немногочисленных у побережья Японии (1—2% общего количества) голотурий, которых Чои и Осима рассматривают как форму, промежуточную между красной и зеленой. У одного из двух описанных вариантов этой промежуточной формы спинная сторона окрашена в темный коричнево-красный цвет, а брюшная и амбулакральные ножки — в темно-зеленый, что отмечается у приморского трепанга. В то же время голотурин, обитающие у побережья Приморья, по описанию несколько отличаются от этой формы цветом щупалец (зеленоватым в первом случае и коричнево-красным во втором) и стенки тела в разрезе (соответственно голубовато-белым и светло-коричневым).

Среди молодежи трепанга длиной тела 5—50 мм, даже собранной с одного участка, обычно встречаются особи красно-коричневого и равномерно зеленого цветов. Данные о соответствии окраски ювенильных и взрослых особей отсутствуют. В непосредственной близости от мест сбора ювенильных разноокрашенных голотурий обитают взрослые дальневосточные трепанги с обычной окраской.

Приведенные сведения показывают весьма значительную изменчивость дальневосточного трепанга, обитающего у побережья Приморья. Ряд морфологических черт отличает его от голотурий, встречающихся у побережья Японии:

у молодых животных в значительно большей степени выражен полиморфизм спикул типа башенки из кожи тела, проявляющийся в варьировании величины отверстий, ширины и формы края диска;

не установлено связи преобладающей формы спикул с определенной окраской, морфологическими и экологическими особенностями животных;

у взрослых особей не встречается характерная для трех «коммерческих» форм зеленая, красная или сплошь черная окраска тела;

не выявлено преобладания какого-либо одного типа конфигурации полнева пузыря в выборках из разных районов;

отмечен новый тип формы полнева пузыря — оттянутый конец с дополнительными вздутиями.

Вопросы, связанные с возрастной изменчивостью дальневосточного трепанга, будут рассмотрены в главе 9.

Мышечный аппарат

Наиболее полно исследовано функционирование самых мощных мышц дальневосточного трепанга — продольных, которые играют главную роль в передвижении голотурий.

Локомоция у трепанга осуществляется посредством изменения формы тела, вызываемого волной мышечного сокращения, которая распространяется по направлению от заднего конца к переднему. Амбулакральные ножки выполняют при этом преимущественно функцию прикрепления и сами в продвижении тела участия почти не принимают.

Перед началом движения тело вытянуто и прикреплено к субстрату всеми амбулакральными ножками ползательной подошвы (рис. 25). Движение начинается расслаблением кольцевых и сокращением продольных мышц заднего конца тела, приводящим к его укорочению; ножки этой части тела вначале открепляются от субстрата, а затем вновь прикрепляются в новом положении. Волна мышечного сокращения последовательно продвигается по телу голотурии, что приводит к сгибанию тела в вертикальной плоскости.

Ножки на участках ползательной подошвы, предшествующих прохождению мышечной волны, последовательно открепляются; этому, по-видимому, способствует изменение направления тянущего усилия, обусловленное деформацией подошвы. Открепившаяся ножка заносится вперед и при последующем расслаблении тела вновь прикрепляется к субстрату. Волна сокращения, достигнув переднего конца тела, вызывает продвижение его вперед, после чего цикл повторяется.

Волны сокращения проходят по телу с разной скоростью и амплитудой. Они обычно достаточно хорошо заметны по изменению поперечника тела; особенно удобно наблюдать волны сокращения на светлоокрашенных животных, у которых они проявляются в виде более темной поперечной полосы.

Одновременно по телу дальневосточного трепанга проходит только одна мышечная волна. «Шаг» — расстояние, на которое голотурия продвигается вперед в результате одной волны, — составляет при бы-

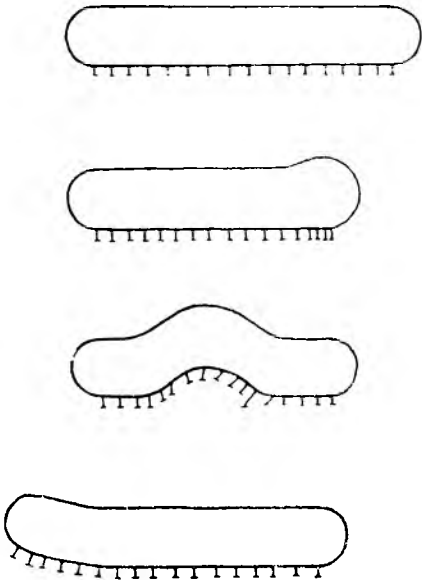


Рис. 25. Последовательные фазы передвижения дальневосточного трепанга. Вертикальный изгиб тела преувеличен

стром движении 20—30% длины тела. При максимальной наблюдаемой нами скорости движения дальневосточного трепанга (11 см/мин при длине тела около 20 см) скорость распространения волны мышечного сокращения вдоль тела составила около 0,5 см/с.

Тип локомоции, свойственный дальневосточному трепангу, отмечается у многих видов голотурий. Ж. Паркер (Parker, 1921), воспользовавшись классификацией, разработанной при изучении движения брюхоногих моллюсков, отнес ее к прямому монотаксическому типу. Этот исследователь впервые отметил удобство использования голотурий, движение которых сопровождается прохождением единичной волны, в качестве экспериментальных животных при исследовании механики движения.

Продольные мышечные ленты участвуют во втягивании околотротового отдела животного, поскольку у дальневосточного трепанга, как и у остальных представителей отряда, отсутствуют специальные мышцы-ретракторы. Втягивание осуществляется одновременным сокращением проксимальных отделов лент, прикрепляющихся к окологлоточному скелетному кольцу. При этом кольцо оттягивается назад и деформируется — его пластинки разворачиваются и их наклон друг к другу значительно увеличивается. Выталкивание околотротового отдела осуществляется за счет давления перизисцеральной жидкости при расслаблении продольных мышечных лент.

При одновременном сокращении продольных мышц по всей их длине происходит укорочение тела голотурии с одновременным увеличением его поперечника. Способность сокращать тело у разных животных неодинакова. Так, особи красной «коммерческой» формы дальневосточного трепанга при раздражении приобретают почти шарообразную форму, тогда как у голотурий, относящихся к зеленой форме, тело сокращается незначительно (Choe, Ohshima, 1961).

Выполнение многих важных физиологических функций организма голотурий связано с ритмическими сокращениями мышц. Ритмическое сокращение некоторых мышц (например, в стенках кровеносных сосудов) носит миогенный характер, тогда как пульсация мышц клоаки — нейрогенный.

В связи с сильной изменчивостью формы тела дальневосточного трепанга возникает вопрос о сократимости волокон соединительнотканного слоя стенок тела. Их сокращение можно вызвать только весьма сильным механическим раздражителем; электрические, химические и термические стимулы не оказывают на них действия (Takahashi, 1966). По-видимому, эти волокна сами активно не сокращаются и изменение площади кожно-мышечного мешка происходит под действием мышц. Остается неясным, укорачивается ли каждое волокно или же они сдвигаются относительно друг друга.

Сократительные свойства продольных мышц дальневосточного трепанга исследовал М. Такахаша (Takahashi, 1974). В эксперименте использовали препараты из полосок мышц около 1 мм в поперечнике и 40 мм в длину. Мышцы медленно сокращались под действием ацетилхолина и КСl. Максимальное напряжение под действием КСl (7,6 кг/см²) достигалось при концентрации 0,4 М. Максимальное напряжение под действием ацетилхолина установить не удалось, так как мышца дезагрегировалась при концентрациях ацетилхолина выше 1×10^{-4} М. Кофеин не вызывал сокращения мышц.

После быстрого снятия нагрузки на ранней фазе сокращения, вызываемого ацетилхолином, напряжение мышцы немедленно восстанавливалось, на поздних стадиях восстановления не происходило. Добавление серотонина и хлорбутанола на любой стадии ацетилхолинового сокращения не вызывало снижения напряжения. Глицеринизация мышц не сказывалась на характере их сокращения под действием ацетилхолина.

Некоторые свойства сократительного белка миозина **В** из продольных мышц дальневосточного трепанга исследовал Т. Фурукори (Furukohri, 1971a). АТФ-азная активность миозина **В** оказалась очень низкой, она значительно усиливалась в присутствии CaCl_2 в широком диапазоне концентраций KCl . Mg^{++} ингибировал АТФ-азную активность при высокой и низкой концентрациях KCl . Зависимость АТФ-азной активности миозина **В** из гладких мышц дальневосточного трепанга от концентрации KCl , величины рН и концентрации ЭДТА оказалась сходной с подобными характеристиками, полученными для миозина **В** из поперечнополосатых мышц кролика.

Глицеринизированные волокна продольных мышц трепанга сокращаются при добавлении АТФ. Для сокращения необходимо присутствие Mg^{++} , Ca^{++} не оказывает влияния на сокращение, хотя сильно активирует АТФ-азную активность миозина **В**. Время сокращения мышечного волокна при добавлении АТФ составило в эксперименте около 20 с.

Из продольных мышц дальневосточного трепанга был выделен также миозин (Furukohri, 1971b). Его АТФ-азная активность оказалась ниже, чем у миозина из поперечнополосатых мышц кролика, но общий характер зависимости АТФ-азы от концентрации ионов и рН был сходен. АТФ-азная активность возростала при обработке трипсином и добавлении низких концентраций мочевины и ПХМБ (ртутная соль п-хлорбензойной кислоты). Миозин из гладких продольных мышц дальневосточного трепанга, по-видимому, отличается от миозина косоисчерченных мышц беспозвоночных и сходен с миозином гладких мышц позвоночных.

Целомическая жидкость и целоמוциты

Целомическая жидкость в полости тела и сосудистых целомических образованиях дальневосточного трепанга находится в постоянном, хотя и медленном, движении. Циркуляция перивисцеральной жидкости происходит преимущественно под действием ресничек стенки тела, а также целомического эпителия внутренних органов. Реснички вызывают движение жидкости, направленное вдоль стенок тела трепанга к его заднему концу, противоток осуществляется по оси тела. Большую роль в перемещении перивисцеральной жидкости играют периодические изменения объема водных легких и клоаки при дыхании, перистальтические сокращения кишечника, изменения формы тела при локомоции. Скорость циркуляции жидкости зависит от давления, создаваемого в полости тела.

В амбулакральных придатках движение целомической жидкости происходит как под действием сокращения ампул, так и благодаря биению ресничек эпителия. В щупальцах, где очень удобно наблюдать

за перемещением амбулакральной жидкости, она направляется к вершинам этих образований вдоль обращенной ко рту, а в обратном направлении — вдоль наружной стенок.

Стенки тела дальневосточного трепанга, как и других голотурий, хорошо проницаемы в обоих направлениях для воды и ионов. Из анионов хлориды имеют более высокую проницаемость, чем сульфаты, из катионов в порядке уменьшения проницаемости располагаются К, Na, Ca, Mg. При изменении концентрации солей в окружающей воде соответственно изменяется их концентрация и в целомической жидкости. При перенесении животных в разбавленную (до 80%) морскую воду общая масса их тела за счет насыщения воды увеличивается, а в воду с повышенной (до 110%) соленостью — понижается. В то же время если при уменьшении концентрации солей в воде поддерживать осмотическое давление добавлением органических веществ, концентрация солей в целомической жидкости не меняется.

Вследствие высокой проницаемости стенок тела дальневосточного трепанга для солей целомическая жидкость по своему составу весьма близка к окружающей морской воде, отличаясь от нее более высоким содержанием некоторых органических соединений и углекислого газа. В амбулакральной жидкости наблюдается повышенное содержание ионов калия. При стоянии на воздухе в целомической жидкости образуется сгусток из агрегатов содержащихся в ней целомочитов.

Целомическая жидкость омывает или соприкасается с важнейшими внутренними органами дальневосточного трепанга и, несомненно, принимает участие в снабжении их питательными веществами, а также в удалении экскретов. Сведения о роли целомической жидкости голотурий в транспортировании кислорода отрывочны и противоречивы. У одних видов кислородная емкость перивисцеральной жидкости выше, чем окружающей воды, у других ниже (Farmanfarman, 1966). Перивисцеральная жидкость обладает наиболее низким среди других тканей иглокожих уровнем дыхания (Giese, 1966). Очень велико значение перивисцеральной жидкости как опорной структуры. В организме голотурий, известковые скелетные элементы которых редуцированы, она выполняет функцию гидростатического скелета.

Весьма важную, хотя и не до конца выясненную роль играют в организме голотурий целомочиты. Как уже упоминалось, у стихоподид встречаются амебоциты, лимфоциты, морула-клетки и кристаллические клетки. Амебоциты — наиболее распространенный тип — принимают участие в фагоцитозе (Andrew, 1962; Hetzel, 1963), процессе свертывания крови (образование тромба), всасывании и транспортировании питательных веществ (Boothian, Giese, 1959). О функции лимфоцитов почти ничего не известно. Морула-клетки принимают, по-видимому, участие в процессе пищеварения, в частности в транспорте аминокислот (Hetzel, 1965). Имеются данные, что при их участии образуются коллагеновые волокна соединительной ткани при заживлении ран. Кристаллическим клеткам приписывается ведущая роль в образовании скелетных элементов (Hetzel, 1963).

Амбулакральная система

Амбулакральная система с функциональной точки зрения представляет собой разветвленный мышечный мешок, наполненный жид-

костью. Принцип ее работы основан на создании в этой жидкости гидростатического давления с помощью сокращения мышечных стенок. С технической точки зрения амбулакральная система голотурий — объемная гидравлическая передача, т. е. устройство для передачи движения при помощи жидких звеньев за счет гидростатического напора. Основные элементы такой передачи — ведущее звено (объемный насос или гидроаккумулятор), резервуар для рабочей жидкости, магистральные трубопроводы и ведомое звено — объемный гидродвигатель.

В амбулакральной системе ведомым звеном, по принципу действия соответствующим силовому гидроцилиндру, является амбулакральная ножка или щупальце. В качестве ведущего звена (гидронасоса) используются ампулы ножек и щупалец. Основной резервуар рабочей жидкости — полость тела голотурии, связанная с окружающей водой. В систему включены также гидроаккумулятор и заборное устройство (рис. 26).

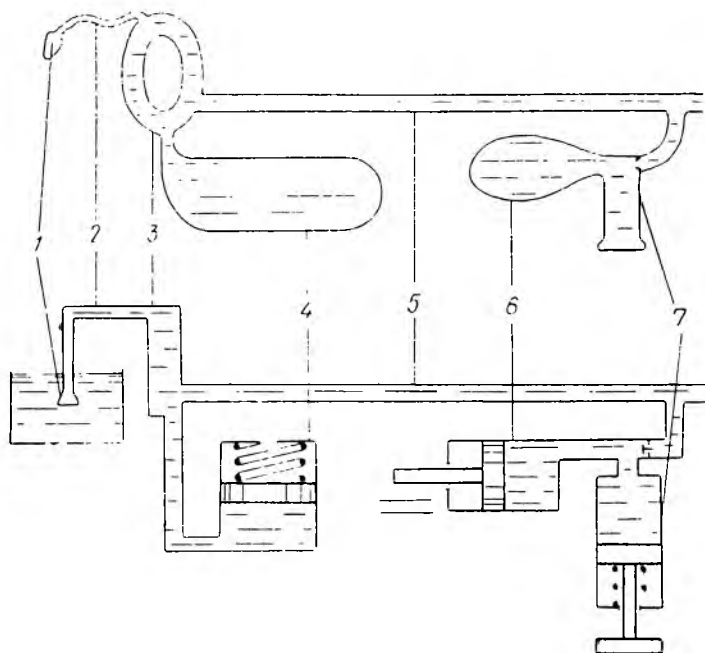


Рис. 26. Принципиальная гидравлическая схема амбулакральной системы дальневосточного трепанга.

1 — мадрепоровая пластинка; 2 — каменный канал; 3 — кольцевой канал; 4 — лифс пузырь; 5 — радиальный канал; 6 — ампула амбулакральной ножки; 7 — ножка

В отличие от большинства используемых в технике гидравлических передач, в амбулакральной системе давление создается не в одном обслуживающем всю систему устройстве, а каждый исполнительный орган (ножка, щупальце) имеет собственный гидронасос — ампулу. Такая схема позволяет уменьшить гидравлические потери в системе, что снижает затраты на ее функционирование, обеспечивает в случае необходимости перепад давления в отдельных участках и, главное, неизмеримо повышает ее надежность. Множественные нару-

щения герметичности системы при обрыве большого числа ножек и щупалец не вызывают видимых изменений в функционировании оставшихся органов. Даже при таких тяжелейших травмах, как перерезание тела трепанга на несколько частей, сопровождающихся повреждением магистральных подводящих каналов, в отдельных частях тела сохраняется более или менее организованная деятельность амбулакральных придатков.

Другое важное отличие амбулакральной системы от технических устройств — многофункциональность ее компонентов. Так, крупные сосуды являются не только магистралями, но и запасными резервуарами, и гидроаккумуляторами, поддерживающими давление рабочей жидкости на отдельных участках. Функциональное значение некоторых специализированных элементов системы, и в первую очередь полиевого пузыря, до конца не выяснено.

Возможны три основные функции этого образования (Nichols, 1966). Он может принимать излишек жидкости из ампул при одновременном сокращении многих амбулакральных ножек и щупалец, вызванном сильным раздражением животного. Полиев пузырь может также способствовать поддержанию тургора в оральном районе системы, поскольку из-за движения щупалец в процессе питания давление в перифарингеальном отделе целома периодически меняется. Наиболее вероятно предположение, что этот орган действует как накопительная емкость для жидкости, поступающей через каменистый канал, с целью ее последующего расходования в системе амбулакральных ножек и ампул. Возможно и совмещение указанных функций.

Исполнительные механизмы амбулакральной системы — локомоторные ножки и щупальца — нормально функционируют только при равенстве давления жидкости в системе и окружающей среде. Важнейшую роль в выравнивании давления играют мадрепоровая пластинка и каменистый канал. Одна из основных функций мадрепорита — регулирование давления в системе при перемещении трепанга по вертикали на субстратах со значительными уклонами или при продолжительных изменениях уровня воды в месте обитания животного (например, в результате приливо-отливных явлений).

Реснички, окружающие сквозные отверстия мадрепорита, вызывают ток жидкости, направленный внутрь системы. У дальневосточного трепанга, как и у большинства других голотурий, мадрепорит находится в полости тела и не имеет непосредственного контакта с окружающей водой. Этим, по-видимому, уменьшается опасность засорения его пор и проникновения посторонних частиц.

Амбулакральная ножка и связанная с ней ампула представляет собой в значительной мере автономную локомоторную единицу амбулакральной системы. Внутри каждой такой единицы поддерживается циркуляция жидкости. Отдельная единица может отключаться от остальной части системы обратным клапаном, препятствующим оттоку жидкости из единицы ножка — ампула. Клапан приводится в действие специальной внутренней мышцей.

Движения амбулакральных ножек по своей структуре довольно просты. Каждая ножка совершает циклически повторяющиеся движения — шаги. Отдельный шаг включает расслабление, вытягивание вперед, поворот вокруг точки прикрепления к субстрату и сокращение; после этого цикл повторяется. Все ножки брюшной стороны со-

вершают согласованные друг с другом и с сокращением мышц тела движения, регулируемые нервной системой. Движение ножки осуществляется повышением давления в единице ампулы — ножка, создаваемым сокращением мышечной стенки ампулы. Одновременно с повышением давления, вызывающим прямолинейное осевое удлинение ножки, сокращаются мышцы-ретракторы передней (по направлению движения) ее стенки, что и вызывает изгибание ножки. Весь цикл движения осуществляется согласованным последовательным расслаблением и сокращением «передних» и «задних» мышц стенки ножки.

Механизм присасывания амбулакральных ножек точно не выяснен. По-видимому, в прикреплении основную роль играет слизь, выделяемая клетками присасывательного диска. Прочность присасывания обуславливается плотностью прижатия диска к субстрату и, соответственно, большой поверхностью сцепления. Открепление ножки можно объяснить натяжением, создаваемым с одной стороны диска отдельной группой мышц-ретракторов. При аксиальном натяжении ножки, вызываемом, например, подъемом животного с субстрата, присасывательный диск чаще всего отрывается, но открепления не происходит. При движении трепанга открепление группы ножек по всей ширине тела происходит одновременно в момент прохождения волны сокращения ползательной подошвы.

Хотя движения околотротовых щупалец носят более сложный характер, чем у локомоторных ножек, механизм их функционирования весьма сходен. В движениях щупалец можно выделить фазы вытягивания, сокращения разветвленных отростков щупальцевого щитка, изгибания и втягивания щупальца в ротовое отверстие. При втягивании щитка щупальца происходит его очистка от захваченных частиц грунта. Каких-либо специализированных органов для очистки щупалец у дальневосточного трепанга нет, очистка происходит в результате трения о стенки глотки и о другие втянутые в глотку щупальца.

Как уже отмечалось, основная функция амбулакральной системы — поддержание в ней давления для обеспечения механических движений локомоторных ножек и щупалец. Помимо локомоции, эта система принимает участие в транспорте питательных веществ, выделениях, дыхании и передаче раздражения от чувствительных окончаний.

Пищеварение

Пища, поступившая в ротовое отверстие дальневосточного трепанга, передвигается по кишечнику с помощью перистальтических сокращений его стенок. Питание осуществляется непрерывно, поэтому в течение почти всего года, за исключением периода гипобиоза (см. главу 10), пищевой комок заполняет все отделы пищеварительной трубки. Методика определения скорости переваривания пищи голотуриями тесно связана с исследованием динамики их питания, поэтому данные о времени пищеварения рассматриваются в главе 7.

Процесс собственно пищеварения у иглокожих мало изучен. Пищеварительная система дальневосточного трепанга, как и других голотурий, лишена каких-либо специализированных железистых придатков, и локализация источника образования пищеварительных ферментов окончательно не выяснена. Существует предположение (Ну-

map, 1955), что источником поступления ферментов служат клетки перитонеального эпителия кровеносных сосудов «чудесной сети», откуда они транспортируются целомоцитами в просвет кишечника. В то же время столь необычный для многоклеточных путь ферментов нуждается в проверке (Anderson, 1966). По мнению Д. М. Федотова (1966), ферменты вырабатываются одноклеточными железами (секретирующими клетками) слизистой кишечной трубки.

Эксперименты с изолированным кишечником показывают, что стенки пищеварительной трубки проницаемы в обоих направлениях для воды, но абсолютно непроницаемы для хлоридов, глюкозы, пентозы, сахарозы, мочевины и частиц краски; в связи с этим возникает вопрос о механизме всасывания питательных веществ. Имеются данные (Rosati, 1968, 1970), что в транспорте питательных веществ активно участвуют целомоциты. Можно предположить два возможных механизма сорбации с их участием: а) питательные вещества проникают через выступающий эпителий в соединительнотканый слой пищеварительной трубки и здесь захватываются целомоцитами; б) эти вещества поглощаются целомоцитами в эпителиальных клетках и оттуда транспортируются к периферии стенки кишечника.

Помимо внеклеточного, у голотурий показано внутриклеточное пищеварение, по крайней мере жиров (Федотов, 1966). При рассмотрении баланса вещества у дальневосточного трепанга не следует упускать из виду и возможность поглощения органического вещества через покровы тела (Prim et al., 1976).

Детальное исследование содержания в пищевом комке и кишечном соке дальневосточного трепанга азота выполнил И. Танака (Танака, 1958а). Группу голотурий выдерживали в садках в условиях полного лишения пищи в течение 30 ч в декабре, 165 ч в июле и 45 ч в октябре, после чего животным предоставляли возможность питаться. Через равные промежутки времени отбирали пробы из ближайшей к рту части пищевого комка (компактный пищевой комок продвигался к анальному отверстию) и кишечного сока из заднего нисходящего отдела пищеварительной трубки.

Динамика изменения содержания азота в разные сезоны оказалась довольно близкой. Общий азот в пище составлял 0,11% (к сухой массе) в начале эксперимента и уменьшался до 0,06% через 18 ч, что можно объяснить всасыванием. С 18 до 24 ч содержание азота вновь увеличилось до 0,07%; это, по-видимому, свидетельствовало о наличии животных со свободными от пищи кишечниками.

Содержание в кишечном соке общего азота в течение первых 50 ч голодания уменьшилось с 71 до 34 мг% и оставалось примерно на том же уровне до конца эксперимента (165 ч). Содержание небелкового азота в течение первых 12 ч быстро возрастало до максимума (с 75% от общего азота до 90%), к 50 ч снизилось до 70% и далее оставалось неизменным.

Полученные данные, по мнению И. Танака, свидетельствуют о том, что пищеварение активно идет в течение 12 ч, а после 50 ч голодания процессы пищеварения и всасывания приостанавливаются. Это подтверждается падением рН кишечного сока в течение 12 ч с 6,1 до 5,6. В последующий период кишечник освобождался от пищи и к 50 ч рН возрастал до 5,9, оставаясь на этом уровне до конца опыта.

С момента начала питания животных уровень общего азота быстро возрастал и через 5 ч достиг 90 мг%, а к 16 ч — максимальной величины (94 мг%), что можно объяснить только поступлением азота из пищи. Через 70 ч после начала питания количество общего азота нормализовалось и достигло уровня, наблюдаемого у голотурий до начала голодания. Содержание небелкового азота также достигало максимальной величины (73 мг% от общего) через 16 ч, а затем постепенно снизилось до нормального, что можно рассматривать как свидетельство всасывания продуктов протеолиза из кишечного сока.

Данные, полученные японским исследователем, позволяют понять некоторые процессы, сопровождающие пищеварение у дальневосточного трепанга. Однако необходимо иметь в виду, что они получены в условиях полного освобождения кишечника от пищи, чего не наблюдается в процессе нормального питания трепанга.

Тот же исследователь (Такака, 1958а) провел измерение уровня небелкового азота и глюкозы в целомической жидкости (предварительно освобожденной от форменных элементов отстаиванием и фильтрацией) голотурий в период голодания и последующего возобновления питания (рис. 27). Различие в динамике изменения уровня двух

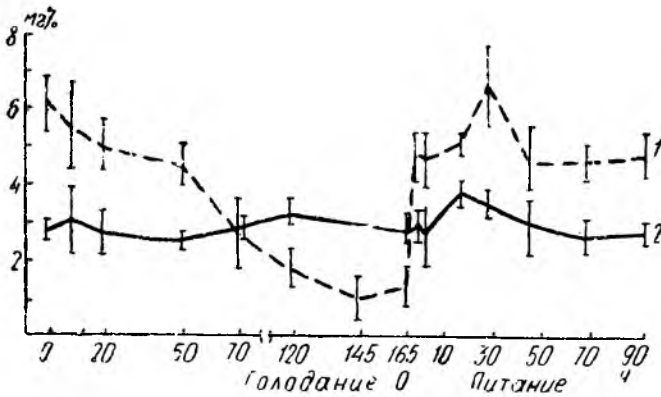


Рис. 27. Изменение содержания сахара (1) и небелкового азота (2) в полости жидкости дальневосточного трепанга. (По: Такака, 1958а)

рассмотренных веществ может быть объяснено тем, что при голодании азотистые соединения мобилизуются из запасующих тканей, тогда как глюкоза поглощается тканями в процессе метаболизма и не восполняется при голодании. Поступление в кишечник питательных веществ почти не сказывается на содержании в целомической жидкости небелкового азота, но немедленно повышает уровень глюкозы.

Кровеносная система

Кровь дальневосточного трепанга представляет собой бесцветную жидкость, содержащую некоторое количество целомцитов нескольких типов. Для нее получены следующие физические характеристики: депрессия точки замерзания — 1,980°C, вязкость при 19°C — 1,446, поверхностное натяжение при 19°C — 0,889—0,903 (Yazaki, 1929). По химическому составу кровь близка к амбулакральной и перивисцеральной жидкости, отличаясь содержанием ряда веществ и динамикой его изменения.

Движение крови по кровеносным сосудам вызывается медленны-

ми перистальтическими сокращениями их стенок. Перистальтические волны имеют многогенную природу, они усиливаются адреналином и ингибируются низкими концентрациями ацетилхолина. В последние годы появились данные, что у некоторых видов голотурий есть специализированные органы, обеспечивающие правильную циркуляцию жидкости в системе (Herreid et al., 1976), однако у дальневосточного трепанга такие структуры не найдены.

Функция кровеносной системы дальневосточного трепанга, как и других иглокожих, остается во многом неясной. Тесная связь ее с кишечником указывает на возможность участия крови в переваривании, транспортировании и всасывании питательных веществ, но прямых доказательств такого участия нет. Возможная роль крови в транспорте питательных веществ к органам подтверждается тем, что содержание в ней восстановленных сахаров и азотистых соединений значительно выше, чем в привисцеральной жидкости (Giese, 1966).

Высказывается предположение, что стенки кровеносных сосудов являются местом образования целомоцитов (Herreid et al., 1976). Если мнение ряда авторов (Hutner, 1955; Anderson, 1966) о значительном участии целомоцитов в движении питательных веществ в организме голотурий справедливо, то роль кровеносной системы заключается в более быстром их распределении. Несомненно важное значение имеет кровеносная система в процессе дыхания голотурий. Многочисленные мельчайшие кровеносные сосуды легочного сплетения «чудесной сети», непосредственно контактирующие с разветвлениями левого водного легкого, имеют развитую поверхность, участвующую в обмене газов. Поскольку обе системы (дыхательная и кровеносная) разделены, кислород для поступления в кровь должен проникнуть через стенку водного легкого, слой целомиической жидкости и стенку кровеносного сосуда, т. е. преодолеть расстояние не менее 0,25 мкм (Herreid et al., 1976). Такое строение весьма затрудняет транспорт газов и может обеспечить только очень низкий уровень потребления кислорода, который и характерен для голотурий.

Дыхание

Клетки стенок тела и придатков голотурий проницаемы для кислорода и получают его непосредственно из окружающей воды с помощью диффузии. Диффузия через покровы тела обеспечивает поступление в организм весьма значительных количеств кислорода. Опытами с перевязыванием клоакального отверстия установлено, что у дальневосточного трепанга при температуре 8,5—13,5°C через стенку тела поступает 39—52% всего кислорода, расходуемого на дыхание; при температуре 18,5°C эта величина повышается до 60—90% (Choe, 1963). Близкий результат (53%) был получен в эксперименте с *S. mollis* (Robertson, 1972).

Наряду со стенками тела в процессе дыхания трепанга участвуют специализированные респираторные поверхности, к которым относятся водные легкие, локомоторные амбулакральные ножки и ротовые щупальца. Эти поверхности имеют различное происхождение: ножки и щупальца являются «детальями» амбулакральной (воднососудистой) системы, тогда как водные легкие находятся в тесной связи с органами пищеварения.

Амбулакральные ножки и щупальца играют, вероятно, значительную роль в обеспечении трепанга кислородом, о чем можно судить по поведению животных. При недостатке кислорода в экспериментальном сосуде голотурии поднимаются к поверхности, вытягиваются брюшной стороной вдоль поверхности воды и максимально расправляют венчик щупалец; обычные периодические пищевые движения щупалец полностью прекращаются. По-видимому, при этом кислород может диффундировать через тонкие растянутые стенки амбулакральных придатков непосредственно из атмосферы.

Водные легкие дальневосточного трепанга — глубоко специализированные органы. Их функционирование связано с пульсирующими движениями клоаки, обеспечивающими приток и отток воды. Стенки водных легких находятся в контакте с целомической жидкостью, а левое легкое связано также с системой кровеносных сосудов кишечника — «чудесной сетью». Обмен кислородом и углекислым газом с целомической жидкостью осуществляется через мембраны терминальных пузырьков водных легких с помощью диффузии.

Напряжение кислорода в целомической жидкости ниже, чем в воде, содержащейся в водных легких; этот градиент поддерживается благодаря поступлению свежей воды в просвет водных легких и движению целомической жидкости в полости тела.

Стенки водных легких непроницаемы для воды и, по-видимому, представляют собой совершенные полупроницаемые мембраны, препятствующие прохождению молекул хлоридов, сахаров и сульфатов. Кроме участия в процессе дыхания, эти органы выполняют и экскреторные функции и играют важную роль в поддержании тургора целомической жидкости.

В дыхательных движениях согласованно участвуют мышцы водных легких, клоаки и тела голотурий.

Клоака дальневосточного трепанга в нормальном состоянии совершает движения двух типов — ритмичные дыхательные движения и наблюдаемые через довольно значительные и неравные промежутки времени сокращения, обеспечивающие удаление фекалий. При «вдохе» анальный сфинктер и мышцы стенки клоаки расслабляются, а мышцы-суспензоры, поддерживающие клоаку, сокращаются, при этом давление в клоаке понижается и в нее через анальное отверстие поступает окружающая вода. Затем анальный сфинктер сокращается, плотно закрывая анальное отверстие, мышцы-суспензоры расслабляются, а кольцевые мышцы стенки клоаки сокращаются, выталкивая воду в просвет водных легких. Проникновению воды в кишечник препятствует сокращение мышц в преддверии клоаки и плотная пробка грунта в дистальном отделе кишечника. При «вдохе» мышцы водных легких и стенки тела трепанга расслаблены.

«Выдох» сопровождается сокращением мышц стенок тела, водных легких и мышц-суспензоров и расслаблением мышц стенок клоаки, а затем и анального сфинктера, пропускающего деоксигенированную воду наружу. Сокращение водных легких при «выдохе» весьма значительно, поэтому вода удаляется из всего их объема, включая терминальные пузырьки. По мере накопления в дистальном отделе кишечника грунта при «выдохе» выбрасывается порция фекальных материалов.

В процессе дыхания голотурий очень важную роль играет око-

лоанальная мембрана, на что впервые обратил внимание еще В. Крозье (Crozier, 1916). Как уже отмечалось, в состав мышц мембраны входят кольцевой сфинктер и небольшие радиальные мышцы-дилататоры; в зависимости от сочетания действия этих мышц возможно несколько положений ее края (рис. 28). Во второй фазе «вдоха», когда кольцевой сфинктер сокращен и мышцы-дилататоры расслаблены, мембрана играет роль клапана, препятствующего выходу воды из клоаки. При расслаблении сфинктера и сокращении мышц-дилататоров вода входит в клоаку, а при расслаблении обеих групп мышц — выходит из нее.

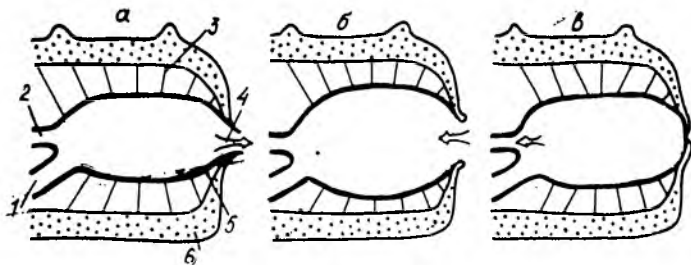


Рис. 28. Схема дыхательных движений дальневосточного трепанга. а — «выдох»; б, в — фазы «вдоха». 1 — задняя кишка; 2 — основание водных легких; 3 — подвесочные тяжи клоаки; 4 — околоанальная мембрана; 5 — клоака; 6 — стенка тела

В цикле открывания анального сфинктера можно выделить движения, совершающиеся с разной периодичностью. Одно из них — ритмическая пульсация клоаки — продолжается от одного открытия анального сфинктера до следующего и сопровождается поступлением воды в клоаку. Второй тип движения — открывание анального отверстия, сопровождающееся извержением воды из клоаки, — соответствует «выдоху». Число пульсаций клоаки между «выдохами» растет с увеличением размера голотурий и варьирует от 5 до 10.

Поскольку поступление воды при входе — осуществляется в несколько приемов, а ее извержение — в один, интенсивность движения воды через анус при «выдохе» значительно выше, и «выдох» обычно хорошо различим при наблюдении за голотуриями по движению мелких частиц грунта, увлекаемых током воды у анального конца животного.

Характер сокращения клоаки зависит от содержания в воде кислорода и некоторых химических веществ. В нормальном физиологическом состоянии дальневосточный трепанг продолжает ритмичную клоакальную пульсацию при весьма значительном (до 20% насыщения и менее) понижении содержания кислорода в окружающей воде. Такая стабильность механизма клоакальной пульсации отмечена и у *S. parvimensis* (Dimock, 1977, тогда как у *H. forskali* пульсация прекращается при падении содержания кислорода ниже 60% насыщения (Newell, Courtney, 1965).

Изолированная продольная полоска стенки клоаки пульсирует часами; частота и амплитуда сокращений вначале увеличиваются, а затем постепенно уменьшаются. При понижении содержания кислорода в воде амплитуда сокращений растет, между пульсациями появляются паузы, продолжительность которых увеличивается. Таким

образом, при ухудшении условий снабжения кислородом увеличивает-ся глубина дыхательных движений и время «выдоха». При значительном снижении содержания кислорода или при добавлении некоторых отравляющих веществ частота и амплитуда пульсаций уменьшаются до полного прекращения сокращений.

При воздействии на препарат клоаки адреналином тонус, амплитуда и частота сокращений уменьшаются. Никотин и гистамин вызывают увеличение тонуса, но постепенное снижение частоты и амплитуды. Кураре, стрихнин и атропин подавляют пульсацию, пилокарпин не оказывает влияния на препарат (Нуман, 1955).

Интенсивность и ритм дыхания. Сведения об интенсивности потребления кислорода дальневосточным трепангом немногочисленны. Ю. Э. Брегман (1973) исследовал этот показатель стандартным методом замкнутых сосудов и с помощью его модификации, позволившей проследить этот процесс в динамике. Использование такой методики позволило установить, что вслед за начальным значительным повышением потребления кислорода наступает относительная стабилизация обмена. По мере снижения концентрации кислорода в камере его потребление постоянно, хотя и медленно, снижалось. Для расчета использовали как средние данные, полученные в модифицированных камерах, так и результаты опытов в обычных закрытых камерах.

В опытах Ю. Э. Брегмана потребление кислорода дальневосточным трепангом составило 0,03 мл/г·ч. По его данным, рассматриваемый вид способен адаптировать скорость потребления кислорода при изменении температурных условий среды обитания, что объясняется эвритермностью трепанга. Вместе с тем имеются сведения (Чоэ, 1963), что интенсивность потребления кислорода этой голотурией зависит от температуры. С. Чоэ сообщил, что с повышением температуры воды у дальневосточного трепанга быстро возрастал уровень потребления кислорода (рис. 29), а величина степенного показателя в уравнении обмена снижалась. По мнению Ю. Э. Брегмана (1973), подобное быстрое изменение параметров уравнения обмена приблизительно в среднем интервале температур (13,5—18,5°C) представляется маловероятным. Брегман полагает, что на результаты Чоэ повлияли какие-то ненормальные условия проведения опытов.

В этой связи значительный интерес представляют результаты, полученные А. В. Жакиным (в печати). Он проводил измерения по-

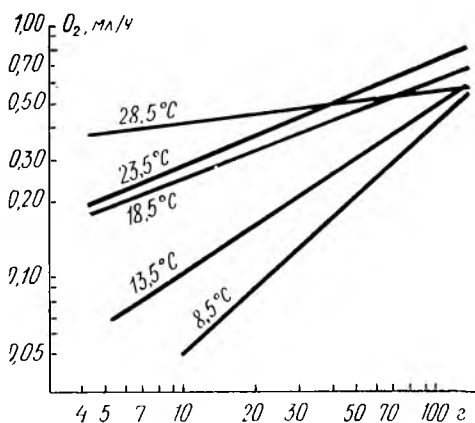


Рис. 29. Зависимость интенсивности потребления кислорода дальневосточным трепангом с различной массой кожного-мышечного мешка от температуры. Шкалы по осям логарифмические (По: Чоэ, 1963)

требления кислорода дальневосточным трепангом с февраля по ноябрь в среднем ежемесячно. Голотурий (масса кожно-мышечного мешка 70—90 г) собирали в зал. Посыета с глубины 3—4 м. Эксперименты проводили в море непосредственно в месте расположения садков с животными.

Потребление кислорода в этих опытах в течение года колебалось от $0,0017 \pm 0,0004$ мл/г·ч (март, $t=0,5^\circ\text{C}$) до $0,0127 \pm 0,0011$ мл/г·ч (начало августа, $t=26,0^\circ\text{C}$). В тех же пределах лежат значения потребления кислорода, которые получил С. Чои (Choe, 1963), однако диапазон колебаний величины рассматриваемого показателя, полученный им, несколько уже. Это, несомненно, связано с тем, что А. В. Жакин использовал в опытах животных, физиологическое состояние которых менялось в разные сезоны.

В годовом ходе интенсивности обмена у дальневосточного трепанга А. В. Жакин выделяет зоны зимнего минимума, весенне-летнего максимума, зону толерантности и осеннего спада. Зимний минимум интенсивности обмена легко объяснить низкими температурами воды. Увеличение обмена в период весенне-летнего максимума связано с повышением температуры воды и с интенсивным ростом гонад. Именно развитием генеративных органов можно объяснить значительную разницу в величинах обмена в весенний и осенний периоды при одинаковых значениях температуры. Конец периода весеннего максимума совпадает с массовым нерестом голотурий в начале августа.

Зона толерантности приходится на конец августа — конец сентября. Величина потребления кислорода в этот период остается относительно постоянной при значительных колебаниях температуры ($15,2—23,0^\circ\text{C}$) и близка к скорости потребления кислорода при $9—8^\circ\text{C}$. Уменьшение обмена в августе — сентябре можно связать с потерей животными части биомассы с половыми продуктами и внутренними органами при сезонной эвисцерации.

В октябре при температуре $15—11^\circ\text{C}$ отмечена некоторая интенсификация обмена. Она обусловлена переходом животных к активному образу жизни после эстивации, ростом гонад и восстановлением внутренних органов. Последующий период характеризуется постепенным снижением обмена вслед за уменьшением температуры воды до зимнего уровня.

Таким образом, зависимость интенсивности потребления кислорода от температуры в значительной степени определяется физиологическим состоянием голотурий и может меняться в разные периоды года.

Для исследования ритма дыхания дальневосточного трепанга и измерения объема прокачиваемой через клоаку воды было сконструировано специальное устройство (Левин, Гочаков, 1979). Устройство (рис. 30) состоит из колпачка, который с помощью эластичной мембраны с отверстием укреплается на анальном конце тела голотурии. Двумя шлангами, снабженными направленными в противоположные стороны клапанами, колпачок связан с камерой, в которую помещен регистрирующий поплавочек. Для компенсации веса колпачка он снабжен компенсационным поплавком.

В отличие от аппаратов, предложенных для этой цели ранее (Newell, Courtney, 1965; Robertson, 1972), разработанное нами устройство почти не препятствует движению голотурий и позволяет получить характеристики ритма и «глубины» дыхания в условиях, прибли

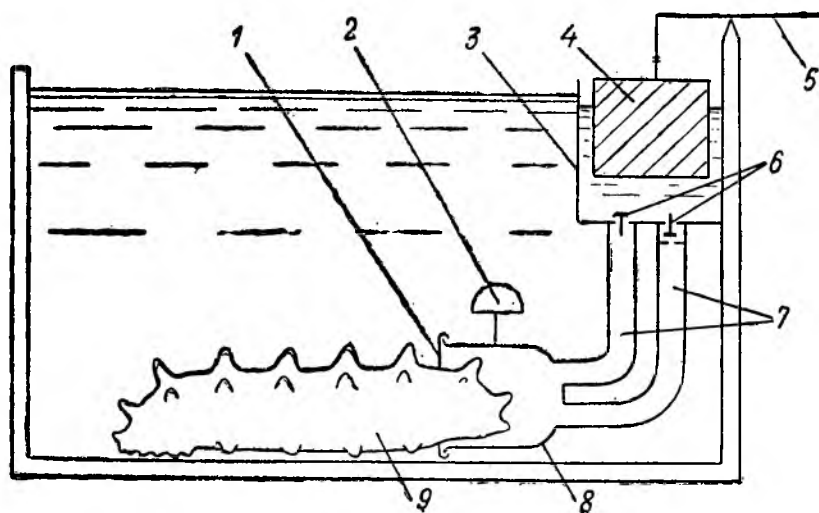


Рис. 30. Устройство для регистрации интенсивности дыхания голотурий.
 1 — мембрана с отверстием; 2 — компенсирующий поплавок; 3 — поплавковая камера;
 4 — регистрирующий поплавок; 5 — указатель; 6 — клапаны; 7 — гибкие трубки; 8 —
 колпачок; 9 — экспериментальное животное

жающихся к естественным. Прибор позволяет следить за ритмом дыхания голотурий, свободно передвигающихся по экспериментальному сосуду. Возможно даже нормальное питание, но, поскольку грунт, попадающий в колпачок при дефекации, сильно утяжеляет его, необходимо периодически корректировать плавучесть компенсационного поплавка (добавляя в него воздух).

Попутно заметим, что использование для экспериментов с дальневосточным трепангом аппаратов, в которых животное закреплено неподвижно, оказалось вообще невозможным. В отличие от *H. forskali* (Newell, Courtney, 1965) и *S. mollis* (Robertson, 1972), дальневосточный трепанг немедленно извлекает анальный конец тела из отверстия неподвижной диафрагмы; увеличение жесткости последней или уменьшение ее отверстия приводит к прекращению дыхания, появлению кольцевой раны на покровах или даже отторжению части тела за пережимом.

Анализ спирограмм дальневосточного трепанга подтверждает, что «вдох» у этого животного ступенчатый и продолжительный, а «выдох» короткий и непрерывный. Частота дыхания трепанга варьирует, в зависимости от условий опыта, в пределах двух — шести движений в минуту (дыхательное движение — промежуток времени между двумя «выдохами»). Этот показатель связан обратной зависимостью с размером животного. На частоту дыхания значительное влияние оказывает температура воды. При повышении температуры интенсивность дыхания вначале увеличивается, при температуре около 18°C достигает максимума и затем снижается. Эти данные согласуются с результатами, полученными при исследовании потребления дальневосточным трепангом кислорода (Схое, 1963).

Объем прокачиваемой при дыхании воды связан с частотой дыхания и имеет сходную зависимость от размеров животного и темпе-

ратуры. При температуре 19—20°C для трепанга длиной тела около 20 см объем прокачиваемой за один «вдох» воды составляет 4—6% общего объема тела. Эта величина почти не отличается от полученной Д. Робертсоном (Robertson, 1972) для *S. mollis*.

Зная количество кислорода, которое организм голотурии усваивает с помощью водных легких, и количество прокачиваемой через них воды с известным содержанием кислорода, несложно определить эффективность поглощения кислорода через стенки легких. Эта величина у дальневосточного трепанга составляет 30—50%, что несколько ниже определенной Д. Робертсоном у *S. mollis*. Относительно невысокая эффективность поглощения кислорода водными легкими объясняется примитивностью функциональных механизмов, обеспечивающих газообмен — медленной и плохо организованной циркуляцией омывающей водные легкие перивисцеральной жидкости и отсутствием тесного контакта терминальных пузырьков левого легкого со стенками кровеносных сосудов «чудесной сети».

Несмотря на значительное участие водных легких в газообмене при нормальном состоянии животного, потеря этих образований при эвисцерации мало сказывается на дыхании дальневосточного трепанга. После экспериментальной эвисцерации ритм клоакальной пульсации сохраняется почти неизменным, хотя при дыхательных движениях вода через разрыв стенки клоаки поступает непосредственно в полость тела. При этом, несмотря на отсутствие водных легких, скорость потребления кислорода организмом практически не уменьшается. Это, несомненно, следует связать с непосредственным поступлением морской воды к внутренней поверхности стенки тела. В то же время лишение внутренностей сказывается на повышении чувствительности организма дальневосточного трепанга к понижению содержания кислорода в воде, что отмечено и для *S. mollis* (Dimock, 1977).

Нервная система

Физиология нервной системы дальневосточного трепанга, как и других голотурий, исследована очень плохо, и мы вынуждены ограничиться здесь наиболее общими сведениями. Некоторые данные об иннервации отдельных органов приведены выше, при их описании.

Строение нервной системы трепанга обеспечивает значительную автономность отдельных участков тела. Роль центрального нервного аппарата выполняют как окологлоточное нервное кольцо, так и вся система радиальных нервных стволов и субэпидермальных и субэпителиальных сплетений. В нормальном состоянии волны сокращения и расслабления продольных и кольцевых мышц, участвующих в локомоции, координируются нервными импульсами, поступающими из окологлоточного кольца. Это подтверждается тем, что раздражение кольца вызывает сокращение продольных мышц.

В то же время перерезание продольных нервных стволов почти не сказывается на функционировании локомоторных ножек и окологротовых щупалец. Вероятно, их деятельность полностью обеспечивается сгущениями нервного сплетения, расположенными вблизи этих придатков. Центральный аппарат нервной системы координирует более сложные поведенческие акты, например нерестовое поведение (Беклемишев, 1964).

Общий контроль и координация действия структур, участвующих в дыхательных движениях, осуществляется окологлоточным нервным кольцом и радиальными нервами.

Ритмическая дыхательная пульсация клоаки не зависит от нервного кольца и иннервируется из задней части тела. Изолированная клоака вместе с задней частью тела (отрезанной примерно на уровне переднего края клоаки) начинает через некоторое время пульсировать; пульсация продолжается длительное время с постепенно уменьшающимися частотой и амплитудой. Пульсация изолированной клоаки осуществляется в одном ритме, без паузы на «выдохе», характерной для интактного животного. По-видимому, осуществление этой паузы находится под контролем нервных импульсов, возникающих в более проксимальной части животного.

Импульсы, регулирующие пульсацию клоаки, исходят, видимо, из ее передней части, так как изолированные участки задней части клоаки сокращаются значительно слабее. Несмотря на значительную автономность клоаки, раздражители, вызывающие втягивание ротовых щупалец и сокращение тела трепанга, вызывают также и сокращение анального сфинктера и прекращение дыхательных движений. Это свидетельствует об участии импульсов из передней части тела в иннервации непериодических движений клоаки.

При отделении изолированной клоаки от прилежащей стенки тела и перерезании мышц-суспензоров ее пульсация прекращается. Следовательно, нервные импульсы, регулирующие деятельность клоаки, поступают из нервной системы прилежащих частей стенки тела и передаются к стенкам клоаки с помощью суспензоров.

В координации переворачивания тела (райтинг-реакции) иннервация из передней части тела также не играет решающей роли, так как дальневосточный трепанг, у которого отрезана передняя часть вместе с окологлоточным нервным кольцом, через некоторое время возвращается в нормальное положение. По мнению В. Крозье (Crozier, 1916), механизм райтинг-реакции включается в ответ на тактильные раздражители, а не на рецепторы силы тяжести.

Информация о химическом составе тканей дальневосточного трепанга весьма обширна, что связано с широким использованием его для пищевых целей и потенциальной ценностью как источника веществ с выраженной физиологической активностью. Однако в связи со спецификой его использования различные группы веществ исследованы неравномерно. Так, почти отсутствуют сведения об углеводах, тогда как, например, тритерпеновые гликозиды исследованы весьма детально.

Биохимические характеристики организма могут меняться в широких пределах в зависимости от возраста, пола, физиологического состояния животных, сезона, географического места сбора, условий обитания и многих других параметров. Представленные в этом разделе материалы получены в разные годы с помощью подходов и методов, существенно различающихся по уровню, поэтому большинство рассматриваемых химических данных имеет более или менее относительный характер.

Общий химический состав

Наиболее полные сведения об общем химическом составе тела дальневосточного трепанга приведены в работе И. В. Кизеветтера (1973). Характерным для тканей трепанга является низкое содержание углеводов и белков и очень высокое — солей и воды (табл. 5). Особенно много воды содержится в стенке пищеварительной трубки. Обводненность тканей мелких особей несколько ниже, чем крупных.

Т а б л и ц а 5. Химический состав тканей дальневосточного трепанга (% от сырого вещества)

Ткань	Вода	Липиды	Белок (N×6,25)	Гликоген	Минеральные вещества
Кожно-мышечный мешок	84,8—96,4	0,1—0,8	1,4—9,3	1,0—2,0	1,4—3,9
Кишечник	90,6—98,3	0,1—0,15	0,8—1,2	Нет дан-ных	0,2—2,1

Подавляющая часть содержащейся в организме трепанга воды (помимо полостной жидкости) сосредоточена в соединительной ткани кожно-мышечного мешка. Около 82% общего количества жидкости, фиксированной в промежутках между коллагеновыми волокнами соединительной ткани, составляет «связанная свободная вода» (Tanikawa, 1955a). Отношение содержания воды к содержанию белка очень велико и составляет 10,4—15,3 (Кизеветтер, 1973).

Целомическая жидкость дальневосточного трепанга, как уже от-

мечалось, по своему составу близка к морской воде. Она содержит небольшое количество липидов, белкового и небелкового азота и сахаров. Ионный состав жидкости амбулакральной системы отличается от состава морской воды содержанием ионов калия, концентрация которых в первой значительно выше. Содержание CO_2 в целомической жидкости всегда выше, чем в окружающей морской воде, поэтому она имеет более кислую по сравнению с ней реакцию (рН ниже на 0,5—1,5 ед.). Эта жидкость обладает сильными буферными свойствами в диапазоне рН 7,5—6,0 (карбонат-бикарбонатная буферная система).

Химический состав тканей дальневосточного трепанга подвержен значительным сезонным колебаниям. Очень интересные данные по сезонному изменению состава тканей получил И. В. Кизеветтер (1962). Он показал (табл. 6), что с апреля по июль у голотурий, находящихся в активном состоянии, содержание жира, белка и золы закономерно снижалось, а в сентябре оставалось на том же уровне или даже несколько повышалось. Количество гликогена также падало, хотя этот показатель подвержен более значительным колебаниям. Содержание влаги в тканях с апреля по сентябрь возрастало. Динамика изменения химического состава тканей у мелких и крупных особей носила сходный характер.

У голотурий, находящихся в состоянии гипобиоза, содержание исследуемых веществ оставалось в течение лета примерно на одном уровне (за исключением гликогена, уровень которого резко возрастал с июля по август). Количество воды у этих животных было выше, чем в те же месяцы у особей, ведущих активный образ жизни, а жира, золы и особенно белка — ниже.

Т а б л и ц а 6. Сезонные изменения химического состава тканей дальневосточного трепанга (%)

Время лова	Размер *	Влага	Жир	Белок	Зола	Гликоген
Активно передвигающиеся						
Апрель	К	84,8	0,9	7,8	3,9	2,6
	М	86,9	0,7	6,4	3,6	2,4
Май	К	86,8	0,8	6,9	3,1	1,5
	М	88,7	0,7	6,0	3,6	1,8
Июнь	К	88,2	0,4	6,0	3,6	1,8
	М	90,2	0,3	5,7	3,4	0,3
Июль	К	90,1	0,3	4,8	3,1	1,7
	М	90,6	0,4	4,9	3,3	0,7
Август	К	88,6	0,6	5,9	3,8	1,1
	М	89,4	0,3	6,4	2,7	1,2
Сентябрь	К	88,7	0,4	5,9	3,2	1,8
	М	89,6	0,6	5,7	3,2	0,9
Неактивные						
Июнь	К	94,6	0,2	2,7	2,0	0,5
Июль	К	96,4	0,1	1,4	1,9	0,3
Август	К	93,6	0,2	3,1	2,1	1,0

* К — крупные, М — мелкие.

Динамику сезонного изменения химического состава дальневосточного трепанга, обитающего у побережья о-ва Хоккайдо, исследовали И. Таникава с сотрудниками (Tanikawa, Akiba, Yoshitani, 1955a). По данным этих авторов, количество воды варьирует от минимального (85% от сырого вещества) в январе до максимального (91%) в июле. Содержание жира увеличивалось постепенно с сентября по февраль (максимальное 2,3%), а затем снижалось до июля (0,56%). Примерно такая же зависимость наблюдалась для общего и белкового азота. Количество золы было минимальным в июле и августе — 1%, а в другие месяцы колебалось от 2 до 3%.

Сравнение приведенных данных показывает, что сезонная динамика изменения содержания рассматриваемых групп химических соединений у голотурий с побережья Приморья и Японии несколько различается. Это обстоятельство связано с разницей в годовом цикле особей из разных популяций, подробнее обсуждаемой в следующих главах.

Минеральные вещества

И. Таникава и Т. Вакаса (Tanikawa, Wakasa, 1955) определили в кожно-мышечном мешке дальневосточного трепанга следующие минеральные вещества (мг% к сырому веществу): нерастворимый в азотной кислоте материал — 31,0; SO_3 — 298,0; P_2O_5 — 179,0; Cl — 87,0; Ca — 3,0; Mg — 0,36; K — 23,0; Fe — 8,2; Cu — 2,8; зола — 820,0. В тканях трепанга обнаружены следы ванадия, а у других исследованных видов голотурий он отсутствовал (Ciereszko et al., 1962). Дальневосточный трепанг содержит довольно значительное количество соединений йода (0,01—0,07% в пересчете на йод) (Кизеветтер, 1962).

С помощью меченых изотопов показано (Ichikawa, 1961), что дальневосточный трепанг способен активно накапливать железо (концентрационный фактор 78 000), относительно стронция эта способность невелика.

Скелетные элементы дальневосточного трепанга, как и других иглокожих, состоят из углекислого кальция в форме минерала кальцита (MgCO_3 в твердом растворе с CaCO_3). При анализе содержания кальция и магния в скелетных элементах трепанга из зал. Петра Великого были получены величины 31,01 и 2,76% соответственно (Краснов и др., 1976). Величина кальций-магниевого индекса у дальневосточного трепанга (11,23) оказалась значительно выше этого показателя у тропических стихоподид (*Stichopus chloronotus* — 8,25, *Thelepotia anapas* — 8,31). Эти данные хорошо согласуются с общей тенденцией к снижению магnezиальности карбонатных скелетных частей морских организмов, обитающих в более высоких широтах.

Белки, аминокислоты и другие азотсодержащие вещества

В тканях кожно-мышечного мешка дальневосточного трепанга в свободном состоянии были определены следующие аминокислоты: глицин, аланин, глутаминовая кислота, аргинин, треонинподобные вещества (Tanikawa, Ishiko, 1955). В белках стенки тела найдено 18 аминокислот (табл. 7). Общее количество незаменимых аминокис-

Таблица 7. Аминокислотный состав общего белка (% от белка) и коллагена (моль/100 молей аминокислот) в соединительной ткани дальневосточного трепанга

Аминокислота	Белок	Коллаген	Аминокислота	Белок	Коллаген
Лизин	2,0—3,0	0,9	Глутаминовая кислота	15,3	10,0
Гистидин	0,6	0,8	Аланин	6,2	6,0
Аргинин	4,0	5,3	Оксипролин	4,1	3,7
Цистеиновая кислота	2,4	—	Валин	4,8	1,2
Аспарагиновая кислота	10,9	8,0	Метионин	4,6	0,4
Треонин	5,0—5,3	4,5	Изолейцин	2,4—3,6	0,8
Серин	6,5	8,7	Лейцин	3,4	2,6
Глицин	21,3	26,8	Тирозин	0,5	2,0
Пролин	5,2	15,5	Фенилаланин	4,1	2,6

лот с учетом аргинина составило 33,4%, в том числе моноаминокислоты — 16,3; диаминокислоты — 7,0; серосодержащие — 7,0 и циклические — 5,5% (Наседкина и др., 1973).

Для химического состава соединительной ткани трепанга характерно исключительно высокое содержание коллагена — 40—65% всего белка (Слущкая, 1971, 1976). В коллагене обнаружены (г/100 г вещества): азот — 13,4, оксипролин — 4,8, гексозамины — 0,2, гексозы — 8,4, влага — 12,6; минеральные вещества — 1,4. Анализ коллагена показал 17 аминокислот (табл. 7). Наиболее высоко в этом белке содержание глицина, пролина и глутаминовой кислоты.

Белок тканей трепанга показывает наибольшую величину набухания в кислой среде и меньшую — в среде, щелочность которой ниже рН изоэлектрической точки. Средство к гидратации тканей при погружении в раствор NaCl оказалось наиболее высоким при концентрации 0,6 М (Tanikawa, 1955a).

При повторном экстрагировании тканей водой после третьей или четвертой экстракции в растворе отмечается двойное лучепреломление. Обуславливающее его вещество не является мюзином, как в экстрактах мяса кальмара, где наблюдается сходное явление. Двойное лучепреломление вызывают взвешенные вещества нитеподобной структуры, образующиеся при механической деформации сети коллагеновых волокон соединительной ткани (Tanikawa, Akiba, Yamashita, 1955).

Содержание азота экстрактивных небелковых веществ в тканях дальневосточного трепанга составляет 8—15% от общего содержания азота. С. Е. Северин с соавторами (Severin et al., 1972) обнаружили следующие нингидриид-положительные экстрактивные вещества (мг/100 г ткани): фосфосерин+цистеиновая кислота — 14,3; таурин — 90,5; аспарагиновая кислота — 10,2; треонин — 8,3; серин+аспарагин+глутамин+саркозин — 12,3; глутаминовая кислота — 86,5; пролин — 65,2; аланин — 52,0; валин — 2,7; метионин — 3,5; изолейцин — 2,3; лейцин — 2,9; тирозин — 2,4; фенилаланин — 3,1; орнитин — 0,7; лизин — 10,9; гистидин — 1,2; аргинин — 121,0. Количество важного в технологическом отношении азотистого основания триметиламина (ОТМА) колеблется от 1 до 480 мг % (Кизеветтер, 1973).

Ряд работ японских исследователей (Tanaka et al., 1972; Nishi,

Тапака, 1976) посвящен исследованию химической природы полифукоза-сульфат-протеинового комплекса. В нем обнаружено 0,5% белка, 65,9% фукозы и 1% аминоксахаров (основной из них — галактозамин). Было показано, что аминоксахара являются компонентом углеводной части комплекса. Имеются данные (Matsumura et al., 1973), что полифукоза-сульфат-протеиновый комплекс входит в состав фракции S, получаемой в результате центрифугирования дезагрегированной ткани стенки тела трепанга.

Из коллагена трепанга выделено несколько гидроксизинсодержащих гликопептидов и определена их структура (Isemura, Ikenaka, 1977). В соединительной ткани кожно-мышечного мешка показано присутствие мукопротеидов. Электрофорезом установлено наличие в их белковой части двух компонентов. В начале 60-х гг. появились сообщения о содержании в тканях дальневосточного трепанга углевод-белковых комплексов, углеводная часть которых представлена хондроитинсульфатом (Tanikawa, 1955a).

Углеводы

Данные об углеводах дальневосточного трепанга ограничены и противоречивы. Часть работ мы упоминали в предыдущих разделах.

Ю. С. Оводов с сотрудниками (Ovodov et al., 1969) показали, что количество полисахаридов в стенке тела трепанга очень невелико — 0,66%. Содержание в тканях голотурий хондроитинсульфата и входящих в состав углевод-белковых комплексов аминоксахаров галактозамина и глюкозамина детально исследовано Т. Н. Слуцкой (1972a), Т. Н. Слуцкой и И. П. Леванидовым (1977).

Информация о качественном составе и количестве моносахаридов в тканях этой голотурии ограничивается работой Т. М. Сафроновой и др. (1976). Сумма выделенных сахаров составила 0,36% (от влажного материала). Для относительного содержания моносахаридов получены следующие величины (% от общего количества сахаров): галактоза — 12,0, глюкоза — 11,0, манноза — 14,0, фруктоза — 20,0, ксилоза — 3,0, неидентифицированные — 40,0. Таким образом, моносахариды представлены главным образом гексозами, из пентоз обнаружена лишь ксилоза. Рибоза, арабиноза и фукоза у рассматриваемого вида не найдены.

Липиды

В составе липидов дальневосточного трепанга установлено присутствие фосфолипидов, моно-, ди- и триглицеридов, стерина, незтерифицированных жирных кислот, этерифицированных стерина (Манасова, 1970, 1974, 1978a). Содержание фосфолипидов составляет 28,5—60,2% от общих липидов (Vaskovsky, Kostetsky, 1969; Манасова, 1978a; Дембицкий, 1979). В фосфолипидах трепанга присутствуют фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин, фосфатидилсерин, фосфатидная кислота, лизофосфатидилхолин, фосфатидилинозит, сфингомиелин, кардиолипин (Манасова, 1978a).

В. Е. Васильковский и др. (Vaskovsky et al., 1970) показали, что ткани рассматриваемого вида содержат весьма значительные количества гликолипидов. Всего в экстрактах этой голотурии обнаружено

около 10 гликолипидов, из которых главным оказался малополярный гликолипид — цереброзид. Три гликолипида представляют собой ганглиозидподобные соединения. При гидролизе гликолипидов обнаружены моносахариды: глюкоза, рамноза и ксилоза.

В липидах дальневосточного трепанга (экстракты целого животного) обнаружен мышьяк в концентрации 1,4 мкг/г липидного экстракта (Vaskovsky et al., 1972).

В фосфолипидах трепанга исследовано содержание плазмалогенов (Дембицкий, Васьюковский, 1976; Дембицкий, 1979). Содержание двух изученных классов фосфолипидов в летний период оказалось несколько выше, чем зимой. Доля плазмалогенной формы в фосфатидилэтаноламине зимой возрастала, тогда как в фосфатидидилхолине снижалась.

В тканях дальневосточного трепанга найдено большое количество α -глицероловых эфиров — 18,1% от общих экстрагируемых липидов (Isay et al., 1976).

В составе липидов обнаружено 30 и идентифицировано 29 жирных кислот с числом углеродных атомов от 10 до 22 и с различным числом двойных связей (0—5). Липиды трепанга характеризуются высокой ненасыщенностью. Так, среди общих липидов ненасыщенные жирные кислоты составляют 71,8%. Наибольшее количество высокомолекулярных полиненасыщенных жирных кислот (23,41) содержит фракция фосфолипидов; нейтральные липиды имеют в своем составе много насыщенных кислот (32,30%). Фракция неэтерифицированных жирных кислот содержит значительное количество диеновых кислот и кислот с нечетным числом углеродных атомов (Манасова, 1978а). Некоторые данные о строении жирных кислот трепанга приводят И. Тояма и Т. Такаги (Тоуама, Takagi, 1955).

Нуклеиновые кислоты

Содержание у дальневосточного трепанга нуклеиновых кислот и кислоторастворимых нуклеотидов изучали В. В. Галкин и Г. Д. Бердышев (1972). Наибольшее количество нуклеиновых кислот отмечено в кишечнике, почти столько же — в водных легких и значительно меньше (РНК примерно в 6 раз, ДНК в 10 раз) — в мышцах. Содержание РНК у животных различных размерных групп (авторы называют их возрастными) заметно колебалось, причем размах сезонных колебаний был больше, чем возрастных.

Колебания содержания ДНК в зависимости от размера (возраста) голотурий незначительны. Наиболее сильно они выражены в продольных мышцах, где у молодых особей (масса тела 25—50 г) содержание ДНК выше, чем у старых (250 г). Содержание ДНК во всех исследованных этими авторами органах было в летний период несколько выше, чем в зимний, а РНК — ниже. Содержание РНК, ДНК и кислоторастворимых нуклеотидов в тканях самок дальневосточного трепанга выше, чем самцов.

Эти же авторы (Галкин, Бердышев, 1971) выделили из кишечника дальневосточного трепанга высокополимерную и низкополимерную РНК и исследовали их физико-химические свойства. Из мужских гонад была выделена ДНК, отнесенная по нуклеотидному составу к АТ-типу (Галкин, Бердышев, 1969; Галкин и др., 1970). М. В. Бар-

ташевская с соавторами (1970) провели исследование возможного мутагенного действия ДНК, выделенной из гонад трепанга. Мутагенный эффект препаратов ДНК измеряли по числу индуцированных ими обратных мутаций у *Aspergillus nidulans*. Было показано, что ни нативная, ни различными способами обработанная ДНК трепанга не обладает мутагенным эффектом.

Возрастные изменения содержания ДНК в стенке пищеварительной трубки дальневосточного трепанга были исследованы Л. И. Пирским и Г. Д. Бердышевым (1972). Животных отлавливали в зал. Петра Великого в сентябре — ноябре. У большинства особей пищеварительная трубка находилась в нормальном состоянии, примерно у 30% была атрофирована (масса в 2—4 раза меньше нормальной). Содержание ДНК в пищеварительной трубке животных разного размера (возраста) достоверно не различалось. Голотурии с атрофированным кишечником имели более высокую концентрацию ДНК. Авторы объясняют это тем, что снижение массы органов при атрофии происходит, в первую очередь, за счет потери внеядерного материала.

Л. И. Пирский (1968) определял включение радиоактивного фосфора в суммарные нуклеиновые кислоты мышц самок дальневосточного трепанга. Максимальное включение радиоактивного фосфора наблюдалось через 48 ч после инъекции. Радиоактивность кислоторастворимых продуктов в течение 100 ч после инъекции постепенно уменьшалась. Через 25 ч после введения фосфора в мышцах трепанга скорость обмена РНК была в 2, а ДНК в 8 раз меньше, чем в мышцах камбалы.

Данные о структуре генома дальневосточного трепанга ограничиваются, по-видимому, одной работой (Брыков, Вольфсон, 1977), в которой рассматривается реассоциация ДНК у четырех видов иглокожих. Кинетика реассоциации ДНК у трепанга оказалась сходной с другими видами: 5—9% составляет палиндромная фракция, 5—10 — высокоповторяющиеся, 20—25 — средние и 60—65% — уникальные последовательности. Это говорит о том, что единица генома у исследованных представителей иглокожих примерно одинакова. Характеристический параметр для кинетики реассоциации ДНК $C_{0t}^{1/2}$ дальневосточного трепанга, морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* и морской звезды *Evasterias echinosoma* равен 100, т. е. эти виды имеют, вероятно, очень близкие по размеру геномы.

Ферменты

Сведения о составе пищеварительных ферментов у дальневосточного трепанга противоречивы. И. Танака (Tanaka, 1958a) указывает на наличие протеазы или группы протеаз, функционирующих в условиях слабой кислотности (рН около 6,1). Н. Чои (Choe, 1963) сообщил о наличии в кишечнике трепанга амплазы, целлюлазы, пектиназы, протейназы и дипептидазы. Нормальная величина рН в кишечнике близка к оптимальной для амилазы, выше отмеченной для целлюлазы и значительно ниже определенной для протейназы и эстеразы. Однако присутствие в числе ферментов целлюлазы вызывает большое сомнение. Исследование стенки кишечника дальневосточного трепанга, предварительно отмытой от микроорганизмов, не показало целлюлазной активности (Yokoe, Yasamasu, 1964).

В экстрактах стенки пищеварительного тракта дальневосточного трепанга обнаружена фосфолипаза А (Vaskovsky, Suppes, 1972). Этот фермент показал наиболее высокую активность при гидролизе фосфатидидилхолина, значительно меньшую — фосфатидилэтаноламина и не гидролизовал сфингомиэлин. Н. А. Латышев и В. Е. Васковский (1977) определяли в кишечнике и тканях кожно-мышечного мешка лизофосфолипазную активность. В кишечнике активность оказалась очень высокой, в стенках тела она отсутствовала. В кишечнике трепанга содержится ламинариназа (Sova et al., 1970), но не найдена альгиназа (Favorov, Vaskovsky, 1970). Необходимо отметить, что альгиназа содержится у некоторых видов голотурий, близких по типу питания к дальневосточному трепангу (Franssen, Jeuniaux, 1965).

Исследование в кишечнике дальневосточного трепанга ферментов, гидролизующих гликозиды, было выполнено Л. А. Еляковой с соавторами (Elyakova et al., 1974). Пищевой тракт был качественно тестирован на содержание гликозидаз с применением ряда синтетических и природных тритерпеновых и стероидных гликозидов в качестве субстрата. Энзиматическое расщепление с образованием прогенина наблюдалось только для глюкозида холестерина.

Ферменты нуклеазы дальневосточного трепанга были исследованы довольно обстоятельно в конце 60-х гг. в лаборатории Г. Д. Бердышева (Галкин, Бердышев, 1969, 1970; Рассказов и др., 1969). Из кишечника трепанга выделены кислая РНК-аза с оптимумом рН 5,0 и нейтральная ДНК-аза с оптимумом рН 6,2. Свойства выделенных ферментов в основном подобны свойствам нуклеаз других пойкилотермных животных. Активность кислой РНК-азы в гомогенате продольных мышц с возрастом голотурий увеличилась, а в кишечнике наблюдалась тенденция к уменьшению активности (данные статистически недостоверны). Удельная активность нейтральной ДНК-азы в кишечниках с возрастом не изменилась. В продольных мышцах активность фермента увеличивалась с возрастом до 5—6 лет, а у самых старых животных резко снижалась.

Тритерпеновые гликозиды

Среди химических соединений, содержащихся в голотуриях, тритерпеновые гликозиды занимают особое положение. Уже первый выделенный из этой группы животных гликозид, названный голотурином (Nigrelli, 1952; Yamanouchi, 1955), вызвал значительный интерес биохимиков и фармакологов. Такое внимание объясняется как самим фактом обнаружения у представителей царства животных химических соединений, считавшихся типичными метаболитами растений, так и показанной сразу же высокой биологической активностью голотурина.

В ходе дальнейших исследований было обнаружено, что тритерпеновые гликозиды содержатся у большинства видов голотурий. Отдельные таксономические группы характеризуются гликозидами, имеющими агликони разного строения (Elyakov et al., 1973). Различия в химическом строении этих соединений прослеживаются на уровне отрядов, реже — семейств и родов и в отдельных случаях — даже видов голотурий. Такая специфичность делает возможным использование состава гликозидов для целей систематики.

Сравнение строения гликозидов изученных к настоящему времени представителей семейства *Stichopodidae* показывает, что их можно разделить на две группы: с одной стороны, гликозиды *Stichopus japonicus* и *Parastichopus californicus*, с другой — *Thelenota ananas*, *S. chloronolus* и *Astichopus multifidus*. Особняком стоит западноатлантический вид *Isostichopus badiototus*, не содержащий осаждаемых холестеринем тритерпеновых гликозидов (Elyakov et al., 1975a).

Химическое строение. Исследование гликозидов дальневосточного трепанга началось в конце 60-х гг. выделением из тканей этой голотурии двух хроматографически чистых гликозидов, названных стихопозидами А и С (Еляков и др., 1968). В наборе моносахаридов стихопозида А с помощью хроматографии были идентифицированы глюкоза, ксилоза и 3-О-метилглюкоза; стихопозид С содержал дополнительно галактозу. Полученные при кислотном гидролизе стихопозида А стихопогенины А₂ и А₄ имели строение тритерпенов голостанового ряда (Elyakov et al., 1969).

Почти одновременно С. Шимада (Schimada, 1969) выделил из этой же голотурии кристаллический гликозид, который он назвал голотоксином. Было показано (Kitagava et al., 1975), что основным агликоном, получавшимся при гидролизе голотоксина, был тритерпен голостанового ряда, идентифицированный японскими исследователями со стихопогенином А₄. Позднее И. Китагава с сотрудниками (Kitagava et al., 1976a) разделили голотоксин на три индивидуальных гликозида А (основной), В и С и показали, что основной агликон голотоксина А — стихопогенин А₄ — имеет строение (I) (рис. 31). Эта структура отличается от предложенной ранее (Elyakov et al., 1969) положением функциональных групп. На основании химических и физико-химических данных, а также результатов ферментативического гидролиза японские химики (Kitagava et al., 1976b) сделали вывод о строении голоксинов А и В.

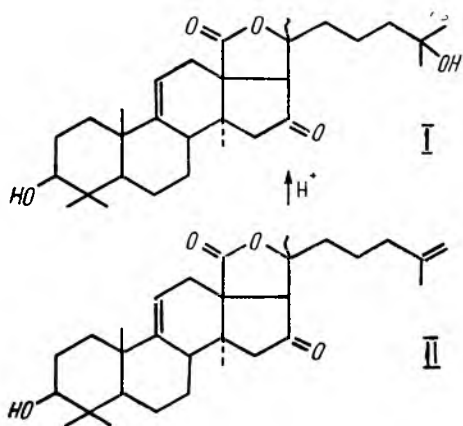


Рис. 31. Строение агликонов стихопозидов А и С

В дальнейшем И. Китагава с сотрудниками (Kitagava et al., 1978), изменив условия гидролиза голотоксина А, получили новый агликон, отличавшийся от стихопогенина (I) строением боковой цепи, и назвали его голотоксигенолом. Было показано, что голотоксигенол (II) — нативный агликон голотоксина А и В, а стихопогенин (I) — артефактный продукт, получающийся при гидролизе наряду с другими

минорными веществами. Строение голотоксина А и В было также пересмотрено. Оказалось, что углеводные цепи этих гликозидов содержат по 6 моносахаридов, включая ксилазу, хинновозу, глюкозу и 3—0-метилглюкозу, отличаясь количественным соотношением двух последних сахаров.

Недавно с помощью физико-химических методов было установлено строение нативного агликона стихопозидов А и С (Калиновский и др., 1980), который оказался идентичен голотоксигенолу (II).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что стихопозиды и голотоксины имеют сходное строение и, по-видимому, отличаются только составом углеводных цепей.

Содержание. Данные о содержании гликозидов в организме дальневосточного трепанга очень скудны. Содержание фракции стихопозидов было определено в 1% от сухого этанольного экстракта (Elyakov et al., 1973). По данным японских исследователей (Kitagawa et al., 1976a), выход голотоксина составил: голотоксин А — $2 \cdot 10^{-6}$ % от массы тканей кожно-мышечного мешка, голотоксин В — $1 \cdot 10^{-6}$ %, голотоксин С — следы. Количество гликозидов неодинаково у особей из разных популяций и подвержено значительным колебаниям на протяжении года.

Т. Матсуно с соавторами (Matsuno et al., 1973) проследили сезонные изменения содержания тритерпеновых гликозидов у дальневосточного трепанга, относящегося к двум «коммерческим» формам — зеленой и красной. Количество гликозидов определяли по степени вызываемого ими гемолиза эритроцитов.

Содержание гликозидов в соединительной ткани стенок тела, продольных мышцах, кишечнике, кровеносных сосудах и половых железах трепанга значительно различалось; в яичниках оно было не менее чем на порядок выше, чем в других исследованных тканях. Разницы в количестве гликозидов у голотурий, отличающихся размерами, не обнаружено.

На протяжении года уровень гликозидов в организме дальневосточного трепанга закономерно изменялся, эта зависимость для всех исследованных тканей была примерно одинакова. Минимальное содержание наблюдалось в апреле — мае, затем количество рассматриваемых веществ резко возрастало и в августе достигало максимальной величины. Содержание гликозидов у особей, относящихся к зеленой форме, во всех экспериментах было значительно (до 30%) выше, чем у голотурий красной формы.

Биосинтез. Возможность биосинтеза тритерпеновых гликозидов в организме дальневосточного трепанга была исследована Г. Б. Еляковым с сотрудниками (Elyakov et al., 1975b). В качестве возможного предшественника в биосинтезе использовали меченый ^{14}C — ацетат натрия. Раствор ацетата в морской воде (по 0,5 мл; через сутки — дополнительно по 1 мл, суммарная радиоактивность 1 мкКи) вводили в полость тела. Животных для анализа отбирали через 24, 48 и 72 ч после первого введения предшественника.

Сравнение радиоактивности метанольных извлечений из разных частей тела трепанга показало, что основные продукты превращения ацетата накапливаются главным образом в тканях кожно-мышечного мешка. После двух-трехкратной очистки радиоактивность фракции тритерпеновых гликозидов достигала постоянных значений. Актив-

ность стихопогенина A_4 была значительно выше, чем моносахаридов.

Полученные в эксперименте на дальневосточном трепанге данные свидетельствуют о возможности биосинтеза гликозидов голотуриями *de novo*. Низкая радиоактивность выделенной фракции может, по предположению Г. Б. Елякова с сотрудниками, указывать на существование другого пути образования гликозидов (например, трансформацией тритерпеноидов пищи) и на наличие сезонных и возрастных колебаний активности биосинтеза.

И. Шейк и К. Джерасси (Sheikh, Djerassi, 1977) в экспериментах на *S. californicus* показали, что эффективность биосинтеза гликозидов из ланостерина в 200 раз выше, чем из ацетата. Эти данные подтверждают возможность синтеза гликозидов голотуриями из пищевых стероидов. К сожалению, пока нет сведений, содержатся ли возможные предшественники гликозидов, например ланостерин или циклоартенол, в органических компонентах, входящих в рацион голотурий.

Прочие соединения

Витамины. В тканях дальневосточного трепанга определены следующие витамины (мкг%): V_1 —30—40, V_2 —100—200, V_{12} —1—3, С—2000—3500, РР—800—2200 (Кизеветтер, 1973).

Пигменты. На содержание пигментов исследованы только гонады трепанга. Т. Матсуно и Т. Ито (Matsuno, Ito, 1971) определили в гонадах особей обоих полов пять пигментов; группа этих соединений не была идентифицирована. Для семенников характерно более высокое содержание каутоксантина, для яичников — астаксантина.

Стероидные гликозиды. Кроме тритерпеновых гликозидов в дальневосточном трепанге обнаружены стероидные гликозиды — ксилозиды стероидных спиртов (Nomura et al., 1969).

Некоторые дополнительные сведения о химическом составе дальневосточного трепанга содержатся в главе 15.

Материалы о распространении дальневосточного трепанга очень неоднородны. Для районов, в которых ведется промысел этой голотурии, данных много как в научной литературе, так и в промысловых отчетах; о встречаемости трепанга в других районах приходится судить лишь по отрывочным, иногда недостоверным сообщениям рыбаков и различным косвенным сведениям. Значительная часть ареала дальневосточного трепанга приходится на южные районы п-ова Корея и северо-восточный Китай, северная граница распространения вида проходит в относительно малонаселенных и удаленных от научных центров районах побережья СССР. Это позволяет судить о присутствии трепанга в ряде районов только с большей или меньшей степенью вероятности.

Данные о распределении дальневосточного трепанга в пределах территориальных вод СССР содержатся в работах С. Масленникова (1894), М. Алексина (1912), И. Зака, (1930). Большую роль в выяснении распространения этого вида сыграли экспедиции Зоологического института АН СССР (Савельева, 1933, 1955; Дьяконов, 1949; Дьяконов и др., 1958; Баранова, 1957, 1971, 1976; Скарлато и др., 1967; и мн. др.). В последние годы интересные данные получены экспедициями Института биологии моря ДВНЦ АН СССР.

Отдельные сведения о распространении этого вида за пределами нашей страны содержатся в целом ряде работ по систематике и биологии голотурий и в региональных фаунистических обзорах (Selenka, 1867; Marenzeller, 1881; Lampert, 1885; Theel, 1886; Ludwig, 1887; Sluiter, 1901; Clark, 1902, 1922; Mitsukuri, 1903, 1912; Бриттен, 1906; Augustin, 1908; Ohshima, 1915; Tokuhisa, 1915; Chang, 1934; Kinoshita, Sibuya, 1936a, b; Kinoshita, 1938; Kinoshita, Tanaka, 1939; Chang, Chao, 1951; Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1954; Tanaka, 1958a, b; Choe, Ohshima, 1961; Choe, 1963; и мн. др.).

Необходимо отметить, что использование данных о распространении дальневосточного трепанга, содержащихся в старых работах отечественных авторов, затрудняется из-за часто встречающегося в них расширенного толкования термина «трепанг». Очень показательна в этом отношении цитата из серьезной книги М. Алексина (1912, с. 3): «Голотурии, известные в Японии под именем «намако», а у нас «трепанга», все относятся к одному виду, именно *Stichopus japonicus* Selenka. Принимая трепанга средней Японии... за исходный тип, мы можем отличить северную его разность (так в оригинале.— В. Л.) ...от южной, захватывающей границами своего обитания южную часть Японии, Филиппины и даже Австралию». Очевидно, что М. Алексин смешивал дальневосточного трепанга с другими промысловыми видами голотурий, обитающими в различных районах. Подобные ошибки встречаются также в работах С. Масленникова (1894), П. Ю. Шмидта (1905) и ряда других авторов.

Границы

Дальневосточный трепанг обитает на глубинах, обычно не превышающих 150 м, поэтому его ареал имеет вид полосы, ограниченной береговой линией и соответствующей изобатой. На большей части побережья эта полоса, в соответствии со строением шельфа, довольно узка и повторяет контур береговой линии; только на отдельных участках она расширяется, захватывая крупные заливы и бухты.

Ареал дальневосточного трепанга очень обширен (рис. 32). В пределах СССР этот вид распространен у берегов Приморья и островов Сахалин, Монерон, Кунашир. По материковому побережью трепанг обитает, начиная от границы с п-овом Корея, по всему зал. Петра Великого (включая все расположенные на его акватории острова) и к северо-востоку за мыс Поворотный.

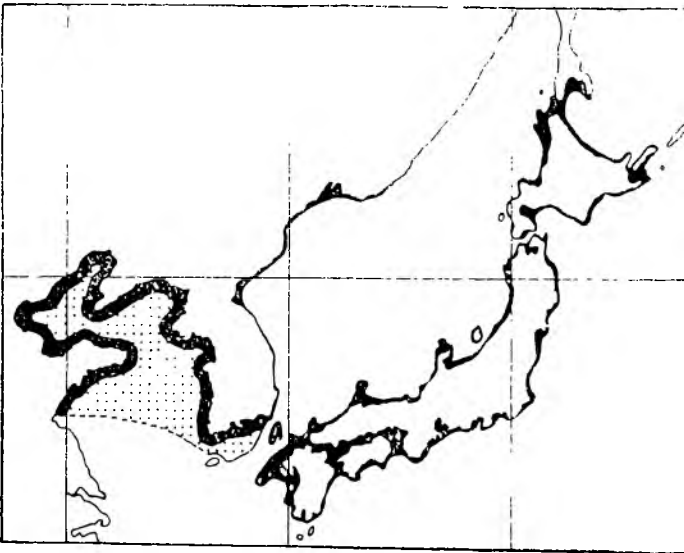


Рис. 32. Ареал дальневосточного трепанга. Нижняя вертикальная граница ареала условно ограничена изобатой 100 м

Северная граница распространения этого вида по азиатскому побережью точно не установлена. По данным И. Г. Закса (1930), он продвигается до мыса Овсеенко и, возможно, до бух. Терней. И. Г. Закс считал возможным обитание трепанга в Охотском море и на Камчатке. Он упоминает сообщения рыбаков о массовых находениях трепанга в Тауйской губе Охотского моря. Какие-либо достоверные сведения об этом отсутствуют. П. В. Ушаков в монографии о фауне Охотского моря (1953) отмечает нахождение этого вида только у Южного Сахалина.

У Сахалина дальневосточный трепанг встречается в южной части острова вдоль западного япономорского побережья, у о-ва Монерон, в зал. Анива, лагуне Буссе и на восточном охотоморском побережье. К. Мицукури (Mitsukuri, 1912) указывал на отсутствие у него сведений, позволяющих судить о том, насколько далеко продвигается дальневосточный трепанг вверх по Курильской гряде и Сахалину. Имеются сообщения промысловиков о нахождении вида на восточном побережье острова вплоть до Поронайска, а на западном — до Холмска, но установить их достоверность трудно.

Распространение дальневосточного трепанга на Курильских островах ограничивается, по-видимому, самым южным островом Кунашир. На обитание рассматриваемого вида у этого острова указывал К. Мицукури (Mitsukuri, 1912). О. Г. Кусакин обнаружил дальневосточного трепанга в зал. Измены на юге Кунашира. Сотрудник Института биологии моря ДВНЦ АН СССР В. И. Лукин наблюдал одну крупную (длина тела 25—30 см) особь трепанга на северной оконечности острова на глубине около 10 м. Это, по-видимому, наиболее северная документально отмеченная точка нахождения этой голотурии на островах Курильской гряды. Имеются сообщения о присутствии дальневосточного трепанга у о-ва Карагинский в Беринговом море (Баранова, 1957).

За пределами СССР дальневосточный трепанг распространен по азиатскому побережью Японского моря вдоль всего восточного берега п-ова Корея. М. Бритген (1906) сообщает о нахождении этой голотурии у западного побережья п-ова Корея. По различным косвенным данным и устным сообщениям можно сделать вывод, что дальневосточный трепанг встречается как на южном побережье полуострова (Восточно-Китайское море), так и на западном (Желтое море).

Сведения о распространении исследуемого вида у берегов Китая имеются в работах Чжан Фын-ина (Chang, 1934), Чжап Фын-ина и У Боо-линя (1954, 1958). По данным этих авторов, дальневосточный трепанг встречается в провинциях Шаньдун, Хэбэй и Ляонин северо-восточного Китая. Он отмечен в таких пунктах побережья Желтого моря, как Инкоу, Пейтайхо, Циньвандао, Чифу, Янгматао, Вэйхай, Цангоу, Циндао. Х. Тиль (Theel, 1886) указывал на присутствие рассматриваемого вида у Сянгана (Гонконга), но, по мнению таких видных специалистов, как К. Мицукури, Х. Кларк и Чжан Фын-ин, достоверность этих данных сомнительна. Таким образом, наиболее южная достоверно установленная точка присутствия дальневосточного трепанга по азиатскому материковому побережью — Циндао.

Х. Кларк в 1902 г. сообщил об обнаружении дальневосточного трепанга в районе Ситка (южная Аляска), однако в более поздней работе (Clark, 1922) отметил, что, по-видимому, голотурии, определенные им как *Stichopus japonicus*, в действительности были молодыми особями *S. californicus*.

Данные о распространении дальневосточного трепанга у побережья Японии очень многочисленны. Он обитает вдоль почти всего побережья островов Хоккайдо (включая северную его оконечность), Хонсю, Кюсю и Сикоку, у многочисленных мелких островов, во Внутреннем Японском море. Самая южная достоверно установленная точка распространения этого вида, как отмечал еще К. Мицукури (Mitsukuri, 1912), — зал. Кагосима на о-ве Кюсю, хотя возможно, он продвигается несколько южнее, до о-ва Танегасима и близлежащих мелких островов. Мицукури (Mitsukuri, 1912) сообщил, что на Национальной выставке рыболовства в Кобе два сухих экземпляра дальневосточного трепанга демонстрировались как собранные на о-ве Тайвань, но, по его мнению, это ошибка и этикетки на образцах относились не к району сбора голотурий, а к месту их сбыта.

Таким образом, ареал дальневосточного трепанга охватывает прибрежную полосу северной части Желтого и Восточно-Китайского морей, большую часть побережья Японского моря, восточное тихоокеан-

ское побережье Японии и самую южную часть Охотского моря. Ареал рассматриваемого вида по побережью Японии и Сахалина включает участки, лежащие между 31 и 47—48° с. ш. По материковому побережью ареал в широтном направлении несколько уже — южная его граница проходит приблизительно между 35 и 36° с. ш. (с учетом побережья Южной Кореи — 34—35° с. ш.), северная — между 44 и 45° с. ш.

Особняком стоит сообщение (Баранова, 1957) о нахождении трепанга у о-ва Карагинский в Беринговом море (59° с. ш.). Гидрологические условия этого района никоим образом не согласуются с данными по биологии личинок этого вида, и факт обитания дальневосточного трепанга в столь северной точке не поддается разумному истолкованию. По мнению З. И. Барановой (личное сообщение), в данном случае не исключена возможность ошибки. Достоверность определения проб, выполненного Т. С. Савельевой, сомнения не вызывает, в то же время наличие переписанной, а не оригинальной этикетки позволяет предположить, что при обработке в сборы берингоморской экспедиции случайно попал материал из другого района.

Общая физико-географическая характеристика

При описании физико-географических условий, характеризующих ареал дальневосточного трепанга, возникают весьма серьезные трудности. Они связаны прежде всего со сложностью дать в краткой главе характеристику огромной акватории, включающей значительные участки побережья пяти морей и океанического побережья. Кроме того, относительно узкая полоса до глубин 20—50 м, где сосредоточены массовые поселения дальневосточного трепанга, представляет собой наименее изученные участки моря. Поэтому ниже приводятся лишь общие сведения о физико-географической обстановке в ареале дальневосточного трепанга. Несколько более полно охарактеризованы условия зал. Петра Великого Японского моря, где сосредоточены основные в пределах нашей страны запасы этой голотурии.

Береговая линия. Дальневосточный трепанг обитает в прибрежной полосе морского дна, и его распространение тесно связано с условиями береговой полосы — степенью изрезанности берега, наличием бухт и мысов, профилем склона и др.

По данным В. С. Медведева (1961), берега Приморья, с которых мы начнем описание, имеют в целом абразивное происхождение. Степень их изрезанности значительно варьирует в разных районах. Наиболее расчленена береговая линия южного Приморья. Контур берегов здесь находится в тесной зависимости от геологического строения суши и, в первую очередь, от простиранья основных геологических структур по отношению к общему направлению берега. Это дает основание относить берега этого района к типично рiasовым.

Наиболее сложная расчлененность свойственна береговой линии зал. Петра Великого — самого большого залива северной части Японского моря. Ширина его по южной границе почти 200 км, общая площадь — 12,5 тыс/км², длина береговой линии, включая острова, 1700 км (Масленников, 1965). В заливе располагается множество островов и отдельных выступающих из воды скал (кекуров). В северный берег

залива врезаются крупные вторичные заливы — Амурский, Уссурийский, Находка, Восток, Стрелок. Каждый из них представляет собой обширную акваторию, закрытую с трех сторон высокими берегами, расчлененными многочисленными более мелкими заливами и бухтами. Значительно развиты здесь аккумулятивные формы, создаваемые волновым воздействием. Основная масса обломочного материала, идущего на их образование, поступает вместе с твердым стоком рек. Во многих участках побережья залива, где нет больших рек, из-за недостатка аллювия крупные аккумулятивные формы типа кос и пересыпей не образуются.

Чрезвычайно разнообразны берега зал. Посьета, располагающиеся на юго-западе зал. Петра Великого. В берега зал. Посьета вдаются крупные бухты Витязь, Троицы, Новгородская, Экспедиции, Рейд Паллада. Наряду с высокими обрывистыми здесь широко распространены низменные берега. Очень характерны для контура бухт зал. Посьета дуги аккумулятивных берегов, а также свободные и замыкающие аккумулятивные формы типа кос, пересыпей и перейм.

Основная часть зал. Петра Великого представляет собой континентальное плато, имеющее ровное слабо наклоненное дно до глубины 130—150 м, после чего начинается крутой свал. Грунты в заливе весьма разнообразны. В прибрежной полосе их характер и распределение тесно связаны с особенностями конфигурации и строения береговой линии.

На открытых участках побережья у мысов и кекуров скальная плита может достигать до глубины 20 м, а в некоторых местах (например, мыс Гамова) и до 40 м. За скальной плитой обычно следует очень ровное песчано-илистое, гравийное, галечное или песчаное с разной степенью заиления дно, почти горизонтальное или имеющее незначительный наклон. Нижняя часть плиты часто прикрыта большими глыбами и обломками скал, имеющими иногда значительные размеры.

Весьма характерные для берегов Приморья валунно-галечные пляжи, окаймляющие скалистые берега, простираются на ширину 15—20 м, очень полого опускаясь до глубины 1—1,5 м. Здесь склон образует резкий перегиб, за которым следует сложенный из насыпных камней и глыб свал, спускающийся под углом 45—60° до глубины 4—8 м и резко переходящий в слабо наклоненное песчано-илистое плато.

Грунт у открытых участков побережья и в бухточках с аккумулятивными песчаными берегами до глубины 2—3 м — песок, затем замещающий его илистым песком с ракушей или галькой. В более глубоких участках залива преобладают рыхлые осадки. За последние десятилетия в заливе происходит усиление процессов осадконакопления, начало которых было подмечено еще в 40-х гг. (Дерюгин, 1939). Это приводит к увеличению площади, занятой илами, как в открытой части залива, так и во вторичных заливах и бухтах.

По мере продвижения от мыса Поворотного на север сложное расчленение береговой линии, свойственное берегам зал. Петра Великого, постепенно уменьшается (Медведев, 1961). Берега наиболее крупных бухт Киевка и Соколовская низменные, аккумулятивные. За мысом Овсянкина контур побережья еще более упрощается, но и здесь имеется несколько достаточно глубоко врезанных в сушу заливов —

Рында, Ольги, Владимира. Заливы и бухты приурочены к устьям крупных рек, и их происхождение объясняется, как правило, вторжением моря.

Для берегов о-ва Сахалин характерна простота очертаний, многие участки берега на протяжении десятков километров прямолинейны. Общую выровненность берегов только местами нарушают отдельные небольшие мысы. В строении подводного берегового склона наиболее выражены абразионные скалистые или валунно-глыбовые террасы или бенчи, совершенно лишенные наносов, простирающиеся до глубин 25—30 м, а иногда и глубже. Западное и восточное побережья Сахалина бедны аккумулятивными формами, которые, напротив, довольно широко представлены в зал. Анива и в лагуне Буссе, представляющей интерес как один из самых северных районов массового поселения дальневосточного трепанга. Лагуна имеет округлую форму, с зал. Анива она связана узким (шириной около 80 м) проливом. Рельеф дна лагуны очень прост, глубины равномерно увеличиваются к центру до максимальной глубины 6 м. Из грунтов на первом месте по площади стоят илистые, на втором — песчаные и на третьем — твердые. Значительную часть дна лагуны занимает пласт водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis*.

Остров Монерон, расположенный в 40 милях к западу от юго-западной оконечности Сахалина, имеет обрывистые скалистые берега и окружен со всех сторон рифами, подводными камнями и скалами.

К югу от зал. Посыета до границы с КНДР простираются бухты с берегами, представляющими собой аккумулятивный участок дельты р. Тюмень-Ула. Прямо против устья начинаются большие глубины, а к северу берег становится более отмелым.

Берега п-ова Корея преимущественно абразионные, в то же время здесь развиты и аккумулятивные формы. Берега восточного побережья Корейского полуострова имеют сходное с берегами Приморья строение. Северо-восточный берег относительно расчленен; береговая линия на западе и юге полуострова, напротив, имеет значительно более сложный контур и изобилует бухтами, представляющими собой затопленные участки морского берега. У южного и юго-западного побережий располагается множество мелких и крупных островов.

К западу от Корейского полуострова в материк глубоко врезаются два обширных залива Желтого моря — Ляодунский и Бохайвань. Берега преимущественно рiasового типа, между бухтами выступают мощные скальные мысы. Желтое море — мелководный водоем, глубины здесь редко превышают 80 м. Площадь дна, ограниченная изобатой 40 м, составляет около 275 тыс. км² (Океанограф. энцикл., 1974). Осадки в прибрежной части северной и восточной частей Желтого моря преимущественно песчаные, а вдоль побережья Китая — илистые, что связано со значительным выносом ила небольшими крупными реками; илистое дно и в центральной части моря. В районах, где сильные течения препятствуют осаждению взвешенных частиц, наблюдаются скальные и галечные грунты.

Побережье Японии имеет протяженность 27 200 км (Треварта, 1949). Берега Японии отличаются от берегов Сахалина, Приморья и п-ова Корея более сложным рельефом суши и подводного склона, большим разнообразием типов строения и изменчивостью береговых форм (Медведев, 1961). Характер обращенного к материку и тихо-

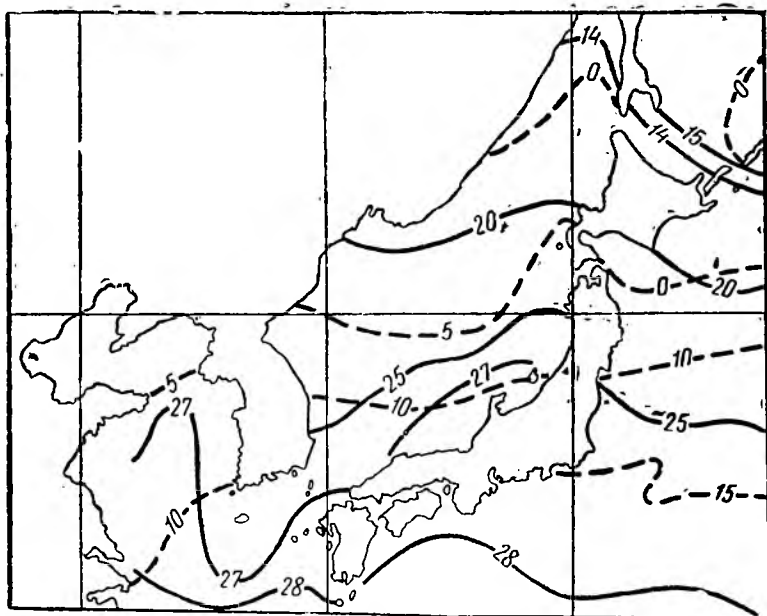
океанского побережий значительно различается. Япономорская береговая линия сравнительно выровнена, наиболее расчлененным участком является сильно изрезанное и усеянное островами западное побережье о-ва Кюсю. В связи с особенностями рельефа прибрежной суши на западной стороне Японии наиболее распространены три типа берегов — гористые абразионные, холмистые террасированные и низменные аккумулятивные. Береговая линия Японии со стороны Тихого океана на большом протяжении характеризуется, напротив, очень сильной изрезанностью; ее длина в 3,7 раза превышает япономорскую. Здесь располагается множество островов, в том числе таких крупных, как Кюсю и Сикоку.

Для побережья о-ва Хонсю к северу от Токио и о-ва Хоккайдо характерны сравнительно ровные обрывистые берега, лишь в одном районе на севере о-ва Хонсю береговая линия приобретает более сложный характер. К югу побережье расчленено в гораздо большей степени. Здесь в сушу вдаются четыре больших залива очень сложной конфигурации, в формировании берегов которых принимают участие аллювиальные отложения. К юго-западу располагается Внутреннее Японское море, усеянное островами. Берега островов Кюсю, Сикоку и п-ова Кию, окаймляющие проливы, ведущие во Внутреннее море, относятся к риасовому типу. Глубина на большей части Внутреннего Японского моря не превышает 30—50 м. Грунт в основном илистый, менее распространены песок с ракушкой и гравий с песком.

Очертания береговой линии на юге п-ова Кию, на южном побережье островов Кюсю и Сикоку более правильны, хотя и здесь много бухт и заливов. Наиболее крупный из них — зал. Кагосима, имеющий ширину при входе около 16 км и вдающийся в сушу почти на 45 км. Залив глубокий: в средней части более 200 м.

Температура. Температура воды в ареале дальневосточного трепанга варьирует весьма значительно (рис. 33): максимальная летом составляет около 28°C, зимой на значительной части ареала падает ниже нуля. На поверхности Японского моря годовой ход температуры воды можно подразделить, по данным С. Г. Панфиловой (1961), на три типа. Для всех трех типов характерно наступление максимума температуры в августе, а минимума — в январе — марте.

Гидрологический режим зал. Петра Великого формируется под влиянием ряда факторов: общих климатических условий района; свободного водообмена с открытой частью Японского моря; распределяющего влияния речного стока и компенсационного подтока глубинных вод; сгонно-нагонных и приливных явлений; орографии берегов и степени изолированности вторичных бухт и заливов (Бирюлин и др., 1970). В зал. Петра Великого летом прослеживаются две водные массы: глубинная — Японского моря и трансформированная — Приморского течения. В последней можно выделить три подтипа вод: эстуарные (средняя температура 23°C, соленость менее 31‰), прибрежные поверхностные (16—23°C и 31—33‰) и подповерхностные (2—16°C и 34‰). Наибольшее значение в трансформировании вод Приморского течения имеют орография берегов и наличие в заливе обширных участков мелководья, подвергающихся интенсивному летнему прогреву. Летняя стратификация вод залива, по мнению Г. М. Бирюлина с соавторами (1970), — важнейший геофизический фактор, обуславливающий биологическое своеобразие этого района.



Р и с. 33. Распределение температур на поверхности воды в августе (сплошная линия) и феврале (штриховая линия)

Характер годового хода температуры поверхностных вод в разных точках открытых частей залива довольно сходен (табл. 8). Сезонные изменения температуры воды захватывают преимущественно поверхностный слой до горизонта 30—35 м. Максимальные сезонные термические контрасты наблюдаются в зал. Посьета (Бирюлин и др., 1970). В конце лета в полузакрытых бухтах температура воды достигает 25—26, а в кутовых участках — даже 28—30°C. На горизонте 20 м она значительно ниже (обычно 12—13°C). Зимой повсеместно устанавливается отрицательная температура воды. Годовой ход изменения температуры в различных участках залива неодинаков и в значительной степени зависит от глубины акватории.

Помимо сезонной и многолетней изменчивости большое влияние на формирование особенностей гидрологического режима в отдельных районах залива оказывают краткопериодные флюктуации, связанные с приливными и сгонно-нагонными процессами. Изменения температуры воды, вызванные этими процессами, в отдельных случаях могут быть сравнимы с сезонными колебаниями. Наибольшие краткопериодные изменения режимных характеристик в прибрежных зонах зал. Петра Великого возникают в результате ветровых сгонно-нагонных явлений. Суточная амплитуда придонной температуры под влиянием ветровых течений может составлять 10°C (Винокурова, 1977).

Приведем некоторые данные о температурном режиме вод в нескольких участках, расположенных вблизи границы ареала дальневосточного трепанга.

В заливе Кагосима о-ва Кюсю, несмотря на то что это наиболее южная точка ареала рассматриваемого вида, температура воды летом обычно не превышает 28°C. Это можно объяснить глубоководностью залива и расположением его оси в направлении преобладающих вет-

Таблица 8. Средняя многолетняя температура воды на поверхности залива Петра Великого, °С (по: Климат Владивостока, 1978)

Станция	I	II	III	IV	V	VI	
Сад-Город	-1,9	-1,9	-1,0	3,8	13,1	17,8	
Владивосток	-1,7	-1,6	-1,1	2,8	8,6	14,3	
Большой Пелис	-1,6	-1,6	-0,5	2,2	6,6	11,2	
Гамов	-1,2	-1,4	-0,6	1,6	5,6	10,6	
Аскольд	-1,0	-1,2	-0,7	1,7	5,8	9,8	

Станция	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Годовая
Сад-Город	21,6	23,1	19,0	10,8	1,6	-1,8	8,7
Владивосток	19,2	22,0	19,2	13,2	5,5	-0,3	8,3
Большой Пелис	16,3	20,8	18,5	13,4	6,8	1,2	7,7
Гамов	14,7	19,4	18,2	13,2	7,1	1,4	7,4
Аскольд	15,4	19,6	17,8	12,2	4,8	0,6	7,0

ров, что способствует интенсивному водообмену с океаном. По-видимому, эти особенности залива и позволили дальневосточному трепангу продвинуться столь далеко на юг.

Во Внутреннем Японском море температура воды в феврале обычно 6—7, в августе — до 28°C. Температурные условия в северной части Желтого моря близки к таковым зал. Петра Великого. На взморье Байдайхэ (западное побережье Ляодунского залива), где имеются массовые поселения дальневосточного трепанга, среднемесячная температура воды в 1956 г. составляла (Чжан-Фын-ин, У Боо-линь, 1958), °С:

Январь	-2,5	Июль	25,5
Февраль	-0,7	Август	25,6
Март	1,6	Сентябрь	20,7
Апрель	9,5	Октябрь	12,2
Май	14,0	Ноябрь	6,1
Июнь	20,1	Декабрь	-1,3

Лагуна Буссе — наиболее северная точка массового поселения рассматриваемого вида. В то же время благодаря мелководности бухты и ее значительной обособленности от зал. Анива температурные условия здесь довольно мягкие. Температура воды зимой минус 1,5—1,7, в июне 6,0, в августе — сентябре — до 20°C. Гидрологический режим характеризуется выраженным ветровым и приливо-отливным перемешиванием воды, что приводит к полному отсутствию стратификации водных масс (Куликова, 1973).

Соленость. Соленость воды на значительной части ареала дальневосточного трепанга обычно лежит в пределах 32—34‰ (исключение составляют приустьевые участки рек, но таких сильно опресненных мест трепанг избегает). Несколько ниже соленость в Желтом море — в открытых частях 33—31‰, а в заливах и меньше. На взморье Байдайхэ наиболее низкая соленость, наблюдаемая в летние месяцы,—

28,8—29,04‰ (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958). В зал. Кагосима она довольно постоянна и составляет около 34‰, во Внутреннем Японском море на значительной части акватории колеблется от 32 до 33,7, иногда до 34,3‰, в лагуне Буссе — 27—31‰ (Куликова, 1973).

В заливе Петра Великого распределение солености как по вертикали, так и на всем пространстве залива довольно однообразно. Зимой ее значения близки к 34‰ (Бирюлин и др., 1970), летом в связи со стратификацией вод залива соленость может меняться. Так, в зал. Посьета она обычно не превышает 32‰ на поверхности, а на глубинах 15—20 м составляет 33‰. В полузакрытых бухтах соленость на поверхности 29—31,5‰, у дна на глубине 8 м — около 32—32,5‰, к вершинам бухт понижается до 22—27‰. Как и температура, соленость в заливе подвержена изменениям под влиянием ветровых сгонно-нагонных явлений. Суточная амплитуда таких изменений может достигать 1,6‰ (Винокурова, 1977).

На распределение дальневосточного трепанга оказывает влияние комплекс условий: глубина, гидрологические характеристики, свойства грунта, наличие убежищ и др., — рассматриваемых в настоящей главе. Данные о составе сообществ донных организмов, в которые входит этот вид, приведены в главе 12.

Глубина

Минимальная глубина, на которой встречаются особи дальневосточного трепанга, 0,5 м; молодь обнаружена и на меньших глубинах вплоть до литорали. Для нижней границы массового поселения трепанга обычно указываются глубины 30—40 м; по-видимому, скопления его встречаются и несколько глубже, но эти глубины практически недоступны для водолазного промысла и поэтому мало исследованы.

Таким образом, дальневосточный трепанг — преимущественно верхнесублиторальный вид, и на большей части ареала находки его на глубинах, превышающих 100 м, носят единичный характер. Наибольшая глубина, на которой отмечен данный вид, 150 м (Augustin, 1908). К. Мицукури (Mitsukuri, 1912) сообщает о двух экземплярах трепанга, пойманных на глубине около 115 м с помощью рыбацкого перемета. У о-ва Монерон экспедиция Института биологии моря ДВНЦ АН СССР в 1976 г. подняла дночерпателем четыре особи дальневосточного трепанга с глубины 120 м. Грунт — песок с ракушей.

Необычный характер имеет распределение рассматриваемого вида по глубине в южной и юго-восточной частях Японского моря. Здесь дальневосточный трепанг приурочен к нижней части шельфа, не встречаясь в более высоких горизонтах.

Температура

Дальневосточный трепанг — весьма эвритермный вид и способен переносить как относительно высокие, так и низкие температуры. Как отмечалось в главе 5, температура воды в ареале вида варьирует от отрицательной до 28°C. В экспериментальных условиях эти голотурки легко переносят повышение температуры до 25—28,5°C. Способность дальневосточного трепанга адаптироваться к высоким температурам подтверждается и высоким уровнем клеточной теплоустойчивости ($t_{10}=37,8^{\circ}\text{C}$) у этого вида (Жирмунский и др., 1979). Вместе с тем в экспериментальных условиях было показано, что некоторые особи остаются живыми даже после полного вмораживания в лед с последующим постепенным оттаиванием (Микулич, Козак, 1975).

Данные о величине оптимальных для жизнедеятельности этого вида температур значительно различаются. М. В. Поганкин (1952)

писал, что оптимум лежит в пределах минус 2 плюс 22,3° С. По данным С. Нисимура (Nishimura, 1969), полученным преимущественно в результате анализа состава сообществ южной и юго-восточной частей Японского моря, оптимальная для обитания дальневосточного трепанга температура — 10—15° С. Столь значительная разница в приведенных величинах объясняется, по-видимому, влиянием на распространение голотурий, помимо температуры, и других факторов.

Зависимость от температуры таких важнейших сторон биологии дальневосточного трепанга, как интенсивность потребления кислорода, поведение, темпы роста и др., обсуждаются в соответствующих разделах.

Соленость

Дальневосточный трепанг, как и другие иглокожие, очень чувствителен к изменению солености. М. В. Поганкин (1952) указывает для него диапазон солености 5,9—34,1‰, однако как наблюдения в природе, так и эксперименты эвригалинности дальневосточного трепанга не подтверждают. Наиболее благоприятна для этого вида нормальная океаническая соленость; нижняя граница значений солености вод, пригодных для обитания этой голотурии, — около 20‰. Трепанг избегает районов побережья, распресняемых впадающими реками, и мелководных участков полузакрытых и закрытых бухт, соленость которых надолго понижается в период сильных дождей. Молодые особи более устойчивы к понижению солености (Бирюлина, 1972).

Особи дальневосточного трепанга из разных популяций могут различаться по своему отношению к солености. По данным японских исследователей (Choe, Ohshima, 1961), у открытых участков побережья в условиях океанической солености встречаются преимущественно голотурии «красной» формы, тогда как в заливах и бухтах, находящихся под влиянием материкового стока, преобладает «зеленая» форма⁹. Эта зависимость подтверждена и экспериментально: минимальная переносимая величина солености для «красных» составила 14,1, а для «зеленых» — 12,6‰.

Содержание кислорода

В экспериментальных условиях показано (Микулич, Козак, 1975), что дальневосточный трепанг способен выдерживать значительное понижение содержания кислорода в воде и остается жив при 1,75 мл O₂/л (25,94% насыщения). В естественных условиях содержание кислорода в местах обитания трепанга, по-видимому, никогда не является лимитирующим фактором. Так, в зал. Петра Великого содержание кислорода везде держится в пределах 105—120% насыщения (Бирюлина, 1972).

Грунт

Диапазон типов грунтов, на которых обитает дальневосточный трепанг, чрезвычайно широк. Наиболее часто он встречается на твер-

⁹ В подписи к рис. 4 указанной работы допущена опечатка — в кружках верхние цифры показывают долю «зеленой» формы, нижние — «красной».

дых скалистых грунтах, каменистых россыпях, зарослях зостеры с чередованием свободных песчаных и песчано-илистых площадок. По наблюдениям А. И. Савилова (1939), массовые скопления этого вида («трепанговые поля») образуются на скальных грунтах или в зарослях зостеры. Трепанговые поля обычно располагаются вдоль бережья цепочкой в зависимости от конфигурации берега.

Дальневосточный трепанг не встречается на отмытых подвижных песках, что можно объяснить как недостатком в них питательных веществ, так и чисто механическими причинами. Этот тип грунта развивается, как правило, в районах с достаточно интенсивным волновым воздействием, где особенно большое значение приобретает возможность закрепления животных. Даже очень крупная особь дальневосточного трепанга с массой кожно-мышечного мешка 300 г весит под водой (с кишечником, наполненным грунтом) около 25—30 г; масса песчинок, к которым могут прикрепляться амбулакральные ножки, не превышает 1—2 г. Естественно, что такая масса не может обеспечить в условиях волнения удерживание на грунте животного со значительной вертикальной площадью сечения тела. Важность прочного закрепления голотурий на грунте подтверждается наблюдаемыми иногда случаями выбрасывания их на открытые участки берега при сильных штормах. Так, в результате жестокого шторма, сопровождающего тайфун «Фрэн» 14 сентября 1976 г., на песчаную косу Чурхадо в зал. Посыета было выброшено около 1,5 тыс. особей дальневосточного трепанга (Раков, Кучерявенко, 1977).

Приводимые иногда в литературе утверждения, что дальневосточный трепанг не встречается на местах с сильным заилением, лишены основания. Плотные поселения этой голотурии неоднократно отмечались в кутовых частях бухт и проливах на песчанисто-илистых и чисто илистых грунтах. Определение индивидуального возраста животных показало, что темпы их роста на таких участках весьма высоки. Таким образом, сам по себе илистый грунт (за исключением жидких илов) не препятствует расселению дальневосточного трепанга.

Более того, вследствие высокого содержания в илах органического вещества и богатейшего развития бактериальной флоры они весьма благоприятны для жизнедеятельности голотурий. В то же время необходимо иметь в виду, что на отдельных участках развитие илистых грунтов сопровождается повышенным содержанием сероводорода, неблагоприятным для обитания грунтоедов. Помимо этого, в ряде районов отрицательно сказывается и отсутствие неровностей грунта, необходимых в качестве укрытий и накопителей детрита.

Голотурии из разных популяций могут различаться своим отношением к типу грунта. С. Чои и Х. Осима (Choe, Ohshima, 1961) показали, что «зеленая» форма дальневосточного трепанга предпочитает участки с песчано-илистым дном, тогда как «красная» встречается обычно на рифах, камнях и гальке.

Кроме типа грунта решающее влияние на распределение дальневосточного трепанга оказывают профиль дна и рельеф. Как показывает анализ диаграмм плотности поселения рассматриваемого вида, на разрезах, выполненных по нормали к берегу, на пологих выровненных склонах и горизонтальных площадках плотность поселения животных в скоплениях довольно постоянна. Участки резкого повышения обилия («всплески» на диаграммах) соответствуют зонам, в

которых придонные потоки меняют свое направление и (или) скорость, что способствует осаждению большого количества взвеси.

Такие гидродинамически активные зоны могут иметь геоморфологический (прогибы склона), литогенный (выходы скальных пород, россыпи валунов и камней) и биогенный (банки, образуемые прикрепленными животными, морскими травами и водорослями) характер. В них есть условия, способствующие не только активной седиментации, но и удерживанию осажденных частиц. «Ловушками» для осажденной взвеси служат трещины и понижения в скалах и валунах, углубления между отдельными прикрепленными животными в друзах и т. д. На совершенно ровных однородных песчаных или илистых грунтах, даже если остальные условия весьма благоприятны, дальневосточный трепанг встречается чрезвычайно редко.

Убежища

С рельефом грунта тесно связана обеспеченность дальневосточного трепанга убежищами, необходимыми для выживания в период пониженной сезонной активности. Укрытия эти могут быть весьма различны, и их «конструкция» в значительной степени определяется характером дна и другими условиями места обитания. Наиболее часто укрытиями служат трещины скал, расщелины между камнями, различные неровности грунта, пустые раковины моллюсков, друзы прикрепленных двустворчатых моллюсков (мидий, модиолусов, устриц, арок) и асцидий, ризонды и слоевища водорослей, корневища морских трав. В последние годы учащаются случаи использования в качестве убежищ предметов, оказавшихся на дне в результате деятельности человека, — различных конструкций, затонувших якорей, цепей, тросов, всевозможного мусора и т. д.

Особенно велика роль убежищ на относительно ровных участках рыхлых грунтов, лишенных выходов камней и скал. А. И. Савилов (1939) провел детальное обследование одного из типов таких убежищ, которые располагались в зарослях зостеры, прерываемых небольшими песчаными промежутками. Штормами и прибоем песок на этих «полянах» вымывается, и густые переплетения корневищ зостеры образуют невысокие (около 12 см), но довольно глубокие (до $\frac{3}{4}$ метра) ниши, особенно развитые по нижнему приглубому краю зарослей зостеры. В этих нишах и собираются в значительных количествах голотурии, закончившие перест. Там, где глубоких укрытий нет, трепанги используют разнообразные ямки в грунте.

Условия питания

Состав пищи дальневосточного трепанга, способ ее захвата и другие вопросы, связанные с питанием, рассматриваются в специальной главе. Здесь мы кратко остановимся только на связи условий питания с характером дна и гидродинамической обстановкой в местах обитания голотурий.

Процесс питания взрослых особей дальневосточного трепанга протекает нормально, если животные имеют возможность пропускать через кишечник кроме органического вещества и определенное количество «балластных» частиц. Оптимальное сочетание этих двух основных

компонентов пищи¹⁰ создается прежде всего на таких участках, где идет интенсивное осадконакопление, а именно в указанных выше гидродинамически активных зонах — перегибах склона, выходах камней и скал, массовых поселениях прикрепленных животных и растений.

Особенно благоприятные условия питания складываются вблизи зарослей водорослей и морских трав, «поставляющих» основную массу детрита, и скоплений крупных прикрепленных животных. Скопления (банки), образуемые крупными прикрепленными моллюсками, создают обильный поток растворенных и взвешенных органических соединений, биогенов и витаминов, которые способствуют обогащению прилежащих вод и стимулируют развитие не только планктонных, но и многих донных водорослей и животных (Голиков, Скарлато, 1979). Значительные количества органического вещества содержатся в фекальных материалах моллюсков. Так, исследование биоотложений устричных банок показало, что в фекалиях и псевдофекалиях устриц органического вещества в несколько раз больше, чем в донных осадках. Содержание органического азота составило 0,3—3,1%, углерода — 2,6—20,0% (Kusuki, 1977). Фекальные материалы двустворчатых моллюсков и асцидий представляют собой превосходную питательную среду для развития разнообразных макро- и микроорганизмов, потребляемых дальневосточным трепангом.

Именно мощное развитие биоотложений (представляющих собой, как мы видели, результат суммарного действия биологических и гидродинамических процессов) позволяет поддерживать на другах моллюсков и асцидий поселения дальневосточного трепанга с очень высокой плотностью.

Различные типы грунтов имеют различную пищевую ценность для голотурий. На камнях и скальном грунте содержание органического вещества в частицах осадка в 2—4 раза выше, чем в рыхлых отложениях. Однако более благоприятные условия для питания дальневосточного трепанга складываются там, где скальные поверхности перемежаются хотя бы незначительными по площади участками рыхлых грунтов.

Пищевая ценность рыхлых грунтов в значительной степени определяется их гранулометрическим составом. В мелкозернистых песках и илистых осадках содержание азота и углерода выше, чем в песчаных. Скорость разложения органических остатков в разных осадках разная. В грубозернистых отложениях она низка из-за малого количества микроорганизмов. Равное количество детрита из мелко- и крупнозернистого песка обладает различной пищевой ценностью, так как в первом случае содержится намного больше бактерий.

Бактерии заселяют поверхность гранул рыхлых осадков неравномерно: колонии образуются преимущественно в микровпадинах на частицах, тогда как на выступающих участках частиц они почти отсутствуют. Такая же картина наблюдается и на плоской поверхности камней, скал и водорослей. Таким образом, численность микроорганизмов и их видовой состав в значительной степени зависят от микрохарактеристик поверхности субстрата. Предпочитаемость донными

¹⁰ Содержимое кишечника животных-грунтоедов, в том числе и дальневосточного трепанга, можно называть «пищей» лишь с оговоркой, так как основную его часть составляет неорганическое вещество. В то же время для краткости принято использовать в таких случаях термины «пища» и «пищевые частицы».

организмами определенных типов грунтов связана, по-видимому, не с величиной частиц осадка как таковой, а с тем, что определенные виды микроорганизмов встречаются только на частицах определенного размера (Meadows, Campbell, 1972).

Условия обитания молоди

Молодые и взрослые особи дальневосточного трепанга встречаются, как правило, в разных биотопах. У берегов Приморья и Южного Сахалина наиболее обычное место обитания молодых голотурий — пласты анфельции. Слоевница анфельции имеет огромную относительную поверхность — около 15 м²/кг сырой массы (Лавин, Чернышев, 1977). Накапливающаяся на них в значительных количествах осажденная взвесь служит малькам трепанга пищей, а густые переплетения разветвленных слоевищ этой водоросли дают им надежное убежище.

Распределение молоди трепанга на полях анфельции связано с гидрологическими условиями, отражающимися, в частности, на степени обрастания водорослей эпифитами. По имеющимся данным (Челышева, 1955), в бухтах обрастания составляют около 30%, а в проливах — только 4,5% общей массы анфельции. В исследованных нами участках зал. Петра Великого численность молоди трепанга находится в обратной зависимости от степени обрастания. В бух. Троицы трепанг занимает очень небольшие участки скопления анфельции, тогда как в прол. Старка встречается на значительной площади поля при плотности поселения до 2—5 экз./м². На полях анфельции, расположенных глубже 16 м, молодь трепанга не обнаружена.

За пределами скоплений анфельции молодь рассматриваемого вида встречена в небольших количествах на каменистых россыпях в мелководных участках закрытых бухт, в основаниях кустов зостеры, на водорослях. В октябре 1977 г. скопления молоди дальневосточного трепанга были обнаружены на нескольких участках литорали о-ва Попова (Левин, 1979). Хотя проведенные наблюдения носят предварительный характер, можно отметить некоторые общие особенности условий обитания молоди дальневосточного трепанга на литорали. Наиболее часто голотурии встречались на галечно-валунной и валунно-глибовой литорали. Несколько особей было найдено на скалистых прибойных мысах. Возможно, численность молоди на монолитных скалах довольно высока, но найти ее в подобных местах чрезвычайно сложно. На каменистой литорали все животные были обнаружены на нижней и ниже-боковой поверхности камней; на верхней стороне камней, была ли она свободна или покрыта водорослями, голотурии не встречались. Для большинства участков литорали о-ва Попова, на которых была найдена молодь трепанга, характерна очень высокая численность полихеты *Dexiospira* sp. (до 100 000 экз./м²); на многих камнях трубки декоиоспир располагались в два и даже три слоя.

Характер субстрата (материал, микрорельеф и др.) почти не влияет на обилие голотурий. Они встречались и на естественных камнях, и на обломках шлакоблоков и кирпичей, шесть особей были найдены на осколке бутылочного стекла (на вогнутой стороне, примыкающей к камню). По-видимому, определяющим фактором для выживания мальков трепанга на литорали является не тип субстрата, а степень его защищенности.

Верхняя граница распространения молоди трепанга контролируется, как и у большинства литоральных видов, абиотическими факторами, и прежде всего — степенью осушения. По нашим данным, эта граница располагается вблизи летнего нуля глубин.

У побережья Японии молодь дальневосточного трепанга отмечена в ризоидах водорослей, на стеблях морских трав и стволах горгонарий, обитающих на рифах на небольших глубинах (Mitsukuri, 1903; Choe, Ohshima, 1961; Choe, 1963).

Условия обитания личинок

Распределение личинок дальневосточного трепанга до момента оседания не связано с характером дна и целиком определяется гидрологическими условиями толщи воды. Как показала обработка планктонных проб, собранных в бух. Новгородской зал. Петра Великого (Мокрецова и др., 1975), распределение личинок трепанга неравномерно как по срокам, так и по отдельным районам бухты. Личинки начали встречаться в планктоне приблизительно с 10 июля, и до третьей декады августа их количество составляло 1—24 экз./м³. Сопоставление сроков нереста трепанга в бухте и появления личинок в планктоне привело Н. Д. Мокрецову с соавторами (1975) к заключению, что присутствие последних в июле обусловлено в основном их заносом из близлежащих бухт Миносок, Рейд Паллада и Халовой, где нерест голотурий происходил несколько раньше. Пик численности личинок в бухте (свыше 700 экз./м³) был зарегистрирован в конце августа, после чего их количество начало быстро снижаться. В июле в бухте были встречены личинки только ранних стадий, а в августе — всех пелагических стадий.

Исследование вертикального распределения личинок дальневосточного трепанга в бух. Новгородской показало, что они, особенно на ранних стадиях развития, держатся в поверхностном слое воды (0—0,5 м). Наибольшая численность личинок трепанга отмечена в срединной части бухты.

Наибольшее влияние на динамику распределения, скорость развития и выживаемость личинок дальневосточного трепанга оказывают температура и соленость воды (Мокрецова и др., 1975; Савин, 1979). Полученные Н. Д. Мокрецовой данные показали четкую зависимость между наличием личинок в планктоне и изменением солености воды. В период наибольших атмосферных осадков, сопровождающихся быстрым и значительным опреснением поверхностных вод (в отдельные дни до 18‰), личинки трепанга в планктоне не обнаруживались. Снижение количества личинок (а в некоторые дни они отсутствовали) наблюдалось и при значительном повышении температуры поверхностного слоя воды.

Несмотря на различия в сроках появления личинок дальневосточного трепанга в планктоне в различных районах, максимальная их численность наблюдается обычно в одно и то же время, соответствующее наиболее высоким температурам воды. Так, в бух. Троицы, в которой максимальные значения температуры воды значительно ниже, чем в бух. Новгородской, массовое появление долиолярий трепанга в планктоне наблюдалось в конце августа (Свешников, Крючкова, 1971).

Дальневосточный трепанг по типу питания (собирающий детритофаг-грунтоед) представляет собой уникальное явление среди промысловых, да и вообще массовых видов животных, обитающих в верхних горизонтах шельфа морей нашей страны. Такое положение обуславливает значительные трудности, с которыми сопряжено исследование питания этого вида.

Состав пищи

Трепанг питается, захватывая околоротовыми щупальцами верхний слой рыхлого осадка или частицы осажденной взвеси на поверхности твердых грунтов. Основную часть содержимого кишечника составляют различные неорганические частицы, фрагменты морских растений, обломки раковин моллюсков и скелетных элементов иглокожих, частицы детрита, различные организмы и частицы терригенного происхождения. Микроскопическое исследование показывает присутствие целого ряда организмов мейобентоса и микроорганизмов — бактерий, диатомовых водорослей, грибов.

В некоторых работах (например, Бирюлина, 1972) приводится и видовой состав организмов, найденных в кишечнике дальневосточного трепанга. Однако даже детальный список только отражает состав организмов, обитающих в поверхностном слое грунта, которым питалась голотурия, но не проясняет, какие именно компоненты пищевого комка являются собственно «пищей», т. е. перевариваются и усваиваются животным. Об этом приходится судить главным образом по косвенным данным, относящимся к усвоению отдельных компонентов «потенциальной» пищи.

Усвояемость дальневосточным трепангом органического вещества из грунта (песок) составляет около 15%. Усвояемость отдельных компонентов пищи может быть значительно выше. Е. А. Цихон-Луканина и И. Н. Солдатова (1973) показали, что голотурии с сухой массой тела 20 г усваивают растительную пищу (зостера с илом) с эффективностью $67,5 \pm 7,3\%$. У молодых особей (масса тела 3 г) эффективность усвоения того же корма выше и составляет $76,4 \pm 6,8\%$.

Эффективность использования различных пищевых объектов была исследована у *Parastichopus parvimensis* (Yingst, 1976). Эта голотурия экологически довольно близка к дальневосточному трепангу, что позволяет распространить полученные данные и на рассматриваемый вид.

Было показано, что голотурии не способны утилизировать свежий или подвергшийся разложению растительный материал непосредственно. Свежие бурые, красные, зеленые и синезеленые водоросли не усваивались. Стерильный детрит из бурой водоросли усваивался с очень небольшой эффективностью (9%), а детрит из зеленых и красных водорослей не усваивался вовсе, хотя процесс переваривания этих ма-

териалов происходил нормально. Синезеленые водоросли, даже в смеси с грунтом, животными отвергались.

Наиболее эффективно (87%) усваивался детрит животного происхождения (мясо краба), жгутиковые и диатомовые водоросли, бактерии и грибы. Полученные данные свидетельствуют о том, что мейобентос и микроорганизмы могут играть очень важную роль как источник пищи для дальневосточного трепанга.

Как показал А. В. Жакин (1977), усвоение растительного детрита зависит от его зрелости. Этот автор в экспериментальных условиях определил потребление дальневосточным трепангом искусственного детрита, образующегося при бактериальном разложении бурой водоросли *Sargassum* sp., и естественного корма, полученного вакуумным всасыванием верхнего слоя осадка.

В условиях эксперимента естественный корм потреблялся дальневосточным трепангом более интенсивно, чем искусственный, максимальный рацион составил 1,40 и 0,36 г/г-сут. В то же время благодаря более высокому содержанию азота в искусственном детрите животные усваивали его больше — соответственно 78,9 и 52,7% от потребления азота. По мере разложения водорослей усвояемость азота детрита увеличивалась с 20% (10 дней разложения) до 52,7% (35 дней).

Одним из наиболее важных компонентов пищи дальневосточного трепанга являются микроорганизмы, на долю которых может приходиться от 30 до 100% органического углерода в грунте (Tunncliffe, Risk, 1977). Выше уже отмечалась высокая степень усвоения голотуриями бактериальной пищи. Нами (Левин, Воронова, 1979) получены данные, прямо показывающие, что дальневосточный трепанг способен усваивать бактериальные клетки.

Голотурий собирали летом 1977 г. в зал. Петра Великого. Немедленно после поимки у животных вызывали эвисцерацию введением в полость тела шприцем пресной воды. Выброшенный кишечник делили на три отдела и раздельно помещали в стерильные флаконы. Не позднее двух часов после поимки из содержимого переднего и заднего отделов отбирали навеску для прямого счета микроорганизмов на фильтрах. У молоди трепанга содержимое кишечника равномерно распределяли на предметном стекле, проводили окрашивание и подсчет.

Анализ показал (табл. 9), что удельное число бактериальных клеток снижается от переднего отдела кишечника к заднему, что можно объяснить только перевариванием клеток, поступивших с грунтом.

Т а б л и ц а 9. Динамика численности бактерий в содержимом кишечника дальневосточного трепанга (млн. кл./г)

Месяц	Отдел кишечника		Удельная усвоенная биомасса бактерий, мг/г
	начальный	конечный	
Июль	104 ± 4	32 ± 2	0,1
Август	199 ± 36	20 ± 11	0,3
Сентябрь			
начало	1452 ± 185	781 ± 104	1,1
конец	1833 ± 158	987 ± 185	1,5

Условно приняв калорийность бактериальных клеток равной общей калорийности органического вещества в грунте, получим, что бактерии покрывают весьма значительную часть (не менее 70%) энергетических потребностей этой голотурии. Особенно много бактерий в субстрате, используемом мальками дальневосточного трепанга (собранными на литорали): до 8800 млн. кл./г.

Степень усвоения бактериальных клеток (а возможно, и других компонентов пищи) не остается неизменной и зависит от физиологического состояния животных. Наибольшая величина коэффициента усвоения бактерий (91%) отмечена перед наступлением состояния летнего гипобиоза трепанга; индекс наполнения кишечника был в этот период минимальным, часто встречались пустые кишечниканики. Наименьший коэффициент усвоения (46%) определен после выхода голотурий из состояния гипобиоза. Величина удельной использованной биомассы бактерий, напротив, была наименьшей перед прекращением питания и наибольшей при установлении нормального режима питания в конце сентября.

Дальневосточный трепанг, как и другие животные-грунтоеды, не способен усваивать все клетки микроорганизмов, содержащиеся в осадке. По-видимому, перевариваются только клетки, менее прочно связанные с частицами субстрата. Поэтому для каждого типа осадка существует определенная «безопасная» биомасса микроорганизмов, не усваиваемая животными (Lopez, Levinton, 1978), что необходимо учитывать при оценке питательных качеств грунта.

В последние годы накапливается все больше сведений о значительной роли, которую играет в питании иглокожих растворенное органическое вещество. Данные, непосредственно относящиеся к дальневосточному трепангу, отсутствуют, однако способность голотурий использовать растворенное органическое вещество непосредственно из окружающей воды принципиально доказана (Prim et al., 1976).

Селективность питания и размер захватываемых частиц

Большинство животных проявляют в той или иной степени селективность (избирательность) по отношению к используемому ими кормовому ресурсу. Селективность питания дальневосточного трепанга может осуществляться с помощью двух различных механизмов — активным избиранием определенной зоны питания и выбором частиц определенного состава и размера в пределах такой зоны, т. е. селективным отбором частиц.

Данные о степени селективности питания животных-грунтоедов, в том числе и щитовиднощупальцевых голотурий, противоречивы, что прежде всего объясняется неоднозначностью понимания этого термина. Из известных работ по питанию голотурий можно заключить, что под селективностью авторы понимают способность животных отбирать частицы определенного размера и генезиса из субстрата, на котором они питаются. Такое толкование не вызывает возражений, если четко определить понятие «субстрат», а как раз это определение отсутствует. Более того, способу получения этого субстрата уделяется столь мало внимания, что в большинстве случаев о методах взятия проб даже не упоминается.

Вместе с тем ясно, что понятие «селективность питания» становится содержательным только в том случае, если состав частиц в кишечнике сравнивается с составом тех частиц грунта, которые животное способно отбирать в реальных условиях. К сожалению, используемые в настоящее время пробоотборные устройства проникают на значительную глубину осадка и не позволяют собирать только поверхностные частицы грунта. Поэтому экспериментатор обычно имеет дело с некоей «усредненной» по глубине пробой, состав которой, естественно, значительно отличается от содержимого кишечника, из чего часто делается заключение о высокой степени селективности питания голотурий.

Нами разработано несколько различающихся по принципу действия устройств, позволяющих осуществлять сбор с поверхности осадка проб, сравнимых с субстратом, используемым животными, и обеспечить при этом необходимую для микробиологических исследований стерильность. Использование этих устройств показало, что селективность отбора дальневосточным трепангом частиц из самого верхнего слоя грунта обычно очень незначительна, а в некоторых случаях почти отсутствует. Исключение составляют некоторые «нехарактерные» частицы, сбор которых невозможен из-за устройства щупалец.

Показано (Левин, 1976), что размер щупалец *Aspidochirota* связан с особенностями их питания: относительная масса щупалец и медианный диаметр заглатываемых голотуриями частиц грунта находятся в обратной зависимости. Общая масса щупалец взрослых особей дальневосточного трепанга составляет $0,2 \pm 0,1\%$ от массы кожно-мышечного мешка. У *S. chloronotus* этот показатель равен $1,8 \pm 0,2$, *S. horrens* — $2,4 \pm 0,6$, *S. variegatus* — $2,4 \pm 0,3$, *Thelenota ananas* — $0,5 \pm 0,1\%$. Таким образом, дальневосточный трепанг имеет относительно самые маленькие щупальца среди исследованных представителей семейства Stichopodidae. Поэтому следует ожидать, что эти голотурии способны захватывать очень крупные частицы грунта. Действительно, медианный диаметр захватываемых трепангом частиц достигает 0,8 мм при средней для рода величине $0,3 \pm 0,1$ мм; наиболее крупные гранулы, найденные в кишечнике трепанга, имели размер до 12 мм (табл. 10).

Таблица 10. Гранулометрический состав частиц из кишечника дальневосточного трепанга (мм)

Грунт на месте обитания	Md	M ₁	M ₃	S ₀	Содержание частиц, %		
					>2	2—0,125	<0,125
Ил	0,3	0,8	0,2	2,0	0	85,4	14,6
Песок	0,8	1,4	0,4	1,8	38,1	61,9	0

У молоди дальневосточного трепанга щупальца относительно значительно крупнее, чем у взрослых особей. Для группы голотурий с сухой массой кожно-мышечного мешка $0,35 \pm 0,05$ г относительная масса щупалец составила $1,1 \pm 0,1\%$, т. е. в 5 раз больше, чем для взрослых. Столь значительный относительный размер щупалец молоди трепанга согласуется с очень небольшой величиной используемых пищевых частиц — около 0,05 мм.

Механизм захвата частиц. Способ захвата частиц осадка щупальцами голотурий до сих пор подробно не изучен. Наиболее заманчиво объяснить его прилипанием, но слизь на поверхности щупалец *Aspidochirota* не обнаружена. Характер движения щупалец не позволяет объяснить захват частиц (по крайней мере в большинстве случаев) и подгребанием. С механизмом захвата тесно связана толщина слоя грунта, которая никогда, насколько мне известно, не определялась. Во многих литературных источниках приводится величина «1 мм», но она никак не обосновывается.

По нашим наблюдениям, при накладывании щитка щупальца дальневосточного трепанга на грунт захваченными оказываются все находящиеся на дневной поверхности частицы, размер которых не превышает определенной величины. Решающее значение при этом имеют именно размеры, а не масса частиц. Мы неоднократно наблюдали, как фрагменты водорослей и зостеры, имеющие в воде ничтожный вес, оставались на дне после подъема щупалец, а находящиеся рядом частицы грунта, имеющие значительно больший вес, захватывались.

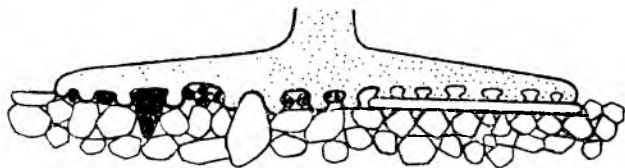


Рис. 34. Схема захвата субстрата щупальцами. Удерживаемые частицы зачернены

Можно представить очень простой механизм захвата частиц (рис. 34). При накладывании расправленного щитка на субстрат выступы (нодулы) на поверхности его ответвлений проникают между частицами. При сокращении щупальца частицы, оказавшиеся защемленными между нодулами, отрываються от субстрата. Захвату способствует сжимание «в кулак» щитка. Если площадь частицы превышает определенную величину, щиток, сжимаясь, как бы скользит по ее поверхности. Остаются и частицы, вес которых превышает «грузоподъемность» щупальца. Некоторые тяжелые частицы, захваченные щупальцами, падают с них уже во время транспортировки к ротовой отверстию.

Реальность описанного механизма подтверждается обратной зависимостью между размером щупалец целого ряда видов сублитеральных голотурий и размером используемых ими частиц грунта (Левин, 1976), которую легко объяснить, поскольку щупальца берут частицы в основном в один слой и для сбора равного объема более мелких частиц необходимо собирать их с большей площади.

Таким образом, толщина слоя осадка, захватываемого щупальцами дальневосточного трепанга, не является постоянной величиной и полностью определяется размером частиц, находящихся на поверхности грунта.

Интенсивность питания

Для определения основных количественных характеристик процесса питания дальневосточного трепанга летом 1977 г. в бух. Витязь зал. Петра Великого на глубине 4—8 м на грунтах трех типов — пес-

чаном, илюстом и смешанном каменисто-песчаном — были выбраны несколько полигонов¹¹. На каждом полигоне намечали три — четыре голотурии, находящиеся на расстоянии 1,5—3 м друг от друга (при увеличении расстояния неоправданно возрастает трудоемкость работы, при уменьшении увеличивается риск спутать животных). Перед началом наблюдений на полигоне выставляли буй, от которого к группе намеченных голотурий по дну укладывали ходовой конец.

Всю площадь полигона тщательно очищали от фекалий и отмечали положение животных на грунте, втыкая в песок позади них специальные штыри. Через определенные промежутки времени (1—3 ч) на полигон опускался водолаз, который отмечал новое положение голотурий на грунте штырем и наносил его на планшет, подсчитывал число и измерял длину выделенных фекалий и собирал их отдельно для каждой особи. При последнем погружении наблюдаемых животных собирали и в отдельных емкостях доставляли в лабораторию, где их взвешивали и измеряли объем содержимого кишечника. Всего на 9 полигонах было выполнено 37 серий наблюдений за 30 особями дальневосточного трепанга. Температура воды в период опытов составляла 13—14°C.

Чтобы устранить влияние величины животных на результаты замеров, при анализе использовали данные, пересчитанные на «условного трепанга» с массой кожно-мышечного мешка 100 г (табл. 11). Параметры, характеризующие интенсивность перемещения и питания голотурий на бедном питательными веществами грунте (песок) и на грунтах, имеющих более высокое содержание обогащенной органическим веществом взвеси (ил и смешанный песчано-каменистый грунт), несколько различались. Наиболее сильно это различие выражалось в скорости движения животных, которая на песке почти в 2 раза выше, чем на других типах грунта. В то же время, несмотря на увеличение

Т а б л и ц а 11. Показатели интенсивности питания дальневосточного трепанга в пересчете на особь массой тела 100 г ($M \pm m$)

Дата	Грунт	Скорость движения, см/ч	Объем грунта в кишечнике, см ³	Фекалии, выделяемые за 1 ч		
				объем, см ³	колич.	длина, см
18.VII	Ил	4±1	9,7±2,3	2,1±0,2	3,6±0,4	—
7.VIII		9±1	5,9±0,1	2,3±0,3	2,3±0,4	11±2
		7±1	8,2±1,6	2,2±0,2	2,8±0,3	11±2
3.VIII	Песок	14±3	5,7±0,8	1,6±0,2	2,9±0,3	11±1
4.VIII		26±5	5,7±1,3	1,4±0,2	3,0±0,4	9±1
		19±3	5,7±0,6	1,5±0,2	2,9±0,2	10±1
20.VII	Камни, песок	3±0	5,0±1,0	1,9±0,4	3,0±0,3	11±2
31.VII		7±2	6,1±1,1	2,2±0,5	3,8±0,3	18±3
3.VIII		9±2	4,8±1,0	1,5±0,2	3,1±0,5	9±1
22.VIII		23±3	5,8±2,0	3,1±0,3	3,5±0,3	16±2
22.VIII		7±1	3,6±0,4	2,0±0,3	3,6±0,4	13±2
		10±1	5,1±0,5	2,2±0,2	3,4±0,2	13±1
	13±1	5,9±4,8	2,0±0,1	3,2±0,1	12±1	

¹¹ В работе принимали участие спортсмены из подводного клуба «Скат» г. Томска А. В. Шипилов и А. И. Третьяков.

скорости, объем грунта, содержащегося в кишечнике, и часовой объем выделяемого грунта на песке были лишь немного ниже. Фекалии, выделяемые при питании на песке, имели больший поперечник и соответственно относительно меньшую длину.

Количество грунта, содержащегося в кишечнике дальневосточного трепанга, подвержено чрезвычайно сильным сезонным колебаниям, связанным с годовым циклом активности; в период сезонного гипобиоза, когда голотурии прекращают питание, этот показатель у отдельных особей снижается до нуля. Динамика сезонного изменения количества заглатываемого грунта зависит от условий обитания трепанга и различается в разных участках его ареала. В зал. Петра Великого максимальный индекс наполнения кишечника (выраженное в процентах отношение сырой массы содержимого кишечника к массе кожного-мышечного мешка) отмечен в апреле — начале марта и составляет 20—45%. По мере повышения температуры воды наполнение кишечника снижается (в мае — 15—30, в июне — 5—20%). Минимальное наполнение кишечника (0—10%) отмечено в августе.

По данным И. Танаки (Tanaka, 1958), исследовавшего питание дальневосточного трепанга в зал. Ису на о-ве Хоккайдо, в декабре при температуре воды около 2—5°C и в июле при 17—19°C у животных наблюдалось одинаковое наполнение кишечника — индекс 4,4—4,6%, а в октябре при температуре 16—18°C была зарегистрирована минимальная величина индекса наполнения — 2%. Таким образом, если в зал. Петра Великого минимальное значение индекса наполнения кишечника совпадает с максимальными летними температурами, то у берегов Хоккайдо минимум приходится на период осеннего снижения температуры. Такое существенное различие связано, несомненно, с разным характером годового цикла активности голотурий в этих районах (см. главу 10).

Дальневосточный трепанг питается непрерывно, днем и ночью, что впервые отметил Т. Яманути (Yamanouchi, 1929, 1942). Сравнение наполнения кишечника в разное время суток у одной и той же особи по понятным причинам выполнить невозможно, поэтому приходится использовать данные, относящиеся к разным животным из одной выборки (табл. 11). Несмотря на это, можно с достаточной уверенностью утверждать, что наполнение кишечника в течение суток остается неизменным. Примерно постоянную в течение суток двигательную (а следовательно, и связанную с ней пищевую) активность дальневосточного трепанга показали и прямые суточные наблюдения за перемещениями голотурий.

Продолжительность переваривания пищи

Один из методов определения времени переваривания пищи — исследование динамики изменения ее количества в кишечнике при голодании. И. Танака (Tanaka, 1958a) показал, что у дальневосточного трепанга после прекращения питания индекс наполнения кишечника составил через 18 ч около 1% (июль и декабрь) и 0,25% (октябрь); за 30 ч он уменьшился до 0,2%. Хотя в последующий период индекс еще несколько снизился, кишечника большинства животных содержали небольшое количество пищи даже в конце опыта (165 ч).

При возобновлении питания в июле индекс уже за 5 ч достиг

максимальной величины — 3%. В октябре пищевой индекс за 1,5, 5 и 12 ч составил 0,1, 1,1 и 2,1% соответственно. Таким образом, в октябре наполнение кишечника у экспериментальных животных после возобновления питания вернулось к первоначальному уровню, а в июне осталось ниже, что, по-видимому, явилось следствием более длительного в этом эксперименте периода голодания.

Период, в течение которого при лишении животных пищи происходит быстрое снижение количества пищевого материала в кишечнике (30 ч), И. Танака рассматривает как время пищеварения. По данным С. Чои (Choe, 1963), полученным сходным образом, время пищеварения у дальневосточного трепанга составляет 21 ч, Т. Исоно (Isono, 1925) приводит величину 12 ч, Т. Яманути (Yamanouchi, 1929) — 24 ч. Однако продолжительность пребывания пищи в кишечнике при голодании — важный в сравнительном плане показатель — ни в коем случае не соответствует времени пищеварения. Известно (например, Цихон-Луканина, 1973), что при отсутствии пищи животные задерживают процессы дефекации, поэтому физиологическая скорость пищеварения будет значительно выше, чем полученная при анализе результатов опытов по голоданию. Более достоверные результаты при исследовании времени переваривания пищи животными-грунтоедами дает определение скорости прохождения пищи через кишечник при питании.

Питание дальневосточного трепанга осуществляется в течение суток с постоянной интенсивностью, поперечное сечение наполненного грунтом кишечника мало изменяется по длине последнего, и скорость прохождения пищи на разных участках кишечника примерно одинакова. При таких условиях истинное время пищеварения определяется отношением общей длины пищеварительной трубки к длине ее участка, на котором происходит собственно переваривание. Однако поскольку вопрос о физиологической специализации отделов пищеварительной трубки голотурий еще далеко не выяснен, время пищеварения принимается равным времени нахождения пищи в кишечнике (от поступления в глотку до дефекации).

Возможны два пути определения скорости прохождения пищи через кишечник. Наиболее точные результаты дает прямой метод определения скорости — с использованием меченого (например, окрашенного) грунта, но его трудно использовать для массовых измерений. Второй метод основан на том, что содержание органического вещества в пище трепанга очень невелико и как масса, так и объем заглатываемого голотуриями грунта при прохождении через кишечник практически не уменьшаются. Это дает возможность вычислить скорость прохождения грунта по отношению массы или объема выделенных за определенное время фекалий к массе или объему грунта, содержащегося в кишечнике данной особи. Очевидный недостаток этого метода — одновременность измерения количества фекалий и грунта в кишечнике. Но он имеет и важные достоинства: полное отсутствие какого-либо нежелательного влияния исследователя на изучаемый объект, методическая простота, возможность выполнения большого числа измерений.

Проведенные нами измерения объема содержимого кишечника и часового объема выделенных фекалий показали (табл. 11), что продолжительность переваривания пищи дальневосточным трепангом значи-

тельно ниже, чем указывают другие авторы, и находится в пределах 2—3,5 ч. Для контроля в тех же условиях было выполнено измерение скорости прохождения через кишечник голотурий окрашенного песка; в этом опыте продолжительность переваривания пищи была 2 ч.

Мы не имеем прямых данных, отражающих влияние температуры на время нахождения пищи в кишечнике дальневосточного трепанга. И. Танака (Тапака, 1958а) показал, что время освобождения кишечника трепанга от пищи при голодании было почти одинаково в июле при температуре воды 16—18 и в декабре при 2—5°C. Это позволило сделать вывод об относительно небольшом влиянии температуры на скорость пищеварения у рассматриваемого вида.

Использование кормовой площади

Величина необходимой дальневосточному трепангу кормовой площади определяется комплексом факторов: размер тела, ширина полосы захватываемого грунта, скорость переваривания пищи, скорость и траектория движения, плотность поселения животных, характер распределения пищевых ресурсов по участку обитания, скорость восстановления кормовой ценности очищенных участков грунта (определяемая интенсивностью седиментации, условиями детритообразования и скоростью депеллетизации), общая кормовая стратегия отдельных особей и группы в целом.

Пищевое поведение голотурий несколько варьирует в зависимости от рельефа дна и типа осадка. При питании на ровном субстрате животное значительное время остается на одном месте, изгибая только переднюю половину тела. Очистив участок грунта в непосредственной близости от себя, трепанг передвигается вперед приблизительно на $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ длины тела, и цикл повторяется. Очищенная при этом площадь имеет форму цепочки связанных друг с другом секторов. При питании в щелях, трещинах, а также на ровном грунте с низким содержанием органического вещества очищенная площадь имеет форму более или менее ровной полосы, ширина которой примерно равна ширине тела голотурии (включая спинные выросты).

Дальневосточный трепанг способен оценивать кормовую ценность участка. Каким образом происходит выбор конкретного участка, точно не установлено; по-видимому, ведущую роль при этом играют тактильные раздражители и хеморецепция. Для целого ряда подвижных донных беспозвоночных показано, что важнейшим фактором, определяющим их распределение, является характер осадка — плотность, толщина, величина частиц, поверхностный заряд. Степень «привлекательности» для донных организмов частиц естественных осадков обуславливается обитающими на них микроорганизмами.

Реакция на субстрат различной кормовой ценности заключается прежде всего в изменении скорости кормового перемещения. В зоне питания, богатой питательными веществами, скорость движения замедляется, в наиболее «богатых» участках животное задерживается до исчерпания ресурсов. При длительном движении голотурии по малокормному участку меняется не только скорость, но и поведение — оно приобретает характер поискового.

На большинстве участков, где слой обогащенного органическим веществом осадка относительно тонок, щупальца дальневосточного

трепанга снимают только один слой грунта. Однако в отдельных местах благоприятное сочетание гидродинамических, топографических и геоморфологических факторов приводит к значительному увеличению питательного слоя. Попав на такой участок, голотургии остаются на нем длительное время, последовательно, слой за слоем очищая его в глубину и вырабатывая своеобразный «карьер».

О пищевой ценности для голотуржий отдельных участков грунта можно достаточно определенно судить по расположению оставляемых животными фекалий. Фекалии дальневосточного трепанга выбрасываются из анального отверстия животного на расстояние 15—20 см через относительно равные промежутки времени. Они имеют цилиндрическую форму (на грунте, как правило, изогнуты подковой) и снабжены равномерно распределенными неглубокими перетяжками (рис. 35, см. вклейку). У особи длиной 22 см толщина фекалий составляет 6,0—7,5 мм, перетяжки располагаются через 7 мм. Фекалии голотуржий из разных участков ареала имеют сходное строение (Aгакawa, 1971). На грунте они чаще располагаются одиночно на некотором расстоянии друг от друга; в местах, где голотургии задерживаются, фекалии скапливаются кучками, величина которых зависит от толщины слоя выбираемого осадка.

До сих пор не выяснена роль в питании дальневосточного трепанга копрофагии. Многие животные-грунтоеды не способны усваивать фекалии, и даже животные, обладающие такой способностью, часто избегают их поедать. При исследовании этого явления у грунтоядных моллюсков показано (Lopez, Levinton, 1978), что, хотя количество микроорганизмов в фекалиях может быть значительно (иногда вдвое) выше, чем в грунте, в отличие от бактерий грунта они не перевариваются. В питании голотургии *S. trepulus*, напротив, использование структурированных фекальных частиц играет большую роль (Hauks-son, 1979).

После выделения фекалий происходит их реколонизация микроорганизмами, резко ускоряющаяся через несколько часов. Хотя гранулометрический состав фекалий и окружающего грунта очень сходен, их пищевая ценность значительно различается. Так, в процессе старения фекалий происходят падение содержания органического углерода и увеличение содержания азота.

Данные о темпах восстановления пищевой ценности фекалий дальневосточного трепанга и происходящих в них микробиологических процессах отсутствуют. Фекалии трепанга довольно нестойки и через 10—20 ч обычно полностью разрушаются. Учитывая это обстоятельство, а также высокую скорость прохождения пищи через кишечник, можно предположить, что полное восстановление их пищевой ценности происходит довольно быстро. В то же время при высокой плотности поселения голотуржий скорость полного разрушения и реколонизации фекалий микроорганизмами может явиться лимитирующим фактором.

Анализ траектории движения отдельных особей дальневосточного трепанга показывает, что на участках с ровным грунтом их движение носит случайный характер. При попадании голотуржий на участок с резким изменением рельефа — ложбина в грунте, выступающий из песка камень, край садка и т. д. — они движутся вдоль таких границ, но через некоторое время, как правило, вновь отклоняются в сторону.

В общем траектория движения очень запутана, и животные по несколько раз пересекают собственную полосу выедания. За сутки они проходят довольно значительный путь, но вследствие извилистости траектории движения участок, в пределах которого особь перемещается в течение суток, относительно невелик и обычно не превышает нескольких десятков квадратных метров. При высокой плотности поселения голотурий (несколько экз./м²) площадь участка используется весьма интенсивно.

Приняв, что дальневосточный трепанг массой тела 250 г пропускает через кишечник 2—5 см³/ч грунта, получим, что в год через кишечник одной особи проходит 18—44 кг грунта, собираемого с площади 10—50 м² (в зависимости от толщины захватываемого слоя). Таким образом, при высокой плотности поселения голотурий (1—5 экз./м²) каждая порция поверхностного осадка проходит через их кишечник несколько десятков, а возможно, и сотен раз в год. Разумеется, такое многократное использование наблюдается при условии, что животные постоянно находятся на одной площадке и не совершают кормовых миграций.

Питание личинок

Личинки дальневосточного трепанга питаются преимущественно фитопланктоном. В их кишечниках находят большинство видов одноклеточных водорослей, обитающих в планктоне в период развития личинок. В экспериментальных условиях аурикулярии трепанга захватывают почги любые оформленные органические частицы соответствующих размеров. При изучении особенностей питания личинок использовали наблюдения за клетками водорослей нескольких видов и различными искусственными частицами, такими, как крупинки кармина и мела.

Механизм захвата пищевых частиц личинками дальневосточного трепанга не отличается от описанного у аурикулярий других видов голотурий (Strathmann, 1975). Основную роль в захвате пищевых частиц играют жгутики ресничных шнуров. Их биение создает ток воды, ориентированный от орального поля под прямым углом к направлению шнура.

При отсутствии пищевых частиц движение ресничек осуществляется в одном направлении, при возвращении в исходное положение ресничка сгибается. При питании, по-видимому, происходит местная реверсия направления биения ресничек — при контакте с пищевой частицей ресничка на короткое время останавливается и обратным движением отбрасывает частицу к оральному полю.

Прямое биение ресничек, вызывающее ток воды вдоль тела аурикулярии, обеспечивает не только захват пищевых частиц, но и перемещение личинки в толще воды. Многочисленные петли и изгибы шнура создают на большинстве его участков составляющую потока, направленную спереди назад, чем и осуществляется поступательное движение личинки. Аурикулярии дальневосточного трепанга способны менять направление своего движения на обратное, что осуществляется реверсией движения ресничек.

Максимальный размер используемых частиц примерно соответствует диаметру глотки. Игрет роль и форма частиц. Клетки водо-

рослей, имеющие сильно удлинённую палочковидную форму, могут задерживаться перед ротовым отверстием и затем отбрасываются. У аурикулярий дальневосточного трепанга хорошо выражена способность к селекции, выражающаяся в преимущественном захвате съедобных частиц определенного типа и размера.

Интенсивность питания личинок зависит от их возраста, размера, концентрации и типа пищевых частиц. Максимальная удельная интенсивность питания определяется величиной создаваемого личинками тока воды, приносящего пищевые частицы, и может быть выражена как объем воды в единицу времени, приходящийся на единицу длины ресничного шнура. Эта величина варьирует в пределах 0,6—1,3 мм³/мин на 1 мм длины шнура (Strathmann, 1975). У аурикулярий дальневосточного трепанга длиной 600 мкм длина шнура составляет около 4 мм, отсюда максимальная интенсивность питания 2,4—5 мм³/мин. По мере роста личинки из-за увеличения числа изгибов увеличивается не только абсолютная, но и относительная длина шнура. В связи с этим эффективность питания, рассматриваемая как очищаемый объем воды, отнесенный к единице потребляемого личинкой кислорода, возрастает.

Усвоение различных видов корма личинками дальневосточного трепанга на стадии аурикулярии исследовано с применением радиоуглеродного метода (Мокрецова, Вышкварцев, 1977). Размеры аурикулярий варьировали от 625 до 775 мкм. В качестве корма использовали растворенное органическое вещество (РОВ) в виде общемеченого гидролизата белка, бактерии, выращиваемые на гидролизате, и водоросли *Monochrysis lutheri* (размер клеток 3 мкм, объем 14 мкм³), *Dunaliella salina* (10×8 мкм, 43 мкм³) и *Phaeodactylum tricornerutum* (27×5,6, 147 мкм³). Минимальная концентрация всех видов водорослей составляла 50 тыс. кл./мл, максимальная — 200—400 тыс. кл./мл. Интенсивность питания аурикулярий колебалась от 2,4 до 4,4·10⁻⁶ мг С·100 экз./сут. Было показано, что величина усвоения корма возрастает с увеличением его концентрации, а также с увеличением размеров частиц корма в ряду РОВ — бактерии — монохризис — дуналиелла — феодактилум. Для успешного развития аурикулярий линейные размеры пищевых частиц не должны быть ниже 10 мкм; предпочтительны веретенообразные частицы средней длиной 27 и шириной 5,6 мкм.

Различные виды водорослей усваиваются личинками разного возраста неодинаково. Это можно объяснить разной толщиной клеточной оболочки водорослей. Так, в первые дни личинки, которые питаются *Platymonas viridis*, имеющей тонкие стенки, растут медленнее, чем при питании *Nephrochloris salina*. На стадии поздней аурикулярии наблюдается обратная картина (Мокрецова, 1978).

Дальневосточный трепанг — раздельнополое животное; случаи гермафродитизма у этого вида документально не подтверждены. Внешний половой диморфизм у трепанга не выражен; приводимые в старой литературе сведения о возможности отличать самцов по внешнему виду, по-видимому, неверны. Соотношение полов в популяциях трепанга определялось неоднократно и оказалось близким 1:1. Количество яиц, продуцируемое этой голотурией, очень велико. С. Чои (Choi, 1963) сообщает, что в 1 г зрелой гонады может находиться 183—263 тыс. яиц; близкую величину (0,5—77 млн. яиц на гонаду) приводит Н. Д. Мокрецова (1978).

Возраст, в котором дальневосточный трепанг достигает половой зрелости, трудно указать точно. Это связано как с общими трудностями определения возраста голотурий, так и со значительным индивидуальным варьированием темпов роста и развития особей в зависимости от географического района, условий места обитания, сроков оседания личинок и др. Различаются и сроки нереста в зависимости от размера особей, даже в пределах одной выборки.

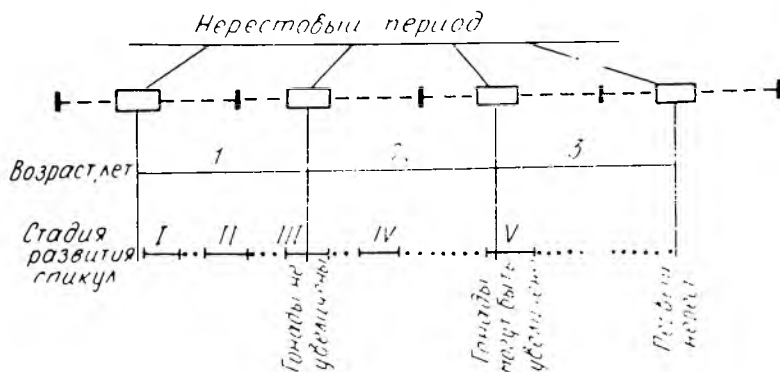


Рис. 36. Возрастные изменения спикул и состояние гонад у дальневосточного трепанга. (По: Mitsukuri, 1903)

По данным К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), в условиях средней части о-ва Хонсю трепанг начинает размножаться в трехлетнем возрасте (рис. 36). Как будет показано в следующей главе, темпы роста этой голотурии у побережья Приморья значительно ниже, чем у берегов Японии; это, видимо, сказывается и на сроках наступления половой зрелости. Несмотря на противоречивость имеющихся по этому вопросу сведений, мы полагаем, что в условиях зал. Петра Великого встречаются как особи, начинающие нереститься в трехлетнем возрасте, так и животные, размножение которых начинается в четыре и, возможно, даже в пять лет.

Состояние гонад

Размеры гонад дальневосточного трепанга в течение года очень сильно меняются. По наблюдениям К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), в конце сентября длина половых трубочек составляла около 2 см, в начале декабря — 10, к концу января — 16, к концу февраля — 21, в апреле — 38 см. Гонадный индекс (выраженное в процентах отношение массы гонады к массе кожно-мышечного мешка) колеблется от 10—18% в преднерестовый период почти до 0% зимой.

Сезонные изменения состояния гонад трепанга из зал. Петра Великого (о-в Путятин) детально исследованы Л. В. Низовской (1971а, б). Она выделяет следующие стадии состояния женских гонад трепанга: посленерестовую, восстановления, медленного роста, быстрого роста, выделения половых продуктов во внешнюю среду.

В посленерестовой стадии (август) стенка гонады истончена, местами образует складки. В просветах половых трубочек сохраняется очень небольшое число клеток, средний объем которых составляет 118×10^3 мкм³. Ядро находится на стадии зародышевого пузырька и имеет значительные размеры. В начале и середине августа в железе отмечаются единичные крупные клетки, оставшиеся после нереста.

Посленерестовая стадия у трепанга в исследуемом районе очень непродолжительна. Уже в это время в стенке гонады встречаются резко утолщенные участки с пролиферацией герминативного эпителия, что говорит о возникновении новой волны половых клеток.

В стадии восстановления половая трубка из округлой становится неправильной формы с разнообразными выростами, увеличивающими герминативную поверхность. Активная пролиферация зародышевого эпителия приводит к образованию оогоний и фолликулярных клеток. Размеры оогониев 9×10^3 мкм³, ядра — 13×10^3 мкм³. Вторичные оогонии постепенно превращаются в ооциты I порядка. Эти клетки вначале располагаются в несколько рядов, а в сентябре заполняют весь просвет половой трубки. Размер клеток в этот период составляет 19×10^3 мкм³, а ядра до 150×10^3 мкм³.

Стадия медленного роста ооцитов начинается с ноября и захватывает зимние и первые весенние месяцы. На поперечных срезах стенка половой железы представляется одновременно растянутой и складчатой. В просвет гонады вырастает базальная мембрана, на выпячиваниях которой располагаются половые клетки. Наиболее мелкие клетки имеют объем 50×10^3 , крупные — 167×10^3 мкм³. Ядро, по сравнению с клеткой, увеличивается незначительно. Наряду с типичными фолликулярными элементами изредка встречаются крупные одиночные питательные элементы, накапливающие липиды. Они располагаются в центральной части канала железы между ооцитами.

С окончанием хромосомных преобразований половые клетки вновь увеличиваются в объеме и к январю достигают размеров 377×10^3 мкм³. В феврале — марте наблюдается резорбция наиболее крупных ооцитов. Образовавшиеся при этом питательные вещества, по-видимому, используются растущей генерацией ооцитов. Уже в первые весенние месяцы в стенке гонады усиливаются процессы пролиферации и железа вновь заполняется клетками, величина которых возрастает от базальной мембраны к центру гонады.

В весенние месяцы стенка гонады значительно утолщается, в ней

усиливаются процессы пролиферации и образуются многочисленные островки из оогоний. Стенки гонады образуют складки, которые растут навстречу друг другу и, срастаясь, формируют новые половые трубочки, что хорошо видно в марте. В это время дегенерирующие ооциты встречаются реже. В апреле процесс пролиферации половых клеток стихает. Клетки размером 280×10^3 мкм³ заполняют почти весь просвет железы. Увеличение размеров клетки, ядра и ядрышка идет синхронно.

В стадии быстрого роста стенка железы максимально растянута. В ооцитах наблюдается крупное (164×10^3 мкм³) ядро, находящееся на стадии зародышевого пузырька. В процессе роста ядро смещается к одному из полюсов ооцита. В конце периода крупные ооциты (870×10^3 мкм³) настолько плотно заполняют просвет гонады, что принимают полигональную форму. Каждая клетка отделена от соседней тонкой оболочкой, образованной фолликулярными элементами.

В июле ооциты достигают максимального размера (1266×10^3 мкм³) и выделяются из гонады в воду. В клетках наблюдается заметное уменьшение объема ядрышек и незначительное — ядра. В единичных случаях в клетках образуются веретена первого деления созревания.

По мнению Л. В. Низовской (1971а), у дальневосточного трепанга в годичном цикле возникают две генерации ооцитов. Одна из них формируется осенью, вторая — весной. Часть ооцитов первой генерации достигает значительных размеров зимой и затем подвергается резорбции. Во внешнюю среду при нересте выходят в основном клетки второй генерации.

Состояние гонад дальневосточного трепанга из зал. Восток в нерестовый период изучали В. Л. Касьянов с соавторами (1976). По их данным, незадолго до нереста в начале июля просветы трубок яичника заполнены ооцитами большого роста, окруженными фолликулярными клетками. Вдоль стенок железы расположены более мелкие ооциты. Непосредственно перед нерестом крупные ооциты достигают максимальных размеров, часть мелких пристеночных ооцитов находится в состоянии резорбции и окружена клетками типа фагоцитов. В просвете половых трубок отнерестившихся особей, которые начинают встречаться в этом районе в конце июля — начале августа, видны отдельные зрелые ооциты.

У самцов в начале июля в просвете трубок наблюдается небольшое число зрелых спермиев. Ближе к периферии расположены сперматиды, сперматоциты I порядка и сперматогонии. Характерны мощные ветвящиеся вращающиеся стенки в полость семенника.

Ко времени нереста трубки почти полностью заняты спермиями. По периферии семенника отмечено небольшое число сперматид и сперматоцитов, а также соматических клеток типа целомацитов.

Морфологические изменения ядерных структур в оогенезе дальневосточного трепанга на диплотенной стадии мейоза исследованы Л. В. Низовской и В. Н. Арронет (1975). Изменения прослежены с момента разрыхления бивалентов, когда они принимают вид ламповых щеток, заполняющих всю полость ядра. Имеется одно округлое ядрышко, в центре которого располагается крупная вакуоль. Цитоплазма ооцитов богата РНК, белками и полисахаридами, реакция на жиры слабая. По мере роста ооцита ламповые щетки группиру-

ются преимущественно около ядрышка, содержащего к этому времени две — три вакуоли.

Во время вителлогенеза размеры ядрышка возрастают, от него отпочковываются одно — два сферических тельца, которые постепенно перемещаются к оболочке ядра. В дальнейшем эти тельца, по-видимому, растворяются в кариоплазме. Хромосомы сохраняют структуру ламповых щеток, но довольно часто теломерные участки некоторых бивалентов приходят в контакт с оболочкой ядра. Иногда гомологи в теломерных участках бивалента расходятся, образуя как бы вилку, и уже в таком состоянии приходят в контакт с ядерной мембраной. На стадиях позднего вителлогенеза в цитоплазме ооцитов увеличивается содержание жиров, белков и углеводов. Ядрышки становятся еще крупнее, интенсивность окраски на РНК сохраняется.

Во все время созревания ооцит окружен довольно многочисленными фолликулярными клетками, которые по мере роста ооцита распластываются по его поверхности. Полость половых трубочек заполнена веществом, весьма богатым белками и полисахаридами, но содержащим очень мало гликогена.

Детальное исследование сезонных изменений в гонадах дальневосточного трепанга из зал. Функа (южное побережье о-ва Хоккайдо) выполнил И. Танака (Танака, 1958b). Этот исследователь выделил на протяжении годового цикла пять стадий: покоя, восстановления, роста, зрелости и нерестовую. Соотношение особей с гонадами, находящимися в определенной стадии, значительно меняется на протяжении года (рис. 37). Меняются и размеры гонад, о которых мож-

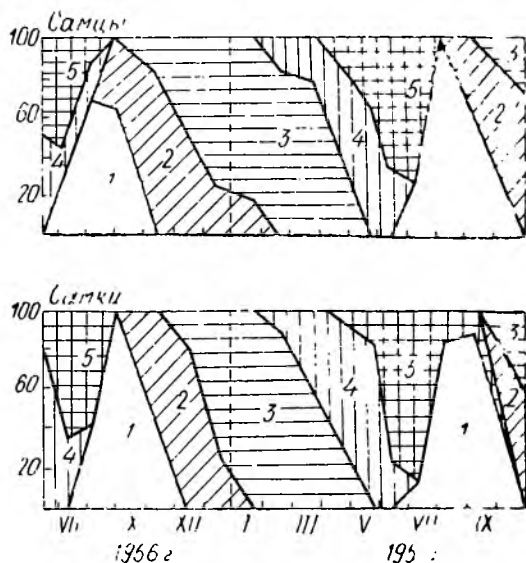


Рис. 37. Сезонные изменения относительного числа особей дальневосточного трепанга с гонадами, находящимися на стадии покоя (1), восстановления (2), роста (3), зрелости (4) и нерестовой (5). (По: Танака, 1958b)

но судить по величине гонадного индекса (по Танака — выраженное в процентах отношение массы гонад к общей массе тела голотурии).

В июне — июле гонады достигают максимальной величины (гонадный индекс 2,1—2,5%). В середине июля встречаются особи как с крупными, так и с сократившимися после нереста гонадами. Нерестующие особи составляют 70—80% всех собранных в это время жи-

вотных. В августе — октябре величина половых желез резко снижается (индекс около 0,05%). 70—100% животных в этот период содержат гонады в стадии покоя. В ноябре гонады несколько увеличиваются (индекс около 0,2%). В яичниках начинается оогенез, гонады у большинства животных находятся в стадии восстановления. С декабря по март гонадный индекс возрастает с 0,3 до 0,7%. Гонады как самцов, так и самок вступают в стадию роста. В феврале у 10% особей гонады находятся в стадии зрелости, из семенников самцов в это время легко получить активно плавающие сперматозоиды. В мае гонадные трубочки быстро удлиняются и утолщаются, индекс достигает величины 1,5%. В этот период гонады 85% самцов и 70% самок находятся в стадии зрелости, а остальных особей — в стадии нереста.

Половой цикл женских и мужских гонад несколько различается по соотношению стадий (рис. 37). Зрелые готовые к оплодотворению яйца встречаются в гонадах в течение короткого периода, тогда как зрелые сперматозоиды присутствуют с февраля до конца сезона нереста и даже позже. Неодинакова и годовая динамика изменения размеров гонад самцов и самок трепанга (рис. 38), исследованная С. Чои (Чое, 1973).

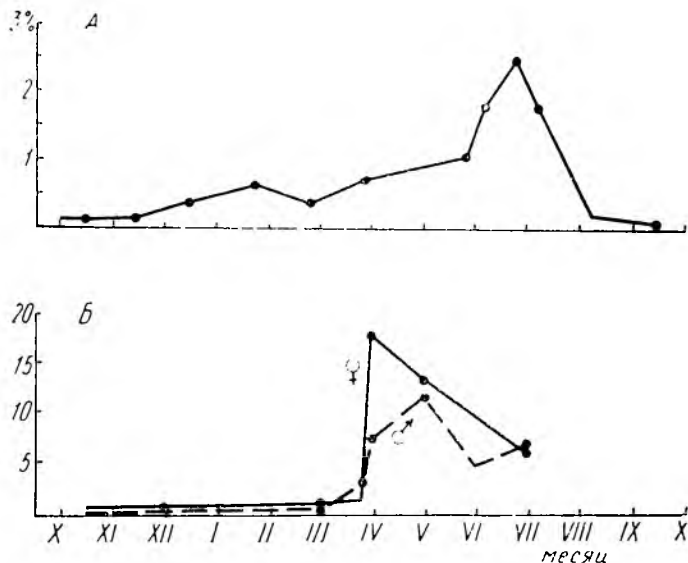


Рис. 38. Сезонные изменения гонадного индекса у дальневосточного трепанга (А — по: Танака, 1958b; Б — по: Чое, 1963)

При сравнении годичных половых циклов дальневосточного трепанга, обитающего в зал. Петра Великого (Низовская, 1971а, б) и у южного побережья о-ва Хоккайдо (Танака, 1958b), видно, что общая картина развития гонад у голотурий из двух районов сходна, тогда как продолжительность и сезонная приуроченность стадий значительно различаются. Особенно велика разница в продолжительности стадии покоя. По данным Л. В. Низовской, она занимает менее месяца, тогда как И. Танака указывает срок до трех месяцев. На существенные различия в протекании полового цикла у трепанга из

разных районов указывает весьма значительное варьирование сроков и продолжительности нереста (рис. 39) и динамики изменения годового индекса (рис. 38).

В гонадах трепанга из разных популяций наблюдаются и морфологические различия. У особей красной «коммерческой» формы зрелые яйца покрыты студенистой оболочкой, у зеленой — нет. Различ-

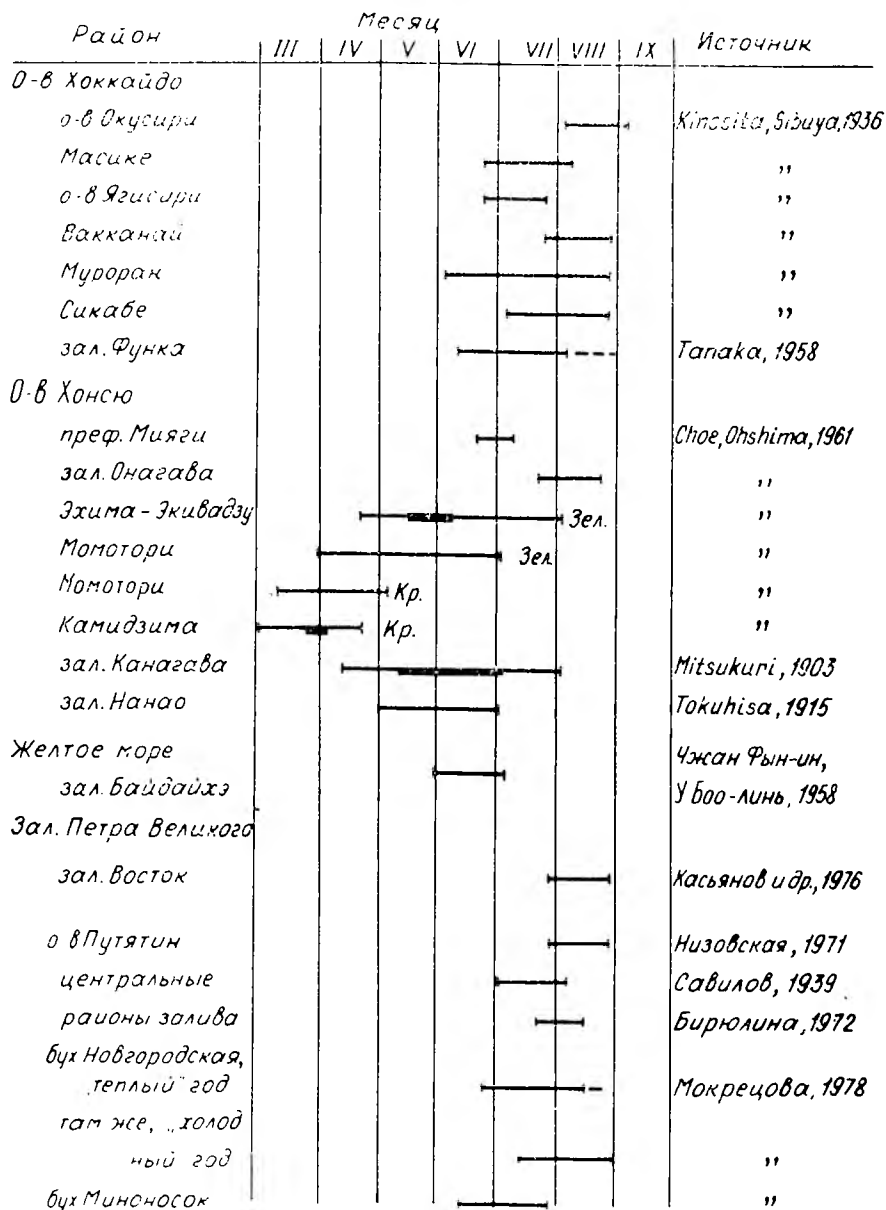


Рис. 39. Сроки нереста дальневосточного трепанга в разных участках ареала. Утолщенной линией показан период массового нереста. Зел.—зеленая «коммерческая» форма, Кр.—красная

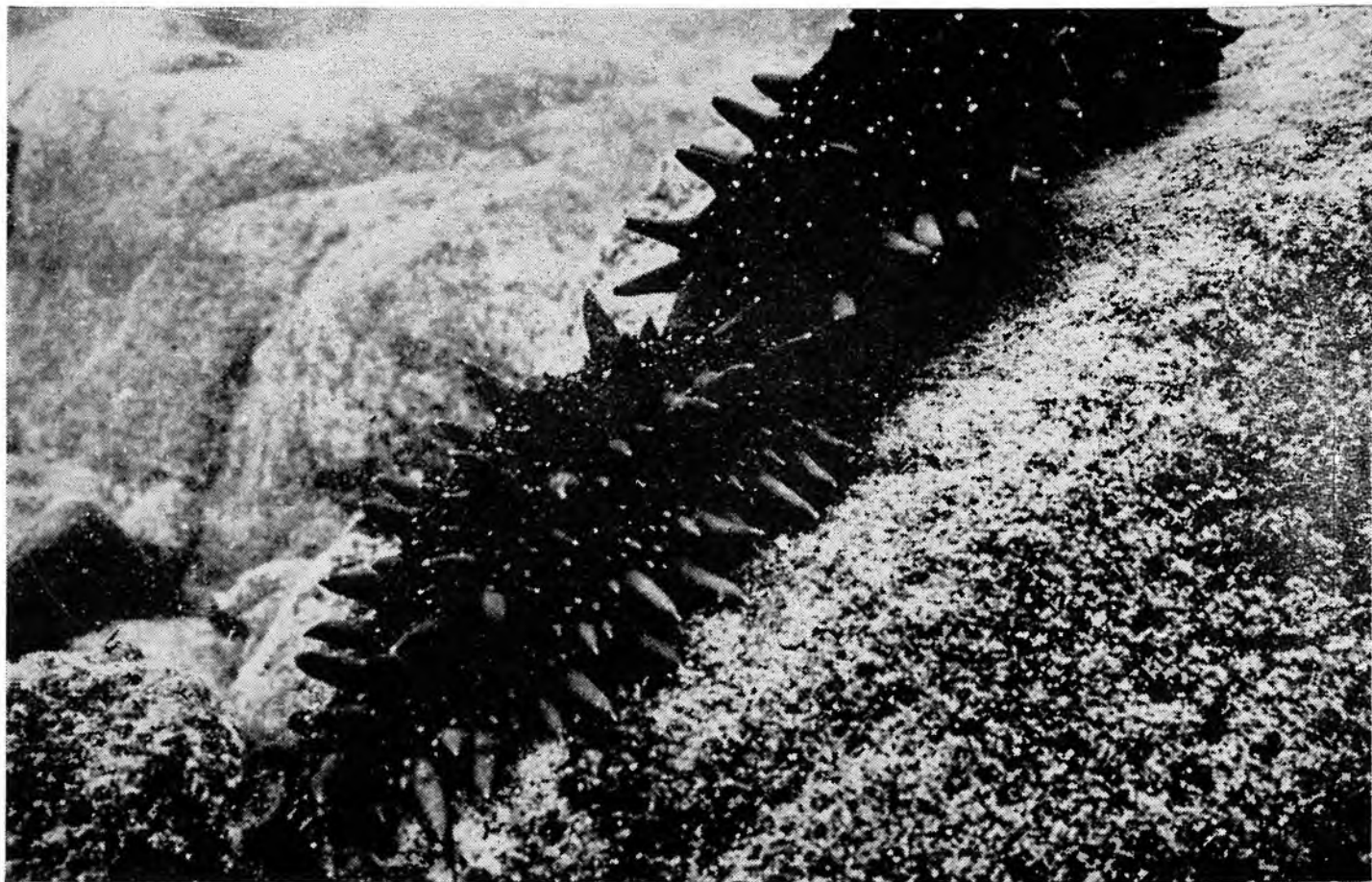
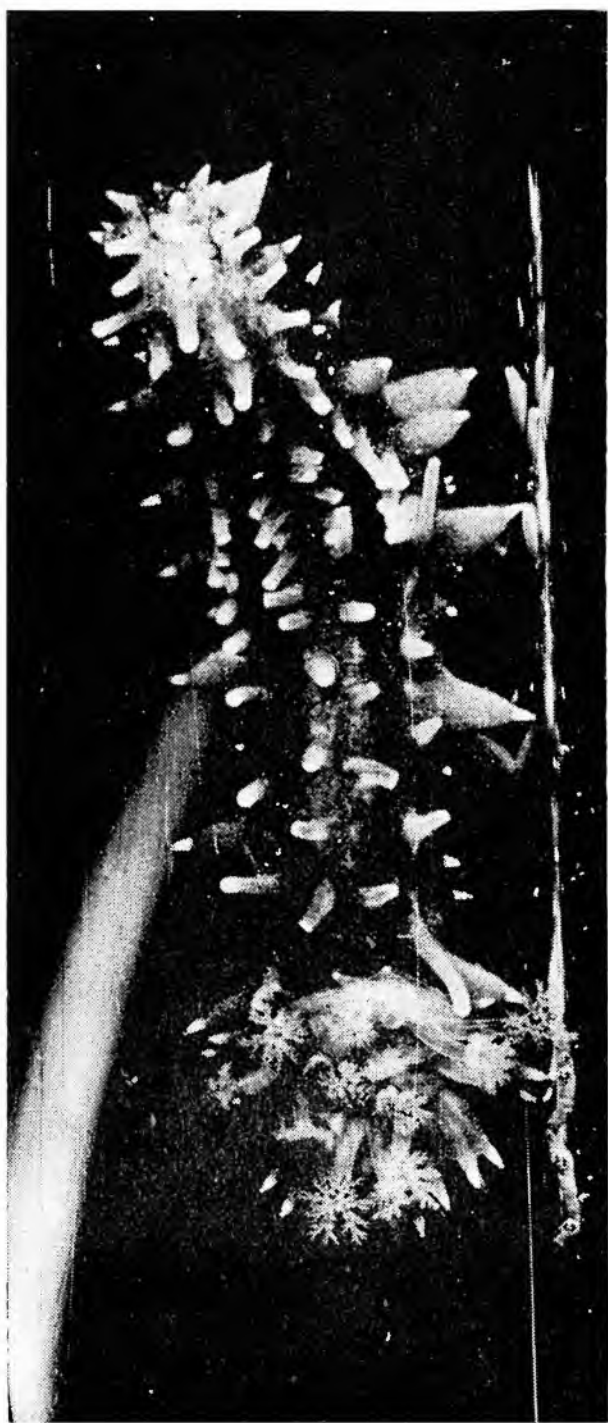
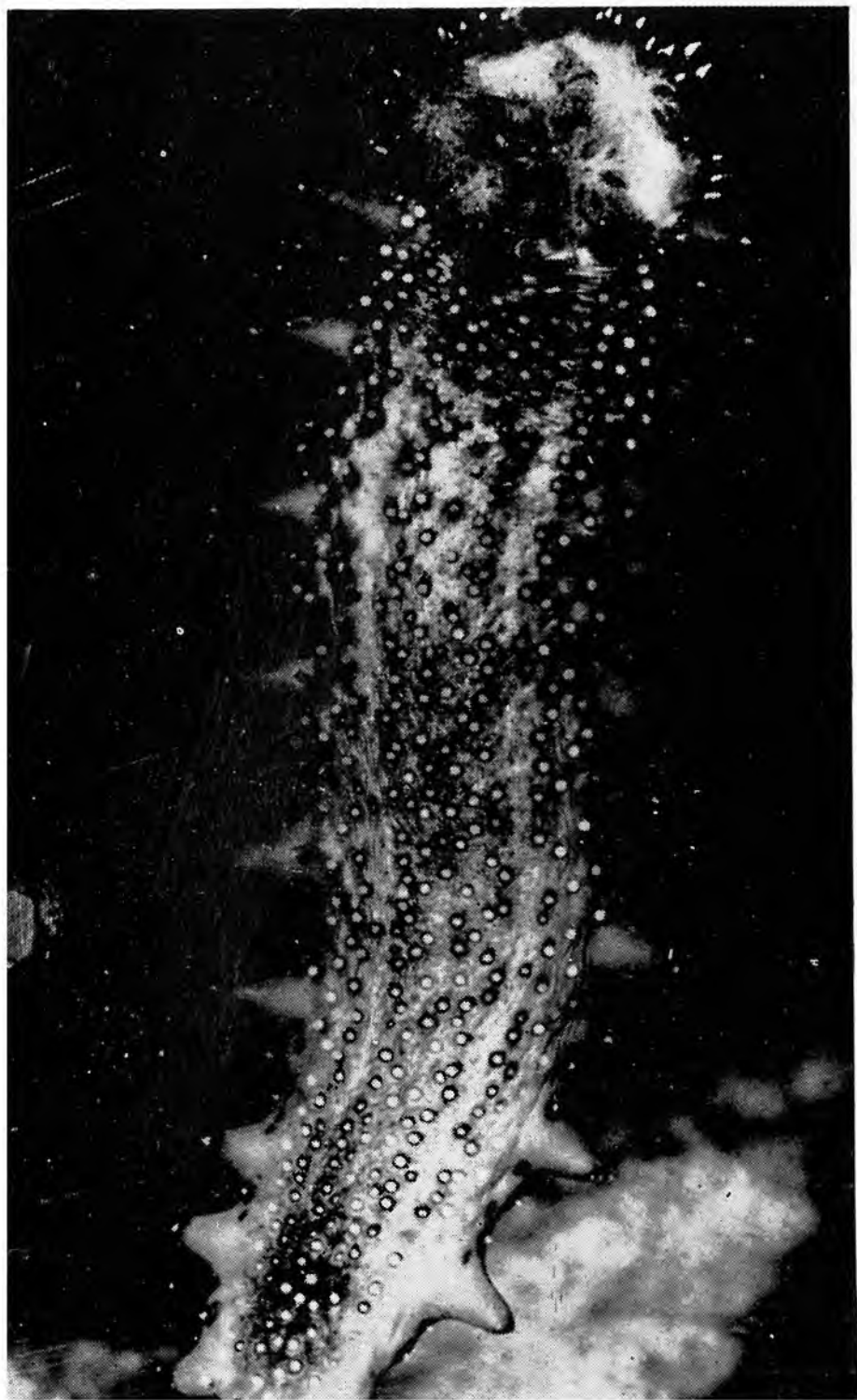
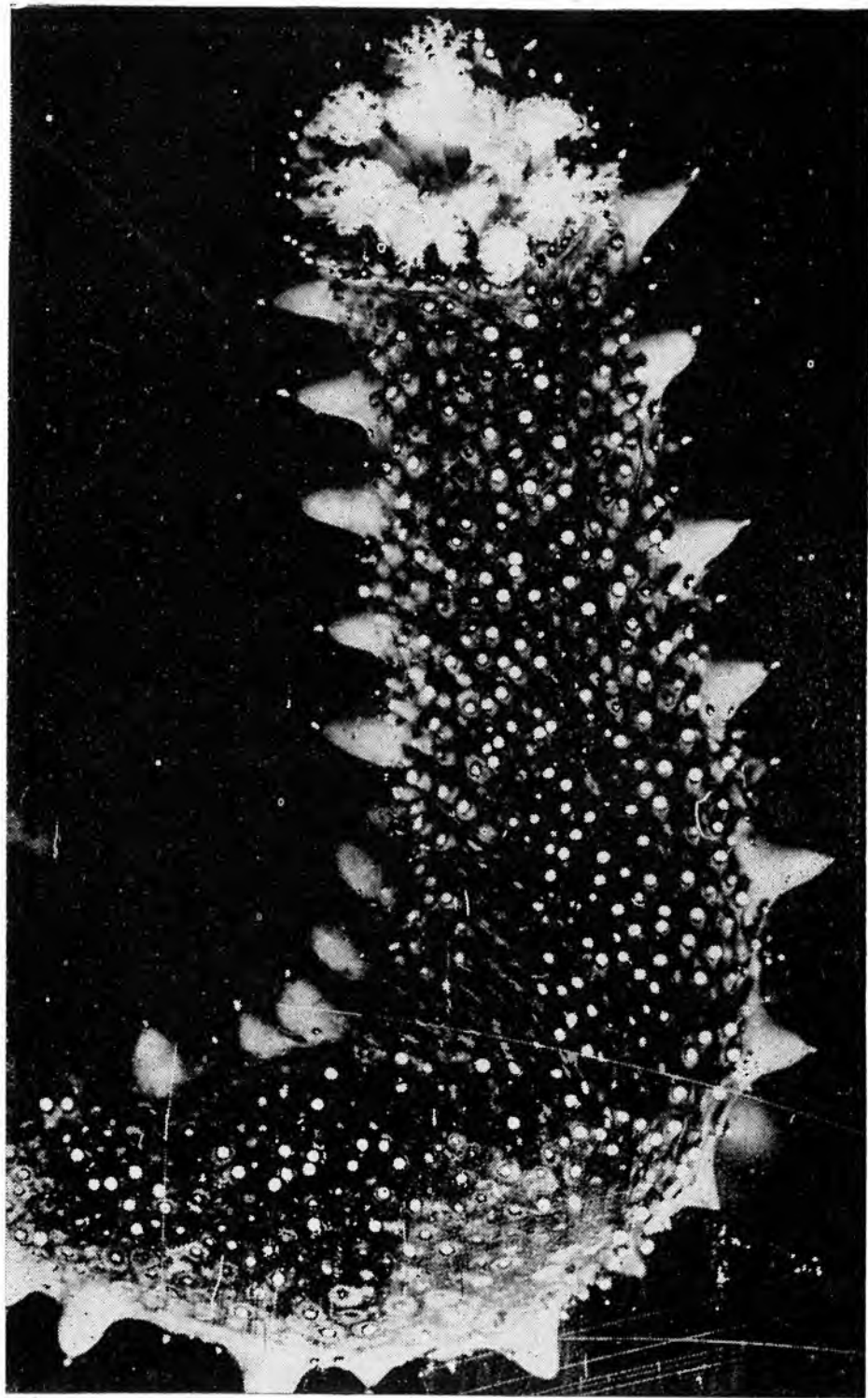


Рис. 2. Общий вид дальневосточного трепанга
Фото А. А. Голубева







Р и с. 8. Дальневосточный трепанг с брюшной стороны. А — молодая особь.
Фото А. А. Голубева

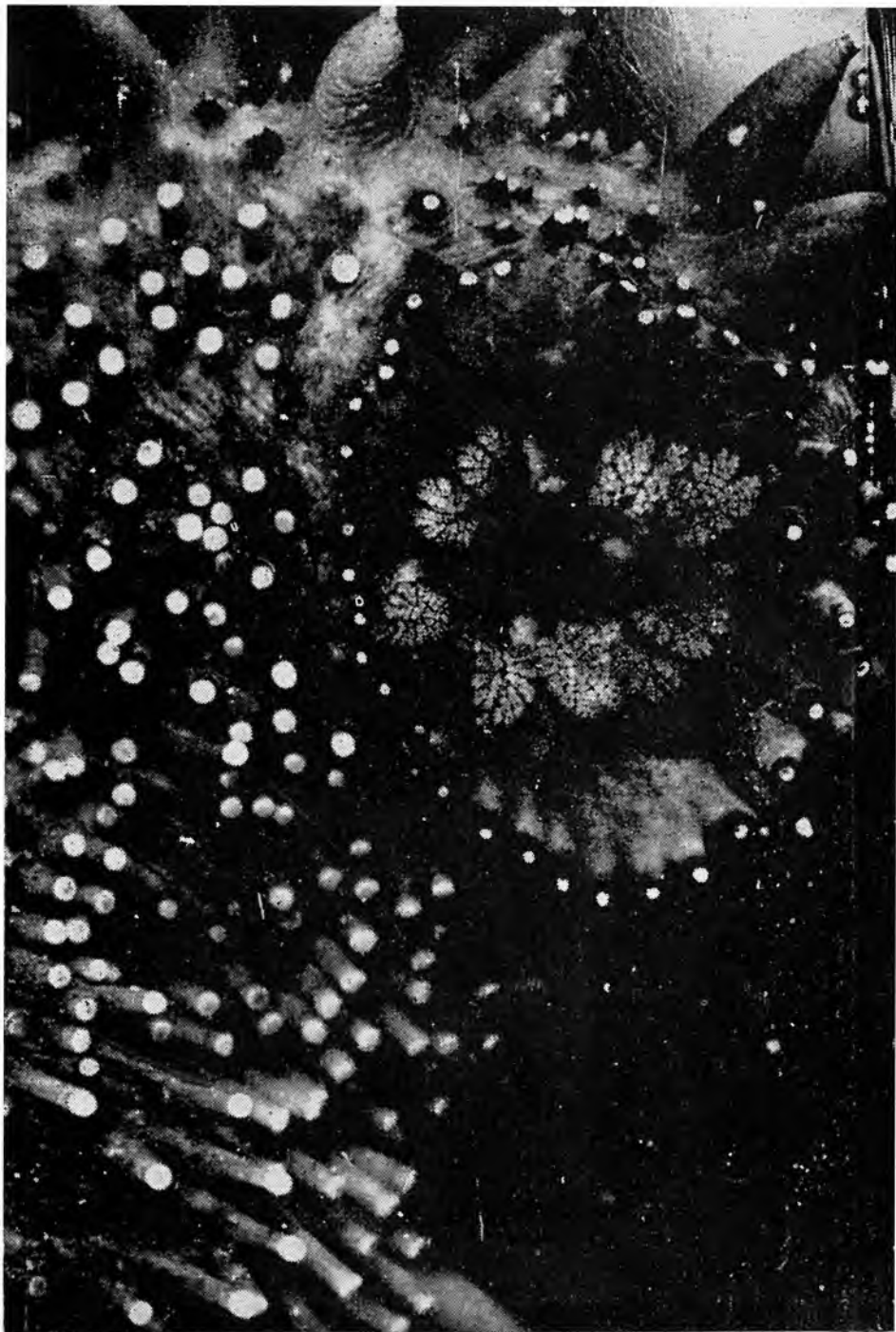
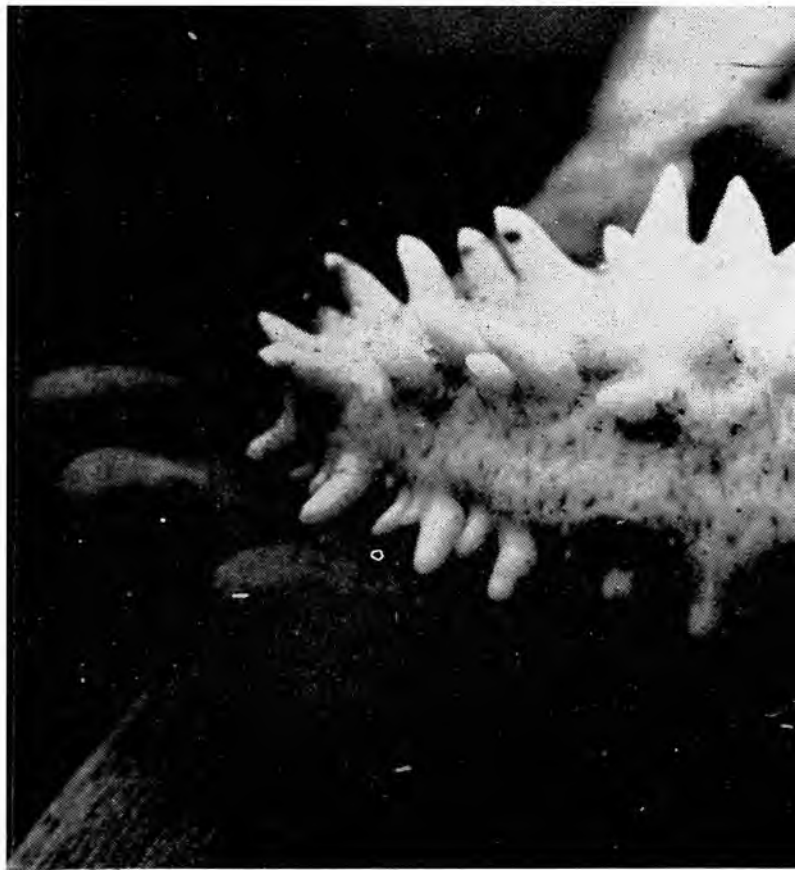


Рис. 4. Ротовой отдел тела дальневосточного трепанга
Фото А. А. Голубева.



Р и с. 5. Дальневосточный трепанг-альбинос

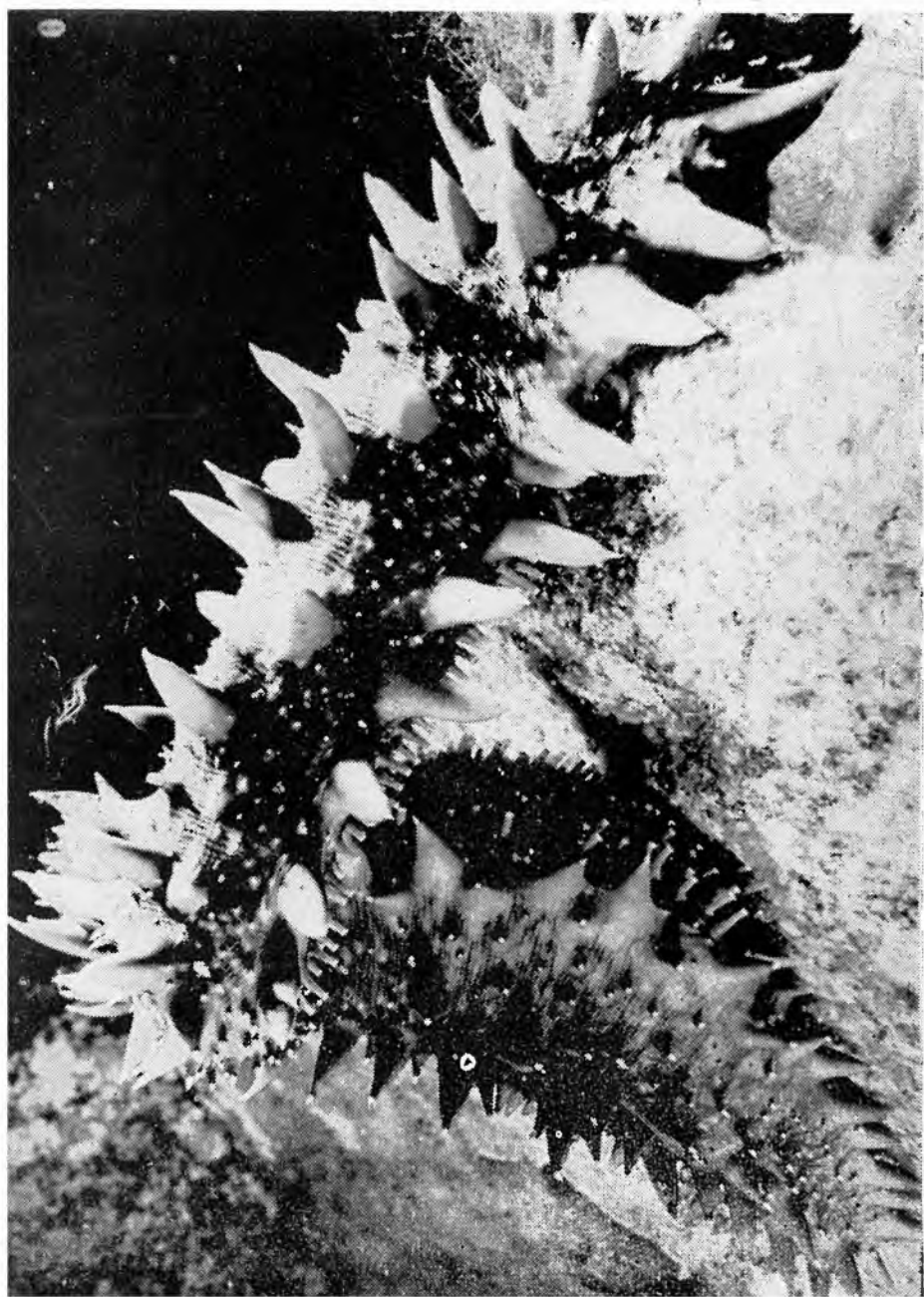


Фото Л. Оловяникова

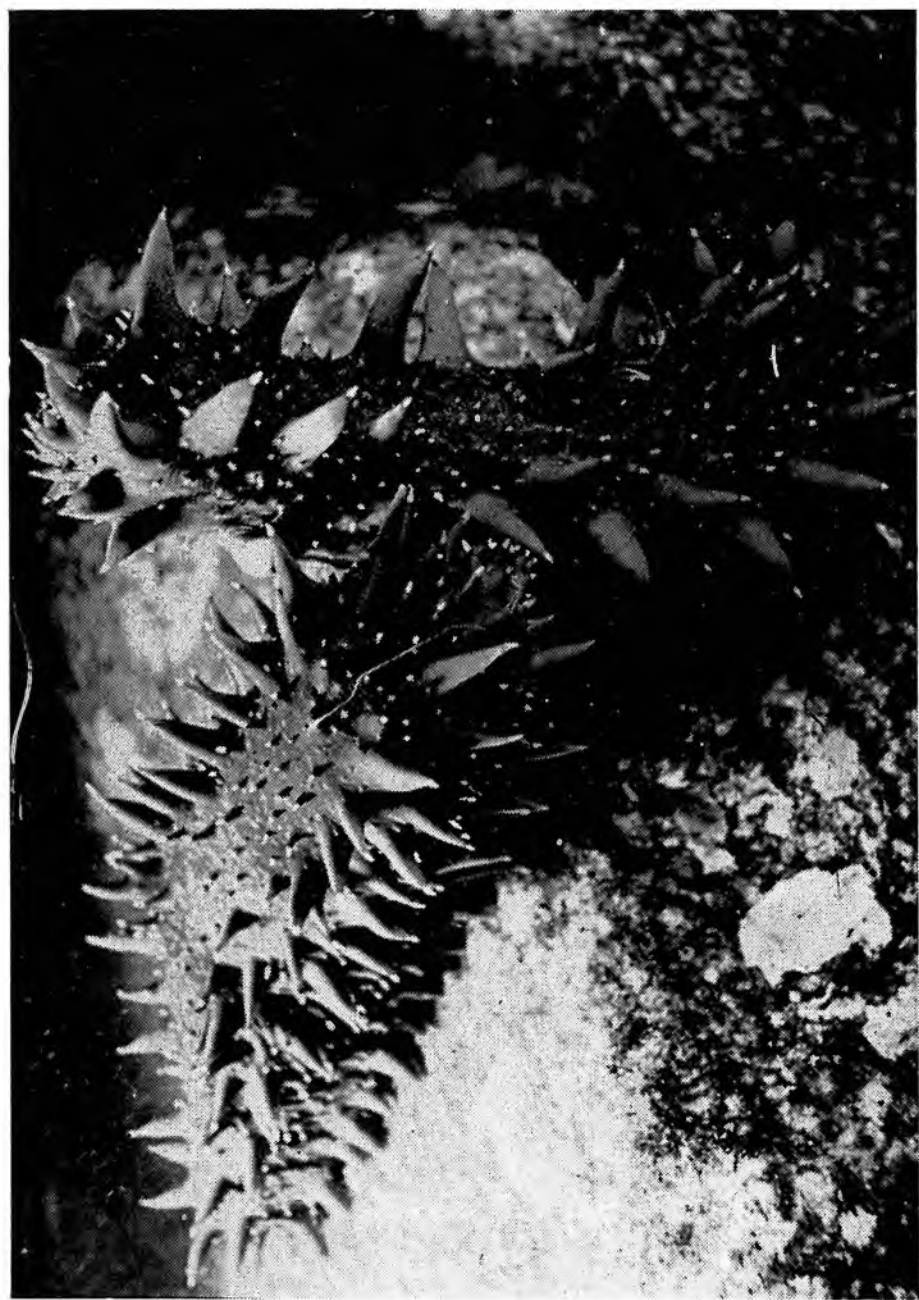


Р и с. 35. Дальневосточный трепанг на грунте

Фото А. А. Голубева







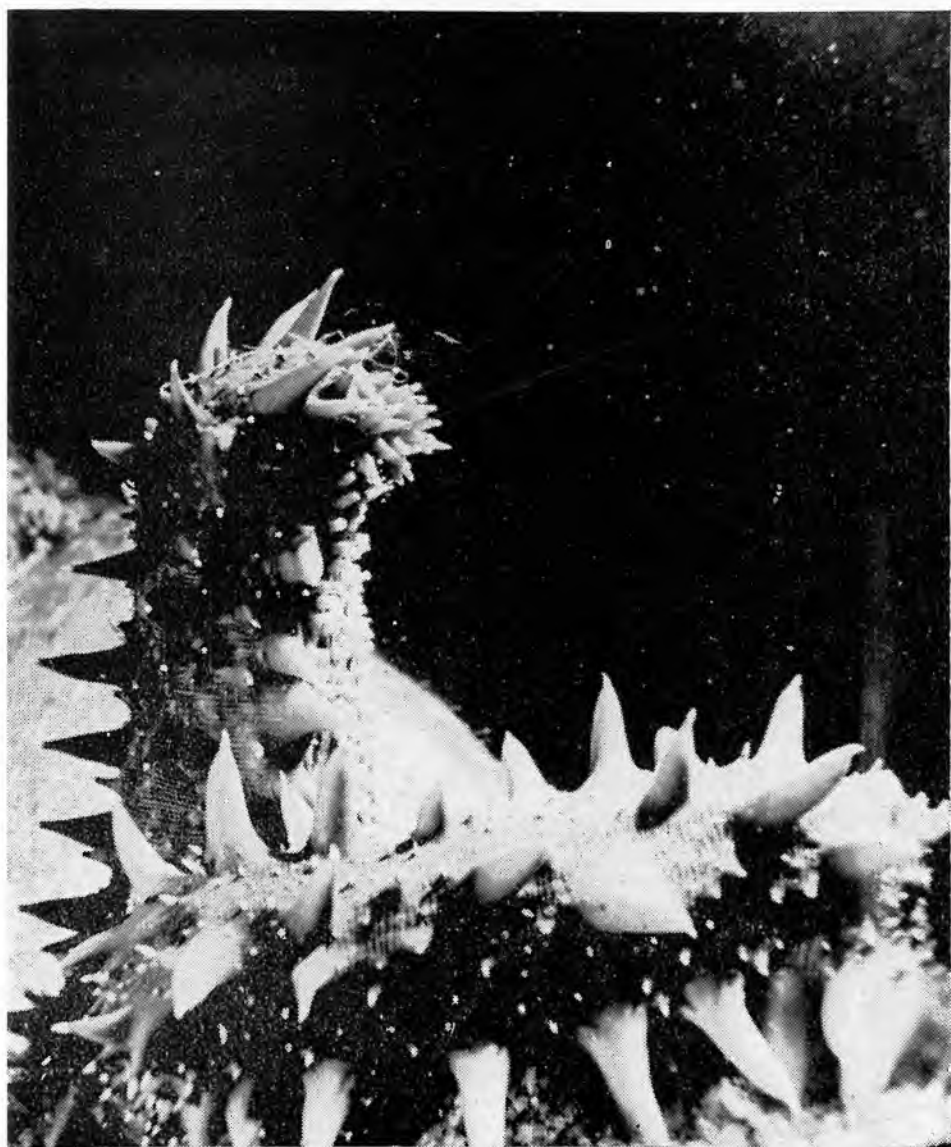
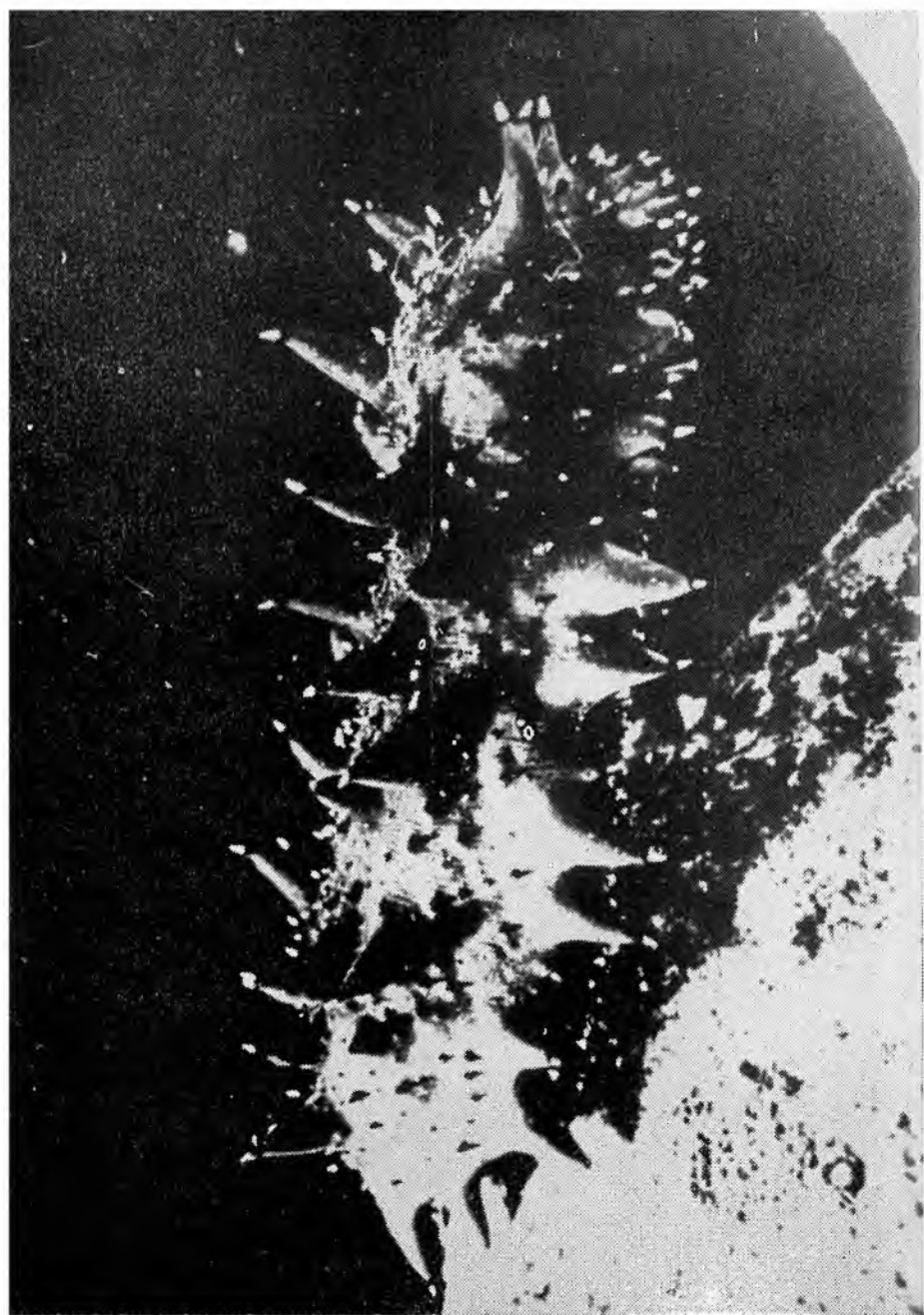


Рис. 42. Нерест Дальневосточного трепанга
Фото А. А. Голубева



ны и сроки нереста двух этих форм (Choe, Ohshima, 1961; Choe, 1963). Таким образом, половой цикл разных популяций дальневосточного трепанга имеет свои существенные особенности.

Нерест

Сроки и продолжительность. Сроки и продолжительность нереста дальневосточного трепанга в различных участках ареала варьируют весьма значительно (рис. 39). В общем нерестовый период у рассматриваемого вида охватывает семь месяцев — с марта по сентябрь. Уже из такой растянутости периода нереста можно заключить, что связь этого явления с температурой воды не носит однозначный характер. Обычно нерест наблюдается в конце периода летнего подъема температуры воды перед достижением ею максимальных значений, однако в целом ряде районов наблюдаются отклонения от указанной закономерности и голотурии начинают нереститься либо в начале лета, либо в разгар максимального летнего прогрева воды. В общем начало нереста трепанга наблюдается в температурном интервале 12—22°C; какого-либо выраженного смещения температур нереста в участках ареала, располагающихся на разных широтах, обнаружить не удалось.

Сроки начала нереста дальневосточного трепанга даже в одном районе неодинаковы. По данным Н. Д. Мокрецовоу и др. (1975), в бух. Новгородской зал. Петра Великого нерест начинается обычно в конце июля, однако некоторые более крупные особи начинают нереститься раньше — в середине июля. В различных участках бухты нерест проходил неодновременно, что определяется прежде всего температурным режимом в период созревания половых продуктов. У входа в бухту массовый нерест приходится на конец июля — начало августа при температуре воды 21—23°C, а в срединной и предкутовой частях бухты — на вторую декаду августа при более высокой температуре — 23—25°C.

Значительно различаются сроки и продолжительность нереста трепанга, относящегося к разным «коммерческим» формам, у побережья Японии. Нерестовый период зеленой формы в Эхима-Экивадзу (о-в Хонсю, префектура Айти) продолжается с третьей декады апреля по первую декаду августа, в Момотори (преф. Миэ) — с первой декады апреля по первую декаду июля. Красная форма нерестится в Момотори со второй декады марта по третью декаду апреля, в Камидзима у входа в зал. Исэ (преф. Миэ) — с первой декады марта по третью декаду апреля. Таким образом, у особой трепанга красной формы нерестовый период начинается раньше и в целом короче, чем у зеленой формы.

Период массового нереста дальневосточного трепанга значительно короче, чем общая продолжительность нерестового периода. Особенно варьируют сроки начала нереста, что впервые было отмечено еще К. Мицукури (Mitsukuri, 1903). По его наблюдениям, в зал. Канагава при периоде массового нереста трепанга с мая по июль некоторые особи начинали нереститься в феврале и даже январе (рис. 40).

Нерестовое поведение. Людей, занимающихся промыслом дальневосточного трепанга, естественно, всегда интересовало, как размножается эта голотурия. Большинство сведений о нерестовом поведении

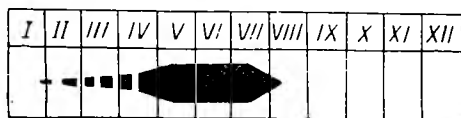


Рис. 40. Интенсивность нереста дальневосточного трепанга в разные месяцы (По: Mitsukuri, 1903)

трепанга принадлежит водолазам. Одно из первых таких описаний приводит С. Масленников (1894, с. 2): «Во время размножения... все животные, достигнувшие половой зрелости, выходят наружу на небольшой глубине и выбрасывают половые продукты, подобно тому, как рыбы мечут икру. Продолжительность метания ограничивается несколькими днями, после чего животные уходят на короткое время под защиту камней, ракушника, прочих предметов, лежащих на дне моря, и остаются там как бы для отдыха и восполнения своих сил».

В рассказах промысловиков конца прошлого века о нересте трепанга вымысел переплетается с зорко подмеченными деталями. Н. А. Пальчевский (1897) пишет, что икрOMETание происходит в августе, после чего животное худеет и становится мягче. Икра образуется в теле трепанга весной и летом того же года выметывается на песок или крупные камни; она мягкая, величиной с горошину, через 40 дней из нее выклеивается молодь.

Более точное описание нерестового поведения выполнил А. И. Савилов (1939, с. 45): «До начала освобождения половой железы от яиц и спермы трепанги продолжают с прежней активностью двигаться по дну, отыскивая корм. Яйца и сперма выбрасываются в воду в том месте кормового поля, где начало нереста застает трепанга, никаких попарных или более скоплений голотурии не образует... В это время животные, часто не прекращая питания, проявляют стремление приблизиться к отдельно лежащим подводным предметам — к обломкам скал, к отдельным камням, к скоплениям мидий или устриц, к корневищам водорослей и пр.». А. И. Савилов правильно подметил стремление нерестующих голотурий приблизиться к возвышающимся над поверхностью дна предметам. Но его представление о том, что голотурии при нересте не образуют пар, как показали дальнейшие наблюдения, было ошибочным.

Первые детальные наблюдения над нерестом дальневосточного трепанга провел водолаз-трепанголов А. Ф. Дмитриев (1955, с. 96): «Происходило оно [икрометание] в штилевую погоду днем, на глубине 5—8 м, на каменистом грунте. Насколько позволяла видимость под водой, на небольшом участке можно было заметить около 10 пар трепангов, размером в 10—12 см. Каждая пара стояла почти вертикально передним концом тела вверх, а задним концом тела... крепко держалась за камни...; при этом время от времени парные особи соприкасались околоротовыми щупальцами, одновременно выпуская половые продукты (молоки и икру) через половое отверстие, находящееся на переднем конце тела около ротового отверстия. Оплодотворенная икра медленно поднималась в верхние слои воды, образуя там бледно-розовое облако. Весь процесс икрOMETания у каждой пары занимал в среднем около часа».

А. Ф. Дмитриев был, несомненно, одним из первых людей, наблюдавших в деталях процесс нереста голотурий; выполненный по его описанию рисунок (рис. 41) неоднократно публиковался. Дальнейшие наблюдения (например, Clark, 1975) показали, что S-образная поза

характерна для нерестящихся голотурий разных видов. Единственное сомнение, возникающее при чтении описания Дмитриева, — судьба выметанных яиц: выполненные в аквариуме эксперименты показывают, что яйца трепанга тяжелее воды и опускаются на дно, а не всплывают.

Новые интересные детали нерестового поведения дальневосточного трепанга выявил сотрудник ТОИ ДВНЦ АН СССР А. И. Голубев, который не только наблюдал нерест этой голотурии, но и получил прекрасные фотографии этого процесса (рис. 42, см. вклейку). Он наблюдал нерест двух пар трепанга в августе 1977 г. в открытой части зал. Посыета на каменисто-скальном грунте на глубине около 10 м. В обоих случаях животные располагались на вершине скального выступа. Голотурии находились в характерной S-образной позе и совершали энергичные движения свободной частью тела — соприкасались, раскачивались из стороны в сторону, перекрещивались. У одного из

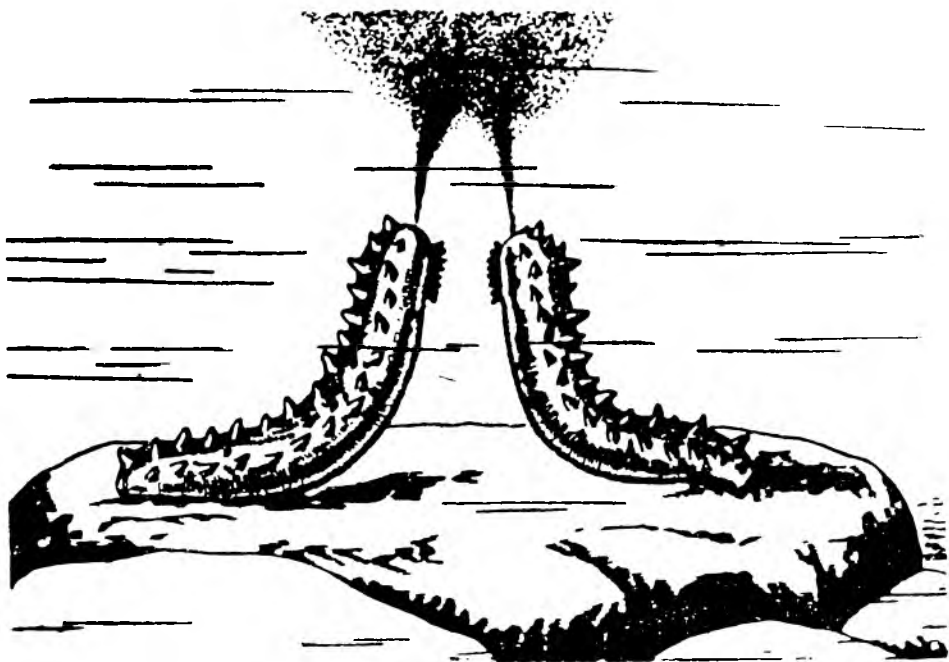


Рис. 41. Нерест дальневосточного трепанга по рисунку А. Ф. Дмитриева (1955)

партнеров (по-видимому, самца) из полового отверстия вытекала струйка белого цвета, которая сохраняла форму на протяжении около 30 см, а затем разрывалась на фрагменты. Процесс прерывался паузами в 3—5 мин. У второго партнера обнаружить выделения половых продуктов не удалось. Можно предположить, что А. И. Голубев наблюдал конец акта нереста, когда самка уже закончила выметывание половых продуктов.

Таким образом, при нересте дальневосточного трепанга происходит образование пар и тесное сближение нерестующих партнеров. Это явление, резко повышающее вероятность встречи между яйцеклетками и сперматозоидами, носит название псевдокопуляции (Бек-

лемишев, 1964). Механизм «узнавания» партнерами друг друга неизвестен. Можно предположить, что роль химических маркеров пола играют содержащиеся в голотуриях тритерпеновые гликозиды; сигнальные функции сходных по строению соединений установлены у морских звезд. Показано (Matsuno et al., 1973), что в зрелых яичниках дальневосточного трепанга содержание гликозидов в 200 раз выше, чем в семенниках, что делает принципиально возможным «опознавание» самки при выделении половых продуктов.

Эмбриональное и постэмбриональное развитие

Развитие дальневосточного трепанга исследовано довольно полно (Imai et al., 1950; Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958; Мокрецова, 1977). В общих чертах оно сходно с таковым других видов голотурий с плавающей планктотрофной личинкой. Отдельные детали эмбрионального развития, личиночного и дефинитивного органогенеза трепанга приводятся по сводке О. М. Ивановой-Казас (1978).

Яйца дальневосточного трепанга, как и других иглокожих, относятся к изолецитальному типу. Они имеют сферическую форму, размер 140—150 мкм. Оболочка оплодотворения появляется, в зависимости от температуры, через 20—40 мин после оплодотворения. Дробление яиц полное, радиального типа, очень правильное, завершается образованием эпителиальной бластулы. После образования клетками бластулы жгутиков она выходит из желточной оболочки и ведет свободноплавающий образ жизни (табл. 12).

Т а б л и ц а 12. Время наступления стадий развития дальневосточного трепанга (по: Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958)

Стадия	Время от оплодотворения
2 бластомера	1 ч 10—1 ч 20 мин
4 бластомера	1 ч 30—1 ч 40 мин
8 бластомеров	1 ч 50—2 ч 15 мин
16 бластомеров	2 ч 30—2 ч 50 мин
Бластула	10—12 ч
Выход зародыша из оболочки	15—16 ч
Гастрюла	24—26 ч
Диплеврула	46—48 ч
Средняя аурикулярия	5—7 сут
Поздняя аурикулярия	7—10 сут
Долиолярия	10—13 сут
Пентактула	13—17 сут
Малек	17—23 сут

После выхода из яйцевой оболочки зародыш превращается в пелагическую личинку. Ее строение в течение периода плавания значительно изменяется, она проходит через несколько личиночных форм, или стадий. У дальневосточного трепанга развитие идет с полным метаморфозом и включает стадии: диплеврула, аурикулярия, долиолярия и пентактула (рис. 43).

На самой ранней стадии развития личинка совершенно прозрачна, имеет сплюсненно-яйцевидную форму и размеры не более 350 мкм. В области ротового отверстия кожные покровы несколько вдавливаются, образуя околоротовую впадину (оральное поле), по краю которой эктодермальные клетки формируют жгутики, образующие непрерывный ресничный шнур. Такая личиночная форма, обладающая явно выраженной двусторонней симметрией, получила название диплев-

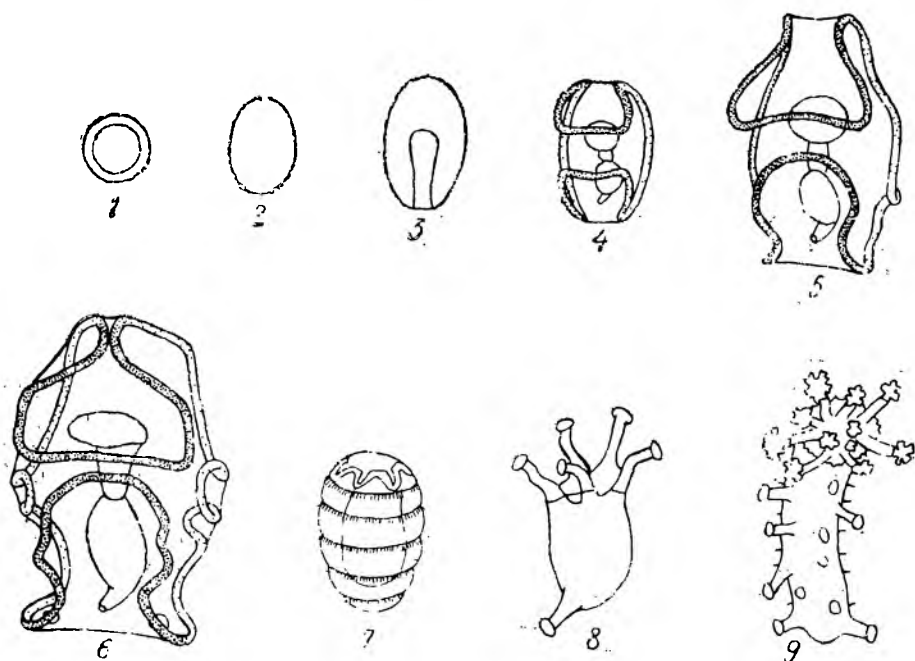


Рис. 43. Стадии развития дальневосточного трепанга. 1 — оплодотворенное яйцо; 2 — бластула; 3 — гастрюла; 4 — диплеврула; 5 и 6 — аурикулярия; 7 — дольцолярия; 8 — пентактула; 9 — молодая особь

рулы¹² (латинское *diplecruia* — буквально «маленькая двусторонняя» или «двубокая»).

Стадия диплеврулы непродолжительна. Вскоре околотротовая впадина личинки сужается и посылает вперед и назад по паре широких углублений, принимая форму, напоминающую букву «Н». Передние углубления сближаются (но не смыкаются) на вершине, образуя выпуклый треугольный предротовой щиток, между задними углублениями формируется анальный щиток, на который смещается анальное отверстие. На окаймляющем оральное поле ресничном шнуре с длинными (до 25 мкм) жгутиками образуются дополнительные петли и изгибы. Из-за образования характерных боковых лопасти личинка на этой стадии получила название аурикулярии (от латинского *auricula* — ухо). У аурикулярии наблюдаются две небольшие известковые пластинки без отверстий, лежащие в углах у основания анальной лопасти.

После прохождения стадии аурикулярии форма личинки упрощается — исчезают боковые лопасти, сглаживается ротовая впадина. Личинка приобретает веретеновидную форму с несколько срезанным передним краем. Окружающие рот кожные покровы образуют вдавленное внутрь преддверие (*vestibulum*), сообщающееся с внешней сре-

¹² Кроме ранней стадии личиночного развития иглокожих диплеврулой иногда обобщенно называют питающихся личинок четырех классов иглокожих (бипиннария, офиоплутеус, эхиноплутеус и аурикулярия); такое же название было присвоено гипотетическому предку иглокожих, что нередко приводит к недоразумениям.

дой лишь узким отверстием, которое постепенно смещается к переднему концу личинки. Непрерывный ресничный шнур на определенных участках истончается и исчезает, а сохранившиеся его отрезки поворачиваются и соединяются, образуя пять поперечных ресничных поясов. Первый (верхний) пояс располагается на границе ротовой лопасти, второй — в области глотки, третий — по экватору, четвертый и пятый — соответственно несколько выше и на уровне анального отверстия. Личинка на этой стадии называется бочонковидной личинкой, или долюлярией (*dolium* — бочонок).

Тело личинки постепенно теряет прозрачность, размеры его не увеличиваются. К окончанию формирования ресничных поясов преддверие занимает терминальное положение. Вокруг рта образуются пять пальцевидных эктодермальных выпячиваний — зачатки околотротовых щупалец. Щупальца приобретают подвижность и способность втягиваться в вестибулярную полость; последняя постепенно редуцируется. Эта стадия, на которой уже явственно проявляется пятилучевая симметрия, получила название пентактула. В процессе дальнейшего развития пентактула утрачивает ресничные кольца, опускается на дно и завершает свое развитие в молодую голотурию, или малька.

Как уже отмечалось, при переходе от одной личиночной стадии к другой наряду с чрезвычайно существенными морфологическими перестройками личинка какое-то, иногда довольно значительное, время сохраняет отдельные признаки предшествующей стадии. Это дает возможность выделить большое количество внутростадийных форм, что может оказаться полезным, например, при организации промышленного выращивания личинок. Единственное требование при этом — четкое, по возможности формализованное определение характерного для данной формы сочетания признаков¹³.

Сведения, касающиеся образа жизни личинок дальневосточного трепанга, условий их обитания, питания и др., рассматриваются в главах 6, 7, а также 17.

Дефинитивный органогенез

Развитие дефинитивных органов дальневосточного трепанга, как и других голотурий, начинается еще на стадии пелагической личинки. На стадии пентактулы, когда рот занимает терминальное положение, кишечник личинки начинает удлиняться и образует два изгиба; соответственно изгибается и спинной мезентерий. Переднее колено кишки развивается за счет пищевода и желудка аурикулярии, среднее и заднее — за счет тонкой кишки. Водные легкие развиваются из выпячиваний стенки кишки.

Гидроцель принимает форму подковы, охватывающей пищевод; после соединения концов подковы образуется околотротовое амбулакральное кольцо. Из выпячиваний наружной стенки кольца развиваются мезодермальные части щупалец, радиальные каналы амбула-

¹³ Названия таких форм могут быть образованы от названия стадии с уточняющим определением, например «ранняя», «поздняя» и др.; удобны и цифровые обозначения, принятые у энтомологов и карцинологов. Следует признать крайне неудачными с номенклатурной точки зрения термины «предаурикулярия» и «преддолюлярия» (Мокрецова, 1977; и др.), поскольку по смыслу термина они указывают на стадию, предшествующую включенной в их название.

кральной системы и полиев пузырь. По мнению О. М. Ивановой-Казас (1978), широко распространенное представление о том, что щупальца голотурий представляют собой видоизмененные амбулакральные ножки, не согласуется с данными эмбриологии: мезодермальные части пяти первичных щупалец занимают на амбулакральном кольце интэрадиальное положение и закладываются независимо от радиальных каналов; лишь позднее эти структуры сближаются с радиальными каналами и вступают с ними в непосредственное сообщение.

Мезодермальные зачатки пяти вторичных щупалец закладываются непосредственно на радиальных каналах. Полиев пузырь закладывается на левом свободном конце подковообразного гидроцелея, поэтому его положение у взрослой голотурии отмечает место срастания концов подковы.

Околоротовое нервное кольцо образуется из утолщенного дна вестибулярной полости, затем от кольца протягиваются пять радиальных нервов, залегающих снаружки от радиальных каналов амбулакральной системы.

В образовании нервной системы дальневосточного трепанга ярко проявляется важная особенность иглокожих — развитие нервных клеток за счет не только эктодермального эпителия (кинобласта), но и энтодермального и мезодермального — центрального и периферического фагоцитобласта (Беклемишев, 1964). Эктоневральные стволы нервной системы образуются из эпителиального дна эпиневральных каналов, которые у дальневосточного трепанга, как и у прочих голотурий, значительно редуцированы. Гипоневральный отдел возникает за счет эпителия целомнических полостей, т. е. периферического фагоцитобласта.

Специального личиночного скелета у дальневосточного трепанга, как и у других голотурий, нет. Первые скелетные пластинки, как уже отмечалось, возникают еще на стадии аурикулярии. По мере развития личинки их строение изменяется, а у сформировавшейся голотурии они принимают характерную форму башенок с круглым диском и высоким выростом. Кроме спикул кожи на переднем конце личинки вокруг рта закладываются сперва пять радиальных, а затем еще пять интэрадиальных пластинок, образующих околоротовое известковое кольцо.

Постнатальное развитие

Мальки дальневосточного трепанга имеют вытянутое тело, спинная поверхность несет несколько выростов, на брюшной располагаются тремя рядами очень немногочисленные амбулакральные ножки (по 3—4 в ряду). По мере роста животных количество ножек увеличивается и тело приобретает свойственную взрослым животным форму.

Тело мальков трепанга имеет чрезвычайно характерный «щетинистый» или «ворсинчатый» вид, создаваемый различимыми невооруженным глазом конусообразными выростами известковых башенок, выступающими сквозь покровы наружу. Одним из первых отметил эту особенность молодки трепанга С. Масленников (1894). Однако он сделал совершенно неправильный вывод о том, что эти ворсинки ведут начало от ресничек личинки. Первое полное описание молодых особей трепанга выполнил К. Мицукурри (Mitsukurri, 1903).

Дальнейший рост молодки сопровождается некоторыми морфологическими изменениями, касающимися прежде всего расположения амбулакральных придатков тела (см. главу 2) и строения спикул кожи тела, рассматриваемых ниже. Ю. Э. Брегман (19716) показал, что с возрастом у трепанга происходит увеличение относительного содержания первичсеральной жидкости — с 30 до 42%.

Возрастная изменчивость спикул. Как уже отмечалось, у дальневосточного трепанга чрезвычайно сильно выражена возрастная изменчивость спикул. Изменения формы основных типов спикул кожи тела — башенок и пластинок Селенки — и соотношений между ними в процессе роста голотурий детально прослежены в классической работе К. Мицукури (Mitsukuri, 1897). Этот исследователь выделяет пять возрастных стадий развития спикул.

Стадия I включает спикулы самых молодых особей. На этой стадии присутствуют только чрезвычайно многочисленные хорошо сформированные правильные башенки. У более взрослых особей, относящихся к этой группе, увеличивается количество мелких башенок и башенок с диском, имеющих восемь отверстий. Чаше начинают встречаться башенки с выростом, имеющим две перекладины. Пластинки Селенки единичны. По мнению Мицукури, к этой возрастной стадии относился экземпляр дальневосточного трепанга, исследованный Маренцеллером (Marenzeller, 1881).

На стадии II пластинки Селенки начинают составлять значительную долю спикул. Большинство башенок имеет правильную форму, перекладни две — три, реже одна.

К этой стадии относился, по-видимому, единственный экземпляр, определенный Тилем (Théel, 1886) как *S. japonicus* (см. главу 1).

На стадии III начинают проявляться редукция и деформация башенок, захватывающие как вырост, так и диск. Вырост часто низкий, с одной — двумя перекладинами; стойки на вершине не соединяются; часто встречаются несимметричные башенки со стойками разной высоты. Иногда вырост редуцирован до небольшого вздутия. Чаше встречаются башенки с зубчатым краем диска. Таким образом, здесь одновременно присутствуют три разновидности спикул — правильные башенки, значительно видоизмененные башенки и пластинки Селенки.

К. Мицукури предложил назвать эту стадию *typicus*, взяв в качестве примера два экземпляра, которые Тиль (Théel, 1886) обозначил как *S. japonicus var. typicus*.

На стадии IV правильно построенные башенки исчезают или становятся очень редкими. Видоизмененные башенки также немногочисленны. Их вырост очень низкий, обычно с двумя — одной перекладинами, уменьшение числа стоек и их несимметричность становятся нормой. Преобладающим типом спикул становятся пластинки Селенки. Они бывают разной величины, но в целом мельче, чем на предыдущей стадии.

На стадии V башенки с выростами исчезают, иногда встречаются только вздутия в срединной части диска, и практически единственным типом спикул становятся пластинки Селенки. У более молодых особей, относящихся к данной стадии, пластинки чаще более крупные и имеют волнистый или зубчатый край, с возрастом они принимают почти круглую форму. По наблюдениям К. Мицукури, у наиболее старых особей пластинки Селенки могут редуцироваться — уменьшается чи-

сло отверстий, чаще встречаются неполные пластинки. Общее количество спикул в коже тела начинает уменьшаться.

Эта стадия может быть названа *armata*, так как спикулы характерной для нее формы имел экземпляр, названный *H. armata* (Selenka, 1867).

Описанные стадии спикул не отграничены резко друг от друга, процесс перехода идет непрерывно и постепенно, поэтому выделенные стадии до некоторой степени условны.

Вопрос о происхождении пластинок Селенки нельзя считать окончательно решенным. Вряд ли можно сомневаться, что пластинки генетически связаны с башенками, являясь как бы центральной частью их диска, хотя на них отсутствуют какие-либо признаки стоек выроста. Однако о том, являются ли эти спикулы предшественниками диска или же наоборот, можно только строить предположения. Увеличение количества пластинок Селенки, сопутствующее процессу деформирования и редуцирования башенок в процессе роста голотурий, как будто свидетельствует в пользу второго предположения. В то же время присутствие спикул этого типа (правда, в очень небольшом количестве) у самых молодых особей дальневосточного трепанга не позволяет отбросить и первую возможность. Не исключено, что пластинки Селенки у взрослых голотурий генетически неоднородны и среди них встречаются как ранние стадии развития диска, так и, напротив, диски в стадии резорбции.

Для установления возможного влияния на развитие спикул условий обитания голотурий несколько групп молодых особей (сеголеток и годовиков) содержали в течение года в условиях нормального питания, ограниченного питания и при почти полном лишении пищи. В конце эксперимента развитие спикул голодающих голотурий, рост которых был резко замедлен или даже отсутствовал, не отличалось от такового у контрольных животных соответствующего возраста. Таким образом, изменения, наблюдаемые в спикулах дальневосточного трепанга, являются именно возрастными. Это дает возможность использовать их для определения индивидуального возраста животных, что имеет большое значение для выявления темпов роста трепанга в естественных и искусственно создаваемых популяциях.

Темпы роста

Максимальные размеры, которых достигает дальневосточный трепанг, неодинаковы в разных частях его ареала и, по-видимому, несколько увеличиваются при продвижении к югу. У побережья Приморья максимальная масса тела этой голотурии около 800 г. По данным Н. А. Пальчевского (1897), максимальная масса тела трепанга на о-ве Хоккайдо составляла 320 г, длина 28 см. На о-ве Хонсю зарегистрированы голотурии размером 43×7 и 40×8 см (Mitsukuri, 1903) и массой тела 1,5—1,8 кг (Choe, 1963).

Темпы роста дальневосточного трепанга в зал. Посьета детально исследовал Ю. Э. Брегман (1971а, б; 1973). Был использован метод анализа размерной структуры популяции. Он основан на реальном допущении, что линейные размеры или масса тела одновозрастных особей имеют тенденцию к нормальному распределению. Изучив встречаемость размерных классов в массовой пробе, взятой в извест-

ный (относительно начала роста осевших личинок) момент времени; можно выделить средние размеры тела особей различных возрастных групп. Непременное условие применения этого метода — наличие у вида однократного и не слишком растянутого периода нереста и очень большой объем исследуемого материала.

Для анализа были использованы данные восьми массовых проб, собранных в бухтах Новгородской, Миноносок и Троицы зал. Посьета. В качестве примера здесь приведена размерно-возрастная структура популяций трепанга из бух. Троицы (рис. 44).

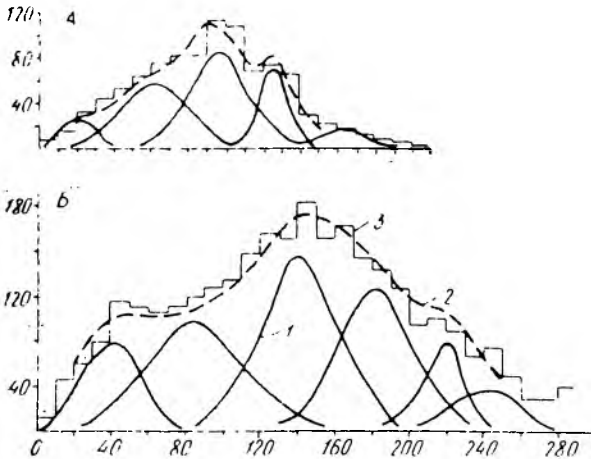


Рис. 44. Размерно-возрастная структура субпопуляции дальневосточного трепанга из бух. Троицы.

1 — распределение частот внутри возрастных классов; 2 — суммарная кривая частот; 3 — гистограмма частот. По оси абсцисс — масса кожно-мышечного мешка (А) и общая масса тела (Б), г; по оси ординат — частота. (По: Брегман, 1971)

Суммарные кривые частот теоретических распределений хорошо соответствуют гистограмме распределения частот размерных классов. Отбор проб производился в сентябре — октябре, что по времени в целом соответствует массовому росту молоди данного года, поэтому моды, выявленные анализом размерно-возрастной структуры, соответствуют величине исследованного признака в возрасте 1, 2, 3, n лет.

В результате анализа материала по трем бухтам (свыше 20 тыс. особей) получены следующие модальные значения массы тела гологурий разного возраста ($m \pm 2\sigma$):

Возраст, лет	Общая масса тела, г	Масса кожно-мышечного мешка, г
1	27 ± 9	23 ± 9
2	75 ± 21	57 ± 17
3	135 ± 27	100 ± 13
4	184 ± 21	133 ± 12
5	232 ± 25	160 ± 11
6	272 ± 11	180
7	305 ± 13	195

Данные по весовому росту дальневосточного трепанга можно аналитически описать, используя различные уравнения роста Пюттера — Берталанфи. Каждому из этих уравнений будут отвечать свои значения степенной константы (b—a) и других параметров;

I—a/b	W	Уравнение	
0,33	392,6	$\omega_t = [7,172 - 5,860 \cdot e^{-0,333t}]^{3,03}$	(1a)
0,30	398,1	$\omega_t = [6,042 - 4,475 \cdot e^{-0,318t}]^{3,33}$	(1б)
0,25	398,1	$\omega_t = [4,457 - 3,000 \cdot e^{-0,339t}]^{4,00}$	(1в)
0,20	371,5	$\omega_t = [3,266 - 1,960 \cdot e^{-0,392t}]^{5,00}$	(1г)

Биологический смысл различий приведенных уравнений состоит в том, что они описывают рост, который начинается с различных значений нулевой массы (ω_0) и стремится к различным предельным массам (W). В то же время указанные величины, как и величины массы тела, рассчитанные по этим уравнениям, довольно близки между собой.

Исходя из признания необходимости совместной трактовки роста и обмена, из семейства уравнений было отобрано такое, для которого степенная константа равнялась значению степени из уравнения обмена (4, см. далее), т. е. $n = 1 - a/b = 1 - \alpha/\beta = 1 - 0,724 = 0,276$.

Соответствующее уравнение роста кожно-мышечного мешка имеет вид

$$\omega_t = [4,460 - 3,220 \cdot e^{-0,460t}]^{3,623} \quad (2)$$

Вычисленные по уравнению (2) значения дефинитивной массы тела ($W_T = 400$ г) и кожно-мышечного мешка ($W_{КММ} = 225$ г) оказались близкими к их реальным величинам, поскольку масса тела самых крупных особей в выборке составляла 350—450 г (лишь изредка встречались экземпляры массой 580—600 г). Отношение величин массы тела и кожно-мышечного мешка также соответствует реально существующей зависимости, что подтверждает правильность анализа исходных материалов.

Несколько отличную методику определения темпов роста дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого использовали М. Г. Бирюлина и В. Ф. Козлов (1971). Животных (1139 экз.) собирали на промысловых скоплениях с 22 июля по 26 сентября. После взвешивания (определялась общая масса тела) была построена экспериментальная кривая повторяемости ступеней массы, имеющая полимодальную форму. Поскольку отлов голотурий был осуществлен в период, соответствующий времени нереста, каждую моду кривой можно считать соответствующей группе животных с одинаковым целым числом лет.

Для обработки экспериментальных данных авторами использована разработанная ими математическая модель, основанная на допущении, что плотность распределения массы и возраста как двумерной случайной величины может быть описана нормальным законом распределения, а дисперсия не меняется с возрастом. В результате определения по экспериментальной кривой некоторых параметров модели была получена теоретическая кривая повторяемости массы, которая с возраста 2 года и более хорошо согласуется с экспериментальной.

М. Г. Бирюлина и В. Ф. Козлов определяют среднюю продолжительность жизни дальневосточного трепанга в 7—8 лет и приводят следующие величины массы тела животных разного возраста:

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6	7	8
Масса тела, г	71,0	135,5	188,5	231,5	273,5	306,0	334,5	358,5

Сравнение данных по весовому росту дальневосточного трепанга

из зал. Петра Великого, полученных разными исследователями (Брегман, 1971, 1973; Бирюлина, Козлов, 1971), показывает, что они хорошо совпадают, если шкалу масс, приведенную М. Г. Бирюлиной и В. Ф. Козловым, сдвинуть на один год вправо, т. е. если считать, что данные, полученные этими авторами, характеризуют голотурий на год старше, чем указано в их работе. Сдвиг временной шкалы нетрудно объяснить, учитывая, что материал для этого исследования собирали водолазы на промысловых скоплениях трепанга и молодь, обитающая отдельно от взрослых, в сборы не попала (это отмечают и сами авторы). При выполнении же работы Ю. Э. Брегманом на сбор молодки было обращено специальное внимание.

Т а б л и ц а 13. Размер тела дальневосточного трепанга разного возраста у побережья Японии (см)

Возраст, лет				Автор
1	2	3	4	
25(625)	—	—	40×8	Mitsukuri, 1903
2,5(0,9)	9	36	41	Окада, 1932
5(7,4)	15	37	46	Фудзикао, 1936— 1937
5,9(15,5)	13,3 (122,5)	17,6 (307,0)	20,8 (472,5)	Choe, 1963

Примечание. В скобках — масса тела, г.

В то же время и в работе Брегмана величины, приведенные для массы тела трепанга в возрасте 1 года, по-видимому, завышены. На это указывает, в частности, сравнение полученных им данных с имеющимися сведениями о темпах роста дальневосточного трепанга у берегов Японии. Из табл. 13 видно, что, несмотря на значительно более высокие темпы роста, зарегистрированные японскими исследователями, отмеченная ими масса тела годовиков очень невелика — от 0,9 до 15,5 г. Исключение составляют данные К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), которые, однако, подвергались серьезной критике (Edwards, 1909; Deichmann, 1941; Брегман, 1971б).

О более низкой скорости роста дальневосточного трепанга в возрасте 1—2 года свидетельствуют и данные, полученные В. А. Раковым на материале из зал. Посыета (в печати). Этот автор в 1970—1971 гг. проводил сборы молодки трепанга на коллекторах (в качестве субстрата использовались раковины приморского гребешка), а также на грунте и подводных сооружениях.

Масса тела сеголеток трепанга на коллекторах в середине октября не превышала 800 мг (табл. 14). Наиболее обычны в 1970 г.

Т а б л и ц а 14. Рост сеголеток дальневосточного трепанга на коллекторах (г)

Дата сбора	Коллич. экз.	Размах	Мода
1970 г. 15.VIII	150	0,0004—0,0403	0,0068
2.IX	67	0,0023—0,0546	0,0105
16.IX	272	0,0030—0,7000	0,0723
16.X	73	0,0300—0,7900	0,1830
1971 г. 4.X	176	— 0,5800	0,0278

были голотурии массой около 180 мг, а в более холодном 1971 г. — 30 мг. Часть сеголеток, собранных с коллекторов осенью 1970 г., а также несколько особей со дна бухты были посажены в садки, которые находились в воде всю зиму и весну до мая. В мае модальная масса тела голотурий этой группы оказалась очень небольшой — 429 мг. Это указывает на то, что сеголетки дальневосточного трепанга в осенне-зимний период растут очень медленно. В темпах роста особей, взятых с субстратов разного типа и развивающихся в одинаковых условиях, не отмечено существенной разницы. В середине августа, т. е. через год после оседания личинок, модальная масса тела голотурий составила 708,0 мг.

При анализе весовой структуры выборок голотурий, собранных в августе 1971 г. на находящемся в толще воды плоту и под камнями на дне залива, были выделены две возрастные группы, между которыми (в классовом промежутке 0,8—1,0 г) отмечалось резкое понижение численности. По-видимому, эти группы соответствовали возрасту 1 и 2 года. Модальная масса тела годовиков составила 0,322—0,509 г, а двухлеток — 3,9—4,9 г.

По мнению В. А. Ракова, масса тела дальневосточного трепанга в возрасте 1 год при самых благоприятных условиях не превышает 3 г; массу тела 20—30 г голотурии могут набрать только к возрасту 2 или даже 3 года. На невысокую скорость роста сеголеток указывают и наши данные (Левин, 1979). На литорали о-ва Попова модальная масса тела сеголеток в ноябре была в пределах 10—20 мг, максимальная отмеченная величина — 280 мг.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что, по-видимому, шкалу весового роста дальневосточного трепанга, полученную Ю. Э. Брегманом, следует сдвинуть вправо не менее чем на 1, а М. Г. Бирюлиной и В. Ф. Козловым — на 2 года. Завышение величин массы тела животных первой возрастной группы можно объяснить «примесью» голотурий в возрасте 2 лет, обитающих на скоплениях анфельции совместно с годовиками. Сильный разброс величин массы тела наиболее молодых особей (два — три порядка) затрудняет разделение младшей возрастной группы при анализе размерной структуры популяций.

По данным японских исследователей (табл. 13), темпы роста дальневосточного трепанга у берегов Японии значительно выше, чем у побережья Приморья.

Сведений о темпах роста трепанга на протяжении года очень мало. По наблюдениям К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), зимой рост трепанга не прекращается, в октябре и всю зиму он был быстрым и сравнительно равномерным. В период летнего гипобиоза у этих животных, по-видимому, происходит остановка роста и даже снижение массы тела. В. А. Раков наблюдал в садке на глубине 3 м трепанга, масса тела которого с начала июня по начало августа увеличивалась с 48 до 200 г, а на протяжении августа и сентября снизилась до 157 г. Снижение массы тела голотурий на протяжении августа наблюдалось и при содержании их в аквариальных условиях (Микулич, Козак, 1975).

В литературе практически отсутствуют данные о сезонной динамике роста молодых дальневосточного трепанга. Собранный В. А. Раковым материал показывает, что наиболее интенсивный рост особей

в возрасте 1—2 года наблюдается со второй половины августа по первую половину октября (табл. 15). Наименьшие темпы роста приходятся на конец осени, зиму и весну при температуре ниже 12°C. На темпы роста молоди дальневосточного трепанга в садках значительное влияние оказывают внешние условия, в частности глубина установки садков. Наибольший прирост наблюдался на небольшой глубине (2 м), наименьший — у дна на глубине 10 м, что, по-видимому, связано с более высокой температурой воды у поверхности.

Таблица 15. Средний суточный прирост массы тела дальневосточного трепанга в течение года (%)

Месяц	1-й год	2-й год	3-й год
Август	3,0	7,2	0,9
Сентябрь	84,1	12,1	1,4
Октябрь	5,1	1,5	—
Ноябрь — май	0,6	0,5	—
Июнь	4,0	1,1	—
Июль	4,0	1,1	—

Возраст и продолжительность жизни

На ранних возрастных стадиях (до наступления половой зрелости и несколько позже) определение индивидуального возраста дальневосточного трепанга возможно на основании рассмотренных выше изменений строения спикул кожи тела.

Схему возрастной «привязки» стадий развития спикул кожи тела предложил К. Мицукури (Mitsukuri, 1903). По его данным (рис. 36), стадия II спикул характерна для животных в возрасте 0,5 года, стадия III — 1 года, стадия IV — 1,5 года, стадия V — 2 года или несколько старше. Имеются данные, что динамика возрастных изменений спикул у голотурий из разных районов может иметь особенности.

При обработке материала, собранного в зал. Петра Великого, наблюдались некоторые различия в динамике развития пластинок Селенки по сравнению с данными, представленными Мицукури (Mitsukuri, 1897). По Мицукури, эти спикулы начинают в значительном количестве появляться на II возрастной стадии. В просмотренных нами пробах встречались отдельные особи с башенками в III и даже IV возрастных стадиях, с небольшим количеством пластинок Селенки. Пока неизвестно, представляет ли это явление правило для популяций трепанга со всего побережья Приморья или характерно только для какой-то группы особей.

Поскольку с возрастом у дальневосточного трепанга наблюдается значительная редукция спикул, определение возраста голотурий старше 3—4 лет возможно только на основании анализа размерной структуры популяций. К сожалению, эта методика позволяет установить возраст конкретных особей лишь с весьма значительной погрешностью.

Рассмотренные трудности целиком относятся и к установлению максимальной продолжительности жизни дальневосточного трепанга. К. Мицукури (Mitsukuri, 1903) сообщает, что трепанг достигает возраста 5—6 лет, однако не приводит каких-либо аналитических зависимостей, и его оценка носит ориентировочный характер.

Максимальная продолжительность жизни животных (T_m) может быть определена по уравнению роста как некоторый возраст, которому соответствуют размеры, достаточно близкие к дефинитивным. Приняв $\omega_{\max} = 0,95W$, для T_m можно получить величину 9,75 года (Бреган, 1973). Близкую величину — 8 лет — получили М. Г. Бирюлина и В. Ф. Козлов (1971). Если принять обоснованные выше величины сдвига временных шкал, приводимых указанными авторами, для максимального возраста дальневосточного трепанга получим величину 10—11 лет.

Регенерация

Дальневосточный трепанг, как и многие другие виды иглокожих, обладает весьма выраженной способностью к регенерации, позволяющей ему восстанавливать части тела с жизненно важными органами.

В одном из экспериментов (Чжан Фын-ин, У Боо-Линь, 1958) тело голотурий разрезалось на три поперечные части. Через 1 мес поперечные разрезы полностью заросли, через 3 мес на передней части восстановилось анальное отверстие, через 4 мес было отмечено выделение фекалий. На переднем конце задней части к этому времени восстановилось полное число шупалец. Медленнее всего происходила регенерация средней части, но через 7 мес и она восстановила шупальца и анальное отверстие. Вновь выросшие участки тела были тоньше и имели более светлую окраску. По данным С. Чои (Чое, 1963), задняя часть тела трепанга регенерирует в среднем за 63, передняя — 79 сут. У голотурий «красной» формы после такой операции выживает 33—92% животных, у «зеленой» процент выживания ниже.

Скорость регенерации кишечника дальневосточного трепанга меняется в зависимости от сезона. В восстановительный период регенерация занимает 25—33 сут с момента операции до начала нормального функционирования кишечника (Чое, 1963). Разрез на спинной или брюшной поверхности тела трепанга заживает за 5—7 сут, шрамы на коже этой голотурии сохраняются около 8 мес.

Сведения о механизме заживления ран у стихоподид противоречивы. У *Stichopus tremulus* в образовании коллагена вновь образованной ткани принимают, по-видимому, участие морула-клетки. Р. Коуден (Cowden, 1969) при изучении заживления кожных ран у *Isostichopus badionotus* нашел, что в образовании коллагена участвуют только фибробласты.

При повреждении или сильном сдавливании покровов дальневосточного трепанга ткани в месте повреждения размягчаются и подвергаются слизистому перерождению. Если действия травмирующего агента не устранить, ткани ослизняются по всей толщине стенки тела. Например, при тугом перевязывании тела трепанга ниткой оно распадается на две части. Сходное явление наблюдается и у других видов стихоподид. В опытах на *Isostichopus badionotus* показано, что некоторые химические вещества, например пропиленфеноксетол, полностью ингибируют эту реакцию. Такое действие можно объяснить как блокированием дуги рефлекса на повреждение (анестезирующее действие), так и блокированием выброса цитолитических ферментов (антиокислительное действие) (Hill, Reinshmidt, 1976).

Наиболее детально изучены у дальневосточного трепанга процессы регенерации пищеварительной трубки. Кинетика эпителия двух участков пищеварительной трубки — пищевода и среднего восходящего колена кишки — в нормальных условиях прослежены Н. Б. Марушкиной и Н. Д. Грачевой (1976, 1978б), Н. Б. Марушкиной (1978). В эпителии пищевода митозы постоянно наблюдались по всей длине складки. Обособленная зона размножения клеток в пищеводе трепанга не выявлена. В соответствии с величиной и положением митозов можно было заключить, что делились только «мелкие» клетки. Митотический индекс составлял $0,4 \pm 0,1\%$.

В первые часы после введения изотопа мечеными оказались ядра клеток всех трех видов; исключение составляли секретирующие и пиронинофильные клетки. Интенсивность метки над ядрами возрастала в ряду: «мелкие», «средние» и гигантские клетки. За 20 сут ощутимых сдвигов в количестве меченых ядер не произошло, но среди секретирующих гигантских клеток появились клетки с мечеными ядрами. Авторами высказано предположение о существовании в эпителии пищевода трепанга системы медленного обновления в состоянии устойчивого равновесия, в которой участвовали все три вида клеток.

В эпителии кишки обособленная зона размножения клеток также не обнаружена. Митотический индекс составил $0,3 \pm 0,1\%$. Для абсолютного большинства клеток генерационное время превышало 20 сут. По полученным Н. Б. Марушкиной и Н. Д. Грачевой данным, призматические клетки эпителия пищевода и кишки трепанга представляют собой медленно пролиферирующую популяцию клеток с очень длинным и переменным генерационным циклом. Такие темпы пролиферации клеток могут обеспечить очень медленный рост органа.

Эти же авторы (Марушкина, Грачева, 1978а, б) исследовали морфологические изменения, происходящие при регенерации пищевода и среднего отдела кишки после экспериментальной аутономии, и кинетику эпителия этих отделов пищеварительной трубки. При регенерации наблюдается рост пищевода в длину. Зачаток кишки формируется заново равномерно по всему свободному краю мезентерия в виде плотного тяжа клеток и становится различимым уже через 5 сут после аутономии. Через 7—8 сут происходит срастание дистальной части пищевода и вновь образуемой кишки.

Гистологические изменения в эпителии пищевода авторы подразделили на три стадии. На 1—4-е сут после аутономии ядра «мелких» клеток становятся гиперхромными, базальная зона эпителиального пласта подвергается распаду с дегенерацией «средних» и гигантских клеток. В дистальном отделе наблюдается дальнейшее упрощение организации эпителия. Через 3—7 сут эпителиальный пласт полностью освобождается от «средних» и гигантских клеток. В центральном отделе складки эпителия сохраняются, а в дистальном полностью разглаживаются. На этой стадии пролиферативная активность эпителия восстанавливается. На 14—16-е сут в эпителии центрального и дистального отделов пищевода восстанавливаются популяции «средних» и гигантских клеток. Нормальный клеточный состав и складчатость в эпителии центрального отдела пищевода восстанавливаются раньше, чем в дистальном.

Регенерация кишки начинается с закладки ее готовыми клетка-

ми. Через 5 сут зачаток кишки похож на сильно удлинившийся мезентерий. Мелкие уплощенные клетки зачатка характеризуются низким уровнем пролиферативной активности, митозы не наблюдались. На 6—8-е сут после аутономии зачаток представляет собой трубку, в стенке которой различаются выстилающий эпителий, слой соединительной ткани и перитонеальный эпителий. На этой стадии клетки приступают к синтезу ДНК и среди них отмечаются митозы. Эпителий кишки на 6—8-е сут образует нерегулярные складки, высота которых к 14—16-м сут увеличивается.

Активная пролиферация в эпителии изученных отделов пищеварительной трубки начинается на 6-е сут после аутономии; в дальнейшем происходит быстрое нарастание количества клеток, участвующих в митотическом цикле. Для части делящейся популяции клеток дистального отдела пищевода и среднего колена кишки генерационное время сокращается до 22—38 ч. В то же время наряду с клетками, осуществляющими деление по короткому циклу, сохраняются и клетки, характеризующиеся очень длительным генерационным временем. Резкое усиление пролиферативной активности, наблюдаемое в пищеварительной трубке дальневосточного трепанга после аутономии, Н. Б. Марушкина и Н. Д. Грачева рассматривают как один из механизмов, обеспечивающих чрезвычайно быстрый рост и дифференциацию этого органа при регенерации.

Кроме процесса эвисцерации в кишечнике отдельных особей трепанга наблюдаются атрофические изменения. Сопоставление атрофических изменений в эпителии пищеварительной трубки с картинками, наблюдаемыми при регенерации в культуре пищевода после аутономии (Марушкина, 1979), позволяет выделить общие для обоих процессов моменты. Основное морфологическое различие процессов атрофии и регенерации выражается в наличии в атрофирующихся эпителии и соединительной ткани обширных отложений пигмента, что, по мнению Н. Б. Марушкиной, влечет массовую гибель клеток и определяет прогрессирующее уменьшение массы пищевода и кишки. Уборка погибших клеток производится, вероятно, путем фагоцитоза их целомоцитами, наводняющими эпителиальный пласт.

Формы поведения

Дальневосточный трепанг — в общем малоподвижное животное с ограниченными двигательными возможностями и довольно примитивными поведенческими реакциями. Тем не менее у него можно выделить несколько форм поведения: кормовое; поисковое; нерестовое; рейтинг; групповое; поведение, связанное с сезонным снижением активности и с эвисцерацией. Основные особенности поведения, связанного с добыванием пищи, рассматривались в главе 7, а нерестового — в главе 8.

Поисковое поведение. Эта форма поведения чаще всего наблюдается на участке с недостаточным количеством корма. На начальной стадии это как бы развитие обычного кормового поведения: боковые движения передней части тела становятся более размашистыми, животное изгибает тело в форме буквы «S», волны сокращения продольных мышц ускоряются. Обычно после этого голотурия совершает «бросок» — прямолинейное перемещение с большой скоростью (до 10, в исключительных случаях до 12 см/мин).

Вместо броска может наблюдаться дальнейшая активизация изгибаний тела: трепанг совершает «движения гусеницы» или падает на бок и, резко изгибаясь в форме подковы, а затем распрямляясь, продвигается на довольно значительное расстояние. Движения выполняются настолько энергично, что иногда голотурия переворачивается через спину — катится. Описанные движения чрезвычайно сходны с поведением *Astichopus multifidus* (Glynn, 1965) и *Parastichopus californicus* (Margolin, 1976), однако у дальневосточного трепанга, в отличие от них, не удалось наблюдать перехода к плаванию.

Рейтинг. Реакция возвращения перевернутого на спину животного в нормальное положение — «рейтинг» — широко используется в качестве физиологического теста в различных исследованиях и хорошо изучена у многих видов иглокожих. Как показали проведенные в аквариуме наблюдения, рейтинг взрослых особей дальневосточного трепанга протекает однотипно и включает следующие стадии: выжидание; изгибание тела на спинную сторону с последующим падением на бок; поворот тела вокруг продольной оси; отдых. Средняя продолжительность первой стадии 10—12 с, второй и третьей — по 5 с, четвертой — 1 мин и более.

Протекание рейтинга у молодых особей значительно отличается от описанного. Для молодежи характерно активное использование щупалец при переворачивании, чего не наблюдается у взрослых особей. Неожиданностью явилось постоянство продолжительности стадий рейтинга в разные сезоны, в том числе и у голотурий, выловленных в период летнего гипобиоза. У некоторых иглокожих направление рейтинга связано с направленностью освещения, однако у дальневосточного трепанга такая связь не обнаружена.

Поведение в убежищах. Как уже отмечалось, наличие сезонных убежищ является обязательным условием нормальной жизнедеятель-

ности дальневосточного трепанга. В глубоких нишах, например по краю полей зостеры, голотурии скапливаются большими группами. Удержание животных в этот период происходит преимущественно за счет «расклинивания» спинными выростами, и глубина ниш значительно облегчает закрепление. На скальном и валунном грунте в качестве убежищ чаще всего используются трещины и углубления в камнях и скалах. Такие трещины, в которых скапливается органическая взвесь, привлекают кормящихся голотурий в течение всего года, но в посленерестовый период число животных в них постепенно увеличивается и зачастую голотурии собираются цепочкой почти вплотную друг за другом. Какое-то время они передвигаются по этим щелям и кормятся, что хорошо видно по цепочкам фекалий, но постепенно активность животных уменьшается, и они вжимаются в расщелины, иногда крепко заклиниваясь в них. Заклинивание в узких щелях происходит не только за счет спинных выростов, но и благодаря тому, что тело трепанга как бы «затекает» в расщелину, повторяя ее конфигурацию.

Дальневосточный трепанг часто занимает ниши по периферии камней; при этом голотурии не обязательно забираются в глубокие расщелины, а собираются под невысокими козырьками и просто на границе камней с песком. Такая же картина наблюдается и вблизи друз мидий, других моллюсков и асцидий, в корневищах зостеры.

Таким образом, трепанг далеко не всегда выбирает в качестве убежища труднодоступные, хорошо защищенные места; очень многие особи весь период эстивации проводят будучи полностью открытыми. Создается впечатление, что животные не ищут «лучшие» укрытия, а во время посленерестовых перемещений останавливаются в первых достаточно выраженных перегибах рельефа. В тех случаях, когда голотурии кормятся на субстрате, изобилующем неровностями (например, друзы мидий или устриц), они не ищут специального убежища, а проводят все лето непосредственно на кормовом участке. По-видимому, основным требованием к убежищу является не его защищенность, а возможность прочного расклинивания.

Групповое поведение. Дальневосточный трепанг встречается, как правило, группами, или «стадами». Иногда животные в таких группах рассредоточены, иногда «стадо» имеет очень четкие границы. Члены «стада» совместно кормятся, перемещаются, занимают убежища и выходят из них, поэтому трудно отделить элементы индивидуального поведения от группового. Наиболее ярко групповое поведение проявляется в совместных перемещениях — миграциях. Миграции, связанные с годовым ходом активности, рассматривались выше; здесь мы кратко остановимся на кормовых перемещениях.

Было выполнено мечение нескольких десятков особей. Мечение голотурий — достаточно сложная задача, поскольку любые метки, укрепляемые в проколах стенки тела, не более чем за сутки «прорезают» ткань и отбрасываются. После ряда опытов мы остановились на нитяных петлях с подвижным узлом, надеваемых на тело голотурии. При удачном затягивании петли она сохраняется на животном по крайней мере несколько недель. Кодировать метку удобно набором разноцветных нитей. Второй способ мечения — «выцарапывание» номера или кодового знака на поверхности тела; шрамы от таких царапин заметны в течение почти года.

Результаты мечения показали, что миграции наиболее выражены в группах дальневосточного трепанга, занимающих скальные выходы у открытых мысов, участки песчаного грунта с невысокой степенью заиления и другие районы с ограниченными кормовыми ресурсами. На участках со значительным количеством органического осадка животные передвигаются иногда на очень большие расстояния, но район, занимаемый «стадом» в целом, остается постоянным.

О механизмах, обеспечивающих групповое поведение подвижных донных беспозвоночных, практически ничего не известно. Некоторые групповые действия дальневосточного трепанга можно объяснить сходной реакцией отдельных особей на одинаковые раздражители, однако несомненно, что особи в группе располагают и какой-то информацией друг о друге (на это указывает, в частности, образование пар при нересте). Можно предположить, что такая сигнализация осуществляется путем химических «меток», оставляемых на субстрате либо выделяемых в воду; весьма вероятно, что такими веществами служат содержащиеся в голотуриях тритерпеновые гликозиды.

В последние годы накапливаются сведения о том, какую важную роль в контролировании как межвидовых, так и внутривидовых взаимоотношений между животными-грунтоедами может играть пеллетизация осадков. Как показал анализ маршрутов движения отдельных особей дальневосточного трепанга в пределах кормовой площади, при небольшой плотности популяции пересечение собственных маршрутов и путей соседних животных наблюдается достаточно редко; соответственно мала и площадь, на которой располагаются неразрушенные фекалии. При увеличении плотности популяции эта площадь экспоненциально увеличивается. Можно предположить два механизма этого явления: первый заключается в снижении темпов роста животных вследствие прямого уменьшения количества поступающих в организм питательных веществ (резервом увеличения времени питания дальневосточный трепанг не обладает), второй — в том, что увеличение пеллетизированной площади служит сигналом для смены кормовой площадки.

Сезонная активность

Характерная особенность биологии дальневосточного трепанга — значительные колебания активности в течение года.

Как уже отмечалось, эта голотурия способна выдерживать как высокие, так и низкие температуры и деятельна на протяжении большей части года. Многочисленные данные показывают, что у берегов Приморья дальневосточный трепанг сохраняет активность всю зиму. Однако А. Н. Голиков сообщает (Баранова, 1971), что, по его наблюдениям, трепанг зимой в зал. Посьета бездеятелен; животные лежат на дне, тесно прижавшись друг к другу, группами по семь — восемь особей. Возможно, что разные популяции различаются по своему отношению к низким температурам. Это подтверждается существованием на о-ве Хоккайдо популяций с разным характером сезонной активности.

В определенный период года (на большей части ареала летом) у дальневосточного трепанга наблюдается снижение активности, животные перестают питаться, их внутренние органы претерпевают ха-

рактерные морфологические изменения. В отечественной литературе для обозначения такого состояния голотурий принято использовать термин «спячка» (обычно в кавычках). В то же время имеющиеся об этом явлении сведения, хотя и немногочисленные и противоречивые, не позволяют отождествить его с состоянием настоящей спячки, наблюдающейся у некоторых видов животных, в том числе и беспозвоночных. Поэтому в дальнейшем для обозначения физиологической стороны состояния летнего покоя употребляется более общий термин, обозначающий состояние сниженной и ограниченной жизнедеятельности организма,— гипобиоз (Голдовский, 1977). Наряду с ним, особенно в случаях, когда обращается внимание на экологическую сторону явления, используется термин «эстивация» (от латинского *aestivus* — летний).

Годовой цикл активности дальневосточного трепанга можно подразделить на четыре периода: активный, преестивации, эстивации и восстановительный. Сроки наступления и продолжительность эстивации в популяциях из разных районов варьируют весьма значительно. Наиболее типичным следует считать, по-видимому, однократный и не слишком продолжительный период летнего гипобиоза, отмеченный большинством исследователей. Так, в заливах Нанао и Канадзава (западное побережье о-ва Хоккайдо) эстивация продолжается около двух недель в середине августа. Для зал. Петра Великого часто указываются сроки конец июля — начало сентября, хотя, как будет показано ниже, они могут значительно варьировать. В бух. Байдайхэ (Желтое море), вблизи южной границы ареала трепанга по азиатскому материковому побережью, эстивация начинается в самом начале июля (массовая — в середине июля) и продолжается до октября.

При продвижении к северу ареала продолжительность эстивации имеет тенденцию к сокращению (Tokuhisa, 1915; Tanaka, 1958a). Особенно значительные различия в сроках и характере эстивации отмечаются в популяциях трепанга с о-ва Хоккайдо. В одном из заливов этого острова эстивация продолжается две недели в июле (Tokuhisa, 1915), в другом — также две недели, но в октябре (Tanaka, 1958a).

Чрезвычайно интересен характер гипобиоза дальневосточного трепанга в популяциях из зал. Функа о-ва Хоккайдо, описанный Т. Киносита и С. Танака (Kinosita, Tanaka, 1939). У трепанга, обитающего в этом заливе, снижение активности и уход в укрытия начинается в середине сентября. В укрытиях голотурии находятся до января следующего года, когда возобновляют активность (вышедших в январе из укрытий трепангов хоккайдские рыбаки называют «зимними голотуриями»), но ненадолго — в феврале они вновь прячутся и находятся в состоянии гипобиоза до апреля. Таким образом, дальневосточный трепанг в этом районе ведет активный образ жизни летом и, напротив, неактивен почти всю зиму, т. е. в применении к этим популяциям следует говорить не об эстивации, а о гибернации (от латинского *hibernus* — зимний). Эта особенность годового цикла голотурий привела к тому, что на о-ве Хоккайдо трепанг заготавливают в июле и августе, а в других местах Японии — весной или в начале зимы.

Сроки и продолжительность эстивации могут значительно различаться и у особей из одного района. Наиболее важны при этом условия питания и размер (возраст). Значительные различия наблюдают-

ся в сроках эстивации особей, относящихся к разным «коммерческим» формам (Choe, Ohshima, 1961; Choe, 1963). На разных участках у зеленого и красного трепангов сроки нереста и последующей эстивации значительно сдвинуты (рис. 39), но в общем у особей красной формы эстивация начинается несколько раньше. Указанные формы отличаются не только сроками, но и характером эстивации голотурий разного возраста. По данным японских исследователей, в водах Эхи-ма-Икевадзу у особей красной «коммерческой» формы эстивация наблюдается у всех возрастных групп. У дальневосточного трепанга, относящегося к зеленой форме, значительное число особей остаются активными в течение всего года. У крупных половозрелых голотурий эстивация наблюдается у 75% особей, у животных с массой кожно-мышечного мешка 6—10 г — у 50%, а молодь в возрасте 1 года (масса кожно-мышечного мешка 3—5 г) не перестает питаться при самых высоких температурах воды.

Различия в сроках и характере эстивации молодых особей дальневосточного трепанга отмечали и другие авторы. По мнению К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), молодые голотурии заканчивают эстивацию раньше и, по его выражению, «остаются меньше в тени». А. И. Савилов (1939) показал, что в зал. Петра Великого эстивация у молодых неполовозрелых особей дальневосточного трепанга¹⁴ сдвинуты на более поздние сроки, чем у взрослых. В разных районах ареала может различаться и продолжительность периода перехода голотурий к активной жизнедеятельности (рис. 45).

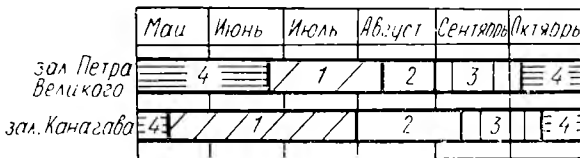


Рис. 45. Соотношение стадий жизненного цикла дальневосточного трепанга в разных районах.

Цифрами обозначены периоды: 1 — нормальной активной жизнедеятельности, 2 — нереста, 3 — массового летнего гипобиоза; 4 — переходный. (По: Савилов, 1939)

Размах индивидуальных различий в сроках начала и конца эстивации зависит от степени однородности условий в месте обитания голотурий. А. И. Савилов (1939) наблюдал довольно интенсивно выраженные границы периода гипобиоза. У голотурий из зал. Восток это, по-видимому, связано со сходными для всех особей популяции условиями питания на почти горизонтальных песчаных кормовых площадках и относительной стабильностью гидрологических условий.

В наблюдаемой нами популяции дальневосточного трепанга в прол. Старка зал. Петра Великого периоды начала и окончания массового гипобиоза были чрезвычайно растянуты; активные, нормально питающиеся особи встречались в течение всего лета. К сожалению, осталось невыясненным, находились ли они в активном состоянии в течение всего года или у них наблюдалась только задержка нереста. Растянутость периода эстивации в этом районе связана, по-видимому,

¹⁴ А. И. Савилов называет их годовиками, но вполне вероятно, что это двух-летние особи.

с неоднородностью грунтов на участке, наличием выходов скал и крупных камней, позволяющих голотуриям менять глубину обитания, частой сменой течений в проливе. Все это приводит к значительной индивидуальной гетерогенности физиологического состояния особей в популяции.

Гипобиоз дальневосточного трепанга сопровождается, помимо специфического поведения, характерными морфологическими изменениями, наиболее сильно затрагивающими строение пищеварительной трубки. В этот период у голотурий также снижается упругость тела, сокращаются водные легкие, утончаются и спадаются сосуды кровеносной системы.

Причины, вызывающие сезонный гипобиоз у рассматриваемого вида, до конца не выяснены. С. Масленников (1894) и К. Мицукури (Mitsukuri, 1903) полагали, что температура выше 17°C оказывает прямое угнетающее воздействие на дальневосточного трепанга, вынуждая его переходить в состояние гипобиоза. Однако в дальнейшем были получены данные, не позволяющие с этим согласиться. В естественных условиях даже в период наиболее массового гипобиоза при температуре воды свыше 21°C можно встретить особей, нормально питающихся и сохранивших полную активность (интересно, что наибольшая отмеченная нами скорость передвижения трепанга — 11 см/мин — была зарегистрирована в разгар периода эстивации при температуре $20,5^{\circ}\text{C}$). У всех таких активных голотурий пищеварительная система не показывает каких-либо признаков атрофии, а гонады находятся в преднерестовом состоянии.

Как мы видели, сроки наступления и окончания эстивации и, соответственно, температура воды в разных участках ареала сильно варьируют. По наблюдению А. И. Савилова, начало выхода дальневосточного трепанга из убежищ не связано с резким понижением температуры воды. 1 сентября (примерная дата окончания периода эстивации в средней части побережья зал. Петра Великого) температура воды у дна была около 20°C ; 8 сентября, в разгар массового выхода голотурий из убежищ, у дна она равнялась $19,4^{\circ}\text{C}$, на поверхности $20,2^{\circ}\text{C}$. В тот же день несколько мористее была отмечена температура $16,2^{\circ}\text{C}$ и при этом найдено несколько особей, находящихся в пассивном состоянии и с полуатрофированным кишечником.

По-видимому, эстивация дальневосточного трепанга вызывается не изменением температуры воды, а связана с физиологическим состоянием животных после выметывания половых продуктов. Косвенным подтверждением этого предположения служит более позднее начало эстивации у молодых неполовозрелых особей.

Сезонные изменения физиологического состояния и активности дальневосточного трепанга в течение года сопровождаются значительными колебаниями химического состава тканей. Наиболее детально в этом отношении изучены популяции из зал. Функа о-ва Хоккайдо (Tanikawa, Akiba, Yoshitani, 1955a). Изменения химического состава хорошо коррелируют с характером сезонной активности голотурий (имеющим в этом районе аномальный для рассматриваемого вида характер).

Снижение содержания жира, белка и золы в июле и августе японские исследователи объясняют их расходом в период размножения. После нереста до августа трепанг активно питается, и количе-

ство белка и жира восстанавливается. После начала зимнего гипобиоза эти вещества вновь расходуются организмом, и в январе трепанг начинает питаться для их пополнения, необходимого для обеспечения второй половины периода гипобиоза. Возрастание количества питательных веществ вновь происходит с конца апреля до июня после выхода голотурий из укрытий для подготовки к размножению.

Сезонные изменения химического состава тканей отмечены и у дальневосточного трепанга, обитающего в зал. Петра Великого (Кизеветтер, 1962). Различалось и химическое содержание некоторых веществ в тканях голотурий, находящихся в активном состоянии и в состоянии гипобиоза. Однако имеющиеся в настоящее время данные позволяют только констатировать связь изменений химических показателей и физиологического состояния животных в течение года и не раскрывают причинный механизм такой связи.

Эвисцерация

Для дальневосточного трепанга, как и для многих видов голотурий, чрезвычайно характерна способность к эвисцерации (от латинского *viscera* — внутренности) — аутомии внутренних органов с последующим удалением их из полости тела. Отторгнутые органы довольно быстро и полностью восстанавливаются (см. главу 9). Помимо эвисцерации, вызываемой воздействием какого-либо раздражителя (как естественного, так и экспериментального), у ряда видов голотурий наблюдается и сезонная эвисцерация, при которой в определенное время года все или часть особей в популяции оказываются лишенными внутренностей (Swan, 1961; Mosher, 1965; Jespersen, Lützen, 1971). Конечно, такая классификация довольно условна, поскольку и сезонная эвисцерация вызывается какими-то определенными раздражителями, однако их природа пока не выяснена.

Эвисцерацию у дальневосточного трепанга, в отличие от многих других видов голотурий, практически невозможно вызвать механическим воздействием, каким бы сильным оно ни было (например, прокалывание и даже разрезание стенки тела). В то же время она легко инициируется повышением температуры воды, в которой содержатся животные, и добавлением различных химических веществ. Для экспериментальных целей наиболее удобны два метода — инъекирование в полость тела пресной воды и пропускание электрического тока.

В ответ на воздействие соответствующего раздражителя трепанг резко сокращает мышцы тела, особенно в его задней части. Из анального отверстия, которое при этом часто направляется несколько вверх, извергается сильная струя полостной жидкости, затем появляются петля кишечника, водные легкие и гонады. При хорошем состоянии животного процесс идет очень энергично и комплекс внутренних органов полностью выходит из анального отверстия; у ослабленных животных для завершения процесса иногда требуется дополнительная стимуляция.

При эвисцерации дальневосточный трепанг отбрасывает почти всю пищеварительную трубку со связанными с ней водными легкими и гонады (полностью или частично). Отброшенный кишечник имеет довольно постоянную характерную форму. Разрыв пищеварительной

трубки в передней части происходит в области пищевода, на расстоянии 10—30 мм от глотки. Разрыв стенки клоаки проходит вокруг мест впадения кишки и главного ствола водных легких; он имеет форму восьмерки, так что между задней частью кишки и основанием водных легких остается перемычка (рис. 46). Поскольку левое водное легкое через «чудесную сеть» прочно связано с кишечником, задняя часть отброшенного кишечника образует кольцо. Второе кольцо (незамкнутое) сохраняется между передним нисходящим и средним восходящим коленами пищеварительной трубки благодаря перемычке, связывающей антмезентериальный кровеносный сосуд в этих отделах кишечника. Отброшенный кишечник трепанга в морской воде длительное время сохраняет способность сокращаться и может быть удобным объектом при физиологических исследованиях.

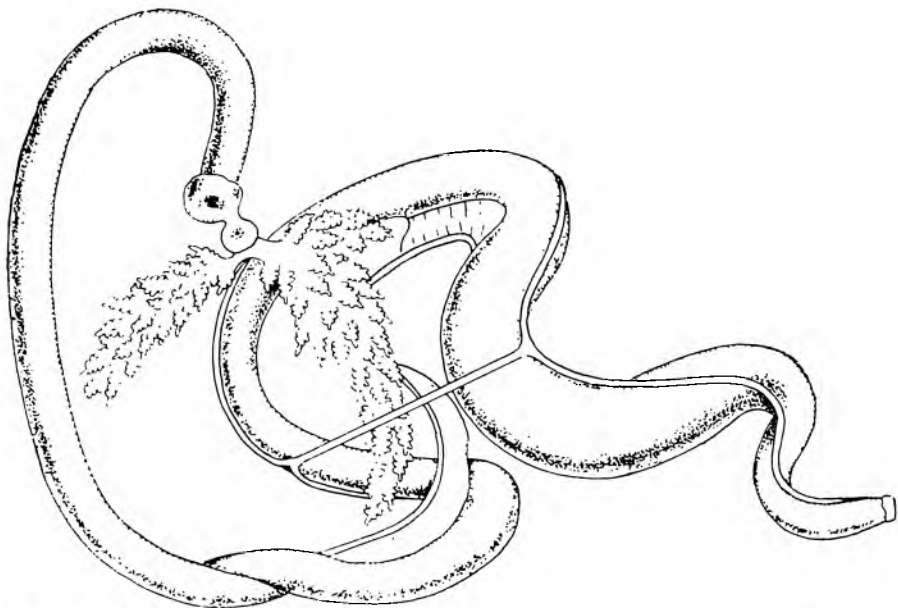


Рис. 46. Отброшенный кишечник и водные легкие дальневосточного трепанга

Гонады при эвисцерации выходят совместно с кишечником. По-видимому, их выбрасывание носит пассивный характер, и количество выбрасываемых трубочек зависит от степени их развития и возможности увлечения петлями кишечника.

Размеры и масса кишечника дальневосточного трепанга в течение года подвержены чрезвычайно выраженным сезонным изменениям. В период с февраля по март кишечник достигает максимальной величины и может составлять 6 и даже 9% массы кожно-мышечного мешка (Шое, 1963), в летний период эта величина может снижаться до нуля.

Уменьшение размеров кишечника дальневосточного трепанга в период эстивации отмечается всеми исследователями, хоть в какой-то мере затрагивающими биологию этого вида. При этом в большинстве работ, начиная с самых ранних (Масленников, 1894; Mitsukuri, 1903), утверждается прямо или подразумевается, что причиной такого свя-

занного с сезоном уменьшения размера органа является процесс, который можно определить как редукцию, дегенерацию или атрофию. Исследования, выполненные в самые последние годы (Лейбсон, Марушкина, 1977; Марушкина, 1978), показали, что атрофические изменения в кишечнике дальневосточного трепанга в действительности могут иметь место (динамика таких изменений описана в главе 9). По данным Н. Л. Лейбсон и Н. Б. Марушкиной, атрофия кишечника — не единственный процесс, который может приводить к указанным изменениям этого органа. Эти авторы исследовали популяции дальневосточного трепанга в бухтах Троицы и Витязь зал. Петра Великого. Было показано, что в определенное время года (июль — сентябрь) у большинства животных наблюдается отчетливое уменьшение массы пищеварительной трубки, что, по-видимому, можно приписать атрофическим изменениям ее стенки. В то же время примерно у 30% особей из тех же популяций пищеварительная трубка или отсутствовала вовсе, или была представлена молодой регенерирующей кишкой, иногда на самой ранней стадии регенерации. Таким образом, полученные Н. Л. Лейбсон и Н. Б. Марушкиной данные свидетельствуют о том, что сезонные изменения, затрагивающие пищеварительную систему дальневосточного трепанга, носят сложный характер, позволяющий говорить о наличии у этого вида сезонной эвисцерации.

Таким образом, в период эстивации в популяции, по-видимому, присутствуют одновременно как особи с атрофированной пищеварительной трубкой, так и животные, восстанавливающие кишечник, удаленный в процессе эвисцерации. Пока не ясно, в каком сочетании находятся два указанных процесса и связано ли их преимущественное развитие с какими-либо внешними условиями. Значительное сходство деструктивных процессов при атрофии и регенерации после аутономии позволяет предположить (Марушкина, 1978) и сходную генетическую программу, лежащую в основе этих явлений. Факторы, заставляющие «включать» ту или иную программу, остаются неизвестными.

Несмотря на довольно обширные знания, накопленные при наблюдении эвисцерации у разных видов голотурий, значение этого явления остается невыясненным. Как отмечал еще В. Даубин (Dawbin, 1949), этот процесс нельзя считать патологическим из-за высокой стабильности его механизма. Набор органов, выбрасываемых голотуриями, постоянен у родственных видов. Например, виды семейства *Holothuriidae* теряют часть пищеварительного канала, «чудесную сеть» и левое водное легкое, *Stichopodidae* — также и правое водное легкое; очень постоянны и места разрыва стенки передней части кишечника и клоаки.

Предположение о том, что эвисцерация помогает голотуриям легче переносить неблагоприятные воздействия среды, не подтвердилось. Напротив, смертность среди животных, выбросивших внутренности, была значительно выше, чем у интактных.

Одно из наиболее широко распространенных, особенно в отечественной литературе, объяснений значения эвисцерации у голотурий, в том числе у дальневосточного трепанга, — защитная функция. А. И. Савилов как о чем-то само собой разумеющемся пишет, что «пожертвование» внутренностей служит трепангу для того, чтобы отделаться от врага. Ф. Е. Позняков (1955, с. 154) полагает, что «нападающий хищник измазывается липким содержимым и обычно больше

не преследует добычу». Л. В. Микулич и Л. П. Козак (1975, с. 120) утверждают: «В момент опасности трепанг выбрасывает внутренности (кишечник и водные легкие) ...В данном случае природа осуществила чисто морской принцип: отдать часть ради сохранения целого». Тезис о защитном значении эвисцерации для дальневосточного трепанга (и других голотурий) повторяется в литературе настолько часто, что создается впечатление о его бесспорности. В то же время какие-либо упоминания об экспериментальной или полевой проверке этой гипотезы в литературе отсутствуют.

Использование голотуриями выбрасывания внутренностей для защиты от хищников представляется чрезвычайно сомнительным по ряду причин:

эвисцерация, как уже отмечалось, у многих видов (в том числе и у дальневосточного трепанга) чрезвычайно трудно вызывается механическими воздействиями и очень легко — химическими и электрическими стимулами, не встречающимися в природе;

эвисцерация отмечена у видов щитовиднощупальцевых голотурий, совершенно не схожих экологически, в том числе и у хорошо защищенных полузакапывающихся видов:

у молодых голотурий, больше страдающих от хищников, вызвать эвисцерацию значительно труднее, чем у взрослых:

у ряда видов эвисцерация носит сезонный характер.

Основываясь на некоторых косвенных данных, можно предположить, что первоначально механизм выбрасывания внутренних органов развился у голотурий для устранения каких-то неблагоприятных внутренних изменений в их организме, вызываемых, например, повреждением внутренних органов и отравлением продуктами метаболизма многочисленных эндопаразитов. Показано (Jespersen, Lützen, 1971), что присутствие в стенке кишечника *S. tremulus* эндопаразитов может быть причиной сезонной эвисцерации у этого вида. Зараженность паразитами у дальневосточного трепанга по сравнению с другими видами голотурий очень невелика. Тем не менее, по-видимому, и у этого вида эвисцерация является своеобразным способом полного или частичного «обновления» органов пищеварительной, кровеносной и дыхательной систем.

Враги

Молодь дальневосточного трепанга поедается различными хищниками, в первую очередь ракообразными, иглокожими и рыбами. Несомненно, что пресс хищников играет важную роль в низкой выживаемости молоди трепанга на недостаточно защищенных субстратах. Два основных биотопа, на которых в условиях Приморья встречены массовые поселения молоди дальневосточного трепанга, — скопления анфельции и участки каменистой литорали — дают надежную защиту молодым голотуриям. В толщу пласта анфельции не могут проникнуть крупные подвижные хищники, и они представлены здесь преимущественно немногочисленными морскими звездами. В верхних горизонтах литорали морские звезды отсутствуют, но часто встречаются крабы *Hemigrapsus sanguineus*. Мальки трепанга встречены только на нижней поверхности камней, что можно объяснить тем, что конструкция клешней крабов не позволяет им схватить добычу «над головой».

У взрослых трепангов врагов, по-видимому, немного. Имеются единичные сообщения о находках крупных особей в желудках рыб. Неоднократно наблюдали поедание трепанга крупными морскими звездами *Asterias amurensis* и *Evasterias echinosoma*, однако неизвестно, нападают ли морские звезды на живых или только на мертвых и больных особей. Наиболее часто такие случаи поедания трепангов звездами наблюдаются осенью, в конце периода эстивации.

В литературе иногда встречается утверждение, что окраска дальневосточного трепанга имеет защитное значение. Наши данные не показали прямой связи между типом окраски и характером субстрата, на котором живут голотурии. Об относительности защитной роли окраски трепанга свидетельствуют и случаи нахождения крупных (и, следовательно, имеющих значительный возраст) особей-альбиносов.

В заключение отметим случаи нахождения трепангов, имеющих характерные повреждения, — грубо зарубцевавшиеся сквозные отверстия стенки тела, которые располагаются всегда на брюшной стороне. В некоторых наблюдаемых нами группировках трепанга такие повреждения имели свыше половины всех особей, что не позволяет считать их случайными. Природа этих повреждений остается невыясненной; вполне вероятно, что они вызваны нападением каких-либо организмов.

Паразиты и симбионты

Информация об эндопаразитах дальневосточного трепанга ограничивается сообщениями (Ozaki, 1932; Westblad, 1953) о нахождении в его кишечнике двух видов паразитических турбеллярий — *Anoplodium mediale* и *Ozametra* (= *Xenometra*) *arbora*.

Описан случай обнаружения на теле трепанга небольшого (около 1,8 мм) морского паука *Ammothea bi-unguiculata* (Ohshima, 1927). В условиях Приморья на покровах этой голотурии встречаются обыч-

ные комменсалы иглокожих и моллюсков полихеты *Arctonoe vittata*, а также свободноживущие полихеты *Harmothoe imbricata*.

Значительный интерес в сравнительном плане представляют данные по паразитофауне *Stichopus tremulus*, поскольку указанный вид, как и дальневосточный трепанг,—один из представителей рода *Stichopus*, продвинувшихся весьма далеко к северу. У *S. tremulus* обнаружено пять видов турбеллярий, обитающих в полости тела (*Anoplodium stichopi*) или в пищеварительном канале (*Anoplodiera voluta*, *Wahlia macrostilifera*, *Meara stichopi* и *Ozametra elegans*). Обычно копепода *Nanaspis pinae*, встречающаяся как на поверхности тела и околоротовых щупальцах, так и в глотке, кишечнике, а единично — в полости тела голотурий. На поверхности тела *S. tremulus* найдены эктопаразитические амфиподы *Erimeria parasitica*, питающиеся тканями своего хозяина. Встречаются эндопаразитические брюхоногие моллюски *Enteroxenos bonpervie*. Среди простейших обычно грегарины *Cystobia stichopi*, цисты которой располагаются в основании продольных мышечных лент на спинной стороне тела голотурий (Lützen, 1968, 1979; Jespersen, Lützen, 1971; Vader, 1978).

Возможно, что дальнейшие исследования обнаружат присутствие у дальневосточного трепанга и других видов паразитических организмов, однако приведенные данные показывают, что зараженность рассматриваемого вида паразитами по сравнению с другими представителями рода относительно невелика.

Определение плотности поселения

При изучении распределения дальневосточного трепанга наиболее целесообразно использование водолазных методов учета по результатам сбора или величине улова на усилие (Левин, Шендеров, 1975). Плотность поселения трепанга можно вычислить, воспользовавшись уравнением, отражающим производительность водолазного сбора свободнолежащих донных организмов с редким распределением:

$$\delta = \frac{1,15N^2}{v^2T^2}, \quad (3)$$

где δ — плотность распределения, экз./м²,

N — количество собранных особей,

T — время сбора, ч,

v — скорость водолаза, м/ч.

Средняя промысловая скорость водолаза в вентилируемом снаряжении составляет, по нашим данным, 720—840 м/ч (12—14 м/мин). Близкую величину можно получить, воспользовавшись материалами И. Г. Закса (1930), показавшего, что водолаз обследует за 1 ч площадь 2400 м². При ширине промысловой полосы 3 м это соответствует скорости 800 м/ч, или около 13 м/мин¹⁵.

Метод водолазного учета трепанга по результатам сбора впервые использовал И. Г. Закс (1930). Он писал, что «обычные методы количественного учета донного населения практически неприменимы к учету трепангов. После многих попыток найти критерий учета И. Г. Закс разработал методику определения средней густоты скоплений трепанга путем сопоставления детальных опросов водолаза, результатов облова по заранее данному заданию и хронометража работы водолаза.

Методику Закса, несмотря на кажущуюся ее простоту, с полным основанием можно назвать революционной. Сходные приемы учета начали распространяться только в последние годы, через 40 лет после работ этого исследователя. Закс использовал такой метод для учета промысловых донных организмов впервые в нашей стране и, по-видимому, впервые в мировой практике. С сожалением нужно констатировать, что в дальнейшем это методическое достижение не было поддержано. Длительное время, а иногда и сейчас, для учета трепанга используются водолазные методы с применением однократно бросаемых учетных рамок, не дающие при подсчете организмов с редким распределением сколько-нибудь достоверных результатов (Левин, Шендеров, 1975).

Одним из методов учета, используемых И. Г. Заксом, была ре-

¹⁵ Скорость движения водолаза 2—3 км/ч, указанная Е. П. Рутенбергом (1930), несомненно завышена. Как можно понять из текста его сообщения, замеры скорости не проводились, а прикидочные оценки под водой не могут дать даже приблизительного представления об истинной скорости.

гистрация числа голотурий, которых мог собрать водолаз не сходя с места (в сидячем положении). На густых скоплениях эта величина достигала 4—6 особей. Приняв облавливаемую площадь за полукруг радиусом 1,5 м, он получил плотность 1,4 экз./м², а на более разреженных скоплениях — 1; 0,5; 0,25 и 0,06 экз./м². В качестве средней плотности поселения трепанга на акватории залива была принята величина 0,6 экз./м².

Среднее количество трепанга на 1 м² дна составляло, по данным хронометража промысла, 0,15 экз. Учитывая, что водолаз не собирает мелких голотурий и не замечает часть животных, эту величину можно округлить до 0,2 экз./м². Сопоставив величину плотности, полученную по данным хронометража, с величиной улова на одном месте, И. Г. Закс принял среднюю плотность поселения трепанга на акватории залива 0,4 экз./м².

Запасы дальневосточного трепанга в лагуне Буссе определены В. А. Куликовой (1973). Трепанг в лагуне отмечен на 67% станций. Он встречался преимущественно в восточной половине лагуны на пласте анфельдии. На нескольких ограниченных участках дна наблюдалась необычно высокая плотность поселения (1,2—8,8 экз./м², биомасса 300—1500 г/м²). На значительной площади дна биомасса трепанга составляла 50—300 г/м². Средняя плотность поселения этой голотурии в лагуне определена 0,62 экз./м², биомасса — 127 г/м². В бух. Врангеля плотность поселения дальневосточного трепанга на глубине 4—6 м составила 0,43 экз./м², биомасса — 81,4 г/м² (Кобякова, 1962). Близкие величины — 0,25—0,5 экз./м² — приводятся для зал. Байдайхэ в Желтом море (Чжан Фыи-ин, У Боо-линь, 1958).

Средняя плотность скоплений дальневосточного трепанга довольно стабильна не только по площади, но и во времени. С. Масленников (1894) выполнил скрупулезные подсчеты количества голотурий, собранных водолазами на разных участках (всего около 300 тыс. экз.). Эти уникальные данные (табл. 16) позволяют установить плотность промысловых скоплений дальневосточного трепанга в конце прошлого века. Конструкция вентилируемого водолазного скафандра за последние 90 лет изменилась очень мало, поэтому можно считать, что производительность водолазного сбора близка к таковой современного водолаза. Приняв, что водолаз за 1 ч может собрать животных с площади 2000 м², и рассчитав по данным Масленникова среднюю величину сбора за 1 ч работы на водолазный аппарат — 232 экз., получим, что средняя плотность поселения трепанга составляла в то время около 0,11 экз./м², а максимальная — 0,3 экз./м². Таким образом, промыс-

Таблица 16. Размерный состав улова дальневосточного трепанга в летние месяцы

Дата	Температура воды, °С	Часовой улов на 1 водолазный аппарат, экз.	Доля от общего улова, %				Средняя суточная масса 1 экз., г
			I гр.	II гр.	III гр.	IV гр.	
20—21.VI	17,5	250	5	42	44	9	17,5
4.VII	19,4	150	9	62	26	3	14,8
14.VII	21,2	95	8	62	27	3	14,8
30.VIII	17,5	370	11	65	22	2	10,0
4.IX	16,8	530	8	42	44	6	14,8
Среднее		232	8,5	43,5	40,5	7,5	16,2

ловые скопления, на которых работали водолазы почти век назад, имели плотность, близкую к современной.

Очень мало данных о численности молоди дальневосточного трепанга. По оценке М. Г. Бирюлиной (1972), количество молоди в бух. Троицы на естественном поле анфельции составило 1—4 экз./м² дна, занятого водорослью; на искусственном поле — 1—3; в бух. Маньчжур — 1; в бух. Северной — 1—7 экз./м². На некоторых участках литорали плотность поселения трепанга может достигать 50 и даже 200 экз./м² (Левин, 1979).

Роль в сообществах

Дальневосточный трепанг — широко распространенный эврибатный вид, входящий в состав целого ряда сообществ донных организмов. К сожалению, количественных данных, позволяющих характеризовать его роль в составе таких сообществ, очень немного.

Наиболее ценные сведения были получены О. А. Скарлато и др. (1967) при исследовании состава, структуры и распределения биоценозов зал. Посыета Японского моря. Трепанг обнаружен в 10 биоценозах из 28 выделяемых авторами. Как видно из табл. 17, наиболее высока численность и биомасса дальневосточного трепанга в открытых бухтах в биоценозах *Crenomytilus grayanus*+*Modiolus difficilis* на занесенном песке с галькой и гравием, где мидии образуют сросшиеся друзы. Несколько ниже численность и биомасса голотурий у открытого побережья на скалистом грунте в биоценозе *C. grayanus*+*Desmarestia viridis*. В других биоценозах численность рассматриваемого вида значительно ниже.

Анализ совместной встречаемости, выполненный по данным указанных авторов, показал, что в зал. Посыета дальневосточный трепанг наиболее часто встречается с *Asterias amurensis* (8 биоценозов из 10); *Patiria pectinifera* (7); *Ischnochiton hakodadensis* и *Lumbriconereis japonicus* (по 5); *Aphelasterias japonica*, *S. nudus*, *Harmothoe imbricata*, *Modiolus difficilis* и *Homalopoma sangarensis* (по 4); *Cancer amphioctus* (3).

В заливе Восток Японского моря дальневосточный трепанг встречается в двух из восьми выделенных сообществ твердых грунтов (Погребов, Кашенко, 1976). В сообществе *C. grayanus*, занимающем в заливе наибольшую площадь, плотность поселения этого вида составила 0,3 экз./м², биомасса 28,9 г/м². Здесь эта голотурия занимает по биомассе седьмое место. В сообществе *M. difficilis*+*Arca boucardi*, характерном для кутовой части залива, плотность поселения и биомассы значительно выше — 2,5 экз./м² и 252,3 г/м². В этом биоценозе дальневосточный трепанг поднимается по биомассе на пятое место.

В прибрежной полосе островов зал. Петра Великого дальневосточный трепанг образует поселения совместно с *C. grayanus* и морскими ежами *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius*. Обилие этого вида на глубинах 3—15 м составляет до 1 экз./м², биомасса — 160 г/м² (Пропп, Будин, 1969; Будин, 1971).

Наиболее высока численность дальневосточного трепанга на поселениях мидии Грэй, находящихся в благоприятных для развития этого моллюска условиях. Интересно, что трепанг не отмечен в био-

Т а б л и ц а 17. Распределение дальневосточного трепанга в биоценозах залива Посыета Японского моря

Руководящие виды биоценоза	Характеристика побережья	Грунт	Глубина, м	Плотность поселения, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Место в биоценозе по биомассе эпибентоса
<i>Littorina squalida</i> + <i>Chthamalus dalli</i>	Об	К	Литораль	+	+	—
<i>Phyllospadix iwatensis</i> + <i>Strongulocentrotus nudus</i>	О	С, К, Г	1	0,25	3,7	10
<i>Scytosiphon lomentaria</i> + <i>Punktaria latifolia</i> + <i>Coccophora langsdorfii</i> + <i>S. nudus</i>	О	С, К, Г	2,5	0,1	0,3	14
<i>Sargassum kjellmanianum</i> + <i>Tegula rustica</i>	Пзб	К, П, Г	1,5	0,25	13	4
<i>S. pallidum</i> + <i>Arca boucardi</i>	Пзб	К, Г	2,5	0,25	22	4
<i>Crenomytilus grayanus</i> + <i>Desmarestia viridis</i>	О	С, К, Г	8—12	0,7	94	4
<i>C. grayanus</i> + <i>Modiolus difficilis</i>	Об	Ип, Г, К	2—3	4	200	4
<i>Zostera marina</i> + <i>Spisula sachalinensis</i>	Об	П	1,8—2	+	+	—
<i>Patiria pectinifera</i> + <i>Echinocardium cordatum</i>	О	Ип	14—15	+	+	—
<i>Patinopecten yessoensis</i> + <i>E. cordatum</i>	Об	Пи, И	3—4	0,1	15	2

Примечание. О — открытое побережье, Об и Пзб — открытая и полузакрытая бухта, К — камень, С — скала, Ип — илистый песок, Пи — песчанистый ил, И — ил, Г — гравий, П — песок. Знак (+) означает присутствие вида.

ценозе *S. grayanus* + *A. boucardi* в полузакрытых бухтах зал. Посьета, где мидия, находясь в конкурентных отношениях с аркой, имеет сниженные темпы роста (Скарлато и др., 1967).

Данные о видовом составе организмов, сопутствующих дальневосточному трепангу в других частях его ареала, очень немногочисленны и касаются в основном побережья Японии. В районе Каи (центральная часть япономорского побережья о-ва Хонсю) наиболее часто совместно с трепангом встречаются иглокожие — офиура *Ophioplocus japonicus*, морские звезды *Patiria pectinifera* и *Coscinasterias acutispina*, морские ежи *Hemicentrotus pulcherrimus* и *Anthocidaris crassispina* (Ishiwata et al., 1977).

В южной и юго-восточной частях Японского моря дальневосточный трепанг входит в состав сообщества «Окаба III» (Окаба — «прибрежный» — японское промысловое название грунтов, располагающихся на континентальном шельфе до глубин 150 м). Сообщества этого типа наиболее выражены в глубинной части шельфа вокруг Южной Японии и Южной Кореи (Nishimura, 1966).

Каких-либо сведений о численности трепанга в рассмотренных выше сообществах японские исследователи не приводят.

Размерно-весовая структура популяций

Несмотря на то что дальневосточный трепанг — интенсивно промысливаемый вид, данные о размерном составе его популяций крайне немногочисленны. После работы С. Масленникова, вышедшей еще в прошлом веке (1894), результаты анализа размерного состава улова этой голотурии не публиковались, хотя такие сведения совершенно необходимы для оценки текущего состояния популяции. Рассмотренные в главе 9 работы (Брегман, 1971а, б, 1973; Бирюлина, Козлов, 1971) имели целью определение возраста и темпов роста животных, и их результаты дают только самое общее представление о размерном составе стада трепанга в зал. Петра Великого.

Данные по весовой структуре популяции трепанга в лагуне Буссе (Южный Сахалин) получены В. А. Куликовой (1973):

Общая масса тела, г	30—100	100—200	200—300	300—400	более 400
Частота, %	11,8	39,9	28,6	14,0	5,7

Средняя масса тела трепанга, обитающего в лагуне, составила (г): в 1969 г. — 195, в 1970 г. — 205, в 1971 г. — 228. Такое увеличение размера трепанга В. А. Куликова объясняет старением популяции в результате отсутствия промысла.

Некоторое представление о размерном составе популяций дают средние размеры особей. Рассчитанная нами средняя величина массы кожно-мышечного мешка 1 особи трепанга составила, по данным С. Масленникова (1894), 70—120 г, И. Г. Закса (1930) — 125 г. По результатам количественного учета 1959 г., средняя масса 1 особи промысловых размеров была 132, а 1970 г. — 149 г. (Бирюлина, 1972).

Размерный состав группировок дальневосточного трепанга в одном и том же районе подвержен значительным сезонным изменениям. Их причина — не только рост голотурий, но и различия в характере сезонных перемещений животных разного размера (возраста). Очень интересные сведения о размерной структуре популяций трепанга на

промысловых участках и сезонных перемещениях голотурий различного размера содержатся в работе С. Масленникова (1894). Он анализировал результаты уловов трепанга (около 300 тыс. экз.), выловленного водолазами в разное время. Водолазы собирали как крупных, так и мелких животных подряд, поэтому по составу улова можно судить о размерной структуре популяции в момент промысла. Голотурий по длине тела (в высушенном состоянии) подразделяли на четыре группы: I (мелкие) — 3—4 см; II (мелкие) — 4—5; III (средние) — 5—6 и IV (крупные) — 6 см и выше. Данных о весовых характеристиках размерных групп автор не приводит, но их можно получить путем несложного расчета, поскольку известна средняя масса голотурий в улове.

Было показано (табл. 16), что количество мелких неполовозрелых голотурий в разное время года значительно меняется. В улове 20—21 июня они составляли 47, а 4 июля — 71%. В то же время общая численность трепанга была довольно высока. Приблизительно с 10 июля улов уменьшился, хотя величина промыслового усилия не изменилась. Соотношение мелких особей в улове осталось примерно прежним. В августе, с повышением температуры воды, уловы возросли в связи с выходом из укрытий крупных голотурий, но процент молодежи был еще велик. С 27 августа относительное количество молодежи начало убывать и взрослые трепанги появились вблизи берега на глубине около 6 м. 30 августа со шлюпки наблюдали, как животные огромной массой двигались к каменистой россыпи, расположенной на глубине 4 м. Весьма высокая доля молодежи (76%) показывает, что мелкие трепанги также покинули укрытия и двинулись к берегу. С сентября по октябрь относительное количество крупных голотурий увеличивалось.

Общая численность и биомасса

Данные о плотности поселения дальневосточного трепанга, размерно-весовой структуре его популяций и средней массе особей могут служить для расчетов численности этого вида в разных биотипах для оценки его роли в сообществах донных организмов. Однако сведения об общей численности трепанга можно получить только на основании результатов количественного учета, проводимого по единообразной методике одновременно на большой площади и (или) на основании анализа данных промысла.

Впервые крупномасштабный количественный учет дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого выполнил И. Г. Закс (1930). Он провел детальное исследование прибрежной полосы, ограниченной глубинами 16—20 м. Приняв при расчете величину «трепангоносной площади» залива в 100 миль² (около 34 тыс. га), Закс оценил промысловый запас трепанга в 150 млн. экз., что соответствует (по нашим расчетам с использованием других приводимых этим автором данных) биомассе 188 тыс. ц.

В 1959 и 1970 гг. запасы дальневосточного трепанга в заливе были обследованы экспедициями под руководством Л. В. Микулич (Бирюлина, 1972). Учет проводился водолазным способом с использованием рамок в 1 м². Было подробно обследовано распределение трепанга на значительной площади залива (табл. 18). В 1959 г. Л. В. Мику-

Таблица 18. Промысловые запасы дальневосточного трепанга в заливе Петра Великого

Район, залив	1959 г./1970 г.		
	Площадь скоплений, тыс. га	Млн. экз.	Тыс. ц
Посьета	2,8/0,9	38,1/3,8	54,2/5,6
Амурский	2,7/2,8	41,3/24,5	53,6/37,9
Уссурийский	1,5/1,1	22,9/7,1	27,1/9,6
Стрелок и о-в Путятина	3,2/0,7	40,8/4,1	55,3/6,0
Восток и Находка	1,8/0,1	19,9/1,0	25,8/1,2
Всего	12,0/5,6	163,0/40,5	216,0/60,3

лич оценила запасы трепанга в 163 млн. экз. (216 тыс. ц). Приняв во внимание, что метод учетных рамок при небольшом их числе (на каждой станции брали всего 2—5 рамок) приводит, как правило, к завышению результатов, можно считать, что результаты этих авторов хорошо совпадают и численность рассматриваемого вида в 1959 и 1970 гг. была примерно одинакова. К 1970 г. количество трепанга снизилось, по данным М. Г. Вирюлиной, до 40,5 млн. экз. (60,3 тыс. ц).

В последующие годы крупномасштабные учеты численности дальневосточного трепанга в заливе, по-видимому, не проводились. Данные результатов промысла показывают, что численность трепанга в заливе продолжала неуклонно снижаться, что и привело в 1978 г. к решению о полном запрете промысла.

За пределами зал. Петра Великого запасы дальневосточного трепанга оценивались, по-видимому, только в лагуне Буссе и составили, по результатам съемок 1970 г., 17,97 тыс. ц (Куликова, 1973).

Сведения о результатах количественного учета трепанга на остальной площади его ареала отсутствуют. Ориентировочное представление о запасах этого вида можно получить, анализируя данные промысла. Сравнение результатов количественного учета трепанга в зал. Петра Великого за 1930, 1959 и 1970 гг. и вылова за те же годы показывает, что промыслом изымалось около 5% взрослых голотурий. Если принять, что и в других районах промысел ведется с такой же интенсивностью, для общего запаса дальневосточного трепанга у побережья Японии получим величину 1,8—2 млн. ц, у п-ова Корея — 0,2—0,6 млн. ц (данные по уловам трепанга в Китае отсутствуют). Таким образом, общая биомасса дальневосточного трепанга по всему ареалу вида весьма высока и составляет 2—2,6 млн. ц. Приняв массу кожно-мышечного мешка 1 особи 150 г, получим, что общая численность рассматриваемого вида составляет 1300—1700 млн. экз.

Представленные в настоящем разделе материалы почти целиком основаны на результатах, полученных Ю. Э. Брегманом (1973) при исследовании роста и энергетического обмена дальневосточного трепанга в зал. Посъета. Отдельные положения, выдвинутые этим исследователем, носят, возможно, спорный характер, однако мы не сочли себя вправе изменять или корректировать их. Как показано выше, темпы роста трепанга в разных участках ареала различаются; противоречивы и данные, касающиеся интенсивности обмена в разные сезоны, темпов роста голотуррий разного возраста и др. В то же время основные закономерности, установленные Ю. Э. Брегманом, имеют большую теоретическую и практическую ценность и позволяют, хотя и ориентировочно, оценить продукционные возможности рассматриваемого вида.

Энергетический обмен

Эксперименты по определению энергетического обмена дальневосточного трепанга проводились в бух. Троицы зал. Петра Великого с августа по октябрь 1968—1970 гг. при температуре воды 13—22°C. Для построения графика обмена (рис. 47) использованы результаты около 100 опытов (о методике проведения опытов см. главу 3). Интенсивность обмена дальневосточного трепанга, как уже отмечалось, очень низка и составляет, по данным Ю. Э. Брегмана, 0,03 мл O_2 /г·ч.

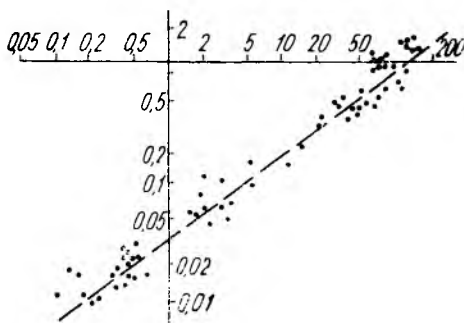


Рис. 47. Взаимосвязь обмена и массы тела дальневосточного трепанга. Точки — результаты замеров при температуре опыта. По оси абсцисс — масса кожного-мышечного мешка, г; по оси ординат — потребление кислорода, мл/экз·ч

При обработке материалов опытов выяснилось, что при приведении данных к одной температуре (20°C) с помощью температурных поправок к «нормальной кривой» Крога на графике связи логарифмов массы кожного-мышечного мешка и величин потребления кислорода наблюдается выраженный разброс точек. В то же время при нанесении на график данных исходных измерений, выполненных при температуре опыта, разброс выражен в гораздо меньшей степени. Это явление Брегман объясняет способностью трепанга адаптировать скорость потребления кислорода при изменении температурных условий среды обитания, что, по его мнению, хорошо согласуется с известными данными об эвритермности этого вида.

График (рис. 47) может быть аппроксимирован уравнением

$$Q = 0,03046 \cdot \omega^{0,724}. \quad (4)$$

По предположению Ю. Э. Брегмана, указанное уравнение достаточно удовлетворительно описывает связь потребления кислорода с массой кожно-мышечного мешка дальневосточного трепанга в течение всего года и, следовательно, отвечает уравнению роста (2).

Эффективность использования на рост энергии усвоенной пищи

Коэффициент использования на рост энергии усвоенной пищи K_2 передает соотношение приростов (Π) и трат на обмен (T) особи, т. е.

$$K_2 = \frac{\Pi}{\Pi + T}, \text{ или } \frac{\Pi}{T} = \frac{K_2}{1 - K_2} \quad (5)$$

Величины K_2 были вычислены для промежутков времени 0—1, 1—2, ..., $t - (t + 1)$ лет. В качестве величины Π брали годовые весовые приросты, а отвечающие им значения T рассчитывали как суммарное потребление кислорода особью за год с учетом весового роста, т. е.

$$\sum_t^{t+1} \frac{1}{T} = \int_t^{t+1} Qf(\omega). \quad (6)$$

За величины $\frac{1}{T}$ принимали площади под соответствующими участками кривой на графике, где по оси абсцисс отложен возраст t_1, t_2, \dots, t_n лет, а по оси ординат — потребление кислорода за год особью массой $\omega_1, \omega_2, \omega_3, \dots, \omega_n$ (ккал).

Для перевода весовых приростов и объемных величин потребления кислорода в калории использовали соответствующие коэффициенты: $C = 340$ кал/г сырой массы и $5,86$ кал/мл O_2 . Результаты вычислений показывают, что «эффективность роста» снижается с возрастом. Значения K_2 при этом уменьшаются по экспоненциальному закону, а $\lg \left(\frac{1 - K_2}{K_2} \right)$ увеличивается линейно.

Соответствующее уравнение имеет вид

$$\frac{1 - K_2}{K_2} = 0,820 \cdot e^{-0,397t}, \quad (7)$$

откуда максимальное значение K_2 равно 0,55. Если принять во внимание, что, несмотря на эвритермность трепанга, уровень его обмена, по-видимому, зависит от температуры, среднегодовая величина потребления кислорода может быть меньше полученной величины 0,03 мл/г и, соответственно, $K_{2 \max}$ должен быть выше 0,55. Для уточнения этого уравнения необходимы дальнейшие исследования интенсивности обмена у трепанга в разные периоды.

Взаимосвязь роста и энергетического обмена

Установленные Г. Г. Винбергом (1966) закономерности связи роста и энергетического обмена позволяют рассчитать обмен дальнево-

сточного трепанга по данным о его росте. Траты на обмен вычисляются по формуле

$$T_1 = \frac{N(1 - K_{2\max})}{K_2}, \quad (8)$$

где $N = kw^{1 - 0,10} = 1,45 \cdot 4,46 = 6,467$.

Уровень обмена определяется выражением

$$A = 0,0001 \frac{C \cdot T_1}{m}, \quad (9)$$

где C — калорийность, кал/г,

m — переводной коэффициент мл O_2 в калории.

Для калорийности тканей кожно-мышечного мешка трепанга, определяемой по результатам химического анализа, приводятся величины 1,7—3,8 ккал/г сухого вещества (Кизеветтер, Калетина, 1939) и 0,387 ккал/г сырого вещества (Tanikawa, Yoshitani, 1955). Ю. Э. Брегман, проведя измерения с помощью метода бихроматного окисления и параллельно — сжиганием в кислородной бомбе, получил величину $0,340 \pm 0,0024$ ккал/г сырой ткани.

При $C = 340$ кал/г и $m = 4,86$ уравнения обмена для трех возможных величин $K_{2\max}$ — 0,55; 0,60 и 0,70 будут соответственно иметь вид

$$Q = 0,0428 \cdot \omega^{0,724}, \quad (10a)$$

$$Q = 0,0348 \cdot \omega^{0,724}, \quad (10б)$$

$$Q = 0,0224 \cdot \omega^{0,724}. \quad (10в)$$

Уравнение, полученное при $K_{2\max} = 0,6$, весьма близко к выражению, описывающему экспериментальные данные (4), и, таким образом, расчет обмена по данным роста вполне возможен. Обратный расчет — роста по данным обмена — дает менее точные результаты.

Расчет пищевых потребностей

Пищевые потребности дальневосточного трепанга можно рассчитать, исходя из энергетических характеристик обмена на основе балансового уравнения (Винберг, 1956):

$$R = \frac{\Pi + T}{U^{-1}}, \quad (11)$$

где $\Pi + T = A$ — усвоенная пища, U^{-1} — усвояемость.

По расчетам Ю. Э. Брегмана, усвоенная часть рациона дальневосточного трепанга при величинах U^{-1} 0,10; 0,15 и 0,20 равна соответственно 33,8; 50,6 и 67,4 ккал/год-экз. Последние две цифры близки к величине рациона, определяемого на основании использования количественных закономерностей процесса питания этой голотурии. Хотя указанному совпадению величин нельзя придавать слишком большое значение, оно, по мнению Ю. Э. Брегмана, свидетельствует о том, что уравнения роста и обмена трепанга по меньшей мере удовлетворительно отражают соответствующие процессы.

Выживаемость и средняя продолжительность жизни

Полученная даже при анализе больших выборок картина размерно-весовой структуры популяции (рис. 44) не отражает фактиче-

ского соотношения численности особей дальневосточного трепанга разного возраста, что связано с особенностью распределения молоди. Технически возможно (хотя и достаточно сложно) обеспечить сбор большого количества молоди, но истинных отношений численности возрастных групп на основании взятого в природе статичного материала установить, по-видимому, невозможно. Поэтому выживаемость дальневосточного трепанга младших возрастных групп приходится описывать, экстраполируя данные для более старших групп.

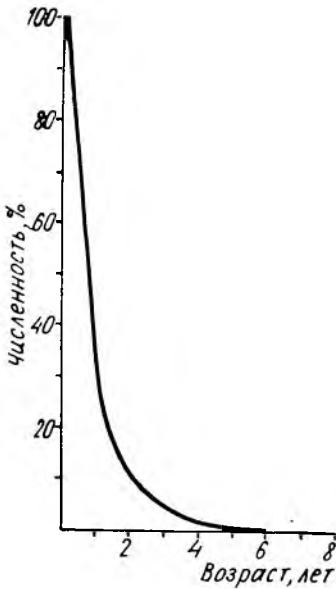


Рис. 48. Кривая выживаемости дальневосточного трепанга в бух. Новгородской

Кривая выживания (рис. 48) построена Ю. Э. Брегманом на основании анализа выборок дальневосточного трепанга из бух. Новгородской. Если против центральных значений размерных классов нанести логарифмы их частот, то начиная с величины массы тела 180 г и выше точки будут располагаться на прямой, что можно выразить уравнением

$$\lg P_i = f(\omega_i), \quad (12)$$

где P_i — частоты размерных классов, f — последовательность размерных классов от $i_0 = 18$ и далее, ω_i — центральные значения размерных классов.

Приведенное равенство является логарифмическим выражением кривой выживания. Хотя детальное исследование влияния промысла на размерную структуру популяций дальневосточного трепанга не проводилось, исходя из общих закономерностей селективности водолазного промысла, можно считать вполне реальным предположение, что численность отдельных размерных классов для старших возрастных групп уменьшается пропорционально n , таким образом, промысловая смертность этих групп одинакова. В таком случае на эксплуатируемых промыслом популяциях дальневосточного трепанга построенный согласно уравнению (12) график должен идти несколько ниже и параллельно кривой естественного выживания.

Численность возрастных групп (n_i) определялась по формуле

$$n_i = \frac{2P}{\sum \Phi_t} \quad (13)$$

где P — ордината модального класса возрастной группы, $\sum \Phi_t$ — доля площади, ограничиваемой нормальной кривой, заключенная в пределах модального класса.

Относительное снижение численности возрастных групп описывается уравнением

$$N_{ti} = 100 \cdot e^{-1 \cdot 055t}, \quad (14)$$

где N_{ti} — численность (в процентах от N_0) животных к возрасту t ($t = 0, 1, 2, 3, \dots, n$ лет).

Таким образом, численность особей дальневосточного трепанга одного возраста за год уменьшается почти в 3 (точнее 2,88) раза.

Среднюю продолжительность жизни трепанга (\bar{t}) можно определить как отношение площади под кривой выживания к начальной численности возрастов (N_0). При постоянной смертности и когда параметр t в выражении

$$N = N_0 \int_0^t e^{-kt} dt = N_0 [1/k (1 - e^{-kt})], \quad (15)$$

где N — суммарная численность возраста до t ; e , k — константы, стремится к бесконечности, это уравнение приобретает вид

$$N = N_0 \cdot 1/k. \quad (16)$$

Тогда $\bar{t} = 1/k = 1/1,055 = 0,95$ года.

Таким образом, средняя продолжительность жизни дальневосточного трепанга в бух. Новгородской составляет около одного года.

Удельная продукция

Один из важнейших продукционных показателей вида — удельная продукция (C) — продукция в единицу времени в расчете на единицу биомассы. Удельную продукцию можно вычислить как средневзвешенную значений относительной скорости роста данной популяции по формуле

$$C = \frac{P_{\Sigma}}{365 \cdot B_{\Sigma}} = \frac{(C_{\omega} \cdot \bar{\omega} \cdot \bar{N})}{365 \Sigma (\omega \cdot N)} \text{ сут}^{-1}, \quad (17)$$

где P_{Σ} — суммарный годовой прирост всех особей популяции на некоторой площади дна,

B_{Σ} — среднегодовая биомасса популяции на той же площади,

C_{ω} — средняя удельная скорость роста одновозрастных особей за период $[t - (t+1)]$ лет, $C_{\omega} = \ln \left(\frac{\omega_{t+1}}{\omega_t} \right)$ год⁻¹,

$\bar{\omega}$ — средняя масса особей,

\bar{N} — средняя численность особей.

Как уже отмечалось, молодь трепанга труднодоступна и недостаточно полно представлена в сборах. Поскольку снижение численности животных старших возрастов имеет закономерный характер, Ю. Э. Брегман для оценки C использовал данные по выживаемости трепанга в бух. Новгородской, а именно скорректированные относительные численности возрастных групп. Вычисленная таким образом удельная продукция за сутки составила 0,0049, за год — 1,822.

По мнению Ю. Э. Брегмана, такую высокую для иглокожих удельную продукцию можно объяснить особенностями возрастной структуры популяций дальневосточного трепанга. В силу прогрессирующего снижения численности взрослых особей (см. выше) почти 90% продукции образуется за счет первых возрастных групп, особи в которых имеют относительно небольшую биомассу и, соответственно, высокую величину удельной продукции.

История организации промысла в Приморье

Промысел дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого имеет очень древнее происхождение. Наиболее ранний из известных нам официальных документов о промысле трепанга относится к 1877 г. В приложении ко «всеподданнейшему» отчету по Приморской области за указанный год сообщается о добыче 200 тыс. пудов трепанга (Переч. док. мат. ..., 1977). Сама цифра (32 тыс. ц) очень высока и вызывает некоторое сомнение, но, безусловно, промысел в то время уже велся весьма интенсивно.

До 1908 г. применяли простейшие орудия сбора голотурий — драги, тралы и остроги. В 1891 г. русские промышленники стали предпринимать попытки использовать при ловле трепанга водолазов. В 1892 г. на промысловый участок в Уссурийском заливе были приглашены японцы с двумя водолазными аппаратами. Наблюдение над промыслами было поручено С. Масленникову (в 1894 г. он опубликовал работу «О трепанговом промысле в водах Уссурийского залива», содержащую ценные сведения о способах лова и распределении трепанга). Испытание нового способа прошло весьма успешно, и в 1895 г. во «Временные правила, вводимые на 3 года» был включен пункт «О производстве трепангового промысла водолазными аппаратами в Южно-Уссурийском крае». Несмотря на это, водолазный способ лова в те годы не получил распространения, поскольку требовал использования квалифицированной рабочей силы и относительно сложного оборудования. Водолазные аппараты стали широко использоваться на промысле трепанга с 1918 г.

Промысел трепанга осуществлялся только в зал. Петра Великого. Вся площадь лова была разбита на девять участков (участок, включающий Русский остров, был двойной), которые сдавались с торгов на продолжительный (не менее трех лет) период. Каждый участок делился на три поля, в течение года промысел вели только на одном из них, два других «отдыхали». Общая длина участков достигала 300 миль.

Лов трепанга острогами и драгами проводило только прибрежное население, которому использование водолазных аппаратов было запрещено; на арендных участках применялся исключительно водолазный способ промысла, как наиболее производительный. Сначала на каждом участке разрешалось иметь по два аппарата, в 1920 г. их количество увеличивается до четырех на участок. В аренду сдавались: в 1912—1914 гг. — по 3 участка, 1915 г. — 4, 1916 г. — 8, 1917—1919 гг. — по 5, 1920 г. — 9, 1921 г. — 3, 1922 г. — 7. Таким образом, к 1920 г. на промысле на арендных участках было занято 356 человек (36 занимались варкой и сушкой, остальные работали на кунгасах).

Применение новой системы организации промысла было вначале неудачно, и в 1912 г. с трех участков получили всего 42 ц трепанга. Постепенно улов стал увеличиваться. В 1920 г. с девяти участков было получено 572 ц сухого продукта. В 1921 и 1922 гг. ввиду создав-

шейся в Приморье политической обстановки, а также, возможно, начавшегося истощения запасов трепанга число арендных участков снова сократилось. Достоверные данные об уловах за этот период отсутствуют.

Помимо сдачи участков в аренду выдавались также лодочные билеты на право лова. По сведениям К. Липранди (1923), вне пределов крестьянских наделов эта выдача стала производиться стихийно, и в 1917 г. число выданных билетов дошло до 231. Достоверных данных о величине уловов в водах крестьянских наделов нет, но, по некоторым сведениям, они были весьма велики.

Десятилетняя практика применения описанной системы промысла показала полную ее несостоятельность. При такой организации большое количество трепанга добывалось примитивным способом, дающим продукт низкого качества; крестьянский промысел не поддавался никакой регламентации; не было реальной возможности контролировать соблюдение трехпольной системы промысла; выдача лодочных билетов, количество которых в отдельные годы достигало сотен, приводило к повышенной промысловой нагрузке в отдельных районах и к полному истощению запасов трепанга (Липранди, 1923). Требовались решительные меры для организации планомерного промысла. Это было тем более своевременно, что в Японии и у п-ова Корея запасы трепанга сокращались, а его промысловое значение заметно возросло. Цена на трепанга поднялась (по сравнению с ценами в начале столетия) во Владивостоке в 3—4 раза, а в Китае — основном потребителе трепанга — в 7—8 раз.

13 ноября 1922 г. Примгубревком принял постановление, которым были аннулированы все договоры на аренду промыслов в водах Приморья. Были выработаны новые правила лова, определяющие, что в границах заливов Петра Великого и Посыета для добычи трепанга необходимо иметь соответствующее разрешение от Дальневосточного управления Рыбохоты. Промысел позволялось производить исключительно с помощью водолазных аппаратов.

В соответствии с этим постановлением промысел был сдан с торгов трем промышленникам, представляющим наилучшие для государства кондиции по эксплуатации промысла. Договор был заключен на 3 года за арендную плату 21 200 рублей (золотом) в год. Помимо арендной платы арендаторы вносили 5% от нее на научно-промысловые исследования и 15% годовой чистой прибыли в доход государства. Арендаторам предоставлялось исключительное право добычи и обработки трепанга в границах прибрежных вод зал. Петра Великого. Вся акватория залива была поделена на три поля: от мыса Поворотного до мыса Маньчжур; от мыса Маньчжур до мыса Стенина (с Русским островом и другими прилежащими островами); от мыса Стенина до р. Тюмень-Ула (со всеми островами этого района).

Арендаторам вменялось в обязанность готовить трепанга размером не менее одного вершка (около 4,5 см) в готовом виде, причем при обнаружении более 5% маломерных трепангов вся партия конфисковалась. Такая организация промысла облегчала надзор за правильной эксплуатацией трепанговых полей; заинтересовывала арендаторов в соблюдении правил, позволяющих сохранить запасы промыслового объекта на длительный срок; подготавливала постепенный переход промысла в исключительное распоряжение государства.

В 1926 г. трепанговый промысел был сдан в аренду правительственной организации ОКАРО (Охотско-Камчатское рыбопромышленное общество), которое к концу года слилось с Дальгосрыбтрестом. Лов трепанга проводился водолазными артелями. В состав артели входило 8 человек — водолаз, его помощник или сигнальщик, рулевой и 5 матросов. Каждая артель имела кунгас с водолазным оборудованием. Дальгосрыбтрест в зал. Петра Великого имел 30 таких кунгасов (Рутенберг, 1930).

Интенсификация водолазного промысла сдерживалась прежде всего технической отсталостью плавсредств. Одним из первых специалистов, отстаивающих необходимость замены парусных кунгасов моторными судами, был А. И. Разин (1931). Постепенно, благодаря усилиям нескольких передовых специалистов, была произведена модернизация водолазного флота.

После Великой Отечественной войны была проведена реорганизация рыбной промышленности Дальнего Востока и на базе Дальгосрыбтреста образовано Главное управление рыбной промышленности Приморья (Главприморьрыбпром), в ведение которого и поступил промысел дальневосточного трепанга. В настоящее время этот промысел проводится Приморьрыбпромом и полностью сосредоточен на рыбокомбинате на о-ве Попова под Владивостоком. Районы промысла и квота по участкам на каждый год определяются по результатам промысловой разведки ТИНРО, контроль за выполнением правил лова осуществляет Приморьрыбвод.

Орудия и методы промысла

До того как на промысле получили распространение водолазные аппараты, лов дальневосточного трепанга в Приморье велся простейшими орудиями — острогами и драгами.

Острога (рис. 49) представляла собой легкий деревянный шест длиной 5—6 м, имеющий на конце круглое или квадратное утолщение. В продельных в этих утолщениях бороздках укреплены четыре грани стержня длиной около 0,5 м; внутренние грани их зазубрены. Лов трепанга острогой проводили с лодки, пользуясь ящиком с вставленным в дно стеклом. Драга для лова трепанга (рис. 49) состоит из массивной прямоугольной железной рамы с привязанным к ней сетчатым мешком. Нижняя подбора драги делалась из кожи или проволоки и на нее псаживался ряд свинцовых грузил, прижимающих подбору к грунту. Максимальная дневная производительность лова острогой составляла 150—200 экз., драгой — до 120 экз. (Масленников, 1894).

В Японии при лове дальневосточного трепанга использовали отличающиеся по конструкции орудия; основными из них были драга «кета-ами», трал «горота-ами» и сачок «ся-ами». Детальное описание этих орудий приводит М. Алексин (1912).

Водолазное снаряжение, широко используемое в Приморье с 1912 г., по конструкции мало отличалось от современного. Способ ведения водолазного промысла в 20-е гг. подробно описали М. В. Павленко (1920) и К. Липранди (1923)¹⁶: «Сначала снаряжается сред-

¹⁶ Описания водолазного промысла у этих авторов совпадают абсолютно, вплоть до запятых (за исключением того, что в первой работе используется старая орфография, а во второй — новая), однако какие-либо ссылки в более поздней работе отсутствуют.

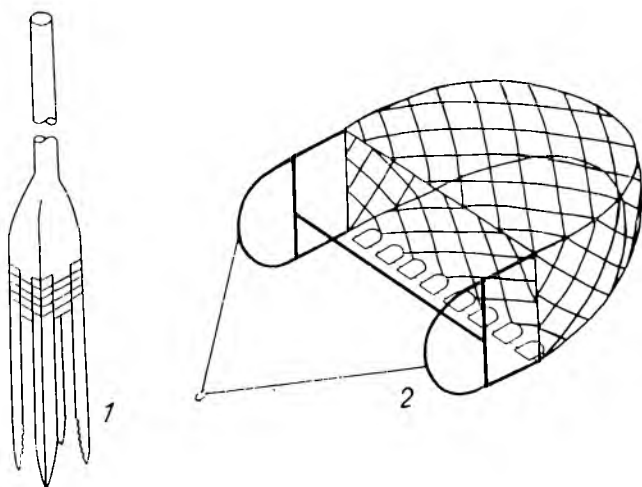


Рис. 49. Орудия, применявшиеся при промысле дальневосточного трепанга.
1 — острога, 2 — драга

ней величины кунгас... Каждый кунгас обслуживается примерно шестью рабочими, не считая самого водолаза; по специальностям распределяются они так: один сигнальщик и рулевой, двое или трое у насоса для накачивания воздуха, один или двое чистят трепанга. На лов выезжают рано утром и ловят, по возможности, целый день. Прибыв на место лова, кунгас становится на якорь, затем рабочие одевают водолаза и по лестнице спускают его на дно. Обычно водолаз обходит небольшое пространство (докуда хватает воздушный шланг), добытые трепанги тут же складываются в корзину или мешок... Каждый улов сразу же чистится, промывается и складывается в бочата...» (Павленко, 1920, с. 23).

В настоящее время дальневосточный трепанг добывается со специально оборудованных водолазных мотоботов. Экипаж 6 человек: три водолаза, старшина мотобота, моторист и матрос. Норма выработки составляет 2,42 ц/сут на мотобот. Используется преимущественно вентилируемое водолазное снаряжение; в последние годы успешно применяется и снаряжение с открытой схемой дыхания (в автономном и шланговом вариантах).

Прибыв в район лова, мотобот становится на якорь или ложится в дрейф. Водолаз в качестве промыслового снаряжения использует багорок длиной около 45 см с острым жалом и питомзу — большой сетчатый мешок, посаженный на массивное металлическое кольцо диаметром 20—25 см, снабженное поперечной перекладиной — ручкой. Перекладина приваривается не по диаметру кольца, а смещена в сторону; благодаря этому при движении водолаза и подъеме питомзы на поверхность кольцо разворачивается, перекрывая устье мешка.

Схема движения водолаза под водой зависит в основном от характера распределения голотурий. Если животные сосредоточены узкой (1,5—2 м) полосой — например, вдоль камней, края водорослей

и др., — водолаз движется вдоль такого скопления прямолинейно. По скоплению, занимающему значительную площадь, водолаз обычно движется зигзагами — «змейкой» шириной 20—30 м. Под водой водолаз ориентируется по течению, рельефу дна, солнцу, следует сигналам, передаваемым по телефону с мотобота.

Встреченных трепангов водолаз накачивает жалом багорка и сбрасывает в питомзу. После ее наполнения (в питомзу входит около 100 кг голотурий) по сигналу водолаза ему спускают с мотобота сменную питомзу, пристегнутую карабином. Мотобот обычно держится над водолазом, который, для облегчения маневра его экипажа, старается двигаться преимущественно против течения. После подъема улова на поверхность экипаж мотобота как можно быстрее приступает к его обработке.

Сроки промысла в зал. Петра Великого установлены с 15 апреля по 15 июля и с 15 сентября по 1 октября. Таким образом, на протяжении года имеется два резко выраженных пика промысла. Летний перерыв приходится на период эстивации трепанга; зимний вызван чисто техническими трудностями проведения водолазных работ в холодной воде и опасностью, с которой сопряжена работа маломерных судов зимой. В других участках ареала дальневосточного трепанга сроки промысла могут значительно различаться. Так, у побережья про-ова Корея промысловый период продолжается обычно с февраля — марта по июль и с середины сентября до ноября включительно. Весьма варьируют сроки промысла у побережья Японии. В некоторых районах Хоккайдо заготовка трепанга идет в июле и августе; в большинстве префектур Хонсю обычные сроки промысла — весна и начало зимы. Продолжительность промысла также неодинакова — от 1 до 3 мес.

Размеры вылова

Промысел дальневосточного трепанга имеет многовековую историю, однако точные данные о размере вылова этой голотурии по всему ареалу имеются лишь с 70-х гг. нашего века.

Данные об уловах трепанга у берегов Приморья с начала века до 1937 г. отрывочны и противоречивы (табл. 19). Ряд величин, приведенных в таблице, получен путем пересчета сведений с использованием данных по проценту выхода сухого продукта, средней массы одной особи, стоимости продукта.

Вылов дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого за последние годы составил:

Год	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979
Вылов, т	274	231	210	234	174	174	145	150	33	—

Необходимо иметь в виду, что данные отражают только результаты государственного промысла трепанга. Вылов голотурий любителями-аквалангистами не учитывается, хотя, по ориентировочным сведениям, его интенсивность соизмерима с государственным.

Общий вылов дальневосточного трепанга по всему ареалу, регистрируемый ФАО с 1973 г., весьма велик. Как видно из табл. 20, вылов дальневосточного трепанга в 10—30 раз превосходит вылов всех других видов голотурий, вместе взятых, и составляет 20—25% об-

Таблица 19. Вылов дальневосточного трепанга в заливе Петра Великого (ц)

Год	Стырец	Готовый продукт	Источник
1896		1190	Пальчевский, 1897
1912		42 (с арендных участ- ков)	Липранди, 1923
1919	11 000	1800	»
1921—1922		640	Сов. Дальний Восток, 1923
1925		Экспорт на сумму	Гвоздарев, 1928
1926		123,3 тыс. руб.	Закс, 1929
1927		600—700	»
1928		773	»
1929	10 000*	500	Закс, 1930
1931	3 000	1315*	Соловьев, 1932
	5 500		Бирюлина, 1972
1932	8 000		»
1933	6 700		»
1934	7 700		»
1935	5 700		»
1936	4 400		»
1937	3 600		»

* Данные получены расчетным путем.

Таблица 20. Мировой вылов голотурий (т)

Район	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.
	Дальневосточный трепанг				
Япония	10 600	10 817	9 380	10 579	9 793
П-ов Корея	1 400	1 796	1 321	2 588	2 788
Итого	12 000	12 613	10 701	13 167	12 581
	Другие голотурии				
Индо-Пацифика	1 000	369	546	363	561

щего мирового вылова иглокожих. Основную массу мирового вылова дальневосточного трепанга дает Япония. Наиболее развит промысел в следующих 12 префектурах (в порядке снижения вылова): Хоккай-до, Ямагучи, Исикава, Нагасаки, Аомори, Айти, Хиросима, Миэ, Фукусима, Хиого, Сага и Кагава, которые дают около 92,4% общего национального продукта.

Изготовление из разных видов промысловых голотурий полуфабриката — трепанга — издавна практиковалось в целом ряде районов Тихого и Индийского океанов. Одно из наиболее ранних описаний приготовления трепанга принадлежит С. Семперу (Semper, 1868; цит. по: Брэм, 1892, с. 512—513): «Большинство видов рода *Holothuria* накладываются друг на друга в большие железные чаши до трех футов в диаметре, так что образуют несколько выступающую из чаши кучу. Покрыв голотурий в несколько слоев большими листьями кукау (*Caladium esculentum*), их сначала хорошенько проваривают, потом парят, постоянно поливая очень малым количеством пресной воды... После первой варки их сушат на солнце на открытых деревянных подставках и затем два или три раза поочередно парят и сушат... Когда они, наконец, достаточно высохли и освобождены от морской соли, их раскладывают тонкими слоями в больших... сараях и подвергают в течение целых месяцев действию дыма и огня... С видами рода *Stichopus* приходится... обращаться более заботливо. Первая варка их производится в морской воде, так как они должны вовсе не подвергаться действию воздуха, иначе расплывутся. За первой варкой в морской воде следует вторая в пресной, а затем поочередное паренье и сушенье... Промыв его [трепанг] несколько раз и тщательно удалив внутренности и все посторонние частички песка, разбухшую кожу разрезают на мелкие кусочки, которые и едят в сильно приправленных пряностями супах или с различными другими кушаньями. Они так же мало, как и съедобные птичьи гнезда, имеют свой собственный вкус: это мягкие, имеющие молочный вид студенистые комки, которые европейцы едят лишь ради их удобоваримости, а сладостные китайцы — ради приписываемых им возбуждающих свойств».

Методы приготовления трепанга в разных районах чрезвычайно разнообразны. Например, на некоторых островах Полинезии голотурий после лова потрошат, выжимают воду, патируют снаружи и изнутри сухой известью и сушат на солнце или на плетенках, под которыми поддерживается слабый огонь. Альфред Уоллес (возможно, несколько пристрастно) описывает получающийся при этом продукт следующим образом (цит. по: Брэм, 1892, с. 514): «Трепанг похож на колбасы, которые протасили бы сквозь закоптелую трубу, вываляя предварительно в илу».

Некоторые виды «коммерческих голотурий», например *Holothuria scabra*, содержат в коже тела значительное количество известковых спикул. В таких случаях при приготовлении трепанга иногда механическим способом удаляют наружные покровы. В некоторых районах, например в Шри Ланка, используется особый способ обработки (Adithiу, 1969). После двукратной варки голотурий помещают в ямы, вырытые во влажном песке, покрывают джутом и засыпают. За 12—18 ч поверхностный слой тела разрушается и легко удаляется промывкой в морской воде.

В Китае для приготовления трепанга животных вскрывают, извлекают внутренности, затем кипятят в чанах. Вареный трепанг раскладывают в сарае на тростниковых матах на высоте 1—1,5 м от пола и ведут копчение дымом в течение суток.

На Филиппинах неразделанных голотурий погружают в котел с кипящей водой и варят до 20 мин. После варки, когда ткани достигают определенной консистенции, животных разрезают и извлекают внутренности. Затем трепанг сушат на солнце и коптят 22—26 ч. В заключение копченый трепанг вновь сушится на солнце. Трепанг, подвергнувшийся копчению, отличается по внешнему виду и вкусу от сушено-соленого. Коптильный дым благодаря ароматическим веществам придает продукту специфический вкус, мясо оказывается более нежным по сравнению с сушеным. Однако копченый трепанг портится быстрее, чем сушено-соленый.

Издавна в странах Востока трепанг считался носителем целебной силы, и на его потребление накладывали заметный отпечаток религиозные воззрения. Требования к внешнему виду трепанга и в наше время далеко выходят за пределы утилитарных требований к внешнему виду пищевого продукта. Незначительные отклонения в окраске, форме тела, сохранности «шипов», длине или прямизне разреза — все это существенно обесценивает продукт. Поэтому некоторые способы приготовления трепанга, ранее широко используемые, например, в Японии, предусматривают удаление внутренностей без разрезания покровов. С этой целью животных выдерживают в пресной воде, пока они не выбросят внутренние органы, затем варят в целом виде в котлах, после чего прокалывают стенку тела для выпуска воды и сушат вначале над огнем, а затем на солнце.

Ниже рассматриваются методы обработки дальневосточного трепанга для пищевых целей, используемые в нашей стране и в Японии.

Изменения в тканях при хранении и обработке

В сыром виде дальневосточный трепанг используется в пищу в незначительных количествах преимущественно в Японии. Свежеотловленных голотурий после удаления внутренностей нарезают ломтиками и приправляют соевым соусом и уксусом. Некоторое количество голотурий идет непосредственно на приготовление различных кулинарных блюд, однако подавляющая масса улова используется для изготовления полуфабрикатов.

В СССР и большинстве других стран для приготовления сушеного продукта — трепанга — используется только кожно-мышечный мешок этой голотурии. Хотя съедобную часть тела дальневосточного трепанга часто называют «мясом», это в основном дань традиции. «Мясо» трепанга — не мышечная, а соединительная ткань, представленная скоплением коллагеновых волокон, промежутки между которыми заполнены водянистым содержимым. Как уже отмечалось, ткани стенки тела трепанга резко отличаются по химическому составу от мяса других беспозвоночных низким содержанием белка и липидов, значительной обводненностью, очень высоким содержанием солей и низкой калорийностью (1700—3800 ккал/1000 г) (Кизеветтер, Калетина, 1939; Слуцкая, 1967, 1971).

При хранении на воздухе ткани дальневосточного трепанга подвергаются автолизу — размягчаются и превращаются в слизь. Оптимум рН для автолиза при температуре 15—18°C составляет 4,8. С увеличением температуры процесс ускоряется. Изменения, происходящие в «мясе» при хранении, детально исследовали И. Таникава с сотрудниками (Tanikawa et al., 1955; Tanikawa, Akiba, Yoshitani, 1955c; Tanikawa, Motohiro, Wakasa, 1955a).

Несмотря на выраженные автолитические процессы, ткани дальневосточного трепанга более устойчивы к аэробному и анаэробному бактериальному разрушению, чем мясо рыб. По мнению японских исследователей (Tanikawa, Motohiro, Wakasa, 1955a), это определяется гистологической структурой тканей голотурий и высоким содержанием в них воды. Можно предположить также, что устойчивость тканей к разложению объясняется бактерицидными и фунгицидными свойствами содержащихся в них тритерпеновых гликозидов.

Для определения степени свежести «мяса» дальневосточного трепанга предложены два способа — химический и механический (Tanikawa, Motohiro, Wakasa, 1955b). Наиболее точные результаты дает определение количества летучих азотистых оснований. Содержание этих соединений в 20 мг% рассматривается как начало процесса разложения. Безопасный предел свежести сырца дальневосточного трепанга можно принять соответствующим 10 мг% летучих азотистых оснований.

Механический способ определения свежести основан на явлении отвердевания тканей после вылова; при температуре 10°C ткани остаются твердыми от 4 до 44 ч. Определение степени свежести «мяса» по этому методу может проводиться с помощью используемых в технике приборов — твердомеров.

Время хранения сырца на воздухе очень сильно зависит от температуры (рис. 50). По данным Т. Н. Слущкой (1972 а, б), «мясо» трепанга очень устойчиво к воздействию низких температур при длительном морозильном хранении, что связано с высоким содержанием в нем гексоз и относительно низким — оксипролина.

При приготовлении трепанга обязательным процессом является термическая обработка — варка, преследующая несколько целей. Она убивает микроорганизмы, которые могут разрушить ткани голотурий до их высыхания; увеличивает относительную толщину стенок тела готового продукта, уменьшает количество свободной воды, что ускоряет сушку. Повторная варка уменьшает количество токсичных веществ и соли в готовом продукте.

Термическая обработка увеличивает также и перевариваемость тканей, которая из-за высокого содержания коллагена и низкого — растворимых белков у трепанга значительно ниже, чем у мяса рыб (63 вместо 98%). Варка способствует частичному переводу коллагена в рас-

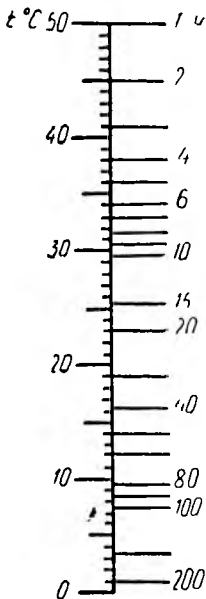


Рис. 50. Зависимость времени хранения сырца дальневосточного трепанга от температуры

творимую форму и увеличивает перевариваемость до 80—86% (Tanikawa, Akiba, Yoshitani, 1955в; Слуцкая, 1967, 1971). По данным Т. Н. Слуцкой (1976), коагуляция белков дальневосточного трепанга начинается при 35°C; температура сваривания лежит в пределах 75—80°C. Довольно высокие значения этих показателей она объясняет значительным количеством в коллагене трепанга нейтральных сахаров и высоким суммарным содержанием пролина и оксипролина.

Термическая обработка значительно меняет и физические свойства продукта (Tanikawa, 1955в). После варки ткани значительно сокращаются; если же сваренные ткани высушить, они поддаются разрыву с большим трудом.

Одна из главных задач, возникающих при обработке дальневосточного трепанга, — сохранение содержащихся в нем ценных химических соединений. Динамику количественного изменения гексозаминосодержащих веществ в процессе производства трепанга исследовали Т. Н. Слуцкая и И. П. Леванидов (1977). Потери этих веществ при увеличении времени варки растут, составляя при 30-минутной варке около 19, при 3-часовой — 22,5%. Авторами установлена зависимость между содержанием гексозаминосодержащих веществ и механической прочностью тканей. Этим подтверждается положение, что межучточное (основное) вещество соединительной ткани, в которой концентрируются мукополисахариды, цементирует коллагеновые волокна, увеличивая их устойчивость к действию растворителей и гидротермической обработке.

Была предпринята попытка разработать рациональную технологию обработки трепанга, позволяющую примирить противоположные тенденции: получить продукт с удовлетворительными механическими свойствами и в то же время уменьшить потери ценных гексозаминосодержащих веществ. Т. Н. Слуцкая и И. П. Леванидов установили, что длительное хранение голотурий в мороженом виде не оказывает влияния на содержание гексозаминосодержащих веществ; не разрушаются они и при стерилизации. Поэтому единственным, по мнению этих авторов, способом обработки трепанга, позволяющим сохранить физиологически активные вещества, является приготовление стерилизованных консервов (Слуцкая, Леванидов, 1977).

Методы обработки

В нашей стране из дальневосточного трепанга готовят варено-сушеный, варено-солено-сушеный, варено-соленый и варено-мороженный трепанг (Технология обработки водного сырья, 1976). Наибольшее распространение получил варено-солено-сушеный (или просто солено-сушеный) трепанг, производство которого основано на корейском способе «сумисей». Технология его приготовления включает следующие операции (Технолог. инструкция ВРПО «Дальрыба» ТИ 77—74).

Разделку сырца проводят немедленно после вылова непосредственно на водолазном мотоботе. При разделке проводят ровный разрез через анальное отверстие; его длина не должна превышать по брюшку $\frac{1}{3}$ длины тела, а по спине — $\frac{1}{3}$ брюшного разреза. Через разрез удаляют внутренности и тушку тщательно промывают в морской воде. Разделанный сырец транспортируют с мест лова в плоских ящиках

или специальных бочках с пересыпкой льдом или льдосолевой смесью. Срок хранения трепанга до варки не должен превышать 24 ч.

После тщательной промывки трепанг направляют на первую варку, которую производят в морской или подсоленной до 3—4% воде. Трепанг загружают в кипящую воду, интенсивность нагрева должна обеспечивать второе закипание не позднее чем через 5 мин после загрузки. Продолжительность варки 30—40 мин. Воду после 3—4 варок сливают и заменяют новой.

После варки трепанг в горячем состоянии направляют на посол, проводимый в специальных чанах или бочках, закрытых крышкой, чтобы не допустить выхода пара. Расход соли — 15% к массе вареного трепанга. Продолжительность посола 4—7 сут.

После посола проводится вторая варка в профильтрованном тузлуке, оставшемся от посола. Продолжительность варки 10 мин.

Вареный трепанг направляют на обработку порошком древесного угля, которая применяется взамен окраски водными вытяжками из растительных дубителей (трава «номоги» — *Artemisia vulgaris* var. *indica*). Для экспортного продукта окраска древесным углем менее предпочтительна; улучшение его качества может быть достигнуто использованием отечественных дубителей, в частности листьев или корневищ бадана (Кизеветтер, Калетина, 1939). Древесный уголь должен быть изготовлен из несмолистых пород дерева (дуб, ольха, береза), хорошо высушен, измельчен и просеян. Трепанг обсыпают древесным углем, тщательно перемешивают и затем удаляют избыток угольного порошка встряхиванием на ситах. Перемешивание необходимо проводить осторожно во избежание поломки шипов, снижающей сортность продукта.

Заключительной технологической операцией является сушка. Ее проводят на воздухе в ясную солнечную погоду в местах, хорошо обдуваемых ветром. Для сушки трепанг раскладывают в один ряд на настилы или специальные столы. Сушку ведут только днем, на ночь и при ухудшении погоды трепанг убирают. Продолжительность сушки в зависимости от погоды и размеров трепанга составляет 3—12 сут. Допускается проводить сушку в специальных оборудованных вентиляцией сушилках при температуре не выше 40°C. Выдерживание режима сушки чрезвычайно важно для сохранения внешнего вида продукта, что является решающим для экспортирования трепанга.

Высушенный трепанг сортируют и упаковывают в ящики вместимостью до 30 кг. Хранение сушеного трепанга производится в сухих хорошо проветриваемых помещениях при температуре 10—15°C.

В настоящее время солено-сушеный трепанг выпускается двух сортов — первого (ТУ 15—01 и 419—74). По органолептическим, физическим и химическим показателям он должен соответствовать следующим требованиям:

для первого сорта — ровный и короткий разрез, тщательное удаление внутренностей, покров сухой, равномерно покрытый порошком угля, цвет серо-черный или серо-пепельный, консистенция упруго-твердая, шипы целые, эластично-упругие, мясо на разрезе однородного серого цвета без сырых участков;

для второго сорта допускаются неправильные и более длинные разрезы, ломкие шипы и розовый оттенок мяса на разрезе, у 5% экзemplяров — остатки внутренностей, у 20% — поврежденные шипы;

для обоих сортов содержание влаги не более 30%, поваренной соли — 20—30%. Срок хранения готового продукта 2 года.

По данным И. В. Кизеветтера (1962), солено-сушеный трепанг имеет следующий химический состав (%):

Влага	Жир	Белок	Зола	Углеводы (по разности)
10,8—31,6	1,8—3,7	31,9—40,3	30,4—43,7	2,3—3,0

Основные недостатки принятого в отечественной практике производства солено-сушеного трепанга — большая длительность и высокое содержание (до 30%) хлористого натрия в готовом продукте. Этих недостатков лишен способ приготовления пресно-сушеного трепанга, освоенный в ТИПРО в 1967—1971 гг. (Слуцкая, 1972). Была использована следующая технологическая схема: разделка; варка в морской воде (30 мин); первая сушка (70°C, 7 ч); варка на пару (3 ч); вторая сушка (70°C, 6 ч).

Выход сушеного продукта составил 8,6% от массы тела без внутренностей, содержание влаги — 12,4%, хлористого натрия — 14,2%. Пресно-сушеный трепанг заметно лучше набухает при отмочке и последующей варке. Набухание сопровождается изменением химического состава тканей, происходящим за счет их гидратации и перехода определенной части белка, минеральных веществ и гликопротеидов в раствор. Коллаген солено-сушеного трепанга подвергается гидролизу в меньшей степени, чем пресно-сушеного, а количество гликопротеидов, переходящее в усвояемую форму при переваривании, значительно выше в пресно-сушеном продукте. Таким образом, пресно-сушеные изделия имеют по сравнению с солено-сушеными ряд преимуществ, что позволило рекомендовать их в производство (Слуцкая, 1972).

Другие виды продуктов

Неоднократно предпринимались попытки изготовить из дальневосточного трепанга консервы. Первый такой опыт у нас в стране был проделан в конце 20-х гг. (Закс, 1929). Предполагалось получить консервированный продукт, который только подготавливал бы трепанга к дальнейшей переработке. Отваренных голотурий без каких-либо добавок, в том числе и соли, укладывали в банки и стерилизовали. Консервированный описанным способом трепанг сохранил вкусовые качества и удовлетворительный внешний вид.

Опытные партии консервов с применением различной технологии изготавливались и позже (Зикеев, 1950; Эртель, 1955). И у нас в стране и за рубежом технология консервирования трепанга совершенствуется. Так, И. Таникава (Tanikawa, 1955a, b) предложил обрабатывать ткани трепанга уксусной кислотой для коагуляции белков, кипятить в воде и затем высушивать. Таким образом удалось устранить деформацию при обработке, ухудшающую внешний вид продукта.

Несмотря на некоторые успехи в консервировании, это направление в обработке дальневосточного трепанга не получило развития, и ассортимент консервов из трепанга очень невелик (Сб. технологических инструкций..., 1978). Значительно большее распространение, чем консервы, и в СССР, и в странах Востока получили кулинарные изде-

лия из трепанга. Отечественные способы приготовления этих изделий значительно более разнообразны, чем в Японии и Китае (Дары моря, 1968; Селюк, Шадрин, 1969).

Кроме кожно-мышечного мешка в Японии используются в пищу и внутренние органы дальневосточного трепанга — кишечник и гонады. Эти деликатесные продукты имеют значительно более высокую стоимость, чем «мясо» (иен за 1 кг):

Сырец	300—800
Варено-сушеный трепанг	6000
Ферментированный кишечник «коновата»	до 7000
Гонады	30 000

Очень специфическим продуктом является ферментированный кишечник дальневосточного трепанга — «коновата». По мнению М. Мотета (Mottet, 1976, с. 32), «Приготовленные «коновата» представляют собой грязно-коричневую смесь, содержащую длинные скользкие ленты внутренностей, которые выглядят несъедобными, а на вкус привыкшего к западной кухне человека даже хуже, чем на взгляд». Тем не менее в Японии этот продукт пользуется большим спросом, являясь очень популярной закуской. Технология приготовления «коновата» детально описана И. Таникава (1975).

Большинство продуктов, получаемых из голотурий, рассчитано на лиц с «восточным» вкусом. Исключение представляют продольные мышцы, по вкусу напоминающие мясо лучших сортов гребешка. Свежие мышцы имеют наилучший вкус при их обжаривании в масле или при обработке по любому рецепту, используемому для приготовления моллюсков. Предприняты и удачные попытки консервирования мышц голотурий (Mottet, 1976). Однако широкого распространения этот перспективный продукт пока не получил.

Сведения о высокой лекарственной ценности дальневосточного трепанга появились очень давно. Упоминания о трепанге встречаются уже в книге «У-цза-цзу» Сё Гжоо Чте при Минской династии во время правления Ван Ли (1573—1620 гг.). Продуктам из трепанга приписывают прежде всего стимулирующие и укрепляющие свойства; традиционная китайская медицина считает трепанга очень эффективным средством прекращения кровотечений. Представления о целебных свойствах трепанга отражаются в его китайском названии. Н. А. Пальчевский (1897, с. 2) писал: «Древние китайцы трепанга называли «ся-сон», «шякин», а позднейшие, признавая за ним такие же свойства, как за «ин-сыном», т. е. человек-корнем (по пекинскому произношению «жень-шень», по японски «индиин»), называли его «хэй-сын», т. е. морской корень».

Естественно, что вокруг целебных свойств трепанга, как и многих других средств традиционной восточной медицины, существует множество легенд и домыслов, имеющих часто религиозную окраску. Это сказывается, например, в требованиях к внешнему виду продукта. По всей огромной территории, где встречается дальневосточный трепанг, стойко бытуют легенды о «голубых трепангах», обладающих чрезвычайными лекарственными свойствами и имеющих, соответственно, весьма высокую стоимость. Как показали Чжан Фын-ин и Жао Пу (Chang, Chao, 1951) на материале из зал. Чифу Желтого моря, белые голотурии, встречающиеся в этом районе, являются лишенными пигмента особями (альбиносами) дальневосточного трепанга, и мнение об их каких-то исключительных фармакологических качествах ни на чем не основано.

Современные исследования показали, что экстракты из дальневосточного трепанга обладают выраженной биологической активностью.

И. И. Брехман с сотрудниками (1968) исследовали влияние метанольного экстракта дальневосточного трепанга на «индекс индивидуальной радиочувствительности» (ИИР), стимулирующее и радиомиметическое действие. Метанольный экстракт из трепанга в дозе 50 мг/кг увеличивал ИИР на 35%, а в дозе 100 мг/кг — до 95% (панаксозиды, выделенные из женьшеня, увеличивали ИИР на 18%, элеутерозиды — на 54%). Стимулирующее действие, определяемое по продолжительности работы мышей до полного утомления, составило для экстракта из трепанга 1000 СЕД₃₃ в 1 г, тогда как для суммы панаксозидов и элеутерозидов 5880 и 7150 СЕД₃₃ соответственно.

Сравнение препаратов из трепанга с экстрактами растений семейства аралиевых — женьшенем, заманихой, элеутерококком, аралией маньчжурской — показало, что они обладают сходными антиоксидантными свойствами (Иванов и др., 1965). Было показано (Брехман, Гоненко, 1969), что хлороформ-метанольное извлечение из тканей трепанга содержит $4 \cdot 10^5$ АРМЕД в 1 г, очищенный метанольный экстракт — $6 \cdot 10^6$ АРМЕД, глпкозидная фракция — $1,3 \cdot 10^6$ АРМЕД (сумма панаксозидов содержит $2,2 \cdot 10^4$ АРМЕД в 1 г).

Водно-метанольный экстракт из тканей кожно-мышечного мешка дальневосточного трепанга оказывает ингибирующее влияние на митотическую активность эпителия роговицы крыс (Мовчан и др., 1971). При введении относительно низких доз экстракта (8 мл/кг массы животного) торможение митотического цикла не сопровождается изменением соотношения фаз митоза и, по предположению О. Г. Мовчана с соавторами, является результатом действия на синтетическую фазу митотического цикла. Введение более высоких доз экстракта (10 мл/кг) наряду с уменьшением числа клеток роговицы, вступающих в деление, тормозит митоз на стадии метафазы.

Наиболее полно исследовано биологическое действие содержащихся в трепанге химических соединений, относящихся к трем группам: тритерпеновые гликозиды, гексозамины и липиды.

Тритерпеновые гликозиды

Обнаруженные в тканях дальневосточного трепанга тритерпеновые гликозиды обладают весьма высокой биологической активностью. Прежде всего была показана токсичность этих соединений. Гликозиды способны разрушать эритроциты крови; гемолиз обусловлен, по-видимому, способностью связывать холестерин цитоплазматической мембраны эритроцитов.

Ихтиотоксическое и гемолитическое действие этих соединений (на уровне экстрактов) впервые исследовал Т. Яманути (Yamanouchi, 1955¹⁷). Экстракты тканей дальневосточного трепанга были токсичны для рыб, однако степень токсичности оказалась в 1,5 раза ниже, чем экстрактов из *Slichopus chloronotus* и в 2 раза ниже, чем из *S. variegatus*. В таком же порядке у этих видов располагались и величины гемолитического индекса (на эритроцитах кролика).

Этот же автор провел исследование ихтиотоксичности и гемолитической активности сушеного продукта (трепанга), приготовленного из 14 видов промысловых голотурий. В эксперименте использовали водные экстракты, полученные кипячением кусочков трепанга в 100-кратном (по массе) количестве воды в течение 20 мин (т. е. процедура, довольно близкая к используемой при кулинарном приготовлении блюд из трепанга.— В. Л.). Сухой продукт из дальневосточного трепанга показал среднюю из группы голотурий ихтиотоксичность; гемолитическое действие его было относительно незначительно.

В то же время токсичность сушеного продукта значительно выше, чем сырых тканей. Так, 1:100 экстракт сушеного трепанга приводит к гибели 100% подопытных рыб (японская оризия) за 1 ч, тогда как 1:20 экстракт сырых тканей за 24 ч привел к гибели только 30% рыб. То, что продукты из трепанга не приводят к отравлению человека, Т. Яманути объясняет небольшими дозами поступающего в организм токсина и его ослаблением в кислой среде кишечника.

Стихопозиды А, А₁ и С, выделенные из дальневосточного трепанга, оказывают сильное токсическое действие на развивающиеся яйца морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Anisimov et al., 1972,

¹⁷ Необходимо отметить, что Т. Яманути начал исследования токсичных соединений, содержащихся в голотуриях, в 1929 г. и опубликовал результаты еще в 1942 и 1943 гг., но эти сообщения были сделаны на японском языке и остались незамеченными.

1973). Вызываемые при этом аномалии в дроблении зависят от концентрации гликозида и стадии дробления яйца. Стихопозиды А и С влияют на деление яиц морских ежей при концентрации 1 мкг/мл между третьим — шестым часами развития. Полная остановка развития с последующим лизисом бластомеров наблюдается при концентрации 5 мкг/мл. Стихопозид А₁ обладает более высоким цитотоксическим действием, ингибирующий эффект наблюдается при 0,5 мкг/мл.

Стихопозид А₁ оказывает значительный ингибирующий эффект на синтез белка в культуре костного мозга крыс (Анисимов и др., 1971). Когда клетки костного мозга подвергались действию этого соединения короткое время (45 мин), синтез белка подавлялся в большей степени, чем синтез РНК и ДНК. С увеличением концентрации токсина и времени контакта с клетками (3 ч) наблюдалось неспецифическое подавление синтеза как белка, так и нуклеиновых кислот (Elyakov et al., 1972).

М. М. Анисимов с сотрудниками (1972) провели исследование антигрибковой активности выделенных из трепанга тритерпеновых гликозидов. В качестве биологических тестов использовали дрожжеподобные грибки *Candida albicans*, *C. tropicalis*, *C. utilis*, *C. krusei*, и дрожжи *Saccharomyces carlsbergensis*. Гликозиды трепанга показали очень сильную антигрибковую активность на всех исследованных штаммах микроорганизмов (ингибирующая концентрация 6,25—12,5 мкг/мл при общем диапазоне концентраций для гликозидов, выделенных из 15 видов тихоокеанских голотурий, 3—100 мкг/мл). Таким образом, дальневосточный трепанг представляет большой практический интерес в качестве источника получения фунгицидных препаратов.

Исследование биологической активности выделенного из дальневосточного трепанга тритерпенового гликозида голотоксина провел С. Шимада (Schimada, 1969). Голотоксин был получен из тканей кожно-мышечного мешка (выход — 87 мг вещества из 100 г сухой ткани). Для тестирования *in vitro* использовали раствор кристаллического вещества в диметилформамиде в концентрации 2 мг/мл. В концентрации 2,8—16,7 мкг/мл голотоксин оказывал угнетающее действие на *Trichophyton asteroides*, *Candida albicans* и другие виды грибов. Он оказался высокоэффективен *in vitro* против целого ряда патогенных организмов растительного происхождения. В то же время голотоксин почти не действовал на грампозитивные и грамотрицательные бактерии и микробактерии. При клиническом испытании влияния голотоксина на поверхностные дерматофитозы он вызывал определенное улучшение в 88,5% случаев; побочный эффект почти не отмечался.

Данные, полученные С. Шимада, относятся к веществу, представляющему собой смесь голотоксина А, В и С. И. Китагава с сотрудниками (Kitagawa et al., 1976b) провел сравнительное исследование ингибирующего действия указанных голотоксина А на рост 9 видов микроорганизмов. Минимальная ингибирующая концентрация для голотоксина А варьировала в пределах 0,78—6,25 мкг/мл, голотоксина В — 0,78—12,5 и голотоксина С — 3,12—25,0 мкг/мл (антигрибковое действие исследованных для сравнения растительных сапонинных проявлялось в концентрациях, превышающих 100 мкг/мл). По имеющимся данным (Kitagawa et al., 1976b), антигрибковое действие стероидных и тритерпеновых гликозидов не связано ни с их способностью обра-

зовывать нерастворимый комплекс с холестерином, ни с величиной гемолитического индекса, а обуславливается строением олигосахаридной части молекулы.

Липиды

Высокая неопределенность липидов дальневосточного трепанга, большое содержание высокомолекулярных полиненасыщенных жирных кислот и наличие фосфатидилхолина позволили П. А. Манасовой предположить возможность антисклеротического действия этих соединений (Манасова, 1974, 1978а, б; Щепин и др., 1975).

Первоначальный анализ действия липидов был проведен на кроликах, у которых после 6-суточного голодания развивалась гиперхолестеринемия. Разовое пероральное введение липидов трепанга (0,2 г/кг) привело к значительному снижению показателей липидного обмена. Уровень холестерина снизился на 36,6%, β -липопротеидов — на 36,1%, фосфора — на 35,1%, коэффициента холестерин/фосфолипиды — на 14,8%. Десятикратное пероральное введение липидов трепанга оказалось эффективным при алиментарной пищевой гиперлипидемии. Уровень общего холестерина снизился в 2,1 раза, при этом резко возросла прочность связи холестерина с белками. Полученные данные свидетельствуют также о способности липидов трепанга устранять или уменьшать липоидоз клеток печени, снижать холестеринемии и содержание фосфолипидов.

Установлено значительное увеличение под действием липидов трепанга времени свертывания крови. Эти наблюдения открывают возможности «неспецифического» благоприятного воздействия на коагуляционные свойства крови, что имеет большое значение для лечения и профилактики атеросклероза. Было показано, что введение животным липидов трепанга приводит к благоприятному изменению белкового спектра крови.

Морфологическое и гистохимическое исследования органов и тканей кроликов, которым перорально вводили липиды трепанга, показали значительное уменьшение количества липидных включений и изменение картины их распределения в стенке аорты и печени. Можно предположить, что липиды трепанга способствуют образованию растворимых эфиров холестерина и их удалению из пораженных органов.

Полученные данные свидетельствуют о том, что применение липидов трепанга приводит к существенному улучшению состояния липидного и белкового обмена в крови и печени животных, способствует регрессии уже имеющихся изменений, ускоряет процесс резорбции липидных накоплений в крови и тканях, значительно интенсифицирует окислительно-восстановительные процессы в организме. По мнению П. А. Манасовой, высокая антисклеротическая активность липидов дальневосточного трепанга позволяет рекомендовать их как высокоэффективный комплексный препарат широкого антисклеротического действия и открывает перспективы использования его в клинике.

Гексозамины

В начале 50-х гг. И. Таникава (Tanikawa, 1955а) обратил внимание на высокое содержание в тканях трепанга мукополисахарида

хондроитинсульфата, имеющего высокую биологическую активность. Это соединение нашло применение в клинике при лечении атеросклероза и сопутствующих заболеваний. В опытах на животных установлено, что пищеварительный тракт содержит ферменты, способные разрушать хондроитинсульфат, входящий в состав гликопротеинов, с высвобождением свободных аминокислот, которые вовлекаются затем в процесс обмена веществ. Это позволило Т. Н. Слуцкой (1972) высказать предположение, что действующим началом биологически активных углеводов комплексов типа хондроитинсульфата являются входящие в их состав аминокислоты — галактозамин и глюкозамин. Установлено, что глюкозамин усиливает действие антибиотиков, задерживает рост некоторых злокачественных образований, применяется при лечении сердечно-сосудистых заболеваний (Николаева, 1969).

Общее количество гексозаминов в тканях дальневосточного трепанга (0,11—0,12% от сырого вещества) почти на порядок превышает их содержание в мясе рыб (не выше 0,017%). По мнению Т. Н. Слуцкой, именно высокое содержание в тканях трепанга хондроитинсульфата определяет биологическую ценность этого продукта. Разработанные в ТИПРО технологические приемы позволяют значительно уменьшить потери этого соединения в процессе обработки трепанга (Слуцкая, Леванидов, 1977).

В тканях дальневосточного трепанга обнаружены такие ценные в фармакологическом отношении компоненты, как метионин (Наседкина и др., 1973), органически связанный йод (Кизеветтер, 1962; Парамонова и др., 1966), витамины (Кизеветтер, 1962; Бурлакова и др., 1972), простагландины (Манасова, 1978а; и др.).

Таким образом, дальневосточный трепанг содержит богатый набор биологически активных химических соединений, которые, действуя раздельно или в комплексе, обуславливают высокую фармакологическую ценность получаемых из него продуктов.

Запасы дальневосточного трепанга повсеместно сокращаются, и для их восстановления необходимо осуществление комплекса специальных мероприятий. К ним относятся соблюдение режима промысла (квоты вылова, установленных сроков промысла, минимального промыслового размера животных и др.), меллорация участков обитания трепанга, улучшение его естественного воспроизводства, организация искусственного культивирования. Большинство из этих вопросов еще не разработаны, и по ним могут быть высказаны лишь самые общие соображения.

Регламентация промысла

Первые попытки как-то регламентировать промысел дальневосточного трепанга относятся еще к концу прошлого века. Тралы и драги, которые применялись в те годы, позволяли проводить лов только на небольших глубинах и не могли нанести существенного ущерба запасам трепанга. Ситуация резко изменилась, когда на промысле начали применяться гораздо более производительные водолазные аппараты; это вызвало серьезное беспокойство у ряда специалистов. Так, С. Масленников в 1894 г. писал, что ловля водолажными аппаратами как промысел вредна и должна быть допускаема с большими предосторожностями. Свое мнение он основывал на сравнительном анализе результатов уловов с помощью водолазных аппаратов и ручных орудий лова. В улове водолазов было в среднем на 30% больше мелких неполовозрелых особей, чем при добыче острогами и драгами. Таким образом, С. Масленников возражал не против применения водолазных аппаратов как таковых, а против хищнических методов промысла, возможность которых давало использование водолазной техники.

В дальнейшем отношение к водолазному промыслу коренным образом изменилось, и в 1923 г. при массовом лове трепанга использование драг, тралов и острог было запрещено, и напротив, разрешалось только применение водолазных аппаратов.

Весьма значительным достижением в деле сохранения запасов трепанга было введение «трехпольной системы», предусматривающей лов только на одном поле, на которое возвращались через два года. Такая система была введена еще до революции; когда в 1923 г. мелкий частный промысел был запрещен и производство промысла передано трем крупным предпринимателям, непременным условием промысла было каждый год пользоваться только одним полем. К сожалению, в дальнейшем этот простой и весьма действенный порядок промысла был незаслуженно забыт.

Современные данные о темпах роста дальневосточного трепанга показывают, что два года — недостаточный срок для «отдыха» промыслового участка, и этот срок необходимо увеличить в 3—4 раза. По мнению опытных водолазов-трепангоголов, на полное восстановление

истощенного промыслом участка трепангового поля необходимо 6—10 лет.

К числу мер, регламентирующих промысел трепанга, относится летний перерыв в промысле, обеспечивающий нормальное воспроизводство. Первым документально обосновал мнение о вреде промысла трепанга в летнее время в конце прошлого века С. Масленников (1894). Проанализировав результаты такого промысла, он пришел к выводу о безусловной необходимости запрета сбора трепанга в летние месяцы. Интересно, что Масленников исходил при этом из анализа структуры популяции, не принимая во внимание более низкое качество продукта, получаемого летом, что неоднократно делалось в дальнейшем.

Улучшение условий обитания и естественного воспроизводства

Как и у большинства других видов морских организмов с пелагической личинкой, наиболее уязвимые стадии развития дальневосточного трепанга — период оседания личинок и роста молоди. Взрослые животные наиболее чувствительны к неблагоприятным внешним воздействиям в период сезонного гипобоза. Характерная особенность биологии дальневосточного трепанга — потребность в укрытиях, необходимых для выживания как молоди, так и взрослых ослабленных после нереста особей. Отсутствие или недостаток укрытий лимитирует распределение трепанга на значительных участках побережья, гидрологические условия которых вполне благоприятны для обитания рассматриваемого вида. Поэтому создание искусственных убежищ может явиться одним из действенных средств увеличения численности этой голотурии.

Эта идея имеет весьма давнее происхождение, о чем свидетельствует выдержка из неоднократно упоминавшейся работы К. Мицукури (Mitsukuri, 1903, с. 20—21): «...во-первых, некоторые участки, где голотурии имеют устойчиво высокую численность, должны быть отобраны как резервные для размножения, и здесь все виды промысла должны быть запрещены круглогодично. Во-вторых, на этих резервных или других подходящих участках на мелких местах необходимо соорудить насыпи или гряды из неплотно наложенных камней с большим количеством больших и маленьких щелей, пещер и темных проходов, обеспечивающих летнее убежище взрослым голотуриям и укрытые защищенные пространства развивающимся личинкам и молодым голотуриям, которые будут естественно собираться в таких местах. Мне кажется, что такие насыпи или гряды лучше располагать по линиям, перпендикулярным к берегу, чтобы они находились на разной глубине воды. Необходимо изучить величину промысла в данном районе, с одной стороны, и количество животных, обеспечиваемое резервными участками с каменными насыпями для размножения и животными за пределами этих участков, с другой, и тщательно поддерживать равновесие между этими величинами или, если желательно увеличение (популяции — В. Л.), поступление должно быть больше величины вылова. Размеры и количество резервных участков для размножения и протяженность сооружаемых каменных насыпей или гряд необходимо исследовать для каждого конкретного района...

После того как я пришел к этим мерам по охране *Stichopus japonicus*, исходя из его местообитаний и биологии, мой друг доктор Кисинуи побывал на отдаленном острове Оки и обнаружил, что его жители уже в течение столетия или более сооружают насыпи из камней на мелководье, чтобы увеличить численность голотурий. Деревенские старейшины пришли к этому, исходя из практического опыта. Воистину нет ничего нового под солнцем!»

Эффективность создания искусственных убежищ для трепанга была экспериментально проверена в Китае. Опыты проводились в бух. Байдайхэ Желтого моря в 1954—1955 гг. (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958). На нескольких участках дна, выбранных на глубине 3—4 м, производили набрасывание куч камней тремя рядами; расстояние между рядами было около 20 м, между кучами в рядах — 10 м. На этих же участках набрасывались связки веток для оседания молодежи. На одном из участков было выпущено около 1800 взрослых голотурий, на втором — 4000 молодых особей (длина тела до 15 см). Так как камни под действием собственной тяжести и штормов оседали в песок, в дальнейшем они набрасывались сплошной грядой на фундамент из коротких свай, что позволило предотвратить оседание.

Периодические проверки показали, что в кучах камней происходит оседание личинок и подрастание молодежи трепанга. Некоторое количество голотурий как рождения текущего года, так и вновь выпущенных держалось вблизи экспериментальных гряд и сосредоточивалось между камнями в период летнего гипобиоза (июль — октябрь). На экспериментальном участке животные нормально развивались и росли. Результат эксперимента с ветками был неудовлетворителен, так как ветки разбрасывались штормами.

Проведенный эксперимент показывает, что создание даже простейших искусственных убежищ для трепанга дает хорошие результаты и проблемы, возникающие при этом, носят чисто технический характер. Успешные опыты по воспроизводству дальневосточного трепанга проводились и в Японии (Tauchi, Matsumoto, 1954; Suguri, 1965).

Специальные сооружения для защиты и облегчения воспроизводства относятся к числу устройств, которые принято именовать искусственными рифами. Эффективность такого рода устройств для охраны целого ряда видов морских организмов очень велика. Общая длина искусственных рифов в некоторых странах исчисляется многими тысячами километров, успешно решаются проблемы обеспечения их штормоустойчивости и технологичности, улучшаются экономические показатели. Таким образом, создание специализированных рифов для охраны и воспроизводства дальневосточного трепанга — задача вполне осуществимая и может явиться одним из важных средств увеличения численности рассматриваемого вида.

Культивирование

Искусственное воспроизводство является одним из действенных методов восстановления запасов промысловых организмов, хотя и сопряжено с серьезными техническими трудностями и требует значительных капитальных затрат. В СССР технология промышленного культивирования дальневосточного трепанга только разрабатывается,

но к 1990 г. намечено вырастить в морских хозяйствах не менее 1 тыс. т этой голотурни.

В 50-х гг. предпринимались попытки использовать для воспроизводства трепанга высокую регенеративную способность этой голотурни: тело трепанга разрезали на части и помещали их на дно на небольшую глубину (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958; Choe, 1963). Недостаточные части тела через 6—8 мес восстанавливались, но очень небольшие темпы роста делают этот способ бесперспективным для производственных целей. Таким образом, воспроизводство трепанга может быть основано только на выращивании его молоди из личинок.

Молодь трепанга принципиально можно получать двумя путями: а) сбором ее с искусственных субстратов — коллекторов, выставленных в море в период естественного нереста голотурний; б) выращиванием из личинок, полученных в результате нереста производителей в искусственных условиях. Метод сбора молоди с коллекторов дает хорошие результаты. Так, в некоторых районах с одного стандартного коллектора для сбора личинок гребешка собирают 300—700 экз. молоди трепанга. На специальных коллекторах, в которых в качестве наполнителя используется анфельция, численность трепанга еще выше. Однако данных, позволяющих оценить эффективность этого метода в условиях массового выращивания, очень мало.

При получении личинок в искусственных условиях одной из важнейших операций является искусственное оплодотворение. Первые попытки искусственного оплодотворения яиц дальневосточного трепанга предпринял К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), но они оказались безуспешными. Этот же исследователь попытался осуществить искусственный нерест трепанга, но также неудачно. Впервые успешные эксперименты по искусственному оплодотворению яиц трепанга были проведены в Японии в 1937 г., а в 50-х гг. японские ученые вырастили в лабораторных условиях молодь трепанга (Imai et al., 1950). В 1954 г. искусственное оплодотворение яиц дальневосточного трепанга было освоено на экспериментальной базе в Китае (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958).

Китайские исследователи использовали два метода: оплодотворение половых желез, извлеченных из тела голотурний, и индуцированный нерест. Первый метод дает меньший выход оплодотворенных яиц (65—70%) и по этой причине, а также из-за высокой трудоемкости мало пригоден для промышленных целей. В то же время он очень удобен для получения небольших партий оплодотворенных яйцеклеток и личинок.

Основные приемы проведения искусственного оплодотворения яиц дальневосточного трепанга *in vitro* следующие:

1) отловленных голотурний помещают в сосуд с морской водой на 3—4 сут. Температура воды должна быть на 1—2°C выше температуры в море;

2) на спинной стороне животных делают разрез и извлекают половые железы, которые помещают (раздельно мужские и женские) в стаканы с профильтрованной водой;

3) пинцетом разрывают женские половые железы, высвобождая яйцеклетки;

4) яйцеклетки отфильтровывают через грубую марлю или газ и проводят оплодотворение. Для повышения уровня оплодотворяемо-

сти желательно, чтобы яйцеклетки находились в сосуде перед оплодотворением от 1 до 3 ч. Сперма добавляется пипеткой в количестве 2—3 капель, затем содержимое сосуда перемешивают стеклянной палочкой.

Возможны некоторые модификации указанной методики с использованием приемов, разработанных для искусственного оплодотворения яиц морских ежей (Бузников, Подмарев, 1975).

При искусственном индуцировании нереста отловленные в море трепанги помещались в резервуар с морской водой, продуваемый воздухом. Температура в резервуаре с помощью терморегуляторов поддерживалась на уровне 23—24°C. При этих условиях голотурии нерестились в течение 3—7 дней. Нерест наблюдался чаще в вечернее время, от 22 до 24 ч, иногда утром; обычно значае первыми начинали нереститься самцы. При таком способе был достигнут очень высокий уровень оплодотворяемости — 90 и даже 100% (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958).

Основные вопросы, связанные с обработкой биотехники получения у дальневосточного трепанга зрелых половых продуктов, стимуляции нереста и выращивания личинок до стадии жизнестойкой молоди в условиях Приморья, рассмотрены Н. Д. Мокрецовою (Мокрецова, Рубан, 1973; Мокрецова, 1973а, б, 1976, 1977, 1978).

Для стимуляции созревания половых продуктов производители помещаются в сосуды, температура в которых равна температуре воды в море. После адаптации в течение 1—2 сут температура воды постепенно (на 1—2°C в сутки) повышается до 25°C. Более высокая температура (27—29°C) отрицательно сказывается на состоянии половых продуктов. Оптимальная плотность посадки производителей — 1 экз. на 5 л воды при условии хорошего аэрирования воды и полной ежесуточной ее смены. Поскольку внешний половой диморфизм у дальневосточного трепанга не выражен, в один сосуд для большей вероятности попадания в него особей обоих полов следует помещать не менее 8—10 животных.

При соблюдении условий содержания производителей обеспечивается почти 100%-ное оплодотворение яиц. Температурная стимуляция позволяет вызывать нерест на 1,5—2 мес раньше, чем в естественных условиях. Биологической предпосылкой для такого сдвига являются наличие в репродуктивном цикле трепанга двух генераций ооцитов и весьма непродолжительный период отдыха гонад.

Яйца дальневосточного трепанга несколько тяжелее воды и оседают на дно сосуда, поэтому при инкубировании в производственных масштабах могут потребоваться устройства для поддержания их во взвешенном состоянии. Наилучшие результаты культивирования были достигнуты при плотности посадки яиц в инкубационный сосуд около 1,5 тыс. на 1 л воды. При значительном повышении плотности посадки снижается выход нормально развитых личинок и увеличивается неравномерность их развития.

Личинки, полученные от одних и тех же производителей и развивающиеся в одинаковых условиях культивирования, значительно различаются темпами роста и сроками прохождения метаморфоза. При температуре воды 21—23°C наиболее быстро развивающиеся личинки заканчивают метаморфоз на 10—12-е сут с момента оплодотворения, а основная масса превращается в молодь на 12—16-е сут.

По данным Н. Д. Мокрецовой, на ранних стадиях развития гибнет 3—10% личинок. Наиболее высокая смертность (до 60% и более) наблюдается при переходе от стадии аурикулярия к стадии долиолярия. Выход осевшей молоди от числа аурикулярных достигал 5—10%. Наилучшие результаты выращивания были получены при плотности посадки личинок 0,5—1,0 тыс./л. При значительном повышении посадки резко увеличивается смертность личинок и происходит задержка или остановка метаморфоза.

Определяющую роль при развитии яиц и личинок в экспериментальных условиях играет температура. Оптимальная температура для развития как яиц, так и личинок — 21—23°С (т. е. она находится приблизительно в тех же пределах, что и температура воды в море в период развития личинок). Верхний предел для нормального разви-

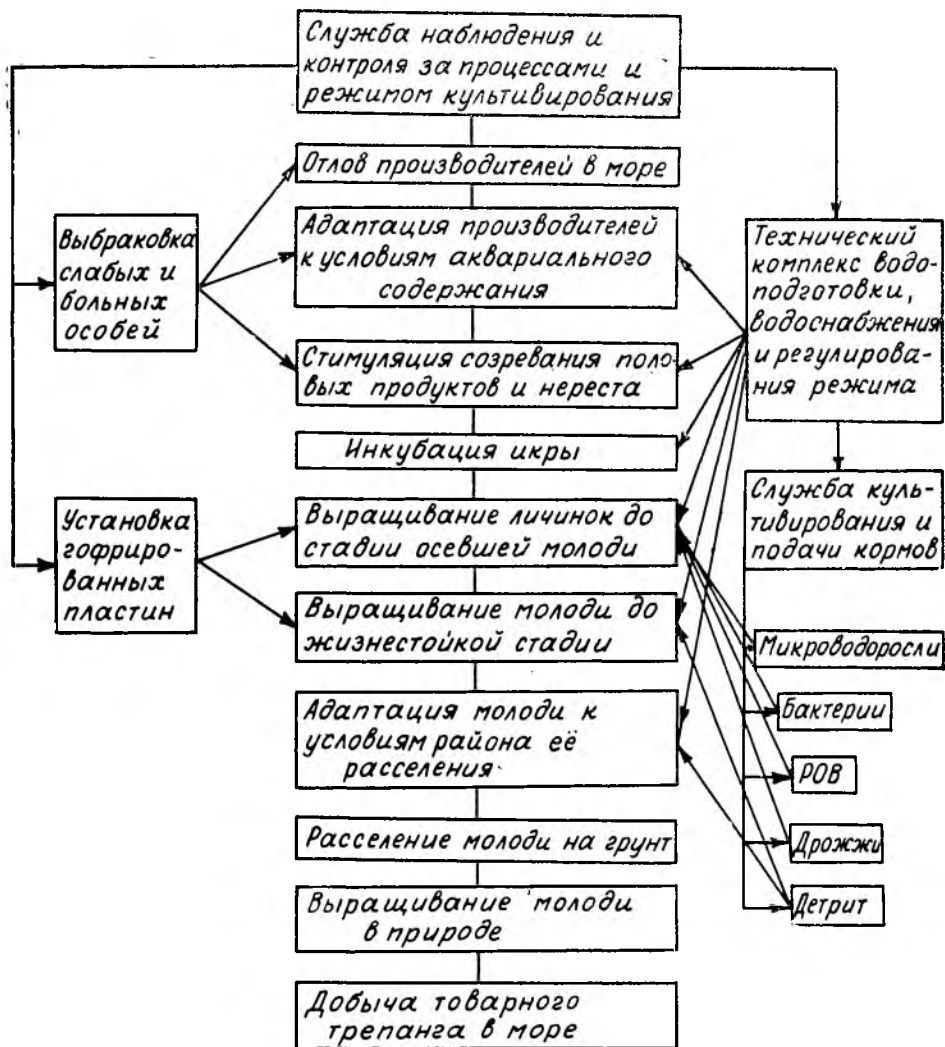


Рис. 51. Схема культивирования дальневосточного трепанга. (По: Мокрецова, 1978)

тия личинок — около 26°C . При повышении температуры воды до 28°C увеличивается количество уродливых форм, при более высокой температуре развитие личинок прекращается. Личинки трепанга нормально развиваются при солености не ниже 25—29‰. Даже кратковременное снижение солености до 10‰ (1,5 ч) 15 и 20‰ (5 ч) приводит в конечном счете к их гибели.

В настоящее время в отделе марикультуры ТИНРО разработана принципиальная схема культивирования дальневосточного трепанга (рис. 51), предусматривающая полный или частичный контроль за всеми стадиями — от отлова производителей в море до выращивания товарного трепанга (Мокрецова, 1978). Отдельные блоки этой схемы отработаны в лабораторных условиях, однако потребуются еще значительные усилия специалистов для того, чтобы обеспечивать производственные масштабы воспроизводства трепанга.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексин М.** Трепанг (*Stichopus japonicus* Selenka) и его промышленное значение. Спб., 1912. 63 с. (Рыбные промыслы Дальнего Востока; Вып. 6).
- Анисимов М. М., Прокофьева Н. Г., Кузнецова Т. А., Перетолчин Н. В.** Влияние некоторых тритерпеновых гликозидов на синтез белка в культуре клеток костного мозга крыс.—Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 1, с. 137.
- Анисимов М. М., Щеглов В. В., Стоник В. А.** и др. Сравнительное изучение антигрибковой активности тритерпеновых гликозидов тихоокеанских голотурий.—ДАН СССР, 1972, т. 207, вып. 3, с. 711—713.
- Баранова З. И.** Иголокожие Берингова моря.—В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. М., 1957, вып. 4, с. 149—266.
- Баранова З. И.** Иголокожие залива Посыета Японского моря.—В кн.: Фауна и флора залива Посыета Японского моря. Л.: Наука, 1971, с. 242—264. (Исслед. фауны морей; Вып. 8 (16)).
- Баранова З. И.** Тип Иголокожие (Echinodermata).—В кн.: Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука, 1976, с. 114—120.
- Баранова С. И., Кульга А. Л., Анисимов М. М.** и др. Сравнительное изучение влияния гликозидных фракций тихоокеанских голотурий на биосинтез РНК в культуре дрожжевых клеток.—Изв. АН СССР. Сер. биол., 1973, № 2, с. 284—286.
- Барташевская М. В., Криктивный И. А., Коваленко С. П., Бердышев Г. Д., Галкин В. В.** Отсутствие мутагенного действия гетерологичной ДНК на аргининзависимый штамм *Aspergillus nidulans*.—Генетика, 1970, т. 6, № 7, с. 174—176.
- Беклемишев В. Н.** Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 2-е изд. М.: Сов. наука, 1959. 698 с.; 3-е изд. М.: Наука, 1964. Т. 1. Проморфология. 432 с.; Т. 2. Органология. 446 с.
- Бирюлин Г. М., Бирюлина М. Г., Микулич Л. В., Якунин Л. П.** Летние модификации вод залива Петра Великого.—В кн.: Океанография и морская метеорология. Л.: Гидрометеоздат, 1970, с. 286—299.
- Бирюлина М. Г.** Запасы трепанга в заливе Петра Великого.—В кн.: Вопросы гидробиологии некоторых районов Тихого океана. Владивосток, 1972, с. 22—32.
- Бирюлина М. Г., Козлов В. Ф.** К методике определения возраста трепанга по весу.—Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 10, с. 1564—1568.
- Брегман Ю. Э.** Рост голотурии *Stichopus japonicus* в бухте Троицы залива Петра Великого.—В кн.: Научные сообщения Института биологии моря, вып. 2. Владивосток, 1971а, с. 31—33.
- Брегман Ю. Э.** Рост трепанга (*Stichopus japonicus*) в заливе Петра Великого.—Зоол. ж., 1971б, т. 50, вып. 6, с. 839—845.
- Брегман Ю. Э.** Взаимосвязь роста и энергетического обмена у некоторых донных беспозвоночных залива Посыета (Японское море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973.
- Брехман И. И., Гоненко В. А.** Антирадпомиметическое действие некоторых природных соединений.—Биол. науки, 1969, вып. 7, с. 51—53.
- Брехман И. И., Климашевская А. В., Гоненко В. А.** Влияние некоторых биогенно-активных веществ на «индекс индивидуальной радиочувствительности». Владивосток, 1968. 9 с. Рукопись деп. в ВИНТИ 27.11.69, № 1220—69 Деп.
- (Бриттен М.) Britten M.** Holothurien aus dem japanischen und Ochotskischen Meer.—Изв. импер. акад. наук, 1906, сер. 5, т. 25, № 1 и 2, с. 1—35 (123—157).
- Брыков В. А., Вольфсон В. Г.** Сравнительное изучение структуры геномов некоторых представителей типа Echinodermata.—В кн.: Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., 1977, с. 10—11.
- Брэм А. Э.** Жизнь животных/Под ред. К. К. Сент-Илера. Спб., 1892. Т. 10. Низшие животные. 767 с.
- Будин И. Н.** Распределение некоторых видов донных беспозвоночных в прибрежной полосе залива Петра Великого.—В кн.: Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 34—37.
- Бузников Г. А., Подмарев В. К.** Морские ежи *Strongylocentrotus drobachiensis*,

- S. nudus* *S. nitermedius*. — В кн.: Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975, с. 188—216.
- Бурлакова Е. В., Васьяковский В. Е., Сыскин Г. А.** Морские организмы как источники антиоксидантных препаратов. — В кн.: Структура, биосинтез и превращение липидов в организме животного и человека: Тез. докл. Л., 1972, с. 28—29.
- Винберг Г. Г.** Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956. 256 с.
- Винберг Г. Г.** Скорость роста и интенсивность обмена у животных. — Усл. соврем. биол., 1966, № 2, с. 274—293.
- Винокурова Т. Т.** О сезонной и краткосрочной изменчивости гидрологических характеристик в заливе Петра Великого. — Изв. ТИНРО, 1977, т. 101, с. 7—12.
- Галкин В. В.** Выделение и свойства нуклеиновых кислот и нуклеаз трепанга *Stichopus japonicus armatus*: Автореф. дис. канд. биол. наук. Киев; АН УССР, Ордена Ленина Ин-т биохимии, 1972.
- Галкин В. В., Бердышев Г. Д.** Состав оснований и физико-химические свойства дезоксирибонуклеиновой кислоты мюлок трепанга. — В кн.: 2-й Дальневосточный симпозиум по биосинтетической химии. Владивосток, 1969, с. 29.
- Галкин В. В., Бердышев Г. Д.** Выделение, свойства и возрастные изменения активности нейтральной дезоксирибонуклеазы кишечника и мышц трепанга *Stichopus japonicus*. — Ж. эволюц. биохим. и физиол., 1970, т. 6, № 4, с. 366—372.
- Галкин В. В., Бердышев Г. Д.** Характеристика рибонуклеиновых кислот трепанга. — Гидробиол. ж., 1971, т. 7, № 6, с. 67—71.
- Галкин В. В., Мазин А. Л., Бердышев Г. Д.** Выделение и характеристика дезоксирибонуклеиновой кислоты трепанга *Stichopus japonicus*. — Ж. эволюц. биохим. и физиол., 1970, т. 6, № 5, с. 494—498.
- Гвоздарев А. А.** Второстепенный экспорт ДВК. — Эконом. жизнь Дальнего Востока, 1928, № 9, с. 60—65.
- Голдовский А. М.** Основы учения о состояниях организма. Л.: Наука, 1977. 116 с.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А.** Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории. — Биол. моря, 1979, № 4, с. 68—73.
- Дары моря/Л. Зенкевич, Г. Коробкина, С. Михайлов, Р. Штейман.** М.: Экономика, 1968. 215 с.
- Дерюгин К. М.** Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море). — Сб., посвящ. науч. деятельности Н. М. Книповича. М.; Л.: Пищепромиздат, 1939, с. 115—142.
- Дембицкий В. М.** Плазмалогены в фосфолипидах морских беспозвоночных. — Биол. моря, 1979, № 3, с. 86—90.
- Дембицкий В. М., Васьяковский В. Е.** Распределение плазмалогенов в различных классах фосфолипидов морских беспозвоночных. — Биол. моря, 1976, № 5, с. 68—72.
- Дмитриев А. Ф.** Подводные наблюдения над поведением трепангов. — Природа, 1955, № 6, с. 96.
- Дьяконов А. М.** Определитель иглокожих дальневосточных морей. Владивосток, 1949. 130 с. (Изв. ТИНРО; Т. 30).
- Дьяконов А. М., Баранова З. И., Савельева Т. С.** Заметка о голотуриях (Holothurioidea) района Южного Сахалина и Южных Курильских островов. — В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. М., 1958, вып. 5, с. 358—380.
- Еляков Г. Б., Кузнецова Т. А., Васьяковский В. Е.** Состав гликозидной фракции из *Stichopus japonicus*. — Хим. природных соедин., 1968, № 4, с. 253—254.
- Жакин А. В.** Кормовая ценность искусственного детрита и естественного корма для трепанга *Stichopus japonicus var. armatus* Selenka. — В кн.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток, 1977, вып. 8, с. 51—53.
- Жакин А. В.** Сезонные изменения интенсивности обмена у дальневосточного трепанга в заливе Посёта (Японское море). — Биол. моря, в печати.
- Жирмунский А. В., Сергеева Э. П., Васильева В. С.** Температурные адаптации некоторых массовых видов иглокожих залива Петра Великого Японского моря. — В кн.: Материалы IV Вессоюзного коллоквиума по иглокожим. Тбилиси, 1979, с. 80—85.
- Закс И. Г.** Опыты по изготовлению жестяночных консервов из трепанга. — Рыбн. хоз-во Дальнего Востока, 1929, № 1, с. 39—41.
- Закс И. Г.** Сырьевые запасы трепанга в дальневосточных морях. — Рыбн. хоз-во Дальнего Востока, 1930, № 2, с. 37—40.
- Зиксев Б. В.** Переработка водного перыбного сырья. М.: Пищепромиздат, 1950. 350 с.
- Иванов И. И., Козлов Ю. П., Тхор Л. Ф.** Антиоксидантные свойства растений

- семейства аралиевых и трепанга.— Бюл. Моск. об-ва испыт. природы, 1965, т. 70, вып. 1, с. 167—168.
- Иванов А. В., Стрелков А. А.** Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Описание строения и атлас анатомии. Владивосток, 1949. 102 с.
- Иванова-Казас О. М.** Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожи и полухордовые. М.: Наука, 1978. 166 с.
- Калиновский А. И., Шарыпов В. Ф., Еляков Г. Б.** Структура нативного генина стихопозида *A* голотурии *Stichopus japonicus*.— Биооргани. химия, 1980, т. 6, № 6, с. 951—952.
- Касьянов В. Л., Кукин А. Ф., Медведева Л. А., Яковлев Ю. М.** Сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у массовых видов двусторчатых моллюсков и иглокожих залива Восток Японского моря.— В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток, 1976, с. 157—167.
- Кизеветтер И. В.** Лов и обработка промысловых беспозвоночных дальневосточных морей. Владивосток: Приморское кн. изд-во, 1962. 224 с.
- Кизеветтер И. В.** Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищевая промышленность, 1973. 424 с.
- Кизеветтер И. В., Калетина Е. И.** Технохимическая характеристика нерыбных объектов Приморья.— Изв. ТИНРО, 1939, т. 17, с. 63—70.
- Климат Владивостока. Л.:** Гидрометеосиздат. 1978. 167 с.
- Кобякова З. И.** Об изменениях фауны в заливе Петра Великого.— Вестн. МГУ Сер. биол., 1962, № 21, вып. 4, с. 63—71.
- Краснов Е. В., Левин В. С., Позднякова Л. А.** Зависимость химического состава голотурий от географической широты их обитания.— В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных: Материалы симпозиума. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 101—103.
- Куликова В. А.** Трепанг лагуны Буссе.— Изв. ТИНРО, 1973, т. 91, с. 84—85.
- Лавин П. И., Чернышев В. Д.** Расчеты скорости фотосинтеза морской промысловой водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis*.— В кн.: Оперативные информационные материалы. Иркутск, 1977, с. 28—29.
- Латышев Н. А., Васковский В. Е.** Фосфолипиды морских беспозвоночных. II. Распространение лизофосфолипидов.— Бюл. моря, 1977, № 3, с. 72—74.
- Левин В. С.** Наблюдения над сезонными изменениями распределения и активности макробентоса бухты Троицы.— В кн.: Биологические процессы в морях и континентальных водоемах. Кишинев, 1970, с. 212—213.
- Левин В. С.** Некоторые особенности биологии массовых видов голотурий верхней сублиторали (преимущественно тропической зоны): Автореф. дис... канд. биол. наук. Севастополь: АН УССР, Ордена Труд. Красн. Знамени ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского, 1976.
- Левин В. С.** Использование кормовой площади дальневосточным трепангом.— В кн.: 2-я Всесоюзная конференция по биологии шельфа: Тез. докл. Ч. 2. Киев, 1978, с. 63—64.
- Левин В. С.** Обнаружение дальневосточного трепанга на литорали и некоторые особенности его экологии.— Бюл. моря, 1979, № 3, с. 90—91.
- Левин В. С., Воронова Е. И.** Усвоение бактериальной пищи дальневосточным трепангом.— В кн.: Материалы IV Всесоюзного colloquium по иглокожим. Тбилиси, 1979, с. 121—123.
- Левин В. С., Гочаков В. М.** Устройство для регистрации частоты дыхания водных животных: А. с. 643137 (СССР). МКИ А01К61/00.— Бюл. изобрет., 1979, № 3.
- Левин В. С., Шендеров Е. Л.** Некоторые вопросы методики количественного учета макробентоса с применением водолазной техники.— Бюл. моря, 1975, № 2, с. 64—70.
- Лейбсон Н. Л., Марушкина Н. Б.** Регенерация пищеварительного тракта у дальневосточных трепангов (*Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka) после спонтанной и экспериментальной аутомии.— В кн.: Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., 1977, с. 37—38.
- Липранди К.** Промысел трепангов в дальневосточных водах СССР.— Бюл. рыбы. хоз-ва, 1923, № 21, с. 10—13.
- Манасова П. А.** Исследование состава жирных кислот в липидах дальневосточного трепанга (*Stichopus japonicus*) методом газо-жидкостной хроматографии.— Украинськ. біохімічн. ж., 1970, № 6, с. 761—765.
- Манасова П. А.** Морепродукты и атеросклероз. Особенности фосфолипидного состава трепанга, рекомендуемого в качестве антисклеротического продукта.— В кн.: Научные основы питания здорового и больного человека. Алма-Ата, 1974, т. 1, с. 78—79.

Манасова П. А. Липиды дальневосточного трепанга, их гликолипидемическое действие в эксперименте: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: М-во здравоохран. РСФСР. II Моск. ордена Ленина госуд. мед. ин-т им. Н. И. Пирогова, 1978а.

Манасова П. А. Некоторые морфологические и гистохимические данные по изучению гиполипидемического действия липидов дальневосточного трепанга.— В кн.: Морфологический контроль биомедицинских экспериментов на животных: Тез. докл. М., 1978б, с. 50—51.

Марушкина Н. Б. Изучение кинетики эпителия пищеварительной трубки трепанга в нормальных условиях и при регенерации после аутономии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.; АН СССР, Ин-т цитологии, 1978.

Марушкина Н. Б. Атрофические изменения в эпителии пищеварительной трубки дальневосточного трепанга.— В кн.: Материалы IV Всесоюзного colloquium по иглокожим. Тбилиси, 1979, с. 138—142.

Марушкина Н. Б., Грачева Н. Д. Авторадиографическое изучение пролиферативной активности в эпителии пищевода трепанга *Stichopus japonicus*.— Цитология, 1976, т. 18, № 10, с. 1213—1219.

Марушкина Н. Б., Грачева Н. Д. Авторадиографическое изучение пролиферативной активности в эпителии пищевода трепанга *Stichopus japonicus* после аутономии.— Цитология, 1978а, т. 20, № 2, с. 173—178.

Марушкина Н. Б., Грачева Н. Д. Авторадиографическое изучение пролиферативной активности в эпителии кишки трепанга *Stichopus japonicus* в нормальных условиях и после аутономии.— Цитология, 1978б, т. 20, № 4, с. 426—431.

Маслеников С. О трепанговом промысле в водах Уссурийского залива.— В кн.: Записки Общества изучения Амурского края. Владивосток, 1894, т. 4, с. 1—13.

Маслеников Б. Г. Залив Петра Великого. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1965. 75 с.

Медведев В. С. Берега Японского моря.— В кн.: Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 35—101.

Микулич Л. В., Козак Л. П. Некоторые биолого-экологические особенности трепанга (*Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka).— В кн.: Гидробиологические исследования в Японском море и Тихом океане. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 119—127.

Мовчан О. Т., Мигас Э. А., Попова Н. А. Влияние экстракта трепанга *Stichopus japonicus* на митотическую активность эпителия роговицы крысы.— В кн.: Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 158—161.

Мокрецова Н. Д. Искусственное разведение трепанга в заливе Петра Великого.— Рыбн. хоз-во, 1973а, № 11, с. 7—8.

Мокрецова Н. Д. Биологические основы и биотехническая схема культивирования трепанга (в условиях залива Посыета Японского моря).— В кн.: Биологические ресурсы морей Дальнего Востока: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Владивосток, 1973б, с. 82—84.

Мокрецова Н. Д. Биологические предпосылки для культивирования трепанга в Приморье.— В кн.: Материалы Всесоюзного совещания по морской аквакультуре: Тез. докл. М., 1976, с. 51—52.

Мокрецова Н. Д. Стадии раннего онтогенеза трепанга *Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka (*Aspidochirota*, *Stichopodidae*) при культивировании в искусственных условиях.— Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 1, с. 79—85.

Мокрецова Н. Д. Биология размножения трепанга *Stichopus japonicus* Selenka как основа биотехники его разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978.

Мокрецова Н. Д., Вышкварцев Д. И. Усвоение различных видов корма личинками трепанга *Stichopus japonicus* Selenka на стадии аурикулярия.— Изв. ТИНРО, 1977, т. 101, с. 48—50.

Мокрецова Н. Д., Кучерявенко А. В., Кошкарёва Л. Н. Распределение и колебания численности личинок трепанга в бухте Новгородской (залив Посыета).— Изв. ТИНРО, 1975, т. 96, с. 296—301.

Мокрецова Н. Д., Рубан Г. М. К вопросу об искусственном разведении трепанга (*Stichopus japonicus* Selenka).— В кн.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО, 1973, вып. 4, с. 91—96.

Наседкина Е. А., Касьяненко Ю. И., Слуцкая Т. Н. Особенности химического состава мяса иглокожих.— Рыбн. хоз-во, 1973, № 7, с. 81—82.

Низовская Л. В. О морфологической характеристике половых желез трепанга.— В кн.: Рефераты научных работ Института биологии моря. Владивосток, 1969, вып. 1, с. 112—114.

Низовская Л. В. Рост овоцитов и ядерно-плазменные отношения у трепанга.—

В кн.: Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971а, вып. 2, с. 168—171.

Изовская Л. В. Морфология и сезонные изменения гонад у трепанга.— В кн.: Биологические и медицинские исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1971б, с. 149—153.

Изовская Л. В., Арронет В. Н. Особенности морфологических изменений ядерных структур в оогенезе голотурий.— Цитология, 1975, т. 17, № 3, с. 238—243.

Николаева Н. Е. Глюкозамин — лекарственное вещество из панцирей ракообразных.— В кн.: Мировое рыболовство. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1969, № 1, с. 43—45.

Окада. Трепанг.— В кн.: Энциклопедия рыбного хозяйства Японии. 1932, т. 4. (Пер. с японск.).

Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 631 с.

Павленко М. Н. Рыболовство в заливе Петра Великого.— В кн.: Материалы по изучению рыболовства и пушного промысла на Дальнем Востоке. Токно: Типограф. японо-русского клуба, 1920, вып. 1, с. 1—47.

Пальчевский Н. А. Личные наблюдения водных промыслов острова Хоккайдо. Сочинение японца Такао (Метинори) Хоккен.— В кн.: Записки Общества изучения Амурского края. Владивосток, 1897, т. 6, вып. 1, с. 1—97.

Панфилова С. Г. Температура вод.— В кн.: Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 155—169.

Парамонова Э. Г., Коробкина Г. С., Сычева А. А., Чумакова Е. Н. Лечебное действие диеты с включением продуктов моря при коронарном атеросклерозе.— Соц. медицина, 1966, № 2, с. 11—15.

Перечень документальных материалов по теме «Морские биологические исследования, рыболовство и рыбная промышленность на Дальнем Востоке в дореволюционный период». М., Центр. гос. историч. архив СССР, 1977. 98 с.

Пирский Л. И. Изучение обмена нуклеиновых кислот в мышцах камбалы и трепанга.— В кн.: Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. Владивосток, 1968, с. 196—197.

Пирский Л. И., Бердышев Г. Д. Возрастные особенности изменения содержания ДНК в пищеварительном тракте трепанга *Stichopus japonicus*.— Ж. эволюц. биохим. и физиол., 1972, т. 8, № 1, с. 90—92.

Поганкин М. В. Материалы по экологии иглокожих залива Петра Великого.— Изв. ТИПРО, 1952, т. 37, с. 175—200.

Погребов В. Б. Роль и распространение иглокожих в донных сообществах твердых грунтов залива Восток Японского моря.— В кн.: Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., 1977, с. 49—50.

Погребов В. Б., Кашенко В. П. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря.— В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 63—82.

Позняков Ф. Е. Трепанг.— В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока. Владивосток, 1955, сб. 2, с. 153—155.

Пропп М. В., Будин И. Н. Распределение массовых видов донных беспозвоночных в прибрежье острова Путятина на Японском море.— В кн.: Рефераты научных работ Института биологии моря. Владивосток, 1969, вып. 1, с. 135—137.

Разин А. И. О механизации лова промысловых моллюсков и трепанга.— Соц. реконструкция рыбы. хоз-ва Дальнего Востока, 1931, № 8—10, с. 21—25.

Раков В. А. К вопросу о темпах роста и продолжительности жизни дальневосточного трепанга.— Биол. моря, в печати.

Раков В. А., Кучерявенко А. В. Влияние тайфуна «Фрэн» на донную фауну залива Посыта (Японское море).— В кн.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток, 1977, вып. 8, с. 22—25.

Рассказов В. А., Галкин В. В., Бердышев Г. Д. О специфичности дезоксирибонуклеаз некоторых морских организмов.— В кн.: 2-й всесоюзный биохимический съезд. Тез. секц. совещ. 3 секция. Ташкент, 1969, с. 145—146.

Рутенберг Е. [П.] Возможность и ценность применения водолазного аппарата для гидробиологических работ.— Науч. тр./Ленинградск. о-во естествосп., 1930, вып. 1, с. 87—92.

Савельева Т. С. К фауне голотурий Японского и Охотского морей.— В кн.: Исследование морей СССР. М., 1933, вып. 19, с. 37—58.

Савельева Т. С. К фауне голотурий дальневосточных морей СССР.— В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. М., 1941, вып. 1, с. 73—103.

Савельева Т. С. Класс Голотурии — *Holothurioidea*.— В кн.: Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 215—219.

Савилов А. И. Материалы по биологии трепанга в заливе Петра Великого.—

Сб. науч. студенческих работ. М.: Изд-во МГУ, 1939, вып. 10, Зоология, с. 41—52.

Савин Н. Д. Модель динамики численности трепанга в зависимости от абнотических факторов.— В кн.: Модели биологических сообществ. Владивосток, 1979, с. 84—91.

Сафронова Т. М., Ткаченко Т. А., Чураков В. Г., Шнейдерман С. И. Оценка промысловых беспозвоночных по уровню моносахаров.— Изв. ТИНРО, 1976, т. 99, с. 16—18.

Сборник технических инструкций по производству рыбных консервов и пресервов. М.: Пищевая промышленность, 1978. 362 с.

Сवेशников В. А., Крючкова Г. А. Динамика численности пелагических личинок беспозвоночных в бухте Троицы Японского моря.— В кн.: Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 200—202.

Селюк О. Д., Шадрин М. Г. 200 блюд из морепродуктов. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1969. 150 с.

Скарлато О. А., Голиков А. Н., Василенко С. В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посыета (Японское море).— В кн.: Биоценозы залива Посыета Японского моря. Л.: Наука, 1967, с. 5—61. (Исслед. фауны морей; Вып. 5 (13)).

Слуцкая Т. Н. Некоторые данные по химическому составу нерыбных объектов.— Изв. ТИНРО, 1967, т. 61, с. 341—343.

Слуцкая Т. Н. О химическом составе и строении мяса беспозвоночных.— Изв. ТИНРО, 1971, т. 75, с. 204—208.

Слуцкая Т. Н. Сравнительная характеристика сушеных трепанга и кукумари.— В кн.: Исследования по технологии рыбных продуктов. Владивосток, 1972а, вып. 3, с. 139—146.

Слуцкая Т. Н. Влияние замораживания на пищевую ценность иглокожих.— В кн.: Исследования по технологии рыбных продуктов. Владивосток, 1972б, вып. 4, с. 16—22.

Слуцкая Т. Н. Влияние химического состава коллагена иглокожих на их технологические свойства.— Изв. ТИНРО, 1976, с. 99, с. 11—15.

Слуцкая Т. Н., Леванидов И. П. Гексозаминсодержащие вещества голотурий и количественные изменения их в процессе производства пищевых продуктов.— В кн.: Исследования по технологии рыбных продуктов. Владивосток, 1977, с. 32—36. Советский Дальний Восток. Чита; Владивосток: Книжное дело, 1923. 160 с.

Соловьев Н. Об эксплуатации нерыбных морепродуктов.— За социалистич. рыбн. хоз-во, 1932, № 4, с. 33—36.

Таникава И. Продукты морского промысла Японии. М.: Пищевая промышленность, 1975. 352 с.

Треварта Г. Япония. Физическая и экономическая география. М.: ИЛ, 1949. 603 с.

Технология обработки водного сырья/И. В. Кизеветтер, Т. И. Макарова, В. П. Зайцев, Л. П. Миндер, В. Н. Подсевалов, Л. Л. Лагунов. М.: Пищевая промышленность, 1976. 696 с.

Ушаков П. В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 459 с.

Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966. 404 с.

Фудзимако. Исследование мест распределения и периода размножения *Stichopus japonicus* и *Holothuria monacaria*.— Бюл. Центр. науч.-исслед. станции. Ю. Сахалин, 1936—1937. (Пер. с японск.).

Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. Н. Усвоение пищи водными беспозвоночными.— В кн.: Трофология водных животных. М.: Наука, 1973, с. 108—121.

Чельшева Э. А. Обрастания анфельдии в заливе Петра Великого.— Изв. ТИНРО, 1955, т. 43, с. 69—77.

[**Чжан Фын-ин, У Боо-линь.**] Иглокожие Дайрена и прилежащих вод.— Зоология Китая, 1954, т. 4, с. 123—146. (Кит., рез. англ.).

[**Чжан Фын-ин, У Боо-линь.**] Предварительные данные по искусственному разведению и выращиванию *Stichopus japonicus* Selenka.— Зоология Китая, 1958, т. 2, с. 65—73. (Кит.).

Шмидт П. Ю. Морские промыслы острова Сахалина.— В кн.: Рыбные промыслы Дальнего Востока. Спб., 1905, т. 3, с. 1—458.

Щепин В. А., Манасова П. А., Гусева Л. А. Гипохолестеринемическое действие липидов трепанга (*Stichopus japonicus*).— Вопр. питания, 1975, № 1, с. 34—36.

Эртель Л. Я. Консервы из нерыбных объектов.— Изв. ТИНРО, 1955, т. 43,

с. 181—184.

- Яковлев С. И.** Трепанг. Хабаровск; Владивосток: Книжное дело, 1927, 48 с.
- Adithiya L. A.** Beche-de-mer in Ceylon.—Spol. Zeylan., 1969, v. 31, pt II, p. 405—412.
- Anderson J. M.** Aspects of nutritional physiology.—In: Physiology of Echinodermata/Ed. R. A. Boolootian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 329—357.
- Andrew W.** Cells of the blood and coelomic fluid of tunicates and echinoderms.—Am. zool., 1962, v. 2, p. 285—297.
- Anisimov M. M., Kuznetsova T. A., Shirokov V. P., Prokofyeva N. G., Elyakov G. V.** [Анисимов М. М., Кузнецова Т. А., Широков В. П., Прокофьева Н. Г., Еляков Г. Б.] The toxic effect of stichoposide A₁ from *Stichopus japonicus* Selenka on early embryogenesis of the sea urchin.—Toxicon, 1972, v. 10, p. 187—188.
- Anisimov M. M., Fronert E. B., Kuznetsova T. A., Elyakov G. V.** [Анисимов М. М., Фронерт Е. Б., Кузнецова Т. А., Еляков Г. Б.] The toxic effect of triterpene glycosides from *Stichopus japonicus* Selenka on early embryogenesis of the sea urchin.—Toxicon, 1973, v. 11, p. 109—111.
- Arakawa K. Y.** Studies on the faecal pellets of marine invertebrates (excluding molluscs). 1.—Publ. Seto. Mar. Biol. Lab., 1971, v. 19, N 4, p. 231—241.
- Augustin E.** Über japanische Scewelzen.—Abh. d. k. Acad. d. Wiss., Kl. 2, suppl., 1908, Bd 2, Abh. 1, p. 1—44.
- Boolootian R. A.** The privisceral elements of echinoderm body fluids.—Amer. zool., 1962, v. 2, p. 275—284.
- Boolootian R. A., Giese A. C.** Clotting of echinoderm coelomic fluid.—J. exp. Zool., 1959, v. 140, p. 207—229.
- Chang F. Y.** Report on holothurians collected from the coast of China.—Contr. Inst. zool. Nat. acad. Peiping, 1934, v. 2, N 1, p. 1—52.
- Chang F. Y., Chao P.** Notes on the white holothurian, red holothurian and white sea-urchins.—Sinensia, N. S., 1951, v. 11, N 1—2, p. 37—47.
- Choe S.** Biology of the Japanese common sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. Tokyo: Kaibundo, 1963. 226 p.
- Choe S., Ohshima Y.** On the morphological and ecological differences between two commercial forms, «Green» and «Red», of the Japanese common sea cucumber, *Stichopus japonicus* Selenka.—Bull. jap. Soc. Sci. Fish., 1961, v. 27, N 2, p. 97—106.
- Ciereszko L. S., Ciereszko E. M., Harris E. R., Lane Ch. A.** On the occurrence of vanadium in holothurians.—Compar. Biochem. and Physiol., 1962, v. 7, N 1—2, p. 127—129.
- Clark E.** The strangest sea.—Nat. Geogr. Mag., 1975, v. 148, N 3, p. 338—343.
- Clark H. L.** Notes on some North-Pacific holothurians.—Zool. Anz., 1902, Bd 25, N 677, p. 562—564.
- Clark H. L.** Holothurians of the genus *Stichopus*.—Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., 1922, v. 65, p. 39—74.
- Cowden R. R.** Cytological and histochemical observations on connective tissue cells and cutaneous wound healing in the sea cucumber *Stichopus badionotus*.—J. invert. Pathol., 1969, v. 10, p. 151—159.
- Crozier W. J.** The rhythmic pulsation of the cloaca of holothurians.—J. Exp. Zool., 1916, v. 20, N 3, p. 297—356.
- Dawbin W. H.** Auto-evisceration and regeneration of viscera in the holothurian *Stichopus mollis* (Hutton).—Trans. R. Soc. N. Z., 1949, v. 77, p. 497—523.
- Deichmann E.** The Ho'othurioidea collected by the Velero III during the years 1932—38. Part I. Dendrochirota.—Allan Hancock Pacif. Exped., 1941, v. 8, p. 61—153.
- Dimock R. V.** Effects of evisceration on oxygen consumption by *Stichopus parvimensis* Clark (Echinodermata: Holothuroidea).—J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1977, v. 28, p. 125—132.
- Edwards C. L.** Variation, development and growth in *Holothuria floridana* and *Holothuria atra*.—Biometrika, 1909, v. 6, p. 236—301.
- Elyakov G. V., Kuznetsova T. A., Dzizenko A. K., Elkin Y. N.** [Еляков Г. Б., Кузнецова Т. А., Дзизенко А. К., Елкин Ю. Н.] A chemical investigation of the trepanг (*Stichopus japonicus* Selenka): The structure of triterpenoid aglycones obtained from trepanг glycosides.—Tetrah. Letts., 1969, v. 15, p. 1151—1154.
- Elyakov G. V., Anisimov M. M., Prokofyeva N. G., Kuznetsova T. A., Fronert E. B.** [Еляков Г. Б., Анисимов М. М., Прокофьева Н. С., Кузнецова Т. А., Фронерт Е. Б.] Sensitivity of rat marrow cells in culture to the toxic effect of stichoposide A₁ from *Stichopus japonicus* Selenka.—Toxicon, 1972, v. 10, p. 299—300.

- Elyakov G. B., Stonik V. A., Levina E. V., Slanke V. P., Kuznetsova T. A., Levin V. S. [Еляков Г. Б., Стоник В. А., Левина Э. В., Сланке В. П., Кузнецова Т. А., Левин В. С.] Glycosides of marine invertebrates—I. A comparative study of the glycoside fractions of Pacific sea cucumber.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1973, v. 44 B, p. 325—336.
- Elyakov G. B., Kuznetsova T. A., Stonik V. A., Levin V. S., Albores R. [Еляков Г. Б., Кузнецова Т. А., Стоник В. А., Левин В. С., Альборес Р.] Glycosides of marine invertebrates—II. A comparative study of the glycosides from cuban sublittoral holothurians.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1975a, v. 52 B, p. 413—417.
- Elyakov G. B., Stonik V. A., Levina E. V., Levin V. S. [Еляков Г. Б., Стоник В. А., Левина Э. В., Левин В. С.] Glycosides of marine invertebrates—III. Biosynthesis of stichoposides from acetate.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1975b, v. 52 B, p. 321—323.
- Elyakova L. A., Shirokova N. I., Oshitok G. I., Uvarova N. I. [Елякова Л. А., Широкова Н. И., Ошиток Г. И., Уварова Н. И.] A quest for glycosidases that hydrolyze certain triterpene and steroid glycosides in marine invertebrates.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1974, 48 B, v. 2, p. 181—184.
- Farmanfarman A. The respiratory physiology of echinoderms.—In: *Physiology of Echinodermata*. Ed. R. A. Booloitian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 245—266.
- Favorov V. V., Vaskovsky V. E. [Фаворов В. В., Васьковский В. Е.] Alginases of marine invertebrates.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1971, v. 38 B, p. 689—696.
- Franssen J., Jeuniaux Ch. Digestion de l'acide alginique chez les invertébrés.—*Cah. Biol. Mar.*, 1965, v. 6, p. 1—21.
- Furukohri T. Some properties of myosin B from sea-cucumber longitudinal muscle.—*Sci. Rep. Tohoku Univ. (Biol.)*, 1971a, v. 36, N 1—2, p. 31—40.
- Furukohri T. Adenosine triphosphatase activity of myosin of sea-cucumber longitudinal muscle.—*Sci. Rep. Tohoku Univ. (Biol.)*, 1971b, v. 36, N 1—2, p. 41—55.
- Giese A. C. On the biochemical constitution of some echinoderms.—In: *Physiology of Echinodermata*. Ed. R. A. Booloitian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 757—797.
- Glynn P. W. Active movements and other aspects of the biology *Astichopus* and *Leptosynapta* (Holothuroidea).—*Biol. Bull.* 1965, v. 119, p. 80—86.
- Hauksson E. Feeding biology of *Stichopus tremulus*, a deposit-feeding holothurian.—*Sarsia*, 1979, v. 64, N 3, p. 155—160.
- Herreid C. J., Larussa V. F., DeFesi Ch. R. Blood vascular system of the sea cucumber *Stichopus moebii*.—*J. Morphol.*, 1976, v. 150, p. 423—452.
- Hetzel H. P. Studies on holothurian coelomocytes. I. A survey of coelomocyte types.—*Biol. Bull., mar. biol. Lab. Woods Hole*, 1963, v. 125, p. 289—301.
- Hetzel H. P. Studies on holothurian coelomocytes. II. Origin of coelomocytes and the formation of brown bodies.—*Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 1965, v. 128, p. 102—111.
- Hill R. B., Reinschmidt D. Relative importance of the antioxidant and anesthetic properties of propylene phenoxetol in its action as a «preservative» for living holothurians.—*J. Invertebr. Pathol.*, 1976, v. 28, N 1, p. 131—135.
- Hyman L. H. The invertebrates. IV. Echinodermata. New York: McGraw-Hill, 1955. 763 p.
- Ichikawa R. On the concentration factors of some important radionuclides in the marine food organisms.—*Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1961, v. 27, p. 66—71.
- Imai T., Inaba D., Sato R., Hatanaka M. On the artificial breeding of Japanese sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka.—*Bull. Inst. Agri. Res., Tohoku Univ.*, 1950, v. 2, N 2, p. 269—277.
- Isay S. V., Makarchenko M. A., Vaskovsky V. E. [Исай С. В., Макаренко М. А., Васьковский В. Е.] A study of glyceryl ethers—I. Content of α -glyceryl ethers in marine invertebrates from the sea of Japan and tropical regions of the Pacific ocean.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1976, v. 55 B, N 2, p. 301—305.
- Isemura M., Ikenaka T. Collagen glycopeptides from sea cucumber *Stichopus japonicus*.—*Experientia*, 1977, v. 33, N 7, p. 871—872.
- Ishiwata N., Fushimi H., Kon T., Nanba T. Studies concerning the fishery biology of the sea urchin, *Hemicentrotus pulcherrimus* (A. Agassiz) in Kaji, Fukui prefecture—II. On the substratum, algal vegetation and macrobenthic animal community of the habitat of the sea urchin.—*La mer (Bull. Soc. franco-japon. d'océanogr.)*, 1977, v. 15, N 3.
- Isono T. The regeneration of *Stichopus japonicus*.—*Suisan Kenkyushi*, 1925, v. 24, N 9, p. 202—203.

- Jespersen A., Lutzen J.** On the ecology of the aspidochirote sea cucumber *Stichopus tremulus* (Gunnerus).—Norv. J. Zool., 1971, v. 19, N 2, p. 117—132.
- Kawaguti S.** Electron microscopy on the intestinal wall of the sea-cucumber with special attention to its muskule and nerve plexus.—Biol. J. Okayama Univ., 1964, v. 10, N 1—2, p. 39—50.
- Kawaguti S.** Electron microscopy on the body wall of the sea cucumber with the special attention to its musous cells.—Biol. J. Okayama Univ., 1966, v. 12, p. 35—45.
- Kawaguti S., Ikemoto N.** Electron microscopy on the longitudinal muscle of the sea-cucumber.—In: Molecular biology of muscular contraction. Eds. S. Ebashi et al. Tokyo, Osaka: Igaku Shoin Ltd., 1965, p. 124—131.
- Kinosita T.** A study on the spawning season of *Stichopus japonicus*.—Hokkaido Suisan Shikenjyo Junpo, 1938, v. 373, p. 1—7.
- Kinosita T., Sibuya S.** Investigation on the spawning season of *Stichopus japonicus*, 1.—Hokkaido Suisan Shikenjyo Junpo, 1936a, v. 311, p. 11—12.
- Kinosita T., Sibuya S.** Investigation on the spawning season of *Stichopus japonicus*, 2.—Hokkaido Suisan Shikenjyo Junpo, 1936b, v. 312, p. 4—5.
- Kinosita T., Tanaka S.** The food of *Stichopus japonicus* in Hokkaido.—Suisan Kenkyushi, 1939, v. 34, N 1, p. 32—35.
- Kitagawa I., Sugawara T., Yosioka I.** Structure of stichopogenin A₄, the genuine aglycone of holotoxin A isolated from *Stichopus japonicus* Selenka.—Tetr. Letters, 1975, v. 11, p. 963—966.
- Kitagawa I., Sugawara T., Yosioka I., Kuriyama K.** Saponin and sapogenol. XIV. Antifungal glycosides from the sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. (1) Structure of stichopogenin A₄, the genuine aglycone of holotoxin A.—Chem. Pharm. Bull., 1976a, v. 24, N 2, p. 266—274.
- Kitagawa I., Sugawara T., Yosioka I.** Saponin and sapogenol. XV. Antifungal glycosides from the sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. (2) Structure of holotoxin A and holotoxin B.—Chem. Pharm. Bull., 1976b, v. 24, N 2, p. 275—284.
- Kitagawa I., Yamanaka H., Kobayashi M., Nishino T., Yosioka I., Sugawara T.** Saponin and sapogenol. XXVII. Revised structures of Holotoxin A and Holotoxin B, two antifungal oligoglycosides from the sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka.—Chem. Pharm. Bull., 1978, v. 26, N 12, p. 3722—3731.
- Kusuki Y.** Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds. II. Organic content of faecal materials.—Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1977, v. 43, N 2, p. 167—171.
- Lampert K.** Die Seewalzen.—Holothurioidea.—In: Semper C. Reisen im Archipel der Philippinen. II Teil, Bd IV, 3 Abt. Wiesbaden, 1885, 4. 310 p.
- Lopez G. R., Levinton J. S.** The availability of microorganisms attached to sediment particles as food for *Hydrobia ventrosa* Montagu (Gastropoda: Prosobranchia).—Oecologia (Berl.), 1978, v. 32, N 3, p. 263—275.
- Ludwig H.** Drei Mittheilungen über alte und neue Holothuriarten.—Sitzb. Berlin Akad., 1887, N 54, p. 1—28 (1217—1244).
- Ludwig H.** Die Seewalzen.—In: Bronn H. G. Klassen und Ordnungen der Thier-Reiches. Leipzig, 1889—1892, Bd 2, Abt. 3. 447 p.
- Lützen J.** Biology and structure of *Cystobia stichopi*, N. Sp., (Eugregarina, Family Urosporidae), a parasite of the holothurian *Stichopus tremulus* (Gunnerus).—Nyt. Mag. Zool., 1968, v. 16, N 1, p. 14—19.
- Lützen J.** Studies on the life history of *Enteroxenos bonniei*, a gastropod endoparasitic in aspidochirote holothurians.—Ophelia, 1979, v. 18, N 1, p. 1—51.
- Marenzeller E.** Neue Holothurien von Japan und China.—Verh. Zool.—botan. Ges. Wien, 1881, p. 3—22 (121—140).
- Margolin A. S.** Swimming of the sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) in response to sea stars.—Ophelia, 1976, v. 15, N 2, p. 105—114.
- Matsumura T.** Collagen fibrils of the sea cucumber, *Stichopus japonicus*: purification and morphological study.—Connect. Tissue Res., 1974, v. 2, N 2, p. 117—125.
- Matsumura T., Schinmei M., Nagai Y.** Disaggregation of connective tissue: preparation of fibrous components from sea cucumber body wall and calf skin.—J. Biochem., Tokyo, 1973, v. 73, N 1, p. 155—162.
- Matsuno T., Ito T.** Gonadal pigments of sea-cucumber *Stichopus japonicus* Selenka (Echinodermata).—Experientia, 1971, v. 27, fasc. 5, p. 509.
- Matsuno T., Sakushima A., Ishida T.** Seasonal variations of saponin and its distribution in the body of sea cucumber, *Stichopus japonicus*.—Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 1973, v. 39, N 3, p. 307—310.

- Meadows P. S., Campbell J. I.** Habitat selection by aquatic invertebrates.—*Adv. mar. Biol.*, 1972, v. 10, p. 271—382.
- Mitsukuri K.** A list of Holothurians known to occur in Japan.—*Zool. Magaz.*, Zool. Soc. Tokyo, 1896, v. 8, N 97, p. 408.
- Mitsukuri K.** On changes which are found with advancing age in the calcareous deposits of *Stichopus japonicus* Selenka.—*Ann. Zool. Japon.*, 1897, v. 1, parts 1—2, p. 31—42.
- Mitsukuri K.** Notes on the habits and life history of *Stichopus japonicus* Selenka.—*Annot. Zool. Japon.*, 1903, v. 5, p. 1—21.
- Mitsukuri K.** Studies on the actinopodous Holothurioidea.—*J. Coll. Sci. Univ. Tokyo*, 1912, v. 29, art. 2, p. 1—284.
- Mosher C.** Notes on natural evisceration of the sea cucumber *Actinopyga agassizi* Selenka.—*Bull. mar. Sci. Gulf. Caribb.*, 1965, v. 15, p. 255—258.
- Mottet M. G.** The fishery biology and market preparation of sea cucumber.—*Techn. Rep. Wash. Dep. Fish.*, 1976, N 22, p. 1—44.
- Newell R. C., Courtney W. A. M.** Respiratory movements in *Holothuria forskali* Delle Chiaje.—*J. Exp. Biol.*, 1965, v. 42, p. 45—57.
- Nigrelli R. F.** The effects holothurin on fish, and mice with sarcoma 180.—*Zoologica (New York)*, 1952, v. 37, p. 89—90.
- Nishi C., Tanaka K.** On the polyfucose sulfate—protein complex of *Stichopus japonicus* Selenka.—*Mem. Osaka Kyoiku Univ.*, 1976, ser. 3, v. 25, p. 125—134.
- Nishimura S.** The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part III.—*Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 1965, v. 13, N 5, p. 365—384.
- Nishimura S.** The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part V.—*Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 1969, v. 17, N 2, p. 67—142.
- Nichols D.** Functional morphology of the water-vascular system.—In: *Physiology of Echinodermata*/Ed. R. A. Boolootian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 219—244.
- Nomura T., Tsuchia Y., André D., Barbier M.** Sur la biosynthèse des stéroïdes de l'holothurie *Stichopus japonicus*.—*Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1969, v. 35, N 3, p. 299—302.
- Ohshima H.** Report on holothurians collected by the United States fisheries steamer «Albatross» in the northwestern Pacific during the summer of 1906.—*Proc. U. S. Nat. Mus. Smithsonian Inst.*, 1915, v. 48, N 2073, p. 213—295.
- Ohshima H.** Notes on some pycnogons living semiparasitic on holothurians.—*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, 1927, v. 3, p. 610—612.
- Ohshima H.** Albinismo en holoturioj.—*Annot. Zoolog. Japon.*, 1932, v. 13, N 5, p. 461—465. (Эсперанто).
- Ovodov Yu. S., Gorshkova R. P., Tomshich S. V., Adamenko M. N.** [Оводов Ю. С., Горшкова Р. П., Томшич С. В., Адаменко М. Н.] Polysaccharides of some Japan sea invertebrates.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1969, v. 29 B, p. 1093—1098.
- Ozaki Y.** On a new genus of parasitic turbellaria, *Xenometra* and a new species of *Anoplodium*.—*J. Sci., Ser. B, Div. 1 (Zool.)*, 1932, v. 1, art. 6, p. 81—89.
- Panning A.** Die Trepangfischerei.—*Mitt. zool. St. Inst. Hamb.*, 1944, v. 49, p. 1—76.
- Parker G. H.** The locomotion of the holothurian *Stichopus panamensis* Clark.—*J. Exp. Zool.*, 1921, v. 33, p. 205—208.
- Pawson D. L.** The holothurian fauna of Cook Strait, New Zealand.—*Zool. Pubs. Vict. Univ.*, 1963, N 36, p. 1—38.
- Prim P., Lawrence J. M., Turner R. L.** Protein, carbohydrate, and lipid levels of the adult body wall of *Actinopyga agassizi*, *Synaptula hydriformis* and *Pentacta pygmaea* (Echinodermata: Holothuroidea).—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1976, v. 55 B, N 2, p. 307—309.
- Ritz V., Storch V.** Zum ultrastrukturellen Aufbau der Blutgefäße der Holothuroidea und Echinoidea (Echinodermata).—*Zool. Anz.*, 1978, v. 201, N 1—2, p. 64—76.
- Roberts D.** Deposit-feeding mechanisms and resource partitioning in tropical holothurians.—*J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1979, v. 37, N 1, p. 43—46.
- Robertson D. A.** Volume changes and oxygen extraction efficiency in the holothurian, *Stichopus mollis* (Hutton).—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1972, v. 43 A, p. 795—800.
- Rosati F.** The fine structure of the alimentary canal of holothurians.—*Monit. Zool. Ital.*, 1968, v. 2, N 2, p. 49—86.
- Rosati F.** The fine structure of the alimentary canal of holothurians. 2. The upta-

- ke of ferritin and iron dextran.—*Monit. Zool. Ital.*, 1970, v. 4, N 3, p. 107—113.
- Shida S.** Electron microscopic studies on the longitudinal muscle of the sea cucumber (*Stichopus japonicus*).—*Sci. Repts. Tohoku Univ. (Biol.)*, 1971, ser. 4, v. 35, p. 175—187.
- Shimada S.** Antifungal steroid glycoside from sea cucumber.—*Science*, 1969, N 163, p. 1462.
- Selenka E.** Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien.—*Zeits. f. w. Zool.*, 1867, Bd 17, p. 291—374.
- Semper C.** Holothurien.—In: *Reisen im Archipel der Philippinen*. Wiesbaden, 1868, 288 p.
- Severin S. E., Boldyrev A. A., Lebedev A. V.** [Северин С. Е., Болдырев А. А., Лебедев А. В.] Nitrogenous extractive compounds of muscle tissue of invertebrates.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1972, v. 43 B, N 2, p. 369—381.
- Sheikh Y. M., Djerasse C.** Biosynthesis of sterols in the sea cucumber *Stichopus californicus*.—*Tetrah. Letters*, 1977, v. 36, p. 3111—3114.
- Sivickis P. B., Domantay J. S.** The morphology of *Stichopus chloronotus* (Brandt).—*Philip. J. Sci.*, 1928, v. 37, p. 299—333.
- Sluiter C. P.** Die Holothurien der Siboga — Expedition.—*Siboga Exped.*, 1901, v. 44, p. 1—142.
- Smith J. E.** The form and functions of the nervous system.—In: *Physiology of Echinodermata*. Ed. R. A. Boolootian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 503—511.
- Sova V. V., Elyakova L. A., Vaskovsky V. E.** [Сова В. В., Елякова Л. А., Васюковский В. Е.] The distribution of laminarinases in marine invertebrates.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1970, v. 32 B, p. 459—464.
- Strathmann R. R.** Larval feeding in echinoderms.—*Amer. Zool.*, 1975, v. 15, p. 717—730.
- Suguri A.** Sea cucumbers.—In: *The culture of 60 shallow marine species*. Publ. Taisei Shuppansha, 1965, p. 297—303.
- Swan E. F.** Seasonal evisceration in the sea cucumber, *Parastichopus californicus* (Stimpson).—*Science*, 1961, v. 133, p. 1078—1079.
- Takahashi K.** Muscle physiology.—In: *Physiology of Echinodermata*. Ed. R. A. Boolootian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 513—528.
- Takahashi M.** Contractile properties of holothurian muscle.—*Sapporo Med. J.*, 1974, v. 43, N 5, p. 327—333.
- Tanaka Y.** Feeding and digestive processes of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1958a, v. 9, p. 14—28.
- Tanaka Y.** Seasonal changes occurring in the gonad of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1958b, v. 9, N 1, p. 29—36.
- Tanaka K., Nishi C., Takaya M., Uchiyama T.** A hexosamine — containing polyfucose sulfate-protein complex from *Stichopus japonicus* Selenka.—*J. Biochem.*, Tokyo, 1972, v. 72, N 5, p. 1265—1267.
- Tanikawa E.** Studies on the proteins of the meat of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka).—*Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955a, v. 3, p. 1—91.
- Tanikawa E.** Studies on the nutritive value of the meat of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka). I. General introduction and explanation of plan of investigation.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955b, v. 5, N 4, p. 338—340.
- Tanikawa E., Akiba J., Yoshitani S.** Ditto. II. Seasonal changes of chemical components of the meat of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955a, v. 5, N 4, p. 341—345.
- Tanikawa E., Yoshitani S.** Ditto. III. A comparison of the chemical components of the meat of sea cucumber with the meat of other marine animals.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955, v. 5, N 4, p. 346—347.
- Tanikawa E., Akiba M., Yoshitani S.** Ditto. IV. Digestibility of meat of sea cucumber.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955b, v. 5, N 4, p. 348—351.
- Tanikawa E., Ishiko H.** Ditto. V. Nitrogen distribution and amino acid composition of protein of meat of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955, v. 6, N 1, p. 37—41.
- Tanikawa E., Ishiko H., Motohiro T.** Ditto. VI. Nitrogen distribution and kind of chemical components of the extractives of the meat and skin parts of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955, v. 6, N 1, p. 42—48.
- Tanikawa E., Wakasa T.** Ditto VII. Inorganic matter in the meat of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955, v. 6, N 1, p. 49—51.
- Tanikawa E., Akiba M., Yamashita J.** On the streaming birefringence observed in the meat extracts of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka). I—III.—*Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 1955, v. 21, N 3, p. 175—178, 179—182, 183—186.

Tanikawa E., Akiba M., Ishiko H., Yoshitani S. Studies on post-mortem changes in the chemical constitution of the meat of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka). I. Changes in the amounts of lactic acid and glycogen in the meat of *Stichopus japonicus* during the period of rigor mortis.—Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1955, v. 6, N 1, p. 52—56.

Tanikawa E., Akiba M., Yoshitani S. Ditto. II. Autolysis of the meat of *Stichopus japonicus*.—Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1955c, p. 57—62.

Tanikawa E., Motochiro T., Wakasa T. Ditto. III. The putrefaction of the meat of *Stichopus japonicus*.—Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1955a, v. 6, N 1, p. 63—72.

Tanikawa E., Motohiro T., Wakasa T. Ditto. IV. Determination of the freshness of the meat of *Stichopus japonicus* and the limit of freshness for use as the raw material of canned food.—Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 1955b, v. 6, N 1, p. 73—79.

Tauchi M., Matsumoto I. Propagation of *Stichopus japonicus* Selenka around Iejima Island in Hyogo Prefecture.—Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 1954, v. 20, N 5, p. 386—387.

Théel H. Holothurioidea. Part 2.—Rep. Sci. Results. Voy. «Challenger» (Zool), 1886, v. 39, p. 1—290.

Theel J. H. On amoebocytes and other coelomic corpuscles in the perivisceral cavity of echinoderms. III. Holothurids.—Ark. Zool., 1921, v. 13, N 25, p. 1—40.

Tokuhisa S. On *Stichopus japonicus* in Nanao Bay.—Suisan Kenkyushi, 1915, v. 10, N 2, p. 33—37.

Toyama Y., Takagi T. Fatty oils of *Stichopus japonicus*, *Astriclypeus manni*, *Clypeaster japonicus* and *Gorgonocephalus carui*.—Mem. Fac. Eng. Nagoya Univ., 1955, v. 7, N 2, p. 151—155.

Tunnicliffe V., Risk M. J. Relationships between the bivalve *Macoma baltica* and bacteria in intertidal sediments: Minas Basin, Bay of Fundy.—J. Mar. Res., 1977, v. 35, N 3, p. 499—507.

Vader W. Associations between amphipods and echinoderms.—Astarte, 1973, v. 11, N 2, p. 123—124.

Vaskovsky V. E., Korotchenko O. D., Kosheleva L. P., Levin V. S. [Васьковский В. Е., Коротченко О. Д., Кошелева Л. П., Левин В. С.] Arsenic in the lipid extracts of marine invertebrates.—Comp. Biochem. and Physiol., 1972, v. 41 B, p. 777—784.

Vaskovsky V. E., Kostetsky E. Y. [Васьковский В. Е., Костецкий Э. Я.] Phospholipids of marine invertebrates.—Shem. Phys. Lipids, 1969, v. 3, p. 102—105.

Vaskovsky V. E., Kostetsky E. Y., Svetashev V. I., Zhukova I. G., Smirnova G. P. [Васьковский В. Е., Костецкий Э. Я., Светашев В. И., Жукова И. Г., Смирнова Г. П.] Glycolipids of marine invertebrates.—Comp. Biochem. and Physiol., 1970, v. 34, p. 163—177.

Vaskovsky V. E., Suppes Z. S. [Васьковский В. Е., Суппес З. С.] Phospholipases of marine invertebrates—I. Distribution of phospholipase A.—Comp. Biochem. and Physiol., 1972, v. 43 B, p. 601—609.

Westblad E. New turbellarian parasites in Echinoderms.—Arkiv för zoologi, 1953, Bd 5, N 2, p. 269—287.

Yamanouchi T. Notes on the behaviour of the holothurian *Caudina chilensis* (J. Müller).—Sci. Rep. Tohoku Univ. (Biology), 1929, v. 4, p. 73—115.

Yamanouchi T. Food habits of *Stichopus japonicus*.—Jap. J. Zool., 1942, v. 54, N 9, p. 344—346.

Yamanouchi T. On the poisonous substances contained in holothurians.—Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1955, v. 4, p. 183—203.

Yamanouchi T. The daily activity rhythms of the holothurians in the coral reef of Palao Islands.—Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1956, v. 5, N 3, p. 45—60 (347—362).

Yazaki M. On some physico-chemical properties of the pericardial fluid and of the blood of the Japanese oyster, *Ostrea circumpecta* Pils., with reference to the change of milieu extérieur.—Sci. Rep. Tohoku Univ. (Biology), 1929, v. 4, p. 285—314.

Yokoe Y., Yasumasu I. The distribution of cellulase in invertebrates.—Comp. Biochem. and Physiol., 1964, v. 13, p. 323—338.

Yingst J. Y. The utilization of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit-feeding holothurian.—J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1976, v. 23, N 1, p. 55—69.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие	4
Введение	5
Глава 1 Систематика	7
Глава 2 Морфология	13
Глава 3 Физиология	50
Глава 4 Биохимия	67
Глава 5 Ареал	78
Глава 6 Среда обитани	88
Глава 7 Питание	95
Глава 8 Размножение	107
Глава 9 Развитие и рост	117
Глава 10 Поведение, ритмы активности	131
Глава 11 Враги, паразиты	141
Глава 12 Численность, биомасса	143
Глава 13 Продукционные показатели	150
Глава 14 Промысел	155
Глава 15 Обработка	161
Глава 16 Фармакология	168
Глава 17 Охрана и воспроизводство Литература	173 180

C O N T E N T S

Preface	4
Introduction	5
Chapter 2 Morphology	13
Chapter 1 Systematics	7
Chapter 3 Physiology	50
Chapter 4 Biochemistry	67
Chapter 5 Spread	78
Chapter 6 Environment	88
Chapter 7 Feeding	95
Chapter 8 Reproduction	107
Chapter 9 Development and growth	117
Chapter 10 Behaviour and activity rhythms	131
Chapter 11 Enemies and parasites	141
Chapter 12 Abundance and biomass	143
Chapter 13 Production characteristics	150
Chapter 14 Fishery	155
Chapter 15 Preparation	161
Chapter 16 Pharmacology	168
Chapter 17 Protection and cultivation	173
References	180

ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ТРЕПАНГ

Редактор Н. А. Вандакурова

Художник Г. П. Писарева

Техн. редактор Н. М. Белохонова

Корректоры Р. А. Ютавчикова, В. В. Краснова

ИБ 796. ВД 14103. Сдано в набор 26.06. 1980 г. Подписано к печати 23.02. 1981 г.

Формат 70×100/16. Усл. печ. л. 16,7. Уч.-изд. л. 15,3.

Тираж 1000. Цена 2 р. 30 к. Заказ 2284.

Дальневосточное книжное издательство Государственного Комитета РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Владивосток, Ленинская, 43.

Полиграфический комбинат Управления издательств, полиграфии и книжной торговли
Приморского крайисполкома,
Владивосток, Океанский пр., 69