

УДК 593.961.3.57.06

О ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ ГОЛОТУРИЙ *CUCUMARIA FRONDOSA* И *C. JAPONICA* (DENDROCHIROTIDA, CUCUMARIIDAE)

© 1997 г. В. С. Левин, Е. Н. Гудимова

*Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
Петропавловск-Камчатский 683602; Мурманский морской биологический институт РАН,
Дальние Зеленцы, Мурманская обл. 184631*

Поступила в редакцию 18.03.96 г.

Рассмотрены строение, распространение, экология *Cucumaria frondosa* и *C. japonica*, а также состав содержащихся в них тритерпеновых гликозидов. Указанные виды существенно различаются строением спикул кожи тела, интроверта, щупалец и ножек, окраской внутренних органов, размером яиц, химической структурой гликозидов. Приведенные данные подтверждают таксономическую самостоятельность этих видов; таким образом, высказываемое в литературе мнение о том, что *C. japonica* – подвид *Cucumaria frondosa* – не имеет под собой оснований.

Cucumaria frondosa и *C. japonica* относятся к числу наиболее крупных и массовых голотурий отряда Dendrochirotida, имеющих (особенно второй вид) существенное промысловое значение и упоминающихся во многих сводках; тем не менее таксономические отношения этих видов до сих пор нельзя считать окончательно установленными.

Вопрос о видовой самостоятельности *C. japonica* неоднократно, начиная с Бриттена (Britten, 1907), подвергался сомнению. Ряд исследователей высказывали мнение, что *C. japonica* – только подвид (Савельева, 1941; Lambert, 1984) или вариант (Mortensen, 1932; Panning¹, 1949, 1955) *C. frondosa*.

Мортенсен (Mortensen, 1932, с. 45) полагал, что “скорее дело личного вкуса считать *C. japonica* самостоятельным видом или только вариантом *C. frondosa*”. Однако к настоящему времени накопились новые данные, важные для систематики указанных видов. Появилась и информация совершенного иного типа – сведения о химическом составе тритерпеновых гликозидов голотурий, которые можно привлекать к решению таксономических проблем (Левин и др., 1985; Калинин и др., 1994). Все это позволяет со значительно большей уверенностью обосновать таксономические отношения *C. frondosa* и *C. japonica*.

Просмотрены собственные сборы *C. japonica* из различных районов залива Петра Великого (Японское море), лагуны Буссе и залива Анива (о-в Сахалин); предварительно определенные как *C. japonica* собственные сборы с западной и восточной Камчатки и коллекционные материалы ЗИН РАН, С.-Петербург, с Курильских о-вов, Камчатки, Командорских о-вов (всего несколько тысяч экземпляров); предварительно определенные как *C. frondosa japonica* материалы с западного побережья Канады и с Алеутских о-вов (Королевский музей Британской Колумбии, Виктория, Канада – 12 экз.); собственные сборы *C. frondosa* из Баренцева моря, преимущественно с Канинской банки и Семи Островов (несколько сотен экземпляров).

Авторы признательны Ф. Ламберту за предоставленную возможность ознакомиться с материалами из Королевского музея Британской Колумбии.

СРАВНЕНИЕ *C. frondosa* И *C. japonica*

Строение

По внешнему облику *C. frondosa* и *C. japonica* практически не различаются. Тело этих голотурий плотное, цилиндрическое или бочонковидное, на заднем конце широко закругленное или слегка оттянутое, при сильном сжатии почти шарообразное; оно несколько загнуто на спинную сторону, что особенно заметно у живых голотурий.

¹ Баранова (1980, с. 109) ошибается, указывая, что Паннинг (Panning, 1949, S. 416; 1955, S. 38) рассматривал *C. frondosa* и *C. japonica* как самостоятельные виды.

Амбулакральные ножки крупные, втяжные, у взрослых особей на брюшной стороне обычно расположены только по радиусам в 2–4 ряда; на спинной стороне ножки мельче и часто преобразованы в папиллы. Расположение ножек может сильно варьировать – у одних особей их мало и в средней части тела животного они вообще отсутствуют даже на радиусах, у других встречаются и в интеррадиусах; вообще расположение ножек не может служить сколь-нибудь надежным таксономическим признаком. У молодых кукумарий ножки располагаются более правильными полосами – зигзагообразно или одиночными рядами.

Щупалец 10, они крупные, обычно одного размера, но два вентральных могут быть несколько мельче.

Данные о размерах кукумарий достаточно условны, поскольку сильно зависят от степени сокращения тела. Для *C. japonica* указывается длина до 40 см, для *C. frondosa* – 50 см (Дерюгин, 1915; Deichmann, 1930; McKenzie, 1991), но обычно размеры значительно меньше – до 20 см. Масса тела крупных особей до 1.5–2 кг, средняя около 500 г.

Окраска тела сильно варьирует: темно-бурая, темно-фиолетовая, коричневая, сероватая, желтоватая; спинная сторона заметно светлее. У обоих видов встречаются совершенно белые особи; в некоторых популяциях *C. japonica* их доля может быть весьма значительна. Щупальца черные.

Очень сходно и внутреннее строение обоих видов. Стенка тела толстая, ее масса составляет до 20% от общей массы животного. Не удалось обнаружить различий в форме, расположении и размерах полиевого пузыря, каменистого канала, мышц-ретракторов, гонад и других структур; исключение составляет только расположение мезентерия (см. ниже).

Для обоих видов характерна сильная редукция (иногда до полного исчезновения) спикул кожи тела взрослых особей; чаще спикулы встречаются в покровах заднего конца тела. В литературе распространено мнение, что редукция спикул у *C. frondosa* выражена сильнее, чем у *C. japonica*, однако наши данные этого не подтверждают – у обоих видов это признак подвержен сильной индивидуальной изменчивости.

Возрастные изменения спикул кожи тела *C. frondosa* и *C. japonica* происходят сходным образом. Спикулы молодежи *C. frondosa* – в основном округлые пластинки с правильно расположенными отверстиями. Край пластинок ровный или слегка волнистый, у более взрослых животных – зазубренный; поверхность с редкими бугорками. Встречаются также пряжкообразные пластинки с четырьмя отверстиями (Edwards, 1910a, pl. 13, fig. 8–11; Deichmann, 1930, pl. 12, fig. 6–9). Возрастные изменения спикул *C. japonica* детально описаны нами в специальной работе.

Отличия формы спикул молодых особей кукумарий от таковых взрослых столь значительны, что молодежь *C. frondosa* иногда рассматривалась как другой вид, чаще *C. fusicola* (McKenzie, 1991). В то же время спикулы молодежи кукумарий могут быть весьма сходны со “взрослыми” спикулами другого вида и даже рода. Так, некоторые пластинки молодых *C. japonica* почти идентичны спикулам *Leptopentacta sachalinica*.

Имеются некоторые общие черты в составе наборов спикул взрослых голотурий. Встречаются почти прямоугольные пластинки с многочисленными, относительно правильно расположенными отверстиями: крупные тяготеют к одному узкому краю, мелкие – к другому, обычно более зазубренному (по терминологии А. Паннинга – Rapping, 1955, это спикулы *japonica*-типа). Помимо них, присутствуют и пластинки с более или менее хорошо развитыми лапчатыми выростами и бессистемным расположением отверстий (по Паннингу – *frondosa*-тип).

Окологлоточное кольцо *C. frondosa* и *C. japonica* имеет характерную для всех представителей рода *Cucumaria* s. str. форму – радиальные пластинки без задних выростов, вентральные радиальные и интеррадиальные пластинки не сливаются. Кольцо очень гибко из-за подвижного сочленения его элементов друг с другом и их собственной эластичности. Форма пластинок кольца может довольно сильно различаться в зависимости от состояния животных перед препарированием, а также их возраста. В связи с указанными особенностями использование строения этого образования для каких-либо таксономических выводов в пределах рода невозможно. Представляется нецелесообразным обсуждать и приводимые в некоторых работах различия в степени развития окологлоточного кольца у рассматриваемых видов, поскольку этот признак также подвержен сильной возрастной и индивидуальной изменчивости.

Принимая во внимание рассмотренные выше признаки, некоторые авторы находили различия между *C. frondosa* и *C. japonica*; по нашим же данным размах их варьирования не выходит за пределы внутривидовой изменчивости. В то же время по целому ряду других признаков между *C. frondosa* и *C. japonica* имеется ряд очень существенных различий.

Строение спикул

C. frondosa (рис. 1). К о ж а т е л а. Неправильно квадратные, округлые или слегка удлинённые перфорированные пластинки, часто с характерными выростами и лопастями различной формы и размера. Поверхность спикул гладкая либо несет разбросанные шипики; часто в центральной

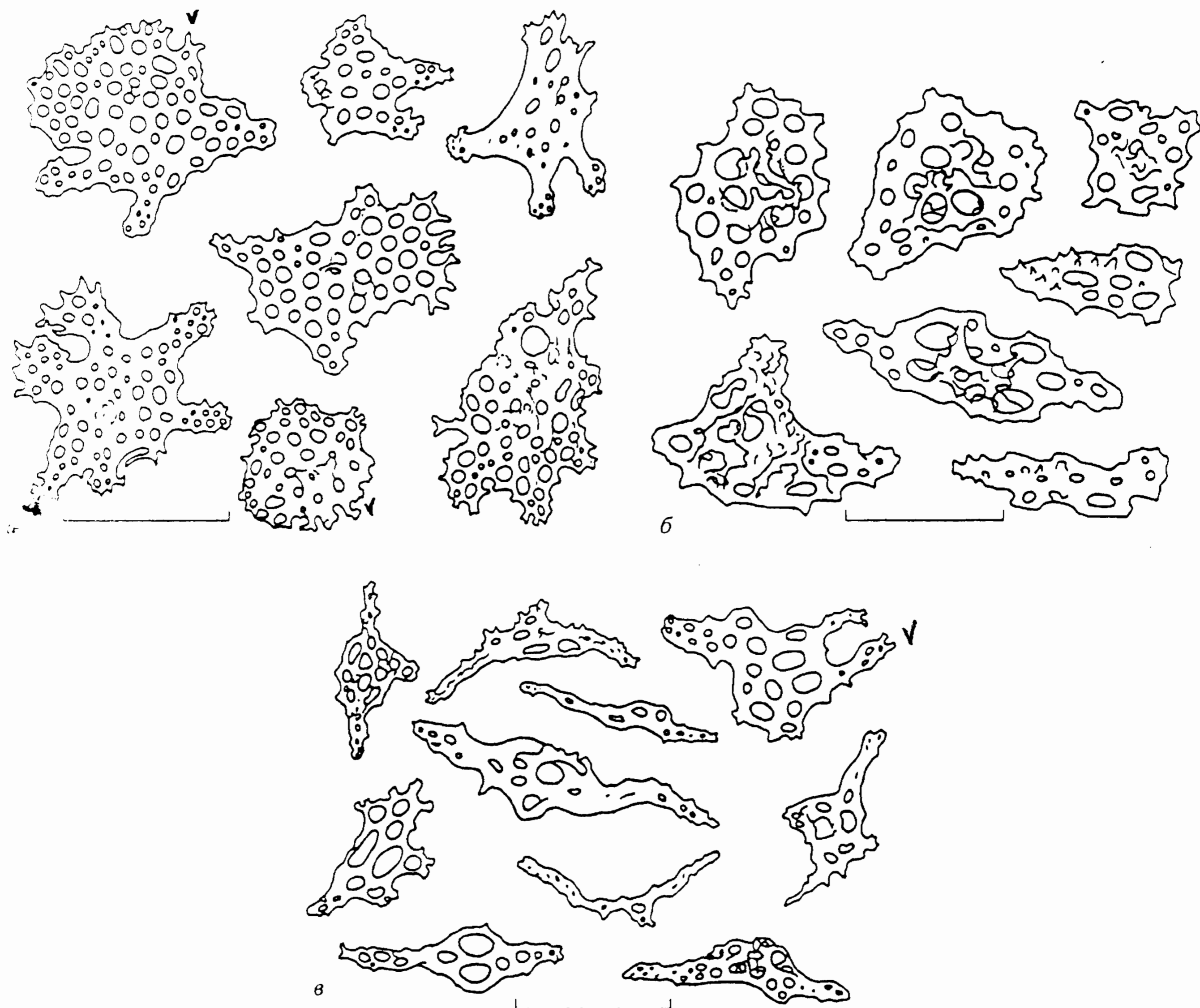


Рис. 1. Спикулы *Cucumaria frondosa*: а – из кожи тела, б – из интроверта, в – из щупалец. Масштаб 200 мкм.

части пластинок, особенно крупных, образуется неправильный перфорированный вырост. Размер 170–320 мкм.

Интроверт. Чаще продолговатые, иногда неправильной формы образования с гладким или зубчатым краем. Обычно это объемные двух- и даже трехслойные структуры; в средней части часто образуется мощный вырост. Размер 160–370 мкм.

Щупальца. Вытянутые перфорированные пластинки, часто с сильно развитым односторонним расширением в средней части, и прямые или изогнутые палочки – сплошные или с одиночными отверстиями. Поверхность спикул обоих типов может нести бугорки; в средней части пластинок могут образовываться стойки, отдельные

или сливающиеся в массивный вырост. Размер 160–350 мкм.

Ножки. Широкие пластинки, один узкий край обычно снабжен округлыми выростами, второй зубчатый или шиповатый. Конечная пластинка у взрослых особей всегда сложная, образована многочисленными (до 70) мелкими простыми пластинками и розетками.

Спикулы *C. frondosa* изображены в работах: Edwards, 1910a, pl. 13, fig. 8–19; 1910b, pl. 19, fig. 2–4; Cherbonnier, 1951, pl. 16, 17; Panning, 1955, Abb. 1, 2.

C. japonica (рис. 2). Кожа тела. В основном продолговатые перфорированные пластинки с шиповатым краем, чаще суженные к одному концу; встречаются пластинки округлой неправильной формы и треугольные. Отверстия многочис-

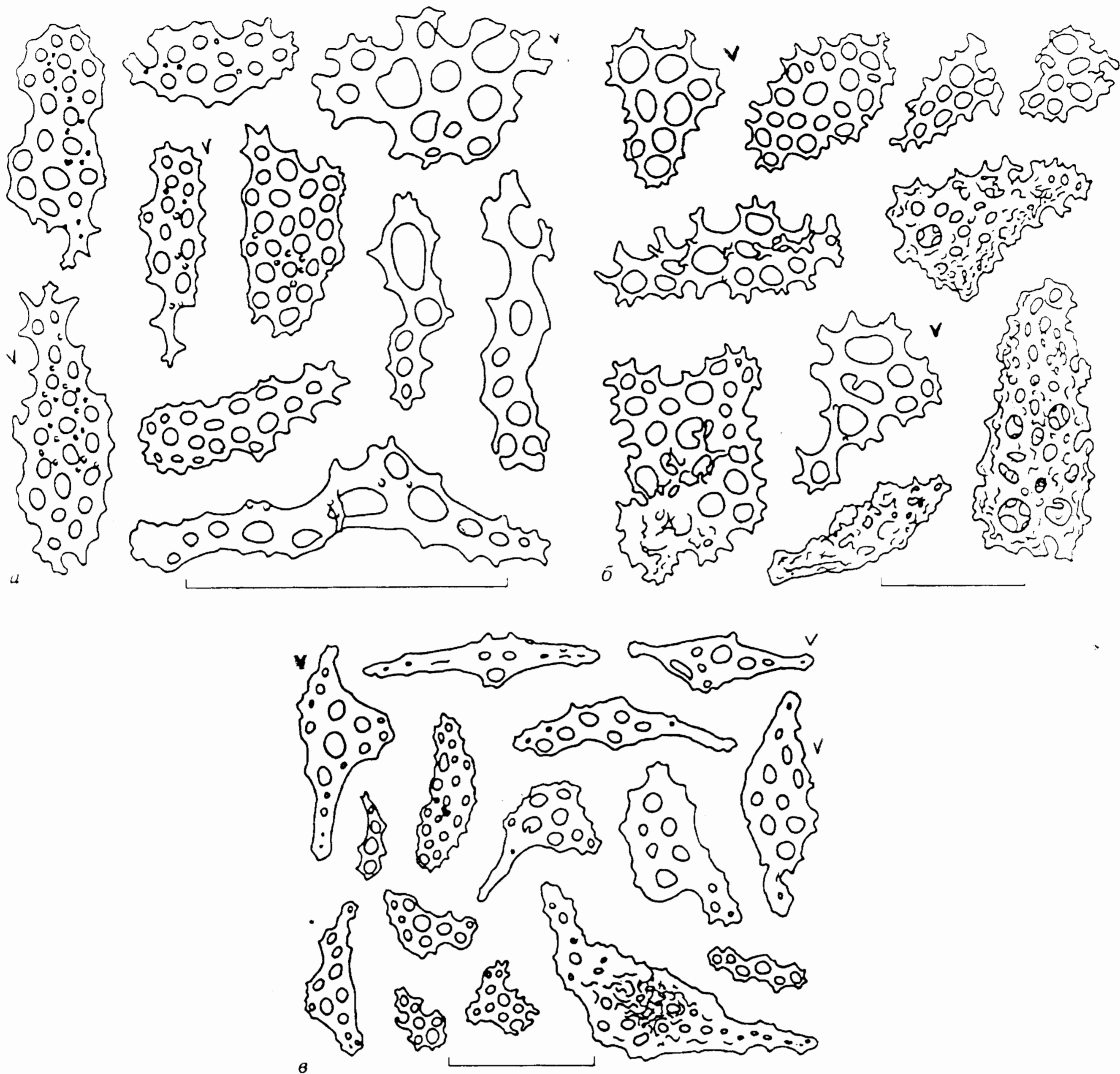


Рис. 2. Спиккулы *Siscutaria japonica*. Обозначения как на рис. 1.

ленные, округлые. Поверхность покрыта бугорками или шипиками. Размер 190–280 мкм.

И н т р о в е р т. Обычно решетчатые пластинки разной формы с зубчатым краем. По мере развития спиккул они утолщаются, на их поверхности появляются “мостики”, шиповатые выросты (последние могут образовываться в любом месте пластинки, а не только в средней части, как отмечал Осима – Ohshima, 1915). Удлиненные пластинки по мере развития могут преобразовываться в объемные решетчатые веретеновидные или конические структуры. Размер 160–400 мкм.

Щ у п а л ь ц а. Удлиненные пластинки с симметричным или односторонним расширением в средней части (240–320 мкм); мелкие тонкие решетчатые пластинки разной формы (80–120 мкм); вытянутые крупные массивные перфорированные пластинки с гладкой поверхностью или с выростами, которые могут сливаться, образуя объемную решетчатую структуру (300–420 мкм).

Н о ж к и. Спиккулы сходны с таковыми стенок тела, но меньше по размерам.

Земпер (Semper, 1868) в первоописании *S. japonica* указал на наличие радиально располагающихся вокруг клоакального отверстия очень

крупных пластинок с многочисленными мелкими отверстиями, отсутствующими у *C. frondosa*. Присутствие таких пластинок подтвердили Августин (Augustin, 1908) и Эдвардс (Edwards, 1910b, pl. 19, fig. 16). Однако другие исследователи (Britten, 1907; Mitsukuri, 1912 и др.) не смогли их обнаружить; не найдены такие пластинки и в нашем материале.

Изображения спикул *C. japonica* приведены в работах: Semper, 1868, Taf. 39, Fig. 18; Edwards, 1910a, pl. 19, fig. 15; Mitsukuri, 1912, fig. 48; Дьяконов, 1958, рис. 2; Баранова, 1971, рис. 1.

Расположение мезентерия (рис. 3)

У *C. frondosa* мезентерий кишечника проходит от переднего конца тела в миддорсальном интеррадиусе, пересекает левую дорсальную и вентральную продольные мышечные ленты (при этом перфорируясь мышцами-ретракторами) и вдоль левой стороны мидвентральной мышечной ленты, а затем срединной ее линии спускается к клоаке (Deichmann, 1930; собств. набл.). Прохождение мезентерия у *C. japonica* в средне-задней части тела имеет существенное отличие – он пересекает мидвентральную мышечную ленту у основания соответствующего ретрактора, образует петлю в интеррадиусе и подходит к клоаке по срединной линии мидвентральной ленты.

Окраска некоторых внутренних структур обоих видов существенно различается:

	<i>C. frondosa</i>	<i>C. japonica</i>
Каменный канал	Ярко-красный	Светло-оранжевый
Мадрепорит	Розовый	Светло-оранжевый
Подневный пузырь	Оранжевый	Розоватый
Женская гонада	Бордово-коричневая	Тускло-зеленая
Яйца	Ярко- или вишнево-красные	Зеленые

Очень значительны различия в репродуктивной системе самок обоих видов. Помимо отмеченных различий в окраске женской гонады и яиц, весьма велика разница в размерах последних: у *C. frondosa* размер яиц 875–900 мкм и более, у *C. japonica* – 500–600 мкм (прекрасная иллюстрация известного "Правила Расса").

Химическая структура гликозидов

Химическое исследование гликозидов *C. japonica* и *C. frondosa* (Калинин и др., 1994) показало, что общая черта соединений этой группы – наличие пентасахаридной разветвленной по второму моносахаридному звену (хиновозе) углеводной

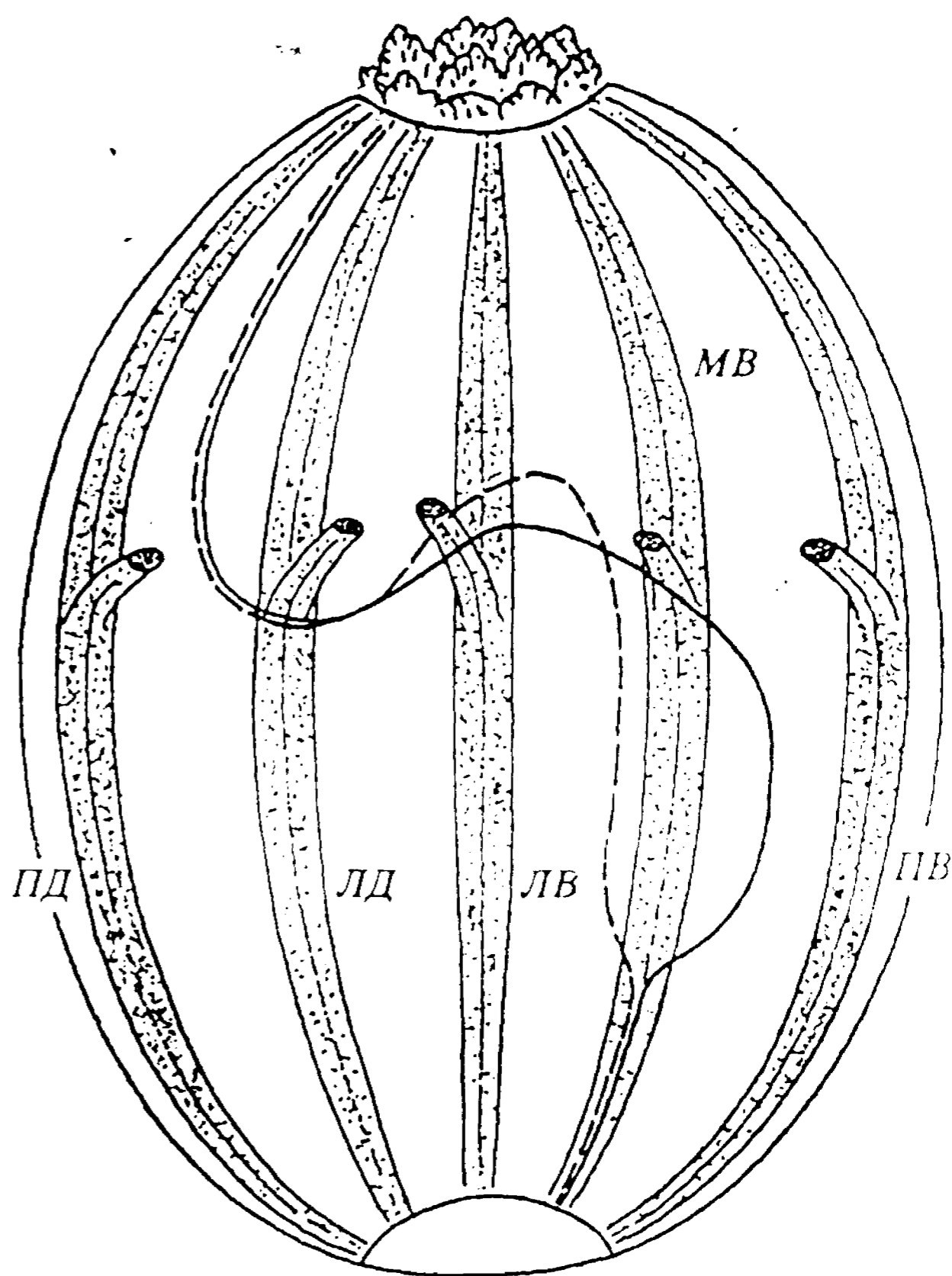


Рис. 3. Расположение мезентерия у *Cuscutaria japonica* (сплошная линия) и *C. frondosa* (штриховая линия). Радиусы: ЛВ, ПВ, МВ – левый, правый и срединный вентральный; ЛД и ПД – левый и правый дорсальный.

цепи, сульфатной группы в положении 4 ксилозного остатка и 7(8) – двойной связи в агликоне.

Для *C. japonica* установлено строение 11 гликозидов (кукумариозидов). Кукумариозиды содержат глюкозу в качестве третьего моносахаридного остатка с углеводной цепи и 16-кетогруппу в агликоне. Основной компонент гликозидной суммы *C. japonica* – кукумариозид А₂-2 (рис. 4, б).

Гликозиды *C. frondosa* – фрондозиды – в отличие от гликозидов *C. japonica* содержат в углеводной цепи соответственно ксилозу, а в агликоне – 16β-ацетат. Основной компонент гликозидной фракции из *C. frondosa* – фрондозид А (рис. 4, а).

Распространение

C. frondosa. Широко распространен по Арктическому району. Встречается от Хардангерфьорд в Норвежском море до островов Новая Земля и Земля Франца-Иосифа в Баренцевом море и в юго-западной части Карского моря (возможно, и далее на восток, но достоверные данные отсутствуют). У Британских о-вов – в Северном море, к югу до Доггер-банки, у Шетландских и

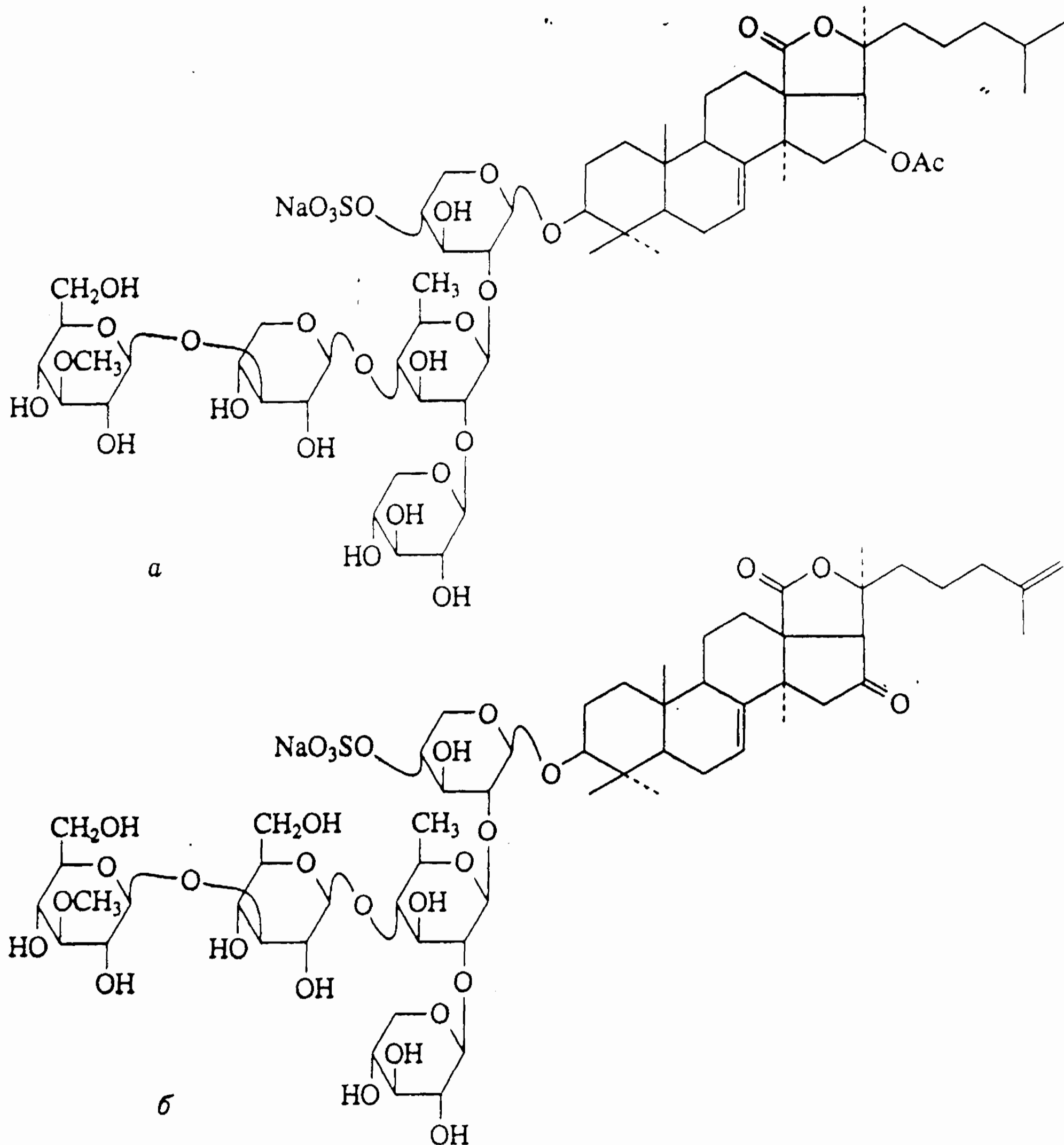


Рис. 4. Структура тритерпеновых гликозидов двух видов кукумарий: а – фрэндозид А из *Cucumaria frondosa*; б – кукумарнозид А₂-2 из *C. japonica*.

Оркнейских о-вов. Вид ранее отмечался у берегов Шотландии от Монтроза на юг до Клайда, но в последние годы сообщения о его нахождении здесь отсутствуют (McKenzie, 1991). У Северной Америки южная граница распространения – п-ов Кейп-Код и о-в Нантакет (Edwards, 1910a; Smith et al., 1964; Jordan, 1968).

Сообщение о встречаемости *C. frondosa* во Флориде (Pourtales, 1869) несомненно ошибочно (см. Deichmann, 1930). Земпер (Semper, 1868) описал *C. frondosa* var. *mediterranea*; но поскольку более никаких сообщений о нахождении этого вида в Средиземном море не последовало, а описание было сделано по экземпляру в музее “как утверждают, из Неаполя”, это, несомненно, ошибка этикетирования.

C. frondosa была отмечена в Тихом океане Айресом (Ayres, 1855), что поставлено под вопрос рядом исследователей (Verrill, 1867; Ludwig, 1901; Clark, 1904). Эдвардс (Edwards, 1910a) сообщает, что в работе 1907 г. этот вид указан им как обитающий на западном побережье Северной Америки, но после обработки большой коллекции Национального музея США он пришел к выводу, что в Пацифике встречаются по меньшей мере четыре вида, сходных, но не идентичных *C. frondosa*. Один из них – *C. japonica*, хотя экземпляр, идентифицированный в качестве такового Лампертом (Lampert, 1885), Кларком (Clark, 1904) и первоначально Эдвардсом (Edwards, 1907), принадлежит *C. miniata* Brandt.

C. japonica. В литературе встречаются указания на весьма обширный ареал *C. japonica* – от северо-восточной части Желтого моря и северо-восточного побережья о-ва Хонсю вдоль материкового побережья Японского и Охотского морей, у Курильских о-вов, у п-ова Камчатка и в Беринговом море по крайней мере до севера Камчатки, у Командорских о-вов и вдоль северо-западного берега Северной Америки от о-ва Ситка до о-ва Ванкувер (Баранова, 1957, и многие другие). Однако анализ накопившихся к настоящему времени данных показывает, что в действительности ареал вида значительно меньше.

Существовавшее ранее представление о том, что вид распространен до Берингова моря, видимо, ошибочно, на что впервые обратила внимание Баранова (1980). Она высказала предположение, что экземпляры с севера Курильских о-вов и Камчатки, отнесенные ранее к *C. japonica*, будут переопределены как новые описанные ею виды – *C. savelijevae* (о-ва Парамушир, Шумшу; бухта Ахонтен на восточном побережье Камчатки) и *C. djakonovi* (мыс Олюторский Берингова моря, о-в Беринга). Вопрос о видовом составе и распределении кукумарий северных Курил, Камчатки, Командорских и Алеутских о-вов и западной Аляски оказался весьма сложным. Не придя пока к окончательному мнению об объеме и границах распространения *C. savelijevae* и *C. djakonovi* (материал обрабатывается), мы, тем не менее, полностью согласны с З.И. Барановой, что обитающие здесь крупные кукумарии – не *C. japonica*; по нашим предварительным данным указанный вид не поднимается севернее южных Курильских о-вов.

C. japonica вряд ли встречается южнее Сендая; сообщение Слютера о его нахождении в Молуккском проливе, видимо, ошибка, на что указывал еще Мицукури (Mitsukuri, 1912).

Имеются сообщения о нахождении *C. japonica* у берегов северо-восточной Пацифики (Clark, 1902; Edwards, 1907; Баранова, 1971). Ряд авторов, в частности Ламберт (Lambert, 1984), полагают, что на юге Аляски у о-ва Ванкувер обитает подвид *C. frondosa japonica*. Однако при внимательном исследовании особей "*C. japonica*" обнаруживаются ошибки в определении. "*C. japonica*", собранная у о-ва Ситка, Аляска (Clark, 1902), – в действительности *C. miniata* (Brandt) (Mortensen, 1932). Просмотр нами коллекции Королевского музея Британской Колумбии (Канада) показал, что особи, трактуемые как *C. frondosa japonica*, не являются ни *C. frondosa*, ни *C. japonica*. Таким образом, почти несомненно, что *C. japonica* у берегов Америки не встречается.

Сложнее интерпретировать сообщение Мортенсена (Mortensen, 1932) о нахождении *C. japonica* (он рассматривает этот вид как вариант *C. frondosa*) у

северо-западного побережья Гренландии (Туле, проливы Джонса и Девисов). Принимая во внимание мнение указанного автора о нахождении большого числа промежуточных форм между *C. japonica* и *C. frondosa*, можно полагать, что у особей *C. frondosa* из Гренландии повышенное содержание пластинок *japonica*-типа, нормально присутствующих в наборе спикул этого вида. В последние годы накапливаются данные, показывающие возможность параллелизма морфологических признаков двух видов, населяющих крайние варианты температурного ареала (в данном случае, северо-западная Гренландия и Приморье); предложена эколого-физиологическая интерпретация этого явления (Кафанов, 1977; Кафанов, личное сообщение).

Экология

Обитают *C. frondosa* и *C. japonica* в сходных условиях. Они встречаются от нижних горизонтов литорали до глубины 300 м. Молодые особи предпочитают заросли водорослей и прогреваемые в летний период мелководья, взрослые – сравнительно открытые участки скалистого, каменистого или илистого грунта. Нижняя температура обитания обоих видов совпадает: -1.8°C ; верхняя температурная граница *C. japonica* – около 18.0°C , *C. frondosa* – 8°C .

Таким образом, весь комплекс рассмотренных признаков показывает, что *C. frondosa* и *C. japonica* – хорошо отграниченные самостоятельные виды. Ниже приводим их синонимию, составленную с учетом представленных выше данных.

Cucumaria frondosa (Gunner², 1767)

Holothuria frondosa Gunner, 1767 : 114, t. 4, fig. 1–2; Müller O.F., 1788 : 36; – *pentactes* Fabricius, 1780 : 352; Müller O.F., 1776 : 71, t. 1; 1788 : 36, pl. 31, fig. 8; – *grandis* Forbes, Goodsir : 1839 : 647; – *fusicola* Forbes, Goodsir, 1839 : 647 (ошиб. *fusiocola*). *Pentacta frondosa* Jaeger, 1833 : 12. *Cucumaria fusicola* Forbes, 1841 : 227. *Botryodactyla grandis* Ayres, 1851 : 52; – *affinis* Ayres, 1851 : 145. *Cucumaria frondosa* Forbes, 1841 : 209; Selenka, 1867 : 347; Semper, 1868 : 234–235 (частью, исключая *C. frondosa* var. *mediterranea*); Norman, 1869 : 316; Ludwig, 1901 : 141; Михайловский, 1903 : 463; 1904 : 159; Clark, 1904 : 564; 1920 : 12 с; Edwards, 1910a : 333–358, pl. 13, fig. 1–26; 1910b : 598–603, pl. 19, fig. 1–4. He'rouard, 1923 : 108, taf. 7, fig. 5, 6; Mortensen, 1927 : 398–399, fig. 236; Koehler, 1927 : 151, pl. 14, fig. 12a–c; Deichmann, 1930 : 161–162, pl. 12, fog. 6–9; Горбунов, 1932 : 96; Engel, 1932 : 61, fig. 23, 24; Дьяконов, 1933 : 141, рис. 71В; Grieg, 1935 : 7; Шорыгин, 1948, табл. 123, рис. 5; Иванов и др., 1949 : 580–586, рис. 782–788, цв. таблица (строение); Panning, 1949 : 417–418 (частью), Abb. 4; 1955 : 34–38 (частью), Abb. 1, 2; Иванов, Стрелков, 1949 : 39–41, таб. 28, рис. А–Ж.

² В ряде работ фамилия Gunner приводится в латинизированной форме – Gunnerus.

Cherbonnier, 1951 : 37, pl. 16, fig. 1–23, pl. 17, fig. 1–10; Keys..., 1964 : 188; Rowe, 1970 : 683, 686; Баранова, 1977 : 439–440; Pawson, 1977 : 7; Иванов и др., 1985 : 339–348, рис. 342–349 (строение); Hoisaeter, 1990 : 98 (литерат.); McKenzie, 1991 : 146–147, fig. 8d; Гудимова, Денисенко, 1995 : 1–44; (non Pourtales's, 1869; non Edwards 1907). Non *Pentacta frondosa* Ayres, 1855; non *C. frondosa* var. *mediterranea* Semper, 1868; non *C. frondosa japonica* Lambert, 1984.

Cucumaria japonica Semper, 1868

Cucumaria japonica Semper, 1868 : 236, Taf. 39, Fig. 2, 3, 7, 18; Lampert, 1885 : 143; The'el, 1886 : 110; Ludwig, 1900 : 143; Britten, 1907 : 133–135; Augustin, 1908 : 25–26, fig. 18; Edwards, 1907 : 61; 1910b : 603–604, pl. 19, fig. 15, 16; Mitsukun, 1912 : 242–246, pl. 8, fig. 67, 68, textfig. 48; Ohshima, 1915 : 255; Савельева, 1933 : 44; Дьяконов, 1938 : 484; 1949 : 70–71; 1958 : 266–268, рис. 1, 2; Panning, 1949 : 417–418 (частью), Abb. 4; 1955 : 34–38 (частью), Abb. 1, 2; Поганкин, 1952 : 183 (экология); Ушаков, 1953 : 298 (распростр., частью); Атлас..., 1955 : 217, табл. 64, рис. 1; Баранова, 1962 : табл. 1 (распростр.); 1971 : 243–245, рис. 1; 1976 : 115, рис. 266; 1980 : 109–120 (сравнен); Дьяконов и др., 1958 : 367; (non Lampert, 1885; non Баранова, 1957). *C. frondosa japonica* Савельева, 1941 : 80; (non Lambert, 1984). *C. frondosa* var. *japonica* Mortensen, 1932 : 44–48, 52; Panning, 1949 : 417–418 (частью), Abb. 4; Panning, 1955 : 34–38 (частью); Fishes..., 1991 : 379.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. 1955. Ред. А.А. Стрелков. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 240 с.

Баранова З.И. 1957. Иголокожие Берингова моря // Исслед. дальневост. морей СССР. Вып. 4. С. 149–266. – 1962. Иголокожие Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. Вып. 8. С. 347–363. – 1971. Иголокожие залива Посьета Японского моря // Фауна и флора залива Посьета Японского моря. Л.: Наука. С. 242–264. (Исслед. фауны морей. Вып. 8(16)). – 1976. Тип Иголокожие (*Echinodermata*) // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. С. 114–120. – 1977. Иголокожие земли Франца-Иосифа и сопредельных вод // Биоценозы шельфа земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий. Л.: Наука. С. 435–465. (Исслед. фауны морей. Вып. 14(22)). – 1980. Новые виды голотурий рода *Cucumaria* // Новое в систематике морских беспозвоночных. Л.: Зоол. ин-т. АН СССР. С. 109–120. (Исслед. фауны морей. Вып. 25(33)).

Горбунов Г.П. 1932. К познанию фауны иголокожих Земли Франца-Иосифа и моря Королевы Виктории // Тр. Арктического ин-та. Вып. 2. С. 93–139.

Гудимова Е.Н., Денисенко С.Г. 1995. Биология, экология и ресурсы промысловой голотурии кукумари. Мурманск: ММБИ. С. 1–44.

Дерюгин К.М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Записки Импер. акад. наук. Т. 34, сер. 8. С. 1–929.

Дьяконов А.М. 1933. Иголокожие северных морей. Л.: Изд-во АН СССР. (Определители по фауне СССР,

изд. Зоол. инст-ом Академии наук. Вып. 8). С. 1–106. – 1938. Иголокожие (*Echinodermata*) залива Сяоху в Японском море // Тр. гидробиологической экспедиции ЗИН АН 1934 г. на Японском море. Вып. 2. С. 425–498. – 1949. Определитель иголокожих дальневосточных морей. Владивосток. (Изв. ТИНРО. Т. 30). С. 1–138. – 1958. Новости фауны иголокожих (*Echinodermata*) юго-западного побережья Сахалина по сборам экспедиции Зоологического института Академии наук СССР в 1946 г. // Исслед. дальневост. морей СССР. Вып. 5. С. 260–270.

Дьяконов А.М., Баранова З.И., Савельева Т.С. 1958. Заметка о голотуриях (*Holothurioidea*) района южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. Вып. 5. С. 358–379.

Иванов А.В., Мончадский А.С., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. 1946. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. М.: Сов. наука. С. 1–631.

Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. 1985. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. III. М.: Высшая школа. С. 1–390.

Иванов А.В., Стрелков А.А. 1949. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Описание строения и атлас анатомии. Владивосток. С. 1–102.

Калинин В.И., Левин В.С., Стоник В.А. 1994. Химическая морфология: Тритерпеновые гликозиды голотурий (*Holothurioidea*, *Echinodermata*). Владивосток: Дальнаука. С. 1–284.

Кафанов А.И. 1977. Двустворчатые моллюски семейства *Cardiidae* холодных и умеренных вод северного полушария. Подсемейство *Clinocardiinae* Кафанов, 1975. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, ЗИН АН СССР. С. 1–24.

Левин В.С., Калинин В.И., Мальцев И.И., Стоник В.А. 1985. Строение тритерпеновых гликозидов и систематика щитовиднощупальцевых голотурий // Биология моря. № 2. С. 3–11.

Михайловский М. (Michailovskij M.), 1903. Zoologische Ergebnisse der Russischen Expeditionen nach Spitzbergen // Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук. Т. 3. С. 460–546. – 1904. Die Echinodermen der Zoologischen Ausbeute des Eisberechers "Jermak" vom sommer 1901 // Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук. Т. 9. С. 157–188.

Поганкин М.В. 1952. Материалы по экологии иголокожих зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. Т. 37. С. 175–200.

Савельева Т.С. 1933. К фауне голотурий Японского и Охотского морей // Исслед. морей СССР. Вып. 19. 37–58. – 1941. К фауне голотурий дальневосточных морей, II // Исслед. дальневост. морей СССР. Вып. 1. С. 73–103.

Ушаков П.В. 1953. Фауна Охотского моря и условия ее существования. Изд-во АН СССР. С. 1–459.

Шорыгин А.А. 1948. Тип *Echinodermata* – Иголокожие // Определитель фауны и флоры северных морей СССР / Ред. Н.С. Гаевская. М.: Сов. наука. С. 465–495.

- Ayres W.O. 1851. *Botryodactyla*, a new genus of Holothuræ // Proc. Boston Soc. nat. Hist. Vol. 4. P. 5–246. – 1855. Echinodermata of the coast of California // Proc. California Acad. nat. Sci. V. 1.
- Augustin E. 1908. Über japanische Seewalzen // Abh. d. k. Acad. d. Wiss., Kl. 2, suppl. Bd. 2. Abh. 1. S. 1–44.
- Bruten M. 1907. Holothurien aus dem Japanischen und Ochotskischen Meer // Изв. Императ. акад. наук. (Bull. l'Acad. Imper. Sci. St.-Peterburg). Сер. 5. № 1. 2. С. 123–157.
- Cherbonnier G. 1951. Holothuries de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique // Me'm. Inst. r. Sci. mat. Belg. Ser. 2, fasc. 41. P. 3–65.
- Clark A.H. 1902. Report of the Canadian Arctic Expedition 1913–1918, 8, pt. C: Echinoderms. Ottawa. P. 3c–13c.
- Clark H.L. 1904. The Echinoderms of the Woods Hole region // Bull. U. S. Fish. Comm. P. 545–576.
- Deichmann E. 1930. The Holothurians of the Western Part of the Atlantic Ocean // Bull. Mus. Comp. Zool. V. 71. № 3. P. 43–226.
- Edwards C.L. 1907. The Holothurien of the north Pacific coast of North America collected by the "Albatross" in 1903 // Proc. U. S. nation. Mus. V. 33, № 1558. P. 49–68. – 1908. Biometry as a method taxonomy // Amer. Naturalist. V. 42. P. 537–540. – 1910. Revision of the Holothurioidea. I. *Cucumaria frondosa* (Gunner) 1767 // Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd 29. S. 333–358. – 1910a. Four species of Pacific Ocean Holothurians allied to *Cucumaria frondosa* (Gunner) // Zool. Jahrb. abt. f. Syst. Bd 29. S. 597–612.
- Engel H. 1932. Echinodermata // Fauna van Nederland. Afl. 6. P. 1–67.
- Fabricius O. 1780. Fauna Groenlandica // Hafniae et Lipsiae. Fishes and marine invertebrates of Hokkaido: biology and fisheries. 1991 / Eds. Nagasava K., Torisawa M. Sapporo : Kita-nihon Kaiyo Center Co. P. 1–415.
- Forbes E. 1841. A history of British starfishes and other animals of the class Echinodermata. London: John van Voorst. P. 1–270.
- Firbes E., Goodsir J. 1839. Notice of zoological researches in Orkney and Shetland during the month of June // Athenaeum. V. 618.
- Grieg J.A. 1935. Some Echinoderms from Franz Josef Land, Victoriao/ya and Hopen collected on the Norwegian scientific Expedition 1930 // Kongel. Depart. Handel Sjøfart, Indust., Handw. verk og fiskeri. Medd. Vol. 26. P. 1–10.
- Gunner J.E. 1767. Beskrifning pa trenne Norrska Sjø-Krak, Sjø-Pungar kallade // Stockholm Vetensk. Acad. Handl. for Ar. V. 28. P. 114–124.
- He'rouard E. 1923. Re'cherches sur les Holothuries des cotes de France // Arch. Zool. expe'r. (2). T. 7. P. 535–704.
- Hoisaeter T. 1990. An annotated chek-list of the echinoderms of the Norwegian coast and adjacent waters // Sarsia. V. 75. P. 83–106.
- Jaeger G.F. 1833. The Holothuriis. Turin. P. 1–42.
- Jordan A.J. 1972. On the ecology and behavior of *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea) at Lamoine Beach, Maine. Ph. D. Thesis. Univ. Maine, Orono. (Manusk.). P. 1–75.
- Koehler R. 1927. Les E'chinodermes des Mers d'Europe. T. 2. Paris: E'd. Gaston Doin et Cie. P. 1–339.
- Lambert P. 1984. British Columbia marine faunistic survey report: Holothurians from the Northeast Pacific // Canadian Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 1234. P. 1–30.
- Lampert K. 1885. Die Seewalzen // Semper C. Reisen in Archipel der Philippinen. 2 Theil. Bd. 4. Abteil. 3. Wiesbaden. S. 1–310.
- Ludwig H. 1901. Arktische und subarktische Holothurien // Fauna Arctica. V. 1. S. 133–178.
- McKenzie J.D. 1991. The taxonomy and natural history of north European dendrochirote holothurians (Echinodermata) // J. Nat. Hist. V. 25. P. 123–171.
- Mitsukuri K. 1912. Studies on the actinopodous Holothurioidea // J. Coll. Sci. Imper. Univ. Tokyo. V. 29, art. 2. P. 1–284.
- Mortensen Th. 1927. Handbook of the Echinoderms of the British Isles. London: Osford Univ. Press. P. 1–461. – 1932. The Godhaab Expeditions 1928. Echinoderms // Medd. GrOnland. Bd. 79, №. 2. S. 1–62.
- Müller O.F. 1776. Zoologiae danicae prodromus: 1788, 1789, 1806. Zoologia danica. V. 1–4.
- Norman A.M. 1869. Shetland final dredging report. II. On the Crustacea, Tunicata, Polyzoa, Echinodermata, Actinozoa, Hydrozoa and Porifera // Rept. Brit. Assoc. Advancem. Sci. № 1868. P. 247–336.
- Ohshima H. 1915. Report on the Holothurians collected by the United States fisheries Steamer "Albatross" in the Northwestern Pacific during the summer of 1906 // Proceed. U. S. Nat. Mus. V. 48. № 2073. P. 213–291.
- Panning A. 1949. Versuch einer Neuordnung der Familie Cucumariidae (Holothurioidea, Dendrochirota) // Zool. Jarb. Abt. System. Okol. Geogr. Tiere. Bd. 53. S. 404–470. – 1955. Bemerkungen uber die Holothurien – Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. Bd 53. S. 33–47.
- Pawson D.L. 1977. Marine flora and fauna of the Northeastern United States. Echinodermata: Holothuroidea. NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 405. P. 1–15.
- Pourtale's L.F. 1869. List of Holothuriidae from the deep-sea dredgings of the United States Coast Survey // Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 1. P. 359–361.
- Rowe F.W. 1970. A note on the British species of Cucumarians, involving the erection of two new nominal genera // J. Mar. Biol. Ass. UK. Vol. 50. P. 683–687.
- Selenka E. 1867. Bietrage zur Anatomie und Systematik der Holothurien // Z. wiss. Zool. Bd 17. S. 291–374.

Semper C. 1868. Reisen im Archipel der Philippinen. 2 Theil. Wissenschaftliche Resultate. Bd 1. Holothurien. Leipzig: Verl. W. Engelmann. 1–288.

Smith R.I. 1964. Keys to marine invertebrates of the Woods Hole region. Woods Hole: Marine Biol. Lab. P. 1–216.

The'el H. 1886. Report on the Holothurioidea, Part 2 // Rep. sc. Res. Challenger, Zool. V. 14. P. 1–290.

Verrill A.E. 1867. On the geographical distribution of the Echinoderms of the West coast of America // Trans. Connecticut Acad. Arts Sci. V. 1. P. 339–341.

TAXONOMIC INTERRELATIONS OF HOLOTHURIANS *CUCUMARIA FRONDOSA* AND *C. JAPONICA* (DENDROCHIROTIDA, CUCUMARIIDAE)

V. S. Levin, E. N. Gudimova

Kamchatka Research Institute of Fishery and Oceanography, Petropavlovsk-Kamchatsky 683602
Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Dalniye Zelentsy, Murmansk district 184631

Morphological features, distribution, ecology of *Cucumaria frondosa* and *C. japonica*, some their chemical characters are described. The species are well distinguished by specule shape of body wall, structure of introvert, tentacles and ambulacral podia, colour of internal organs, size of ova, chemical structure of triterpene glycosides. The obtained data indicate these species are taxonomically independent. The previous information that *C. japonica* is the subspecies of *C. frondosa* is not supported.