

Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии

На правах рукописи

Степанов Вадим Георгиевич

Дальневосточные голотурии рода *Cuscutaria*

03.00.18 – гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
д.б.н., проф. В.С. Левин

Петропавловск-Камчатский – 2003

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	6
1.1. РАЙОНЫ И СРОКИ РАБОТ, ОБЪЕМ СОБРАННОГО МАТЕРИАЛА.....	6
1.2. ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА.....	8
1.2.1. Камеральная обработка.....	8
1.2.2. Анализ формы спикул.....	9
1.2.2.1. Общая характеристика формы спикул.....	10
1.2.2.2. Количественный анализ формы спикул.....	14
1.2.2.3. Компьютерные методы вычисления количественных параметров формы спикул.....	19
1.2.3. Статистический анализ данных.....	20
ГЛАВА 2. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>CUCUMARIA</i>.....	22
2.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОДА.....	22
2.2. ОКРАСКА.....	23
2.3. РАСПОЛОЖЕНИЕ МЕЗЕНТЕРИЯ.....	23
2.4. РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА.....	25
2.5. СКЕЛЕТНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ.....	27
2.5.1. Спикулы.....	28
2.5.2. Окологлоточное кольцо.....	50
ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ГОЛОТУРИЙ РОДА <i>CUCUMARIA</i>.....	55
3.1. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА <i>CUCUMARIA</i>	56
3.2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ ГОЛОТУРИЙ РОДА <i>CUCUMARIA</i>	58
3.3. РАЗЛИЧИЯ В СОСТАВЕ ТРИТЕРПЕНОВЫХ ГЛИКОЗИДОВ.....	61
3.4. СИНОНИМИЯ.....	64
ГЛАВА 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ, ЭКОЛОГИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ГОЛОТУРИЙ РОДА <i>CUCUMARIA</i>.....	66
4.1. СРЕДА ОБИТАНИЯ.....	66
4.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ.....	67
ГЛАВА 5. ПЕРСПЕКТИВЫ ХОЗЯЙСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КУКУМАРИЙ.....	74
5.1. ВОЗМОЖНОСТИ ПИЩЕВОГО И ФАРМАКОЛОГИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ.....	74
5.2. РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПРОМЫСЛУ.....	77
5.3. ТЕХНОЛОГИЯ ОБРАБОТКИ.....	79
ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ.....	82
ЛИТЕРАТУРА.....	83

Введение

Актуальность работы. Голотурии – одна из широко распространенных и значительных по численности и биомассе групп морских беспозвоночных. Они входят в состав большинства бентических сообществ и в ряде случаев играют в них доминирующую роль. Плотность популяций некоторых видов может достигать многих десятков и сотен экземпляров на один квадратный метр. Экологическая роль голотурий велика, они оказывают мощное воздействие на биопереработку органического материала на дне моря (Левин, Воронова, 1979; Левин, Шипилов, 1982; Левин, 1988; 1990; 1999; Левин, Саяпина, 1988).

Эти животные играют важную роль в хозяйственной деятельности человека. Их используют в качестве пищевых продуктов, которые обладают не только гастрономическими, но и лечебными качествами. По большей части голотурий употребляют в пищу только на островах западной Пацифики и в Азии. В этих регионах используют в пищевых целях стенку тела в сыром, соленом или сушеном виде. Внутренние органы также съедобны. В Японии из кишечника и гонад получают в высокоценный деликатесный продукт. В последнее время голотурии привлекли внимание фармакологов и биохимиков, так как в них обнаружены химические соединения с выраженной биологической активностью. В России эти вещества используют для изготовления лекарств, добавляют в зубную пасту, кремы и др. Сравнительно недавно разработана технология лечебно-профилактических напитков, одним из основных исходных компонентов которых является гидролизат из кукумарии японской (Гончаренко, Гроссман, 1994; Шульгина, Блинов, Загородная и др. 1997). Эти продукты применяются в качестве лечебного питания у ожоговых больных.

Среди дальневосточных голотурий наибольшее хозяйственное значение могут иметь голотурии рода *Cusumaria*. Несмотря на значительные запасы, эти животные в настоящее время практически не добываются. Тем не менее, использование их в России имеет большие перспективы и, несомненно, промысел кукумарий будет постепенно увеличиваться.

В связи с вышесказанным, задача выяснения систематического состава кукумарий становится не только академической, поскольку от ее решения зависит разработка методов контроля и регуляции численности видов. К роду *Cusumaria* за всю историю его исследования было отнесено 165 видов. Из них 43 вида признаны в настоящее время как относящиеся к этому таксону (Solis-Marin, Laguarda-Figueras, 1999). Несмотря на то, что систематике и биологии кукумарий посвящены многие десятки работ, объем рода и таксономические отношения отдельных видов до сих пор нельзя считать окончательно

установленными. До недавнего времени ряд исследователей высказывал мнение, что *Cuscutaria japonica* – только подвид (Савельева, 1941; Lambert, 1984; 1997) или вариегат (Mortensen, 1932; Panning, 1949; 1955) *C. frondosa*. Последние исследования (Авилов, Стоник, Калиновский, 1990; Авилов и др., 1993; Калинин, Левин, Стоник, 1994; Левин, Гудимова, 1997а; Гудимова, 1999; Авилов, 2000) показали достоверные различия этих видов на морфологическом и биохимическом уровнях. В 1997 г. в Японском море был обнаружен новый вид кукумарий – *C. conicospermium*, ранее причисляемый к *C. japonica*, который отличается от нее строением спикул кожи тела и интроверта (Левин, Степанов, 2002), составом тритерпеновых гликозидов (Авилов, 2000) и строением сперматозоидов (Тюрин, 2000; Тюрин, Дроздов, 2002). Кроме того, не было окончательно установлено таксономическое положение кукумарий камчатского шельфа. З.И. Баранова (1980) описала два вида кукумарий с шельфа Камчатки *C. savelijevae* и *C. djakonovi*, и долгое время статус этих видов не признавался. Наши исследования подтверждают данные З.И. Барановой. В 1996 г. в Охотском море нами был обнаружен новый вид голотурий *C. levini*, также ранее принимаемый за *C. japonica* (Степанов, Пильганчук, 2002). В 2001 г. в Охотском море нами был обнаружен новый вид голотурий *C. okhotensis* (Левин, 2003, в печати).

Цели и задачи работы. Основной целью данной работы являлось уточнение видового состава дальневосточных кукумарий на основе анализа их морфологической изменчивости.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие задачи:

- оценить размах вариации морфологических признаков кукумарий;
- выявить признаки, таксономически значимые на видовом уровне;
- провести сравнительный анализ морфологической изменчивости дальневосточных кукумарий и уточнить их видовой состав.

Кроме того, был проведен анализ собственных и литературных данных с целью выяснения распределения дальневосточных кукумарий.

Научная новизна. Показано, что вид *C. japonica* сборный, и его ареал значительно уже, чем считалось ранее. Описано три новых вида кукумарий: *C. conicospermium*, *C. levini* и *C. okhotensis*. Впервые разработана методика компьютерного анализа формы спикул голотурий рода *Cuscutaria*.

Теоретическая и практическая значимость. Предлагаемая методика компьютерного анализа формы спикул голотурий дает приемлемые результаты и может оказаться полезной при решении таксономических и популяционных задач.

Показано, что вид *C. japonica* сборный и описано три новых вида кукумарий: *C. conicospermium*, *C. levini* и *C. okhotensis*. Это важно не только с научной точки зрения, но и

с практической, поскольку разные виды кукумарий отличаются по химическому составу и теоретически могут иметь различное применение при разработке фармакологических препаратов.

На основе собственных и литературных данных уточнено распределение дальневосточных кукумарий.

На основе собственного опыта и литературных данных даны рекомендации по проведению промысла кукумарий.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов-2000» (Москва, 2000), на региональной научно-практической конференции «Новые информационные технологии на Камчатке. Настоящее и будущее» (Петропавловск-Камчатский, 2000) и на североамериканской конференции по иглокожим (Walpole, 2001).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Она содержит 92 страницы, 53 рисунка и 24 таблицы. Список цитируемой литературы насчитывает 134 работы, из них 46 – на иностранных языках.

Считаю приятным долгом выразить искреннюю признательность своему руководителю В.С. Левину и коллегам: О.А. Пильганчук, В.Э. Гайдаеву, Р.А. Шапореvu, Е.Н. Гудимовой, С.А. Авилову, В.И. Калининy, А.Л. Дроздовy, С.А. Тюринy, А.В. Смирновy, А.Г. Бажинy, О.В. Желтоножко, Г.Н. Моисеевскому, П.С. Васильевy, Е.П. Токареву, В.И. Шалухановy, С.А. Кинасу и многим другим сотрудникам КамчатНИРО и ТИБОХа за полезные советы, товарищескую помощь и участие в сборе материалов, использованных в данной работе.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

1.1. Районы и сроки работ, объем собранного материала

Материалами послужили сборы автора в научно-промысловых рейсах КамчатНИРО (1992 – 2001), сотрудников КОП ТИГ ДВО РАН (1985 – 1991) и коллекционные фонды Зоологического института РАН (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Список станций

№ п/п	Информация о станции
1	28.06.12, «Вайгач», Берингово море, у м. Олюторский, гл. 15 м, грунт – ил, сб. Арнгольд, № 1/13935. <i>C. djakonovi</i> (голотип).
2	20.08.19, Гидрограф. эксп. Вост. океана, Вост. Камчатка, б. Ахомтен, ст. 10, гл. 36 м, грунт – ил, Б. № 5, сб. Семенов. № 1/13778. <i>C. savelijevae</i> (голотип), № 2/13787. <i>C. savelijevae</i> (паратип).
3	19.07.54, ЗИН, ТИНРО, «Лебедь», ст. 94, Курильские о-ва, к востоку от о. Парамушир, гл. 53 м, грунт – крупный песок, сб. Спирина, № 3/17622. <i>C. savelijevae</i> (паратип).
4	13.08.75, Командорские о-ва, о. Беринга, м. Северо-Западный, гл. 19,5 м.
5	23.08.85, КОП ТИГ ДВО РАН, о. Беринга, м. Осыпной, гл. 20 – 25 м, грунт скала, сб. Ошурков В.В.
6	23.08.85, КОП ТИГ ДВО РАН, о. Беринга, м. Осыпной, гл. 13 – 14 м, грунт скала, валуны, сб. Ошурков В.В.
7	19.09.86, КОП ТИГ ДВО РАН, Командорские о-ва, о. Беринга, разрез о. Топорков - м. Входной Риф, гл. 22 – 25 м, скала, сб. Ошурков В.В.
8	10.10.86, КОП ТИГ ДВО РАН, Авачинский залив, м. Толстый, гл. 140 м, снюрревод.
9	28.08.88, КОП ТИГ ДВО РАН, о. Карагинский, м. Кекурный, гл. 19 м, водолазный сбор.
10	20.07.91, КОП ТИГ ДВО РАН, о. Беринга, м. Перешеек островной, гл. 20 м, грунт скальная плита, сб. Ошурков В.В.
11	18.08.92, Охотское море, 52°56'78" N – 154°46'2" E, 52°58'15" N – 154°44'60" E, гл. 195 – 200 м, сб. Лысенко В.Н.
12	30.08.92, КамчатНИРО, Авачинский залив, о. Старичков, гл. 8 – 14 м, сб. Смирнов.
13	20.09.92, КамчатНИРО, МРС 311, Охотское море, Усть-Большереецк, у пос. Октябрьский, гл. 40 м, сб. Степанов В.Г.
14	13.08.93, КамчатНИРО, Авачинский залив, б. Тихирка, гл. 5 м, грунт – скала, сб. Бажин А.Г.
15	20.08.95, Авачинский залив, 52°44'5" N – 158°42'2" E, 52°43'4" N – 158°42'2" E, гл. 106 м, сб. Желтоножко О.В.
16	20.08.95, Авачинский залив, 52°45'7" N – 52°45'5" N, 158°42' E, гл. 82 – 105 м, сб. Желтоножко О.В.
17	21.08.95, КамчатНИРО, Авачинский залив, б. Саранная, 52°44'5" N – 52°44'00" N, 158°42'2" E – 158°34'00" E, гл. 30 – 33 м, сб. Желтоножко О.В.
18	16.11.96, КамчатНИРО, НИС «Аметист», Охотское море, 51°49'9" N, 156°02'3" E, гл. 75 м, сб. Токарев Е.П.
19	21.07.96, КамчатНИРО, НИС «Аметист», Охотское море, 52°24'8" N – 155°41'6" E, гл. 60 м, сб. Токарев Е.П. <i>C. levini</i> (голотип).

№ п/п	Информация о станции
20	16.04.97, КамчатНИРО, НИС «Аметист», Охотское море, 51°43' N – 51°44' N, 156°00' E – 156°01' E, гл. 102 м, сб. Степанов В.Г., Васильев П.С.
21	16.04.97, КамчатНИРО, НИС «Аметист», Охотское море, 51°41' N – 51°42' N, 156°06' E – 156°07' E, гл. 91 м, сб. Степанов В.Г., Васильев П.С.
22	24.06.97, КамчатНИРО, СРТМ «Штурман Стулей», Охотское море, 57°32' N, 156°23' E, гл. 59 м, сб. Моисеевский Г.Н.
23	24.06.97, КамчатНИРО, СРТМ «Штурман Стулей», Охотское море, 57°28' N – 156°35' E, гл. 30 м, сб. Моисеевский Г.Н.
24	03.09.97, НИС «Академик Опарин», 20 рейс, ст. 14, Японское море, м. Сосунова, , 46°24'08" N, 138°19'08" E, гл. 85 м, трал Сигсби, сб. Федоров С.Н. <i>Cusumaria conicospermium</i> (голотип, паратипы).
25	03.09.97, НИС «Академик Опарин», 20 рейс, ст. 12А, Японское море, р-он м. Сосунова, 46°27'6" N, 138°13'3" E, гл. 34 м, трал, сб. Яковлев.
26	07.11.97, БМРТ «Резолют», пролив Литке, 59°22'5" N – 163°46'5" E, 59°19'0" N – 163°48'3" E, гл. 40 – 42 м.
27	07.11.97, БМРТ «Резолют», пролив Литке, 59°11'5" N – 163°32'4" E, 59°14'1" N – 163°36'3" E, гл. 33 – 35 м.
28	01.05.98, КамчатНИРО, Охотское море, 52°21' N – 52°22' N, 155°36' E, гл. 74 – 75 м, сб. Васильев П.С.
29	01.05.98, КамчатНИРО, Охотское море, 52°28' N – 52°27' N, 155°20' E, гл. 96 – 100 м, сб. Васильев П.С.
30	07.06.2000, КамчатНИРО, НИС «Аметист», Охотское море, 52°10' N – 52°11' N, 155°41' E, гл. 82,8 – 72,8 м, сб. Степанов В.Г.
31	08.08.2001, КамчатНИРО, МРС-268, Охотское море, 52°51'00" N – 155°56'40" E, гл. 28 м, грунт – галька, песок, драга, сб. Степанов В.Г. <i>Cusumaria okhotensis</i> (голотип, паратипы).
32	Охотское море, о. Парамушир и о. Атласова, 50°34' N, 155°40' E, гл. 183 м.
33	о. Парамушир, охотоморская сторона, 50°43'9" N, 155°47'0" E, гл. 133 м.
34	К востоку от о. Парамушир, № 16884.
35	КамчатНИРО, Северные Курилы, сб. Кинас С.А.
36	о. Онекотан, Проба 11.
37	о. Онекотан.
38	о. Онекотан, 49°29' N ,154°36' E, гл. 97 м.
39	о. Онекотан, 49°29' N, 154°38' E, гл. 96 м.
40	о. Шикотан, океан. стор., 43°40' N, 146°45' E, гл. 102 м.
41	43°56' N, 146°10' E, гл. 60 м.
42	НИС «Академик Опарин», ст. 4, 43°58'3" N, 146°13'8" E, гл. 68 м.
43	НИС «Академик Опарин», ст. 2, 43°59' N, 146°10' E, гл. 60 м.
44	ТИБОХ, НИС «Академик Опарин», 2 рейс, ст. 1, 43°59' N, 146°08' E, гл. 60 м.
45	ТИБОХ, НИС «Академик Опарин», 2 рейс, ст. 5, 44°03'5" N, 146°03'4" E, гл. 63 м.
46	б. Буссе (о. Сахалин), № 2588.
47	ю.-з. Сахалин, № 12433.
48	ю.-з. Сахалин, № 12437, грунт – ракуша.
49	Авачинский залив, о. Старичков, гл. 8 м, грунт – скала.

Объем обработанного материала представлен в таблице 1.2.

Таблица 1.2. Объем обработанного материала

Вид исследования	Количество экземпляров
Морфология	597
Обработано препаратов спикул	293 шт.
Выяснение распределение и запасов в Камчатско-Курильской подзоне	11736

1.2. Обработка материала

1.2.1. Камеральная обработка

Спикулы

Препараты спикул голотурий готовили по общепринятой методике. Образцы тканей (стенки тела, интроверта, щупалец, амбулакральных ножек, района ануса) помещали в пробирки с раствором щелочи и нагревали на водяной бане (из-за толстой стенки тела кукумариий отделение тканей тела от спикул при помощи жавелевой воды не принесло желаемого результата). Осевшие на дно пробирки спикулы промывали, размещали на предметном стекле и после подсыхания заключали в канадский бальзам. Препараты просматривали под микроскопом, после чего изображение спикул выводили на экран компьютера при помощи установки, состоящей из микроскопа «Olimpus BX-40», видеоадаптера «U-PMTVC» и видеокамеры «Sony Handicam», и сохраняли на жестком диске при помощи программы «ASUS Live 2740 (Version 2.00.01)» в виде графического файла (рис. 1.1). Для дальнейшего компьютерного анализа контуры спикул перерисовывали с их распечатанных на принтере изображений и вводили в компьютер при помощи сканера «Mustek 600 II N».

Окологлоточное кольцо

Для описания формы и типа окологлоточного кольца животных препарировали, вскрывая по правому спинному интеррадиусу, отделяли окологлоточное кольцо, измеряли его элементы, зарисовывали форму и характерные особенности. Затем отпрепарированное кольцо помещали в раствор щелочи для удаления мягких тканей, и после промывки переносили для хранения в 96%-ный спирт.

Расположение мезентерия

У препарированных животных определяли характер прохождения мезентерия в полости тела. Животное расправляли в препаровальной кювете, зарисовывали места прикрепления мезентерия к стенке тела, измеряли угол пересечения мезентерием левой дорсальной и вентральной мышечных лент.

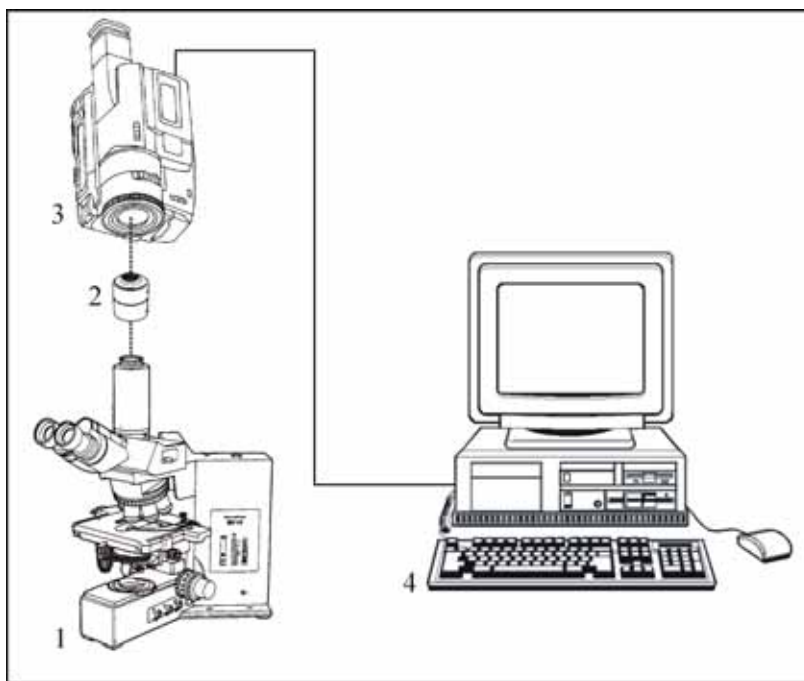


Рис. 1.1. Схема установки для вывода изображения спикул с препаратов на экран компьютера и сохранения его в графическом файле.

1 – микроскоп «Olimpus BX-40», 2 – видеоадаптер «U-PMTVC», 3 – видеокамера «Sony Handicam», 4 – компьютер.

1.2.2. Анализ формы спикул

Для голотурий рода *Cuscutaria* методы сравнения одного из важнейших в таксономическом отношении признаков, а именно строения скелетных элементов (спикул) кожи тела разработаны очень слабо. Эти структуры у представителей указанной группы имеют очень высокую степень изменчивости на популяционно-видовом и онтогенетическом уровнях. Сложность же получения количественных показателей формы спикул определяется тем, что они имеют неправильную геометрическую форму и чрезвычайно изменчивы по множеству параметров: общая форма, характер изрезанности края, количество, форма и расположение отверстий и др.

К числу первых исследований, касающихся формы спикул голотурий, следует отнести работы Х. Людвига (Ludwig, 1889–1892), предложившего схему описания одной из геометрических характеристик плоских спикул – расположения отверстий. Вариабельность формы спикул двух видов синаптид рассмотрел Дж. Аллэйн (Allain, 1973). Д. Рузерфорд (Rutherford, 1977) использовал форму спикул *C. curata* при исследовании популяционной изменчивости этого вида. Попытку, до некоторой степени, формализовать описание формы спикул дальневосточного трепанга *Stichopus japonicus* предпринял В.С. Левин (1982). Ф. Ламберт (Lambert, 1985, 1986), по-видимому, впервые использовал при сравнении

морфологических особенностей спикул голотурий современные методы анализа: факторного при выяснении таксономического статуса *C. curata*, *C. pseudocurata* и *C. vegae* и дискриминантного для уточнения таксономии четырех видов стихоподид. Информацию об изменчивости формы спикул кукумариид также приводят К. Норман (Norman, 1905), Г. Шербонье (Cherbonnier, 1947), Ж.-П. Фера (Féral, 1980), Т.В. Стукова и В.С. Левин (1990), В.С. Левин, Е.Н. Гудимова (1997а, б). Перечисленные работы, за исключением работы В.С. Левина и Е.Н. Гудимовой (1997б), не содержат количественных показателей формы спикул и, таким образом, опыт анализа информационной ценности тех или иных количественных признаков этих структур практически отсутствует. Е.Н. Гудимовой (1991, 1999) была разработана оригинальная методика формализованной оценки формы спикул *Cuscutaria*, позволяющая на статистической основе оценивать достоверность различий по таким признакам, как удлиненность, односторонняя удлиненность (ракеткообразность), суженность, расчлененность (извилистость) края, относительное количество отверстий. Эта методика была применена для выяснения возрастных изменений спикул *C. japonica* (Левин, Гудимова, 1997б) и различия *C. japonica* и *C. frondosa* (Левин, Гудимова, 1997а; Гудимова, 1999). Однако процедура, предложенная Е.Н. Гудимовой, довольно трудоемка, поэтому на ее основе нами были разработаны компьютерные методы нахождения количественных показателей формы спикул (Степанов, Гайдаев, Левин, 2000; Stepanov, Gaidaev, Levin, 2001).

1.2.2.1. Общая характеристика формы спикул

Спикулы кожи тела кукумариид можно разделить на две группы: объемные (башенки, глобулы, палочки и т.д.) и плоские (пластины с отверстиями или без, форма и размеры которых могут сильно варьировать). На поверхности плоских спикул могут развиваться шипики и бугорки, которые придают им некоторую объемность. Далее рассматриваются типы формы наиболее распространенных плоских спикул; объемные спикулы не являются видоспецифичными для кукумариид и здесь не рассматриваются.

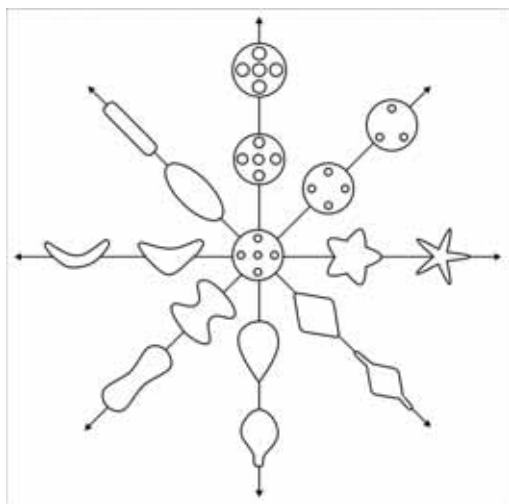


Рис. 1.2. Схематическое изображение направлений возможного изменения формы плоских спикул кукумариид. За основной тип принята круглая пластина с большим количеством мелких отверстий, равномерно распределенных по поверхности (по: Гудимова, 1991).

У плоских спикул выделены три основные группы признаков: а) общая форма, б) характеристика края пластины, в) количество, размер и расположение отверстий. Если принять за основной тип круглую пластину с большим количеством мелких отверстий, равномерно распределенных по поверхности, то изменения ее формы могут идти по таким направлениям, как удлинение вдоль одной оси, оттягивание одного или двух краев (в результате чего спикула приобретает ракетковидную или ромбовидную форму), сужение в средней части, увеличение изогнутости, увеличение размера отверстий и уменьшение их числа, смещение отверстий к периферии, увеличение изрезанности края пластины (рис. 1.2). Эти направления могут встречаться в различных сочетаниях, обуславливая все разнообразие форм спикул (Гудимова, 1991).

Нами была разработана классификация плоских спикул голотурий рода *Cusumaria*. Они были разделены на 8 типов и 18 подтипов (рис. 1.3), описание которых приводится ниже (Степанов, Пильганчук, 2000). Разные типы и подтипы спикул представлены в разных тканях кукумарий и у разных видов в различных соотношениях, на основании чего можно говорить о том, что процентное соотношение типов спикул является видоспецифичным признаком.

Тип А (округлая) – цельные (не рассеченные) спикулы, по форме близкие к кругу с коэффициентом удлиненности (отношение длины к ширине), приближающимся к единице (рис. 1.4, а). Данные спикулы обычно имеют много отверстий овальной или округлой формы, которые могут заметно отличаться своими размерами (наиболее крупные из них чаще всего располагаются ближе к центру пластины).

Тип В (ракетковидная) – спикулы, заметно сужающиеся к одному концу. Количество и размер отверстий могут варьировать, наиболее крупные отверстия обычно располагаются в расширенной части, в суженной они могут отсутствовать. Степень суженности может быть оценена с помощью коэффициента односторонней удлиненности («ракеткообразности»), который основан на том, что при нарушении симметрии фигуры вдоль одной из осей происходит соответствующее смещение вдоль этой оси положения вписанного в фигуру круга. Это смещение можно характеризовать соотношением $K_{oy} = c/D$, где c – расстояние между центрами вписанного и описанного кругов, D – диаметр описанного круга. В данном типе спикул нами выделено два подтипа: Ва – сужение плавное (наиболее характерен для *C. japonica* и *C. conicospermium*) (рис. 1.4, б); Вб – сужение резкое (наиболее характерен для *C. japonica*) (рис. 1.4, в).











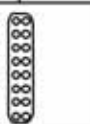







Тип	Название	Подтип и графический символ			
A	Округлая				
B	Ракетковидная	Ba		Bb	
		Ca		Cb	
D	Ромбовидная	Da		Db	
		Ea		Eb	
F	Удлиненная	Fa		Fb	
		Fc			
		Ga		Gb	
G	Изогнутая	Gc			
		Ha		Hb	
H	Палочковидная	Hc			

Рис. 1.3. Схематическое изображение типов спикул голотурий рода *Cuscutaria*.

Тип C (гантелевидная) – спикулы, имеющие характерное сужение в центре (перетяжку). Отверстия, округлой или овальной формы, различных размеров располагаются в расширенных частях. Выделено два подтипа: Ca – отношение ширины спикулы к ширине перетяжки больше двух (рис. 1.4, г); Cb – отношение ширины спикулы к ширине перетяжки меньше или равно двум (рис. 1.4, д).

Тип D (ромбовидная) – спикулы по форме близкие к ромбу, имеющие сужение с двух концов и расширение в центре. Отверстия могут отличаться по размерам, крупные чаще всего располагаются в расширенной части. Выделено два подтипа: Da – сужение плавное (рис. 1.4, е); Db – сужение резкое (часто встречается в ротовом диске *C. djakonovi*) (рис. 1.4, ж).

Тип E (лопастная) – рассеченные спикулы с тремя или более лопастями. Определить степень рассеченности спикул можно с помощью показателей, которые связывают длину периметра фигуры с ее площадью, реагируя на отклонение формы фигуры от круга

(имеющего наименьший периметр при данной площади). Один из таких показателей – коэффициент расчлененности $K_p = P/2\sqrt{\pi q}$, где P – периметр фигуры, q – площадь фигуры (Викторов, 1986). Выделено два подтипа: Ea – умеренно расчлененные спикулы (коэффициент расчлененности больше единицы и меньше или равен 1,5) с широкими лопастями (наиболее характерен для *C. frondosa* и *C. levini*) (рис. 1.4, з); Eb – сильно расчлененные спикулы (коэффициент расчлененности больше 1,5) с узкими лопастями (наиболее характерен для *C. djakonovi* и *C. savelijevae*) (рис. 1.4, и).

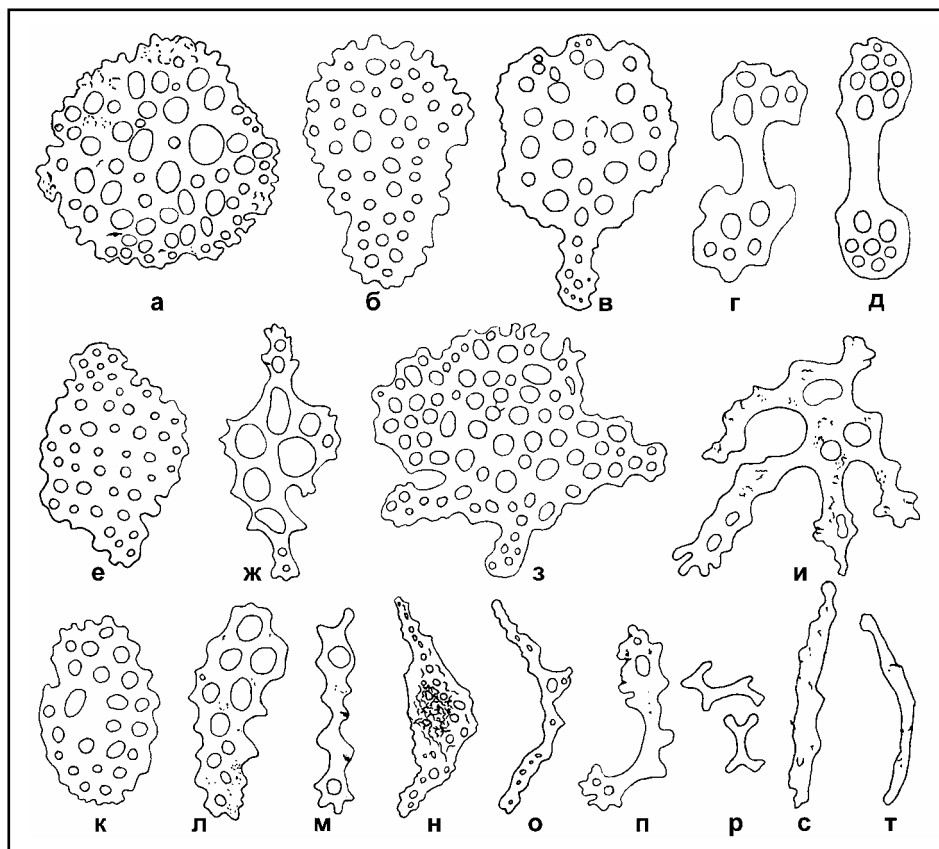


Рис. 1.4. Наиболее типичные формы спикул голотурий рода *Cucumaria*.

а – *Cucumaria djakonovi* (Баранова, 1980, рис. 6, Г); б – *C. curata* (Rutherford, 1977, fig. 2); в – *C. japonica* (Левин, Гудимова, 1997а, рис. 2, (А), (а)); г – *C. pseudocurata* (Lambert, 1984, fig. 6); д – *C. pseudocurata* (Lambert, 1984, fig. 5); е – *C. curata* (Rutherford, 1977, fig. 3); ж – *C. djakonovi* (Баранова, 1980, рис. 7, Г); з – *C. frondosa* (Левин, Гудимова, 1997б, рис. 1, а); и – *C. savelijevae* (Баранова, 1980, рис. 2, Б); к – *C. curata* (Rutherford, 1977, fig. 3); л – *C. djakonovi* (Баранова, 1980, рис. 6, В); м – *C. djakonovi* (Баранова, 1980, рис. 7, А); н – *C. japonica* (Левин, Гудимова, 1997б, рис. 2, в); о – *C. frondosa* (Левин, Гудимова, 1997б, рис. 1, в); п – *C. djakonovi* (Баранова, 1980, рис. 7, А); р – *C. savelijevae* (Баранова, 1980, рис. 2, В); с – *C. djakonovi* (Баранова, 1980, рис. 7, А); т – *C. savelijevae* (Баранова, 1980, рис. 3, Г).

Tun F (удлиненная) – спикулы, вытянутые вдоль одной оси. Выделено три подтипа: Fa – спикулы обычно крупные, имеющие много отверстий, расположенных по всей пластине (коэффициент удлиненности у данного подтипа больше 1,5 и меньше или равен двум) (рис. 1.4, к); Fb – спикулы, коэффициент удлиненности которых больше двух и отверстия равномерно распределены по поверхности (наиболее характерен для *C. djakonovi* и *C. savelijevae*) (рис. 1.4, л); Fc – спикулы, коэффициент удлиненности которых больше двух и отверстия расположены только на концах спикулы (рис. 1.4, м).

Tun G (изогнутая) – изогнутые спикулы (наиболее часто встречаются в щупальцах кукумарий). Выделено три подтипа: Ga – широкие изогнутые спикулы с отверстиями, равномерно распределенными по всей поверхности (рис. 1.4, н); Gb – узкие изогнутые спикулы с отверстиями равномерно распределенными по всей поверхности (рис. 1.4, о); Gc – узкие изогнутые спикулы с отверстиями расположенными по концам (рис. 1.4, п).

Tun H (палочковидная) – спикулы без отверстий палочковидной, крестообразной или изогнутой формы (наиболее часто встречаются в щупальцах и ротовом диске кукумарий). Выделено три подтипа: Ha – крестообразные спикулы в виде небольших, под разным углом скрещенных палочек (рис. 1.4, р); Hb – спикулы в виде гладкой или бугристой палочки (рис. 1.4, с); Hc – спикулы в виде изогнутой палочки (рис. 1.4, т).

1.2.2.2. Количественный анализ формы спикул

Методы описания формы плоских фигур разрабатываются в целом ряде таких научных дисциплин, как металлография (Салтыков, 1976), гистология и цитология (Автандилов и др., 1984), седиментология (Шванов, 1969; Левин, 1987), ландшафтоведение (Викторов, 1986), и для этой цели предложено множество количественных характеристик. В качестве основного критерия при отборе количественных показателей нами была выбрана независимость их от линейных размеров спикул. Помимо использования известных показателей, возникла необходимость в разработке нескольких новых, характеризующих специфические особенности формы спикул кукумарий.

Ниже приводится краткое описание показателей, отобранных для характеристики формы спикул кукумарий.

А. Удлиненность. Индексы, основанные на вычислении соотношений линейных размеров фигур, очень просты, но имеют повышенную чувствительность к извилистости края контура, поэтому для описания спикул кукумарий мало пригодны. Лучшие результаты дает использование коэффициента сферичности Рилея (Шванов, 1969), определяющего отклонения формы фигуры от круга $K_y = \sqrt{d/D}$, где d – диаметр вписанного в контур фигуры круга, D – диаметр описанного круга. Были также опробованы: показатель формы

(отношение сторон прямоугольника, равновеликого контуру, со стороной, равной диаметру контура) $K_\phi = q/D^2$, показатель эллиптичности (отношение площади круга, построенного на диаметре, к площади контура), $K_s = \pi D^2/4q$ и показатель вытянутости (отношение радиуса равновеликого круга к диаметру контура) $K_e = \sqrt{q}/\sqrt{\pi D}$, где D – диаметр описанного круга, q – площадь фигуры (Викторов, 1986).

Б. Индекс односторонней удлиненности «ракеткообразности» основан на том, что при нарушении симметрии фигуры вдоль одной из осей происходит соответствующее смещение вдоль этой оси положения вписанного в фигуру круга. Это смещение можно характеризовать соотношением $K_{oy} = c/D$, где c – расстояние между центрами вписанного и описанного кругов, D – диаметр описанного круга. Показатель нельзя использовать для спикул сложно расчлененной и сильно изогнутой формы, а также имеющих перетяжку.

В. Расчлененность края. Серия показателей связывает длину периметра фигуры с ее площадью, реагируя на отклонение формы фигуры от круга (имеющего наименьший периметр при данной площади). Простейшими показателями являются индекс кругообразности $K_k = 4\pi q/P^2$ и коэффициент расчлененности $K_p = P/2\sqrt{\pi q}$, где P – периметр фигуры, q – площадь фигуры (Викторов, 1986). Определение показателей не имеет смысла для спикул сильно изогнутой формы.

Эти показатели (как и другие данного класса) реагируют как на увеличение извилистости контура, так и на изменение общей формы, например удлиненности. Более строгим методом определения степени извилистости края является сравнение периметра фигуры P с периметром обводящей линии $P_{обв}$ (Викторов, 1986): $K_u = P_{обв}/P$. Этот показатель имеет смысл вычислять лишь для контуров, не являющихся выпуклыми.

Г. Характеристика отверстий. Е.Н. Гудимовой (1991) предложен показатель, характеризующий относительное количество отверстий, который определяется из соотношения $n = N/q$, где N – количество отверстий в спикуле, q – площадь спикулы. Этот показатель зависит от единиц, в которых измеряется площадь изображения, и для сравнительных целей требуется приведение к одному масштабу. Здесь предлагаются два других коэффициента, связывающих площадь и периметр спикулы с суммарными площадью и периметром отверстий: относительный периметр отверстий $P_{отн} = P/P_1$, где P – периметр спикулы, P_1 – суммарный периметр отверстий; и относительная площадь отверстий $Q_{отн} = Q/Q_1$, где Q – площадь спикулы, Q_1 – суммарная площадь отверстий. Оба этих показателя не зависят от линейных размеров спикулы.

Для выяснения чувствительности предложенных коэффициентов к изменению формы они были рассчитаны для искусственных геометрических объектов с различными степенями удлинённости, расчленённости, перфорированности и др. (рис. 1.5).

Объекты первой и второй групп отличаются друг от друга только по показателям $P_{отн}$ и $Q_{отн}$ (табл. 1.3). Объекты третьей группы отличаются от них, кроме того, по показателю K_6 , что может указывать на чувствительность этого показателя к изменению размеров объектов и не удовлетворяет условию, поставленному при отборе коэффициентов. Значения параметров $P_{отн}$ и $Q_{отн}$ увеличиваются с уменьшением количества отверстий, уменьшением их размера и увеличением размера объектов (при неизменном количестве и размере отверстий). Показатель $Q_{отн}$ более чувствителен к изменению размеров отверстий и объектов, чем показатель $P_{отн}$, а на изменение количества отверстий они реагируют в одинаковой степени (рис. 1.6). Поскольку зависимость показателей $P_{отн}$ и $Q_{отн}$ от изменения перфорированности объектов имеет одинаковую тенденцию, то в дальнейшем при описании формы объектов можно использовать один из них (предпочтительнее $Q_{отн}$).

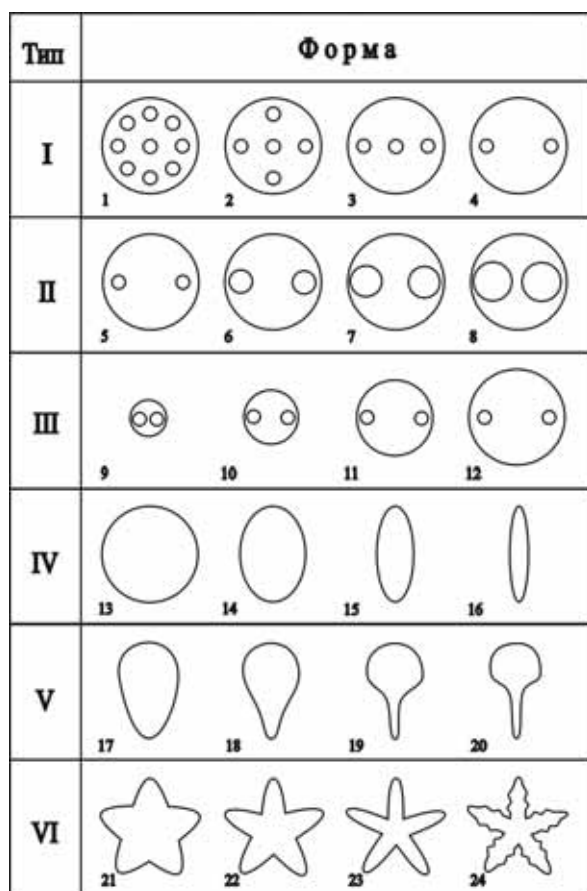


Рис. 1.5. Объекты с различным количеством отверстий (1 – 4), размером отверстий (4 – 8), размером объектов при неизменном количестве и размере отверстий (9 – 12), удлинённостью (13 – 16), односторонней удлинённостью (17 – 20), расчленённостью и извилистостью края (21 – 24).

У объектов 4-й группы (отличающихся по степени удлинённости) и 5-й группы (отличающихся по степени односторонней удлинённости) наблюдается общая тенденция в изменении коэффициентов удлинённости, односторонней удлинённости и расчленённости. С увеличением удлинённости и односторонней удлинённости коэффициенты K_y , K_ϕ и K_e уменьшаются, а коэффициент K_z увеличивается (но для объектов четвертой группы коэффициенты K_y , K_ϕ и K_e в среднем ниже, а коэффициент K_z в среднем выше, чем для всех других исследуемых объектов).

С увеличением удлинённости и «ракетковидности» увеличивается коэффициент односторонней удлинённости K_{oy} (и для объектов пятой группы он значительно выше, чем для всех других исследуемых объектов).

Что же касается коэффициентов, характеризующих степень расчленённости, то у объектов 4-й, 5-й и 6-й групп с увеличением удлинённости, односторонней удлинённости и расчленённости коэффициент K_k уменьшается, а коэффициент K_p увеличивается (но для объектов 6-й группы коэффициент K_k в среднем ниже, а коэффициент K_p в среднем выше, чем для всех других исследуемых объектов).

Таблица 1.3. Основные количественные показатели объектов различной формы

Тип объекта*	№*	Коэффициент									
		K_y	K_ϕ	K_z	K_e	K_{oy}	K_k	K_p	K_u	$P_{отн}$	$Q_{отн}$
I	1	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	0,77	5,28
	2	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	1,39	9,50
	3	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	2,32	15,84
	4	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	3,48	23,76
II	5	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	3,48	23,76
	6	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	2,00	7,93
	7	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	1,47	4,24
	8	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	1,18	2,77
III	9	1,00	0,78	1,00	5,50	0,02	1,24	0,90	1,11	1,33	3,44
	10	1,00	0,78	1,00	6,72	0,02	1,24	0,90	1,11	1,98	7,69
	11	1,00	0,78	1,00	7,95	0,02	1,24	0,90	1,11	2,79	15,09
	12	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	3,53	24,19
IV	13	1,00	0,78	1,00	8,96	0,02	1,24	0,90	1,11	0,00	0,00
	14	0,82	0,53	1,47	7,40	0,03	1,15	0,93	1,10	0,00	0,00
	15	0,61	0,30	2,63	5,54	0,06	0,82	1,11	1,07	0,00	0,00
	16	0,43	0,15	5,28	3,92	0,09	0,45	1,49	1,03	0,00	0,00
V	17	0,78	0,46	1,70	6,88	0,17	1,05	0,98	1,09	0,00	0,00
	18	0,75	0,37	2,12	6,15	0,21	0,90	1,06	1,09	0,00	0,00
	19	0,73	0,30	2,60	5,55	0,23	0,70	1,19	1,10	0,00	0,00
	20	0,69	0,26	3,07	5,10	0,26	0,59	1,31	1,08	0,00	0,00
VI	21	0,78	0,54	1,46	7,57	0,13	0,73	1,17	1,11	0,00	0,00
	22	0,66	0,43	1,84	6,79	0,14	0,46	1,47	1,10	0,00	0,00
	23	0,53	0,32	2,48	5,86	0,14	0,27	1,91	1,11	0,00	0,00
	24	0,51	0,33	2,36	6,08	0,13	0,23	2,08	1,08	0,00	0,00

* **Примечание:** тип объекта и номер соответствуют таковым на рисунке 1.5.

Коэффициенты, характеризующие степень удлинённости и односторонней удлинённости, реагируют также на изменение расчленённости объектов; показатели, характеризующие степень расчленённости, реагируют и на изменение удлинённости и односторонней удлинённости объектов.

Коэффициент K_u реагирует в большей степени на изменение извилистости края контура, чем на изменение общей расчленённости.

Ни один из используемых коэффициентов не характеризует полностью все особенности формы объектов, поэтому при анализе их формы целесообразно использовать набор коэффициентов, характеризующих разные их особенности.

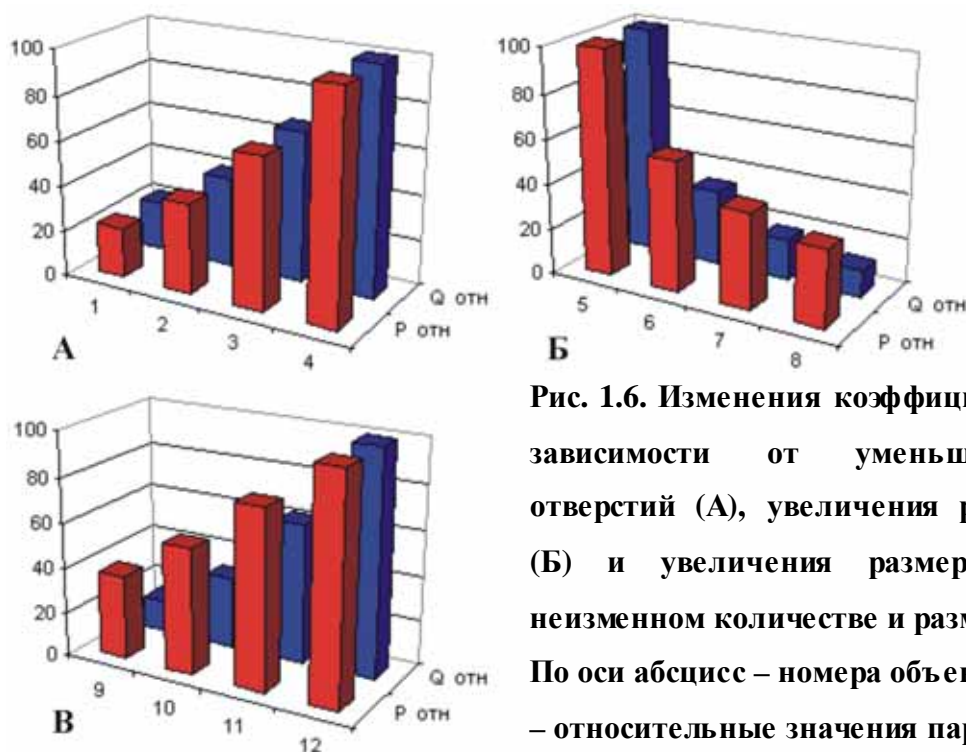


Рис. 1.6. Изменения коэффициентов $P_{отн}$ и $Q_{отн}$ в зависимости от уменьшения количества отверстий (А), увеличения размеров отверстий (Б) и увеличения размеров объектов при неизменном количестве и размере отверстий (В). По оси абсцисс – номера объектов, по оси ординат – относительные значения параметров $P_{отн}$ и $Q_{отн}$ (доля в процентах от максимального значения каждого из параметров).

Проверка чувствительности коэффициентов при анализе фактического материала показала, что они более или менее адекватно отражают особенности формы спикул. Визуально различающиеся спикулы хорошо различаются и по использованным показателям. Так, спикулы с наибольшей удлинённостью имеют наименьшие значения коэффициентов K_y , K_ϕ и наибольшее значение коэффициента K_ε , спикулы с наименьшей удлинённостью (т.е. наиболее приближающиеся по форме к кругу) имеют наибольшие значения коэффициентов K_y , K_ϕ и наименьшее значение коэффициента K_ε . «Ракеткообразные» спикулы имеют наибольшее значение коэффициента односторонней удлинённости K_{oy} . Спикулы с наибольшей расчленённостью имеют наименьшее значение коэффициента K_k и наибольшее

значение коэффициента K_p . Спиккулы с большей перфорированностью имеют меньшие значения коэффициентов $P_{отн}$ и $Q_{отн}$, и наоборот. Таким образом, предлагаемая нами методика количественного анализа формы спиккул голотурий дает приемлемые результаты.

1.2.2.3. Компьютерные методы вычисления количественных параметров формы спиккул

Для вычисления количественных характеристик формы спиккул была написана компьютерная программа, которая производит оцифровку графического изображения спиккулы в числовой массив и рассчитывает необходимые показатели с занесением их в базу данных (рис. 1.7). Главное окно программы состоит из панели командных кнопок, окна с изображением спиккулы и окна с изображением цифрового массива. Панель командных кнопок включает пять управляющих кнопок: 1 – распознавание (производит оцифровку графического изображения и создает числовой массив), 2 – обсчет (производит вычисления соответствующих параметров), 3 – обновление (открывает окно для ввода нового изображения спиккулы), 4 – результат обсчета (открывает окно с результатами обсчета), 5 – закрыть (прекращает выполнение программы).

Рисунок спиккулы вводится в компьютер со сканера и с использованием программы Corel TRACE (Version 9.337), контуры спиккулы и отверстий сводятся до толщины в один пиксель. За единицу нами принят один пиксель. Для удобства расчета площадей спиккулы и отверстий тело спиккулы и пространство снаружи спиккулы окрашиваются в разные цвета (в нашем случае в красный и синий, соответственно), пространство внутри отверстий остается белым, а контуры спиккулы и отверстий – черными. Периметр спиккулы находится методом обхода контура спиккулы против часовой стрелки с одновременным суммированием всех точек (пикселей) контура. Суммарный периметр отверстий определяется как разница между количеством черных пикселей и количеством пикселей контура спиккулы. Суммарная площадь отверстий определяется как количество белых пикселей с учетом суммарного периметра отверстий. Общая площадь спиккулы определяется как сумма черных, красных и белых пикселей. Периметр обводящего контура определяется как сумма расстояний между выпуклыми точками контура. Диаметр описанной окружности определяется как расстояние между наиболее удаленными точками контура, а ее радиус – как середина отрезка между этими точками. Центр вписанной окружности изначально задается как центр тяжести фигуры, который для круга совпадает с центром описанной окружности, а затем путем смещения центра выбирается вписанная окружность с наибольшим радиусом. Координаты центра тяжести находятся по формулам $X_c = S_y / F = \sum_{i=1}^n F_i x_i / \sum_{i=1}^n F_i$, $Y_c = S_x / F = \sum_{i=1}^n F_i y_i / \sum_{i=1}^n F_i$,

где F_i – площадь отдельных прямоугольников, на которые разбита фигура (в нашем случае пикселей), x_i и y_i – расстояния от центра каждого прямоугольника (пикселя) до соответствующей оси (Писаренко и др., 1988).

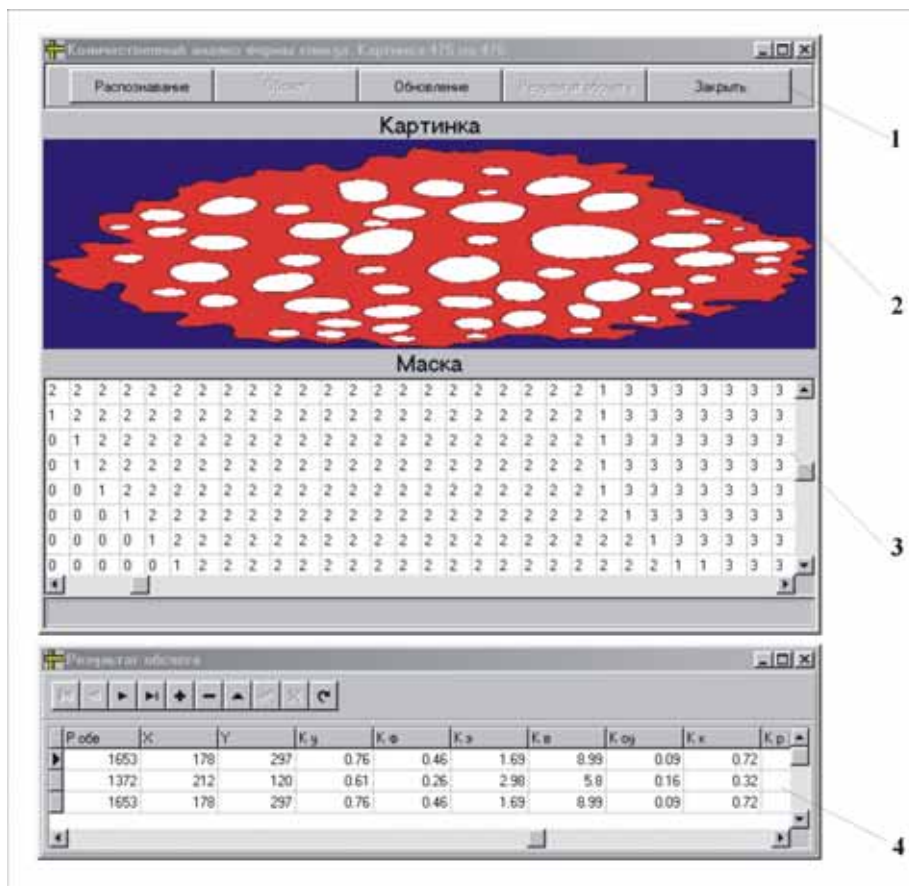


Рис. 1.7. Внешний вид экрана компьютерной программы для обчета параметров формы спикулы.

1 – панель команд, 2 – окно с изображением спикулы, 3 – окно с изображением цифрового массива, 4 – окно результатов обчета.

1.2.3. Статистический анализ данных

Нами был проведен компьютерный анализ формы спикул кожи тела *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*. Для анализа было взято по 100 спикул из стенки тела у каждого из представителей. Рассчитывались коэффициенты формы, характеризующие удлинненность (коэффициент сферичности Рилея K_y , показатель формы K_f , показатель эллиптичности K_e), одностороннюю удлинненность (индекс односторонней удлинненности K_{oy}), расчлененность края (индекс кругообразности K_k , коэффициент расчлененности K_p) и относительную площадь отверстий $Q_{отн}$ (Шванов, 1969; Викторов, 1986; Гудимова, 1991, 1999; Степанов, Гайдаев, Левин, 2000; Stepanov, Gaidaev, Levin, 2001). Для каждого из коэффициентов определяли предельные значения признаков X_{min} и X_{max} и их среднюю арифметическую X_{cp} , среднее квадратическое отклонение σ , моду

M_o , стандартную ошибку средней арифметической S_x . Все расчеты выполняли для 95-% доверительного уровня. Обработку массива численных данных проводили на ЭВМ с помощью программы Statistica (Version 6.0).

Задача дифференциации видов по коэффициентам формы спикул сводилась к следующему. Для каждого коэффициента формы спикул каждого вида производили проверку на нормальность распределения по критерию Колмогорова-Смирнова (Лакин, 1990). В случае подтверждения гипотезы о нормальности распределения производили сравнение средних значений коэффициентов по t-критерию Стьюдента (Лакин, 1990). Таким образом, делался вывод о разделении видов на основе различия средних значений присущих этим видам коэффициентов формы спикул. Если гипотеза о нормальности распределения отклонялась, использовали двухвыборочный тест Колмогорова-Смирнова для сравнения форм распределений (Лакин, 1990). Заключение о видовом разделении делалось на основе разницы средних значений коэффициентов формы спикул при нормальности распределений или на несовпадении самих форм распределений в противном случае. При этом для вывода о разделении видов достаточно минимум одного из критериев, по которому статистически значимо отличается коэффициент формы спикул. Естественно, что показатели, обладающие нормальным законом распределения предпочтительнее, в силу меньшей требовательности к объему выборки по сравнению с ненормальным.

Глава 2. Сравнительный анализ морфологической изменчивости представителей рода *Cusumaria*

2.1. Общая характеристика рода

Тело кукумарий 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. Данные о размерах кукумарий достаточно условны, поскольку сильно зависят от степени сокращения тела. Для *Cusumaria japonica* указывается длина до 40 см, для *C. savelijevae* – до 13 см, для *C. djakonovi* – до 16 см (Баранова, 1980), для *C. conicospermium* – до 10 см (Левин, Степанов, 2002), для *C. levini* – 11 см (Степанов, Пильганчук, 2002), для *C. okhotensis* – до 19 см (Левин, 2003, в печати). Ввиду сильной сократимости тела, форма и размеры кукумарий не могут использоваться в качестве надежных диагностических признаков.

Амбулакральные ножки обычно 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 надежным таксономическим признаком. У молодых кукумарий ножки, как правило, располагаются более правильными полосами – зигзагообразно или одиночными рядами. Щупалец обычно 10, они крупные, одного размера или два вентральных могут быть несколько мельче.

Окраска тела сильно варьирует (темно-бурая, темно-фиолетовая, коричневая, сероватая, желтоватая, розоватая, белая) и не может быть использована в качестве надежного диагностического признака. Однако у разных видов зачастую наблюдаются различия в окраске некоторых внутренних структур. Щупальца обычно черные, оранжевые, коричневые или серые.

Очень сходно внутреннее строение видов в пределах рода. Стенка тела обычно 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. глава 2.3). У разных видов кукумарий зачастую наблюдаются различия в размерах, форме и строении половых продуктов. Одним же из важнейших в таксономическом отношении признаков является строение скелетных элементов голотурий.

2.2. Окраска

Как уже было сказано выше, окраска тела кукумарий сильно варьирует и не может быть использована в качестве надежного диагностического признака. Однако у разных видов были обнаружены различия в окраске некоторых внутренних структур. Подобные различия отмечены В.С. Левиным и Е.Н. Гудимовой (1997а) у *C. frondosa* и *C. japonica* (табл. 2.1).

Таблица 2.1. Различия в окраске внутренних структур у *Cuscutaria japonica* и *C. frondosa*. (по: Левин, Гудимова, 1997а)

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

Проведенные нами исследования показали, что окраска внутренних органов довольно сильно варьирует даже в пределах одной популяции и, в большинстве случаев, не может быть использована в качестве надежного таксономического признака. Так, у *C. okhotensis* с западного побережья Камчатки, окраска каменистого канала изменяется от оранжевого до ярко-красного цвета, madreporita – от желтого до оранжевого, полиевого пузыря – от желтого до бесцветного. Наиболее вариабельна окраска женских гонад, встречаются гонады желто-оранжевого, коричневого, розового, сиреневого и других цветов. Окраска женской гонады может изменяться в пределах одной особи, с переходами цвета от фиолетового или розового до желтого, что очевидно связано со степенью их созревания.

2.3. Расположение мезентерия

Для кукумарий характерен длинный трубчатый кишечник, обычно в 2 – 3 раза превышающий длину тела. По всей длине кишечник фиксируется к стенке тела посредством мезентерия, в соответствии с изгибами кишечника, образующего в полости тела сложную пространственную фигуру. Направление прохождения и пересечения мезентерием интерамбулакров и амбулакров у голотурий в пределах одного отряда сходно. Форма линии прикрепления мезентерия в ряде случаев отлична для каждого вида голотурий и может являться систематическим признаком. Так, существенное отличие в прохождении мезентерия в средне-задней части тела отмечено у видов *C. frondosa* и *C. japonica* (Левин, Гудимова, 1997а). 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. У *C. japonica* мезентерий пересекает мидвентральную мышечную ленту у основания соответствующего ретрактора, образует петлю в интеррадиусе и подходит к клоаке по срединной линии мидвентральной ленты (рис. 2.1).

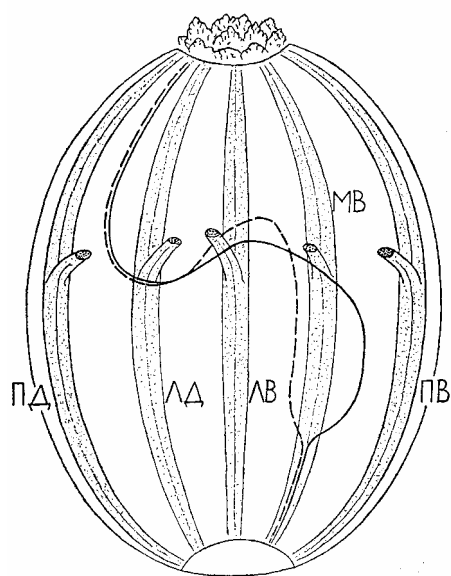


Рис. 2.1. Расположение мезентерия у *Cucumaria japonica* (сплошная линия) и *C. frondosa* (штриховая линия). Радиусы: ЛВ, ПВ, МВ – левый, правый и срединный вентральный; ЛД и ПД – левый и правый дорсальный (Левин, Гудимова, 1997а).

У описанных нами видов – *C. conicospermium* и *C. levini* форма линии прикрепления мезентерия сходна с таковой у *C. frondosa* и отличается лишь в деталях (рис. 2.2). Так у *C. levini* мезентерий пересекает левую дорсальную и левую вентральную мышечные ленты у основания соответствующих ретракторов, а у *C. conicospermium* чуть ниже их.

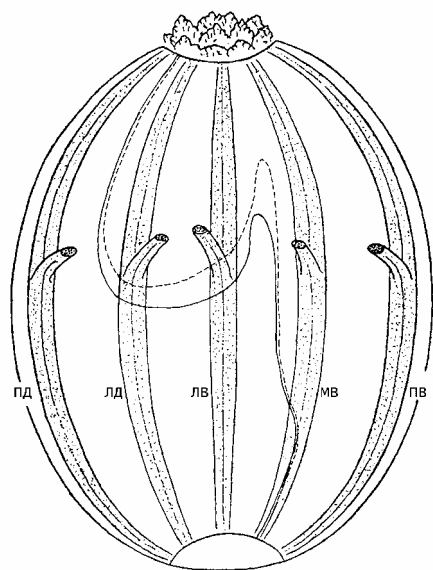


Рис. 2.2. Расположение мезентерия у *C. conicospermium* (сплошная линия) и *C. levini* (штриховая линия). Радиусы: ЛВ, ПВ, МВ – левый, правый и срединный вентральный; ЛД и ПД – левый и правый дорсальный.

У видов *C. saveljevae* и *C. djakonovi* форма линии прикрепления мезентерия практически ничем не отличается от таковой у *C. frondosa*.

Таким образом, расположение мезентерия не всегда может быть использовано в качестве диагностического признака.

2.4. Репродуктивная система

У голотурий, в отличие от остальных иглокожих, сохранился примитивный тип строения гонад – в передней части целома располагается лишь одна гонада, состоящая из различного числа ветвящихся и неветвящихся трубочек, с единым половым протоком. Концевые отделы этих трубочек называются ацинусами. Гонодукт открывается на спинной стороне около венчика щупалец или между щупальцами на специальной половой папилле. Строение и расположение репродуктивной системы кукумарий не является видоспецифичным признаком. Различия у разных видов могут проявляться лишь в размерах и строении яиц и сперматозоидов.

Размеры гамет довольно тесно коррелируют с характером репродуктивной стратегии вида. Как правило, для яиц иглокожих диаметром до 200 мкм характерно развитие с планктотрофной личинкой; сравнительно небольшое число видов, имеющие яйца диаметром 300–600 мкм дают обычно лецитрофные личинки; яйца большего диаметра (более 700 мкм) имеют виды с лецитрофной личинкой или прямым развитием, при этом наибольшего диаметра достигают яйца видов, вынашивающих потомство (Tyler et al., 1985; McClintock, Pearse, 1986; Касьянов, 1989). Обычно яйца голотурий имеют сферическую форму, но у *Cucumaria japonica* и *C. conicospermium* они овальной формы (Тюрин, Дроздов, 2002), у *Thyone briareus* несколько сплюснуты по главной оси (Ohshima, 1925), у *Psolus phantapus* вытянуты по одной из поперечной осей (Runnström, Runnström, 1920).

Для спермиев голотурий характерны следующие признаки: акросома подразделяется на акросомную гранулу и периакросомный материал, головка близка к сферической форме, центриоли расположены под острым углом, дистальную центриоль с небольшим углублением в ядре соединяет жгутиковый корешок, присутствует липидная капля. Такими характеристиками сперматозоидов обладают большинство описанных видов голотурий (Chia et al., 1975; Jamieson, 1985; Hodgson, Bernard, 1992 и др.). В литературе встречаются описания только трех видов голотурий с отличной от сферической формой сперматозоида – это *Cucumaria lubrica* и *C. pseudocurata* с цилиндрическими сперматозоидами (Atwood, Chia, 1973; Atwood, 1974; Chia et al., 1975) и *C. conicospermium* с коническими (Тюрин, 2000; Тюрин, Дроздов, 2002).

На данный момент мы располагаем сравнительной литературной информацией о строении яиц и сперматозоидов только двух видов дальневосточных кукумарий – *C. japonica* и *C. conicospermium*, строение половых продуктов других видов требует уточнения.

Головка сперматозоида *C. japonica* в целом имеет сферическую форму (рис. 2.3, А). Ядро округлое или слегка сжатое в переднезаднем направлении. Размеры – $3 \times 2,2$ мкм. Акросома сферическая, полностью погружена в ядерное углубление. Периакросомный материал располагается под акросомным пузырьком, ширина периакросомного материала – 0,7 мкм. Содержимое акросомной гранулы гетерогенно: в центральной части гранулы находится небольшой сферический электронно-плотный участок. Размер гранулы – 0,5 мкм. В средней части имеется одна кольцевая митохондрия с трубчатыми кристами. Вне митохондрии расположена липидная капля. Центриоли расположены под острым углом. Жгутик выходит из средней части не в середине митохондриального кольца, а несколько смещен латерально. В результате этого сперматозоид теряет радиальную симметрию и приобретает билатеральную (Тюрин, Дроздов, 2002).

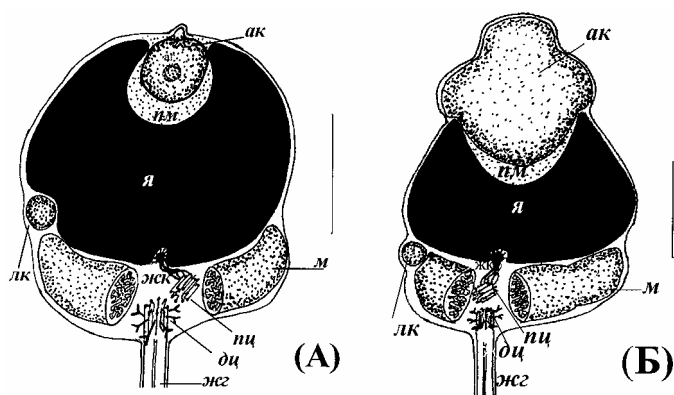


Рис. 2.3. Схемы строения сперматозоидов: А – *Cuscutaria japonica*, Б – *C. conicospermium*, ак – акросомная гранула, дц – дистальная центриоль, жг – жгутик, лк – липидная капля, м – митохондрия, пм – периакросомный материал, пц – проксимальная центриоль, я – ядро (Тюрин, Дроздов, 2002).

Головка сперматозоида *C. conicospermium* овальной формы (рис. 2.3, Б). Длина – 2,8 – 3,2 мкм, ширина – 1,8–2 мкм. В передней части головки расположена значительных размеров акросома. Она составляет около трети размера ядра и имеет размер 1,3 мкм. Нижняя треть акросомной гранулы вместе с периакросомным материалом погружена в округло-коническое ядерное углубление. Остальная часть акросомы выступает за пределы ядра и слегка накрывает верхнюю часть ядра. Содержимое акросомы гомогенно и резко отделяется от периакросомного материала своим светлым содержимым. Ядро слегка приплюснутой формы с усеченной вершиной. В средней части имеется одна кольцевая митохондрия. Внутри кольца митохондрии находятся две, расположенные под углом центриоли. Отчетливо виден

жгутиковый корешок. Жгутик имеет строение 9+2. Расположен несимметрично, в результате чего, как и в предыдущем случае, сперматозоид приобретает билатеральную симметрию (Тюрин, Дроздов, 2002).

Сперматозоиды *C. japonica* и *C. conicospermium* обладают всеми признаками типичных сперматозоидов голотурий. Основное их отличие заключается в строении акросомы. Акросома *C. conicospermium* не погружена полностью в ядерное углубление, она на 2/3 выступает за его пределы, имеет фигурные очертания и содержимое ее гомогенно, в то время как у *C. japonica* в середине акросомной гранулы присутствует небольшой сферический электронно-плотный участок. Периакросомный материал *C. conicospermium* по своей локализации и строению не отличается от такового близких видов, акросомная гранула же примерно в 3 раза больше. Столь необычные на первый взгляд размеры акросомной гранулы оказались вполне объяснимыми. Очевидна корреляция размеров акросомы с толщиной яйцевых оболочек. При описании яйцеклеток *C. conicospermium* были обнаружены отличия ее строения от яйцеклеток *C. japonica*. Яйцеклетки *C. conicospermium* имеют не сферическую, а, как и в случае *C. japonica*, овальную форму, их размеры составляют 440 – 470×520 мкм. Размеры яиц *C. japonica* достигают 447×511–596 мкм. По поводу размеров яиц *C. japonica* информация разных авторов весьма противоречива – 487×426 (Мокрецова, Кошкарева, 1983), 450 (Крючкова, 1987), 505–600 мкм (Левин, Гудимова, 1997а). Различия в данных о размерах яиц *C. japonica*, по нашему мнению, могут быть связаны с тем, что измерения проводили на разных стадиях их созревания. Особый интерес представляет строение яйцевых оболочек. У *C. japonica* они представлены лишь плазматической мембраной и тонким хорионом, вплотную прилегающим к мембране (Мокрецова, Кошкарева, 1983). У *C. conicospermium* хорион ярко выражен и имеет толщину 20 мкм. Именно таким строением яйцевых оболочек вызваны значительные размеры акросомы (Тюрин, Дроздов, 2002).

Описанные различия в строении гамет *C. conicospermium* от *C. japonica* позволяют совершенно точно сказать, что это разные виды.

2.5. Скелетные элементы

Скелет голотурий сильно редуцирован по сравнению с таковым в других классах иглокожих и представлен микроскопическими известковыми телами – спикулами (склеритами), располагающимися в коже тела и стенках ряда внутренних органов, и макроскопическим окологлоточным кольцом. Строение скелетных элементов голотурий является одним из важнейших в таксономическом отношении признаков.

2.5.1. Спикулы

Ниже приведены описания спикул из разных частей тела дальневосточных кукумарий.

Cucumaria japonica Semper, 1868

Изображения спикул *C. japonica* приведены в работах: Semper, 1868, Taf. 39, Fig. 18; Edwards, 1910a, pl. 19, fig. 15 – 16; Mitsukuri, 1912, fig. 48; Дьяконов, 1958, рис. 2; Баранова, 1971, рис. 1; Левин, Гудимова, 1997а, рис. 2, 1997б, рис. 1 – 2. Ниже приводятся сделанные нами описания спикул из разных частей тела.

Щупальца. Спикулы щупалец довольно разнообразны по форме (рис. 2.4) и представлены в основном удлинёнными, изогнутыми, ракетковидными и рассечёнными перфорированными пластинками, как правило, без бугорков на поверхности; край пластинок несет сглаженные шипики; отверстия округлой, удлинённой, щелевидной или неправильной формы. Также встречаются спикулы без отверстий: прямые или изогнутые палочки с бугорками и разветвлённые спикулы, как правило, без бугорков.

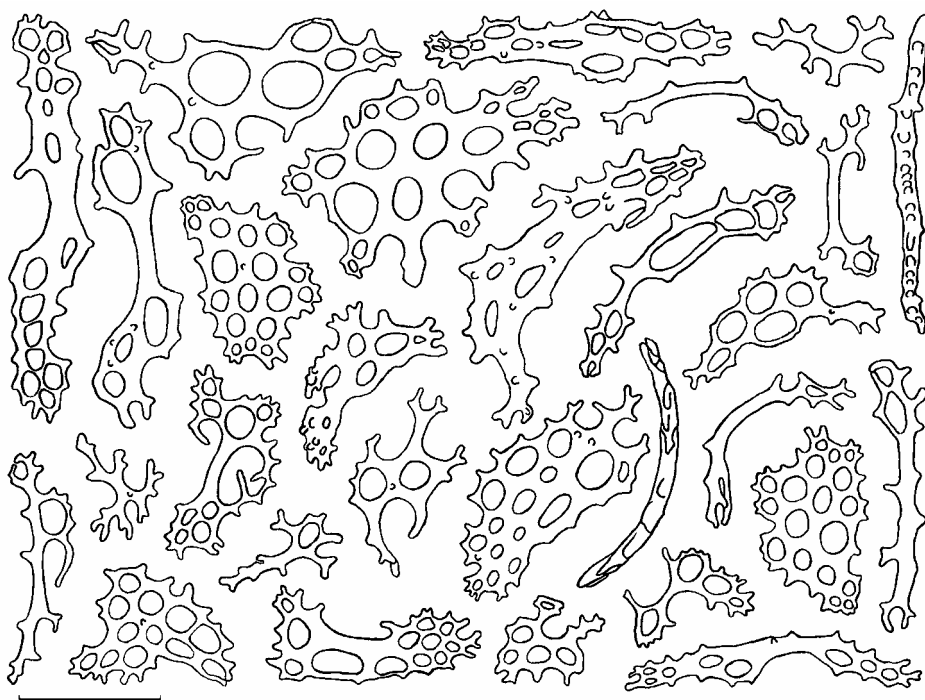


Рис. 2.4. Спикулы из щупалец (здесь и на рис. 2.5 – 2.33 длина размерной линии 100 мкм).

Ротовой диск. Обычно решетчатые пластинки разной формы с зубчатым краем (рис. 2.5). По мере развития спикул они утолщаются, на их поверхности появляются «мостики» и шиповатые выросты (последние могут образовываться в любом месте пластинки, а не только в средней части, как отмечал Осима (Ohshima, 1918)). Удлиненные пластинки по мере развития могут преобразовываться в объемные решетчатые веретеновидные или конические структуры.

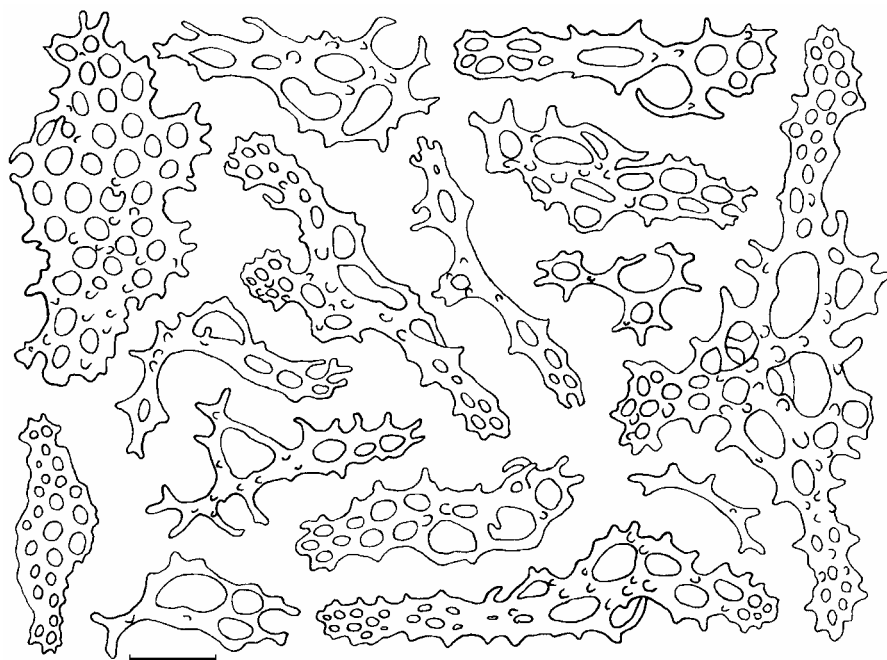


Рис. 2.5. Спикеры из ротового диска.

Инверт. В инвертре встречаются решетчатые пластинки разнообразной формы, палочковидные спикеры без отверстий и объемные веретенообразные структуры (рис. 2.6). На поверхности решетчатых пластинок, как правило, множество бугорков, мостиков и шиповатых выростов.

Кожа тела. В коже тела встречается множество суженных к одному концу пластинок с большим количеством округлых отверстий, шиповатым краем и бугорками на поверхности (рис. 2.7). Кроме того, встречаются изогнутые, удлиненные, округлые и рассеченные перфорированные пластинки, а также палочковидные спикеры без отверстий, покрытые бугорками.

Ножки. Спикеры сходны с таковыми стенок тела, но чаще встречаются рассеченные перфорированные пластинки (рис. 2.8). На поверхности пластинок зачастую имеются мостики и выросты различной формы.

Земпер (Semper, 1868) в первоописании 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). Однако другие исследователи (Britten, 1906–1907; Mitsukuri, 1912 и др.) не смогли их обнаружить; не найдены такие пластинки и в нашем материале. Возрастные изменения спикер *C. japonica* детально описаны в работе Левина и Гудимовой (19976).

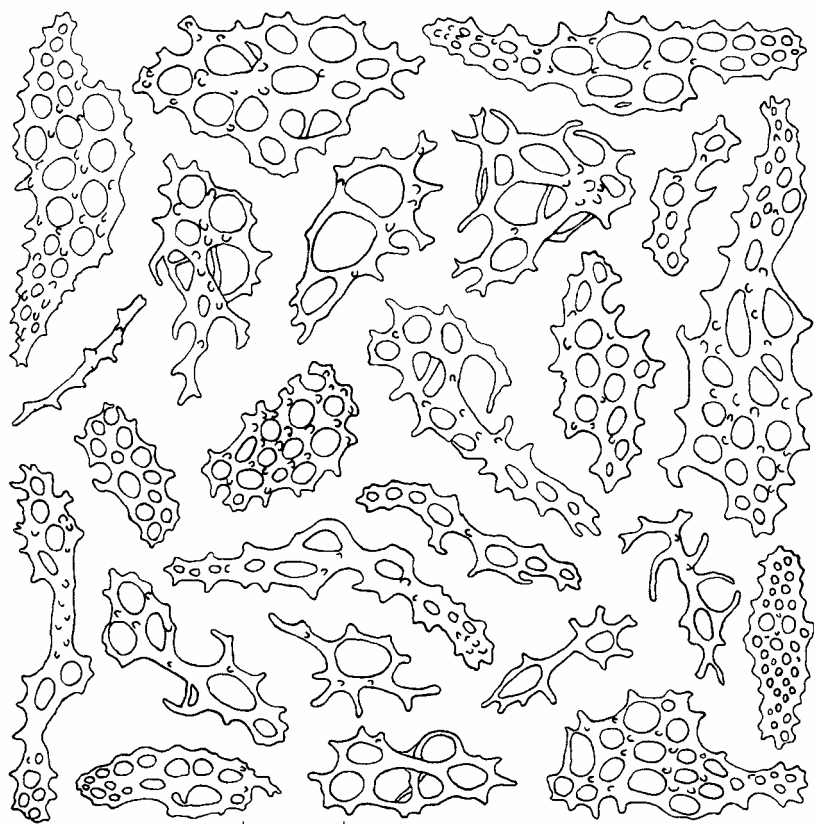


Рис. 2.6. Спикулы из интроверта.

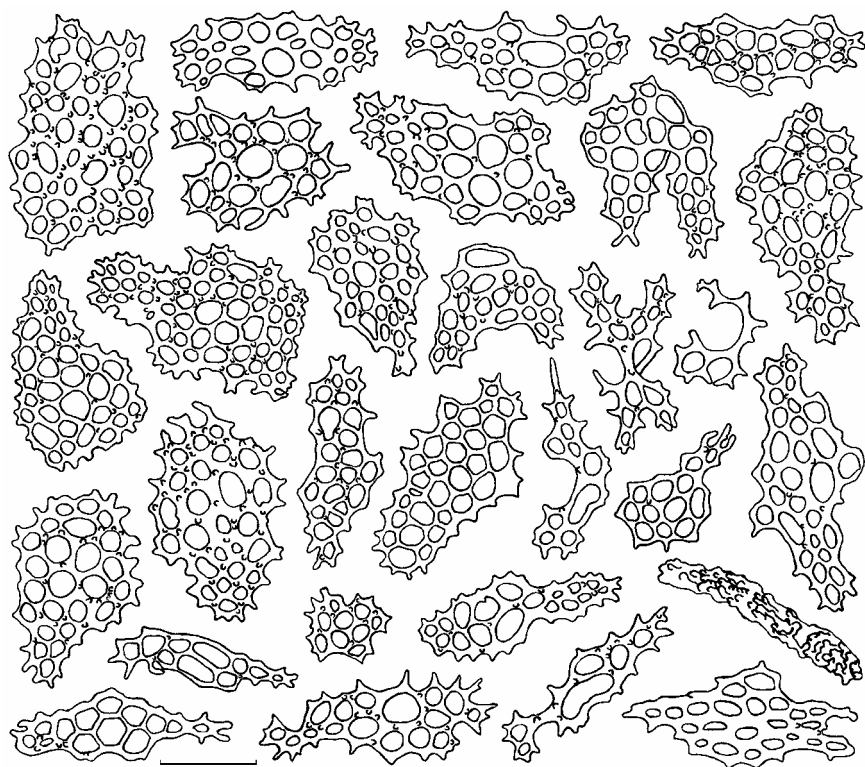


Рис. 2.7. Спикулы из кожи тела.

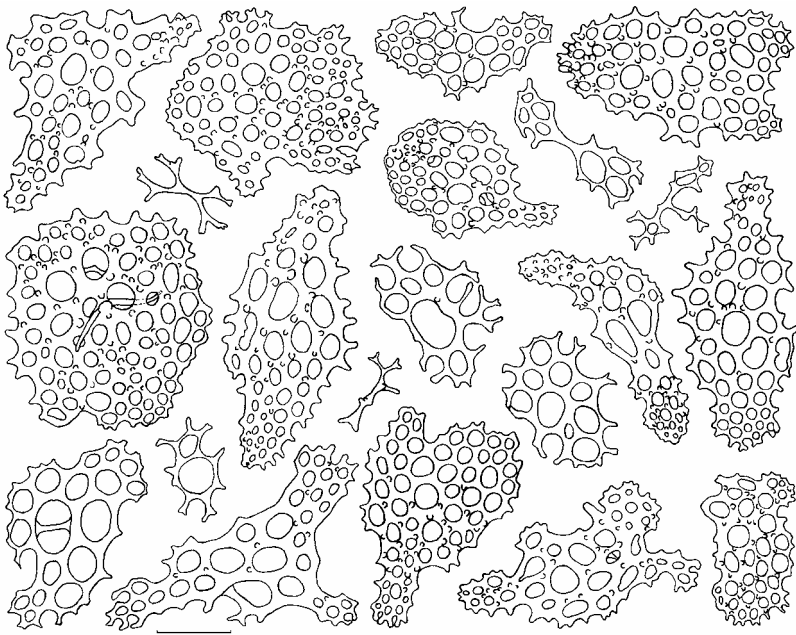


Рис. 2.8. Спикеры из ножек.

Cucumaria saveljevae Baranova, 1980

Изображения спикер *C. saveljevae* приведены в работе З.И. Барановой (1980, рис. 2 – 4). Ниже приводятся сделанные нами описания спикер из разных частей тела.

Щупалец. Спикеры щупалец (рис. 2.9) представлены в основном изогнутыми перфорированными пластинками с небольшим количеством отверстий и бугорков; край пластинок несет сглаженные шипики; отверстия округлой, удлиненной, щелевидной или неправильной формы. Также встречаются прямые или изогнутые спикеры без отверстий и удлиненные перфорированные пластинки.

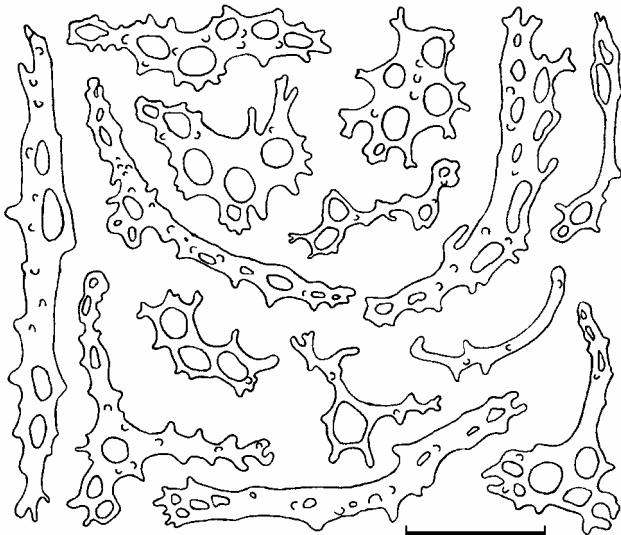


Рис. 2.9. Спикеры из щупалец.

Ротовой диск. Спикеры ротового диска (рис. 2.10) представлены ракетковидными, ромбовидными, удлиненными и лопастными перфорированными пластинками, как правило,

с большим количеством бугорков и отверстий округлой, удлинённой, и неправильной формы; край пластинок несёт сглаженные шипики. Также встречаются разветвлённые спикулы без отверстий.

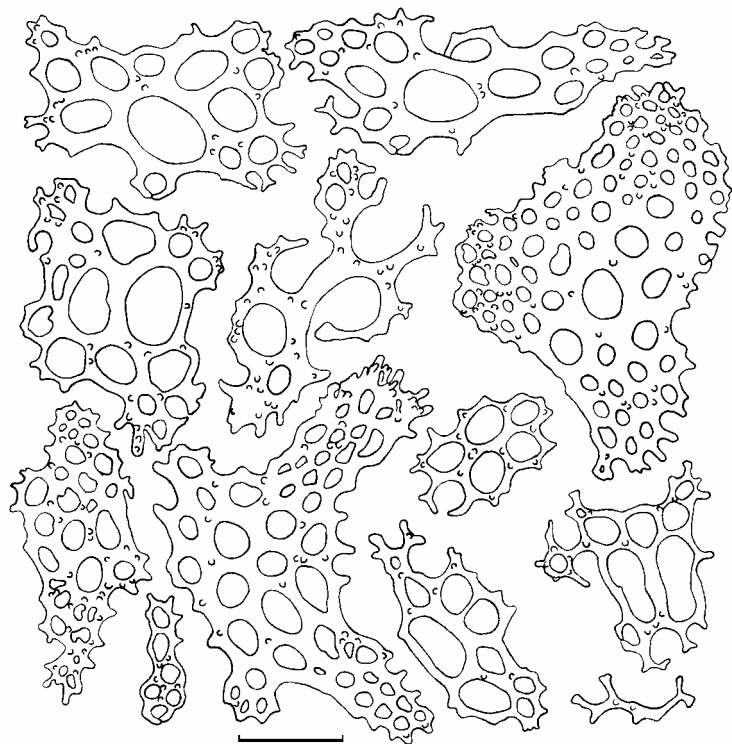


Рис. 2.10. Спикулы из ротового диска.

Интроверт. Спикулы интроверта (рис. 2.11) представлены ракетковидными, удлинёнными, лопастными и изогнутыми перфорированными пластинками с небольшим количеством бугорков и отверстий округлой, удлинённой, и неправильной формы. Также встречаются разветвлённые и палочковидные спикулы без отверстий.

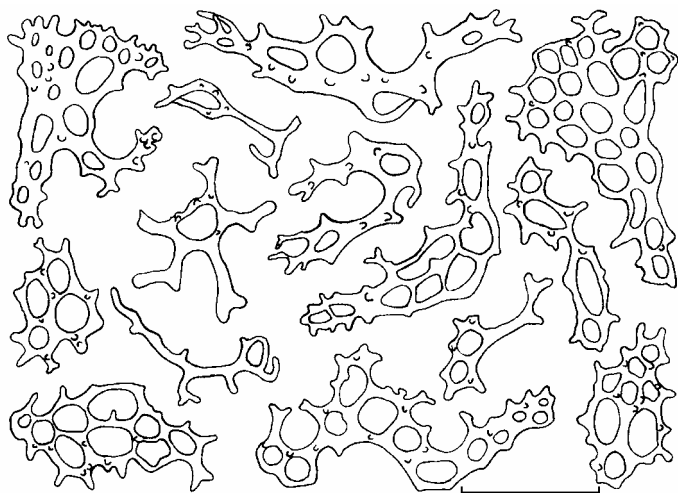


Рис. 2.11. Спикулы из интроверта.

Кожа тела. В коже тела (рис. 2.12) преобладают удлинённые пластинки с небольшим количеством довольно крупных отверстий удлинённой, неправильной и округлой формы; от

края пластинок зачастую отходят длинные разветвленные выступы. Также встречаются ракетковидные, гантелевидные, ромбовидные, лопастные и изогнутые перфорированные пластинки и спикулы без отверстий: прямые, разветвленные или изогнутые палочки.

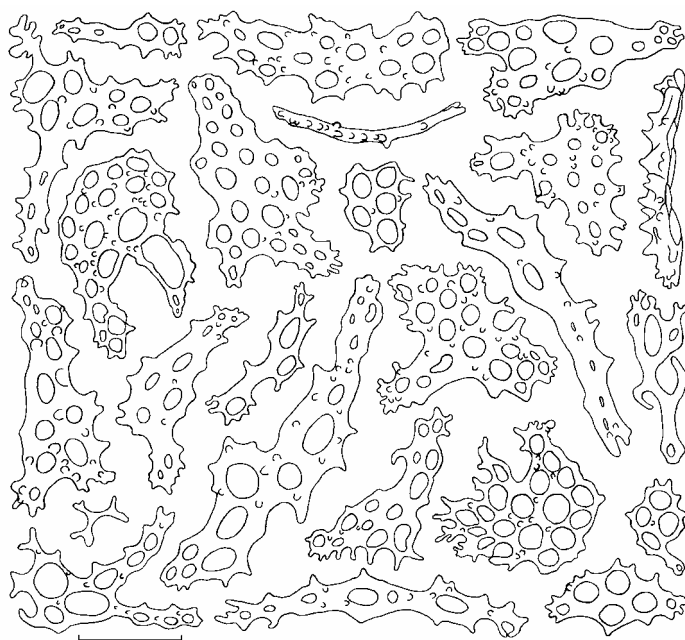


Рис. 2.12. Спикулы из кожи тела.

Ножки. Спикулы сходны с таковыми стенок тела (рис. 2.13).

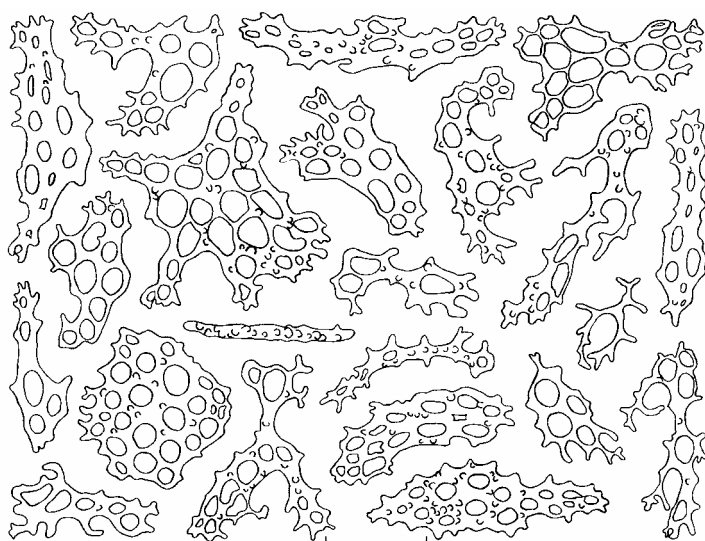


Рис. 2.13. Спикулы из ножек.

***Cucumaria djakonovi* Baranova, 1980**

Изображения спикул *C. djakonovi* приведены в работе З.И. Барановой (1980, рис. 6 – 7).

Ниже приводятся сделанные нами описания спикул из разных частей тела.

Щупальца. Спикулы щупалец (рис. 2.14) представлены в основном удлинненными перфорированными пластинками, зачастую расширенными в средней части или суженными к одному концу, с небольшим количеством бугорков или без них; отверстия равномерно

распределены по поверхности спикул и имеют округлую, удлинённую или щелевидную форму.

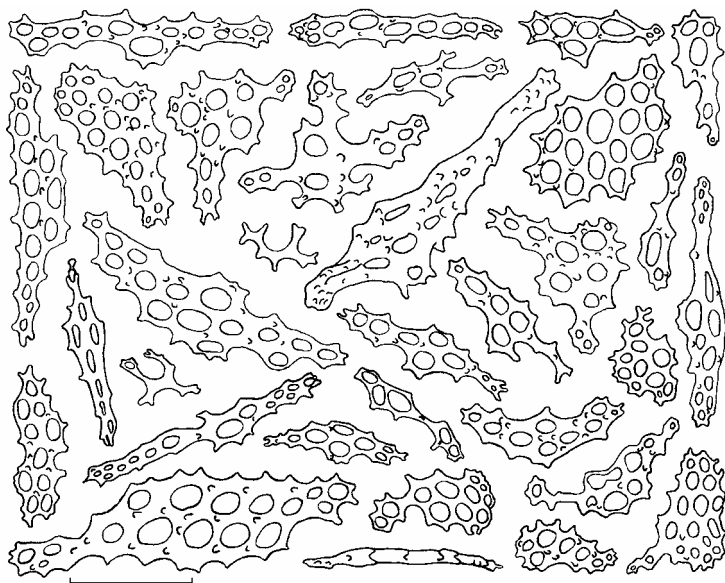


Рис. 2.14. Спикулы из щупалец.

Ротовой диск. Спикулы ротового диска (рис. 2.15) сходны с таковыми в щупальцах.

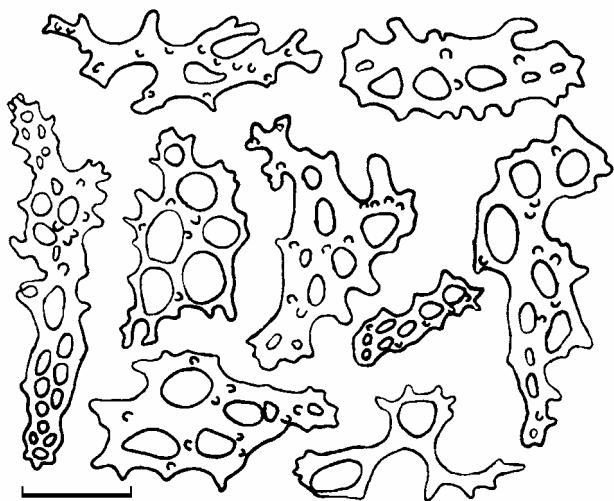


Рис. 2.15. Спикулы из ротового диска.

Интроверт. Спикулы интроверта (рис. 2.16) представлены в основном удлинёнными, перфорированными пластинками с небольшим количеством бугорков и отверстий округлой и удлинённой формы.

Кожа тела и ножки. В коже тела (рис. 2.17) преобладают сильно удлинённые пластинки с небольшим количеством бугорков и отверстий округлой, овальной и щелевидной формы; край пластинок гладкий или несет острые шипы. Также встречаются разветвленные перфорированные пластинки. Амбулакральные ножки с округлой конечной пластинкой, имеющей большое количество отверстий.

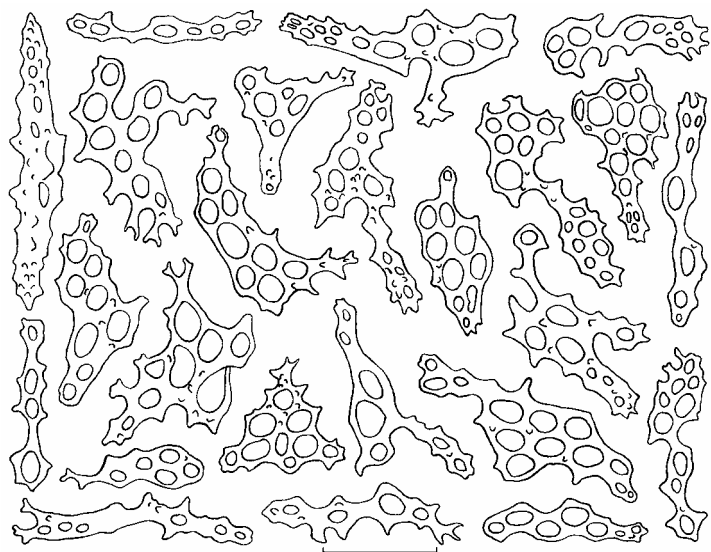


Рис. 2.16. Спиккулы из интроверта.

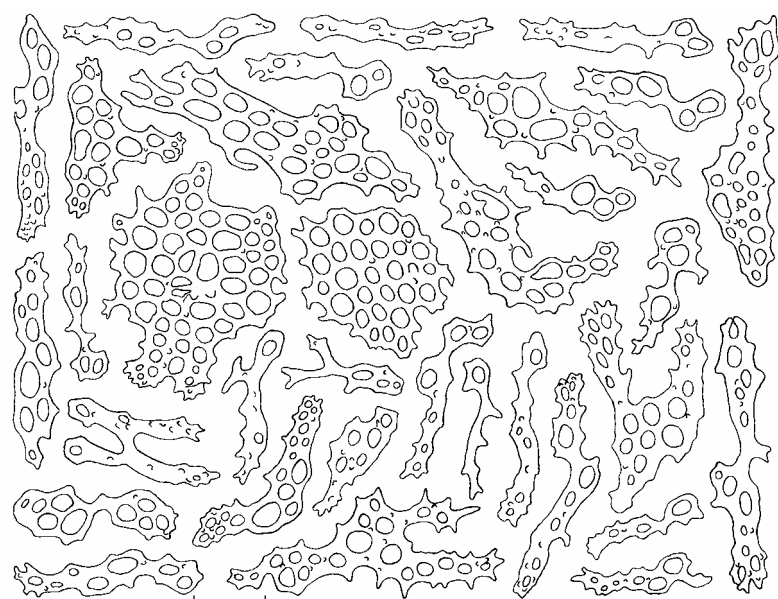


Рис. 2.17. Спиккулы из кожи тела и ножек.

***Cucumaria conicospermium* Levin et Stepanov, 2002, sp. n.**

Изображения спиккул *C. conicospermium* приведены в работе В.С. Левина и В.Г. Степанова (2002, рис. 2–5). Ниже приводятся сделанные нами описания спиккул из разных частей тела.

Щупальца. Спиккулы щупалец (рис. 2.18) более разнообразны по форме, чем в других частях тела. Здесь встречаются прямые, дугообразные и крестообразные палочковидные спиккулы без отверстий, а также перфорированные пластинки различной формы (лопастные, ракетковидные, изогнутые, округлые, удлинённые и т.д.). Край пластинок, как правило, более сглаженный, поверхность менее покрыта бугорками или же бугорки отсутствуют совсем.

Ротовой диск. Спиккулы ротового диска (рис. 2.19) представлены удлинёнными, изогнутыми и ракетковидными пластинками, как правило, с зубчатым краем и крупными

отверстиями неправильной геометрической формы; от края пластинок зачастую отходят длинные тяжи.

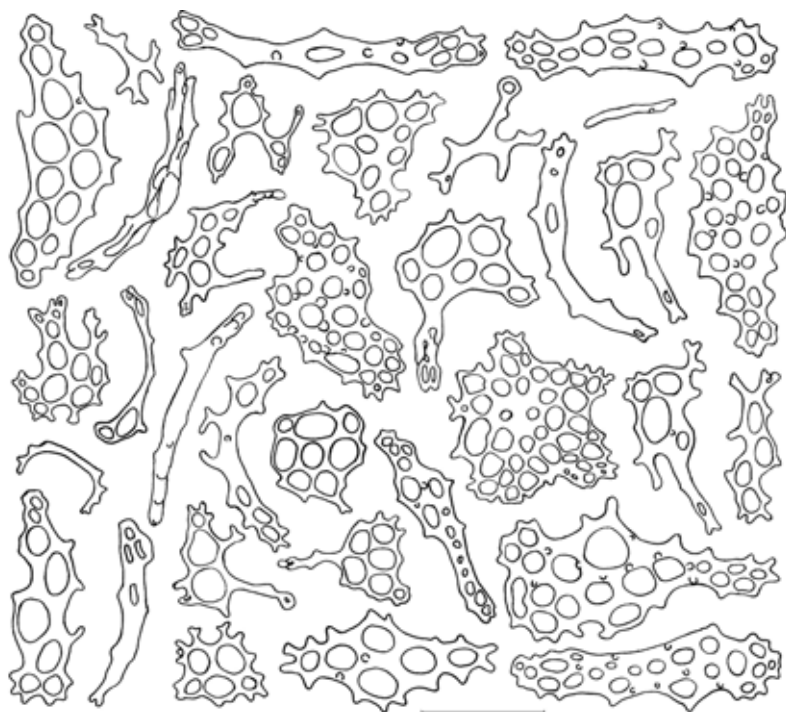


Рис. 2.18. Спикеры из щупалец.

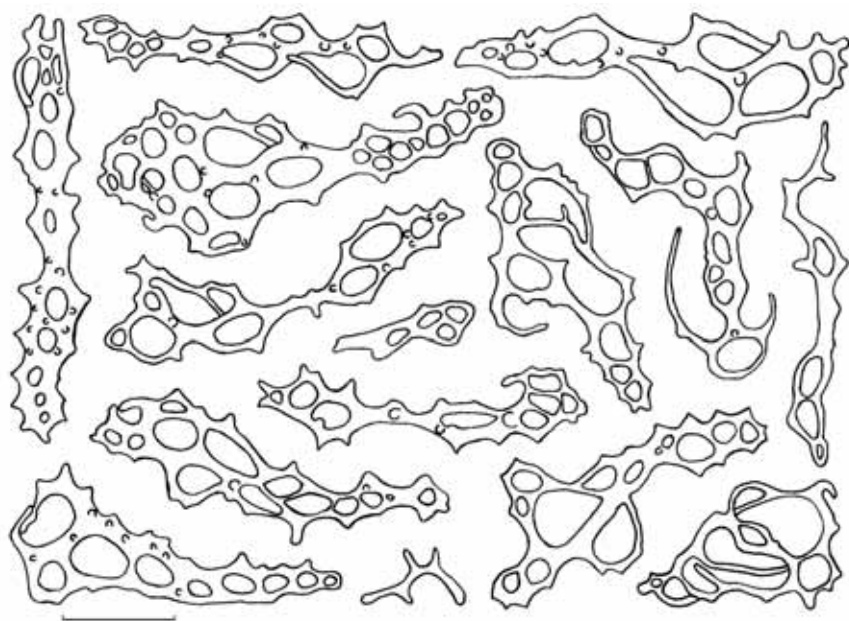


Рис. 2.19. Спикеры из ротового диска.

Интроверт. Спикеры интроверта (рис. 2.20) можно разделить на три группы: 1) палочковидные спикеры без отверстий; 2) удлиненные, лопастные и ракетковидные спикеры с зубчатым краем и довольно крупными отверстиями; 3) овальные и удлиненные пластинки со сглаженным краем, множеством относительно мелких отверстий и дугообразными перемычками, соединяющих бугорки.

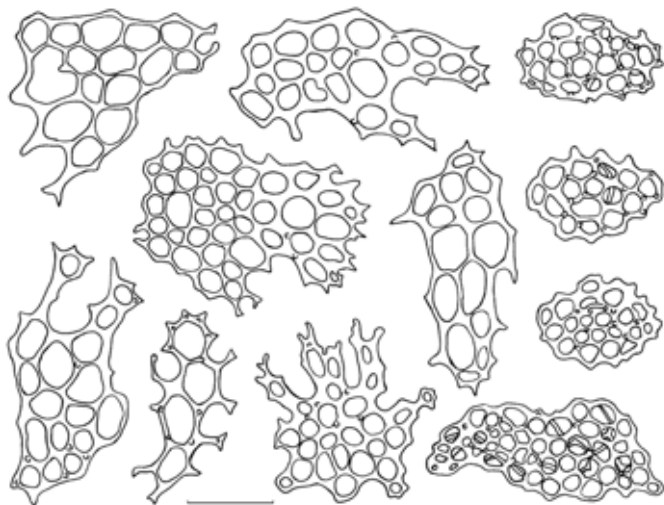


Рис. 2.20. Спикулы из интроверта.

Кожа тела. Спикулы кожи тела (рис. 2.21) наиболее широко представлены суженными к одному концу и заканчивающимися острым шипом (шипами) удлинненными перфорированными пластинками с отверстиями, равномерно распределенными по поверхности (1 – 3 отверстия в поперечном ряду); поверхность пластинок обильно покрыта бугорками, а их край снабжен острыми зубцами. Кроме того, встречаются лопастные пластинки с шиповатым краем и большим числом бугорков на поверхности, палочковидные спикулы без отверстий и удлинненные, изогнутые и «ракетковидные» перфорированные пластинки, край которых, как правило, не несет острых шипов, и отсутствуют бугорки на поверхности.

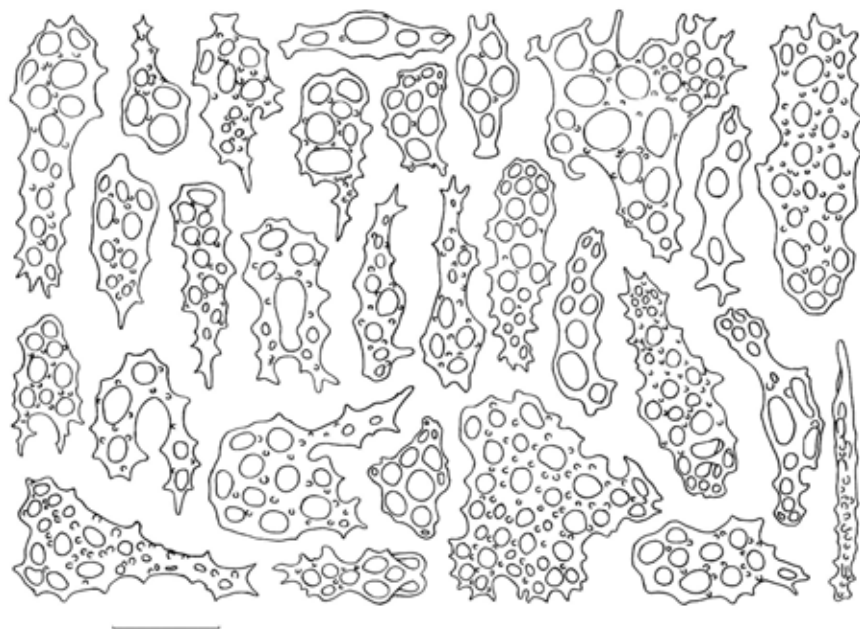


Рис. 2.21. Спикулы из кожи тела.

Ножки. Спикулы ножек (рис. 2.22) довольно разнообразны по форме. Здесь встречаются удлинненные, изогнутые, расчлененные и гантелевидные перфорированные пластинки с зубчатым краем и множеством бугорков на поверхности; пластинки со

сглаженным краем и крупными отверстиями неправильной формы; а также разветвленные палочковидные спикулы без отверстий.

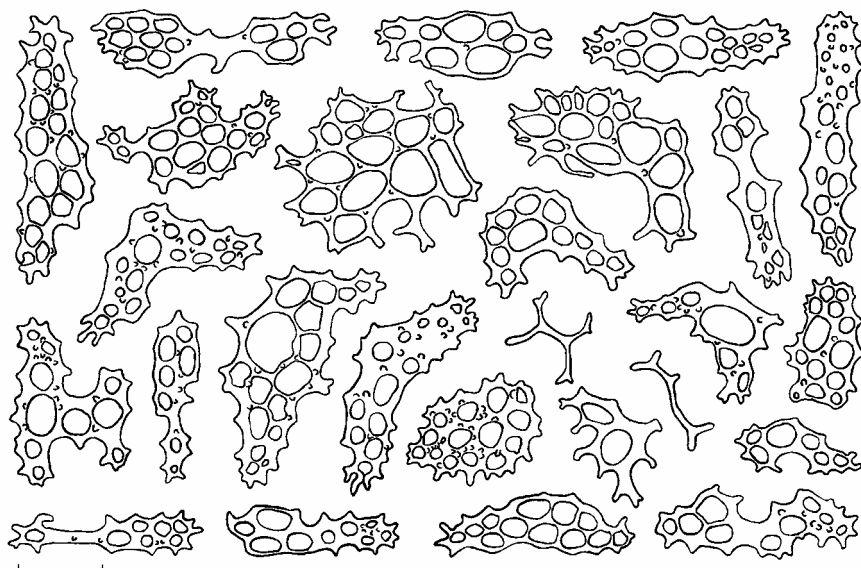


Рис. 2.22. Спикулы из ножек.

***Cucumaria levini* Stepanov et Pilganchuk, 2002, sp. n.**

Изображения спикул *C. levini* приведены в работе В.Г. Степанова и О.А. Пильгачук (2002, рис. 2–6). Ниже приводятся сделанные нами описания спикул из разных частей тела.

Щупальца. Спикулы щупалец (рис. 2.23) более разнообразны по форме и размерам, чем в коже тела. Здесь встречаются массивные округлые, удлинённые, ромбовидные, расчленённые и изогнутые перфорированные пластинки с зубчатым краем и большим числом бугорков на поверхности, а также ажурные спикулы различной формы с небольшим количеством отверстий или без них, как правило, не имеющие бугорков на поверхности.

Ротовой диск. Спикулы ротового диска (рис. 2.24) сходны с таковыми в щупальцах.

Интроверт. Спикулы интроверта (рис. 2.25) представлены небольшими компактными перфорированными пластинками изогнутой, удлинённой, округлой, ракетковидной и гантелевидной формы, с небольшим количеством отверстий и относительно большим количеством бугорков на поверхности.

Кожа тела. Спикулы кожи тела (рис. 2.26) – массивные удлинённые, гантелевидные, ромбовидные, ракетковидные, расчленённые и изогнутые перфорированные пластинки. Поверхность пластинок покрыта множеством бугорков, а их край, как правило, зазубренный. Спикулы имеют множество отверстий, сильно различающихся по форме и размерам (в центре пластинки обычно располагаются крупные сотообразные или округлые отверстия, а на периферии – более мелкие и вытянутые).

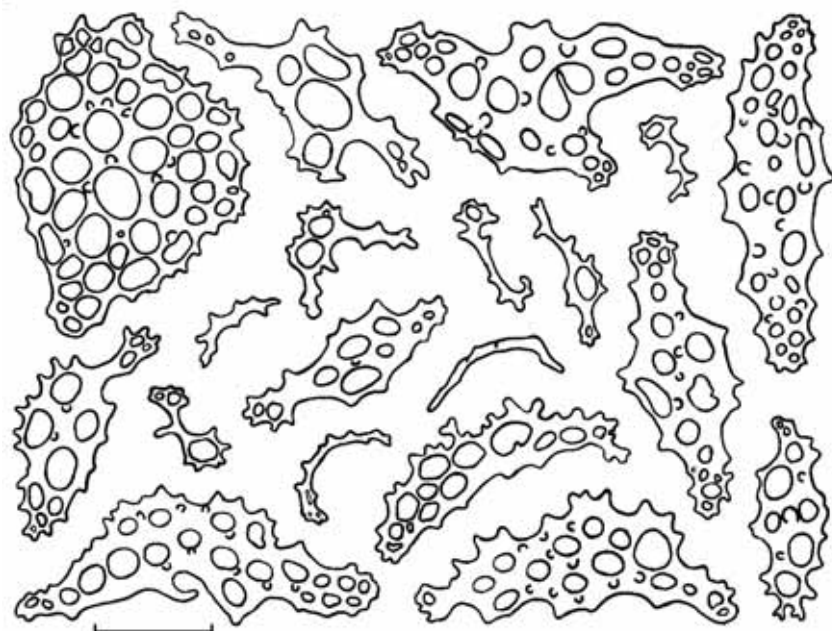


Рис. 2.23. Спикулы из щупалец.

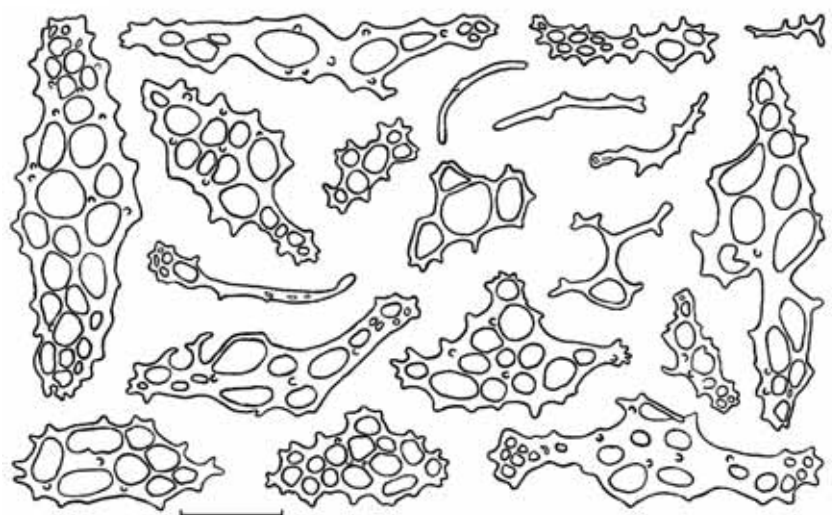


Рис. 2.24. Спикулы из ротового диска.

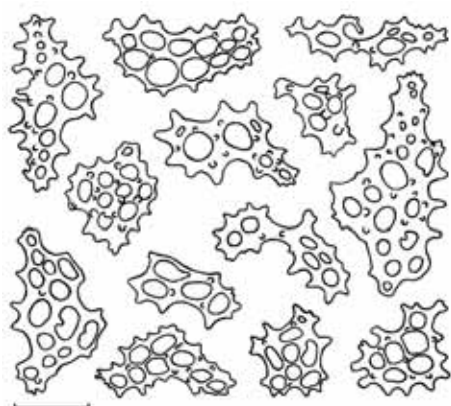


Рис. 2.25. Спикулы из интроверта.

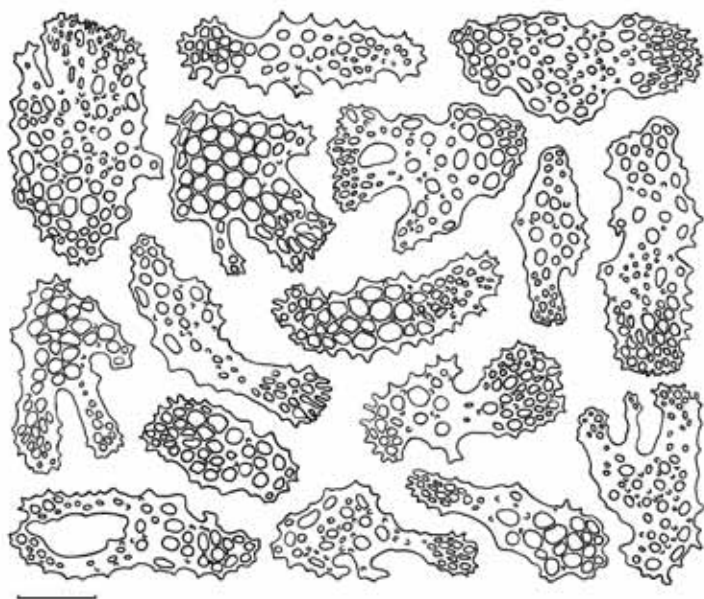


Рис. 2.26. Спикеры из кожи тела.

Ножки. Спикеры ножек (рис. 2.27) идентичны спикерам кожи тела, но выше процентное содержание лопатных перфорированных пластинок.

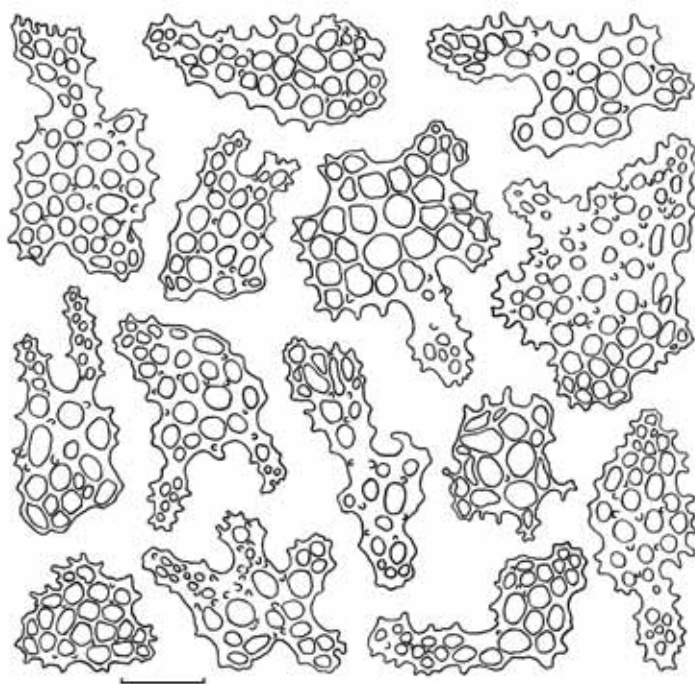


Рис. 2.27. Спикеры из ножек.

***Cucumaria okhotensis* Levin et Stepanov, sp. n.**

Изображения спикер *C. okhotensis* приведены в работе В.С. Левина (2003, в печати, рис. 2–7). Ниже приводятся описания спикер из разных частей тела.

Щупальца. Спикеры щупалец (рис. 2.28) до 200 мкм в длину, типичная форма их – узкая пластинка, с обеих коротких сторон имеющая оттянутые концы.

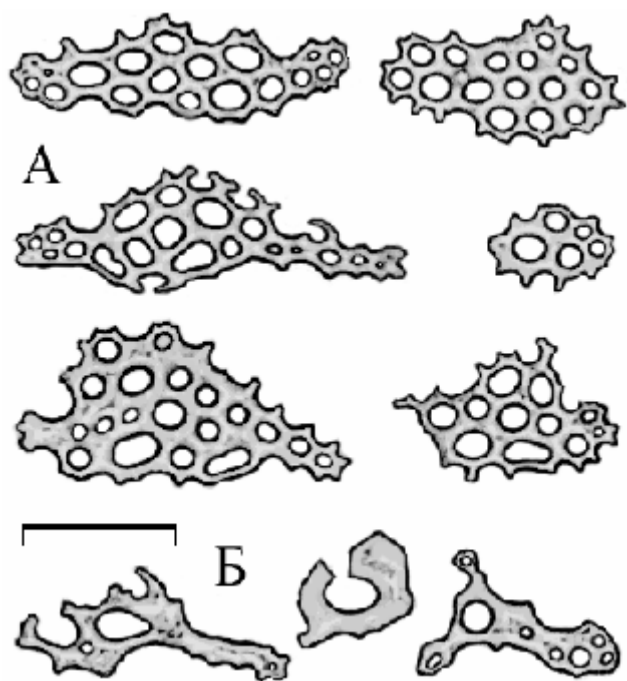


Рис. 2.28. Спиккулы из щупалец. А – типичные, Б – уклоняющиеся формы (Левин, 2003, в печати). Здесь и на рисунках 2.29-2.33 длина размерной линии 100 мкм.

Ротовой диск. В ротовом диске спиккулы довольно редкие; обычно это довольно крупные (длина около 200 мкм) вытянутые пластинки с небольшим числом отверстий (рис. 2.29).

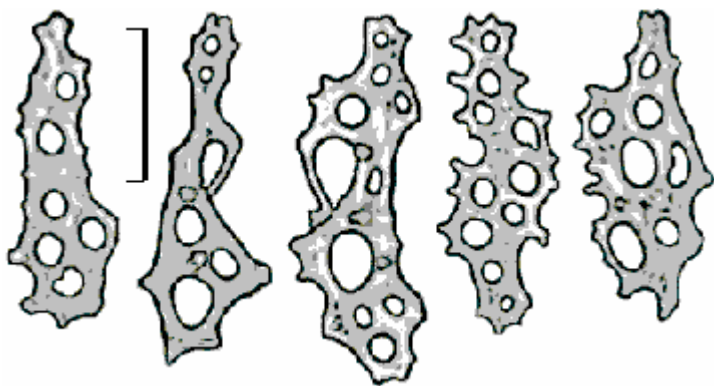


Рис. 2.29. Спиккулы из ротового диска (Левин, 2003, в печати).

Интроверт. Спиккулы интроверта (рис. 2.30) имеют в основном форму пластинок с 4-мя крупными отверстиями вокруг первичного креста, разделенными очень узкими промежутками.

Кожа тела. Среди спиккул на спинной стороне тела (рис. 2.31) выделяются мощные пластинки (до 330 мкм), как бы разделенные по длине на две части. С одной стороны располагаются правильные почти круглые отверстия, количество которых варьирует от 10 до 50, с другой – радиально расходятся «лучи», разделенные вытянутыми отверстиями; иногда отверстия открыты наружу, что еще усиливает «лучеобразность». Граница между этими частями проходит в среднем посередине пластинки, сдвигаясь иногда в ту или иную сторону. У многих пластинок часть с лучами располагается под некоторым углом к основному телу пластинки. Обычно среди отверстий на пластинке встречаются группы (5-6),

располагающиеся по кругу относительно центрального; реже эта закономерность искажается.

Рис. 2.30. Спикулы из интроверта (Левин, 2003, в печати).

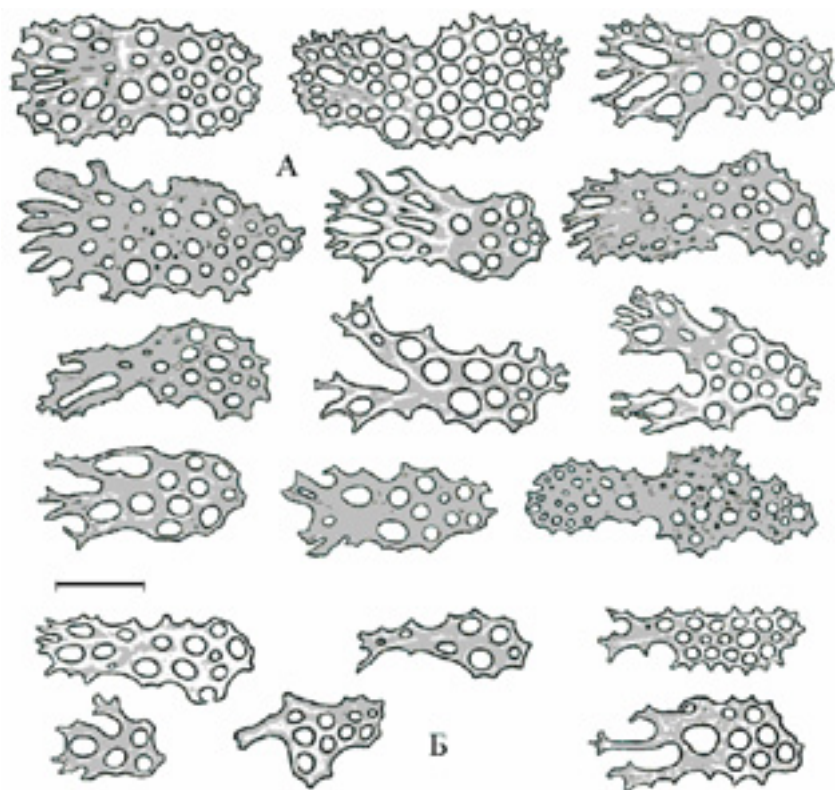
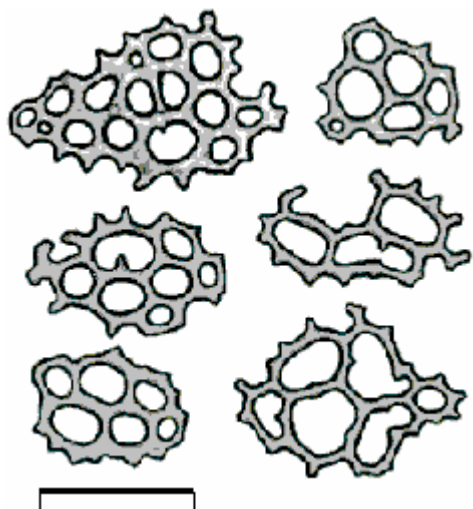


Рис. 2.31. Спикулы из кожи спинной стороны тела. Здесь и на рисунке 2.32 А – типичные, Б – уклоняющиеся формы (Левин, 2003, в печати).

Пластинки на брюшной стороне тела (рис. 2.32) приблизительно вдвое короче, чем на спинной (около 150 мкм). Наиболее характерны удлинённые пластинки, один узкий край которых оттянут и несет выступы. Отверстия на широкой части пластинки располагаются обычно в два ряда, а на узкой – в один; часто встречаются пластинки с одним продольным рядом отверстий.

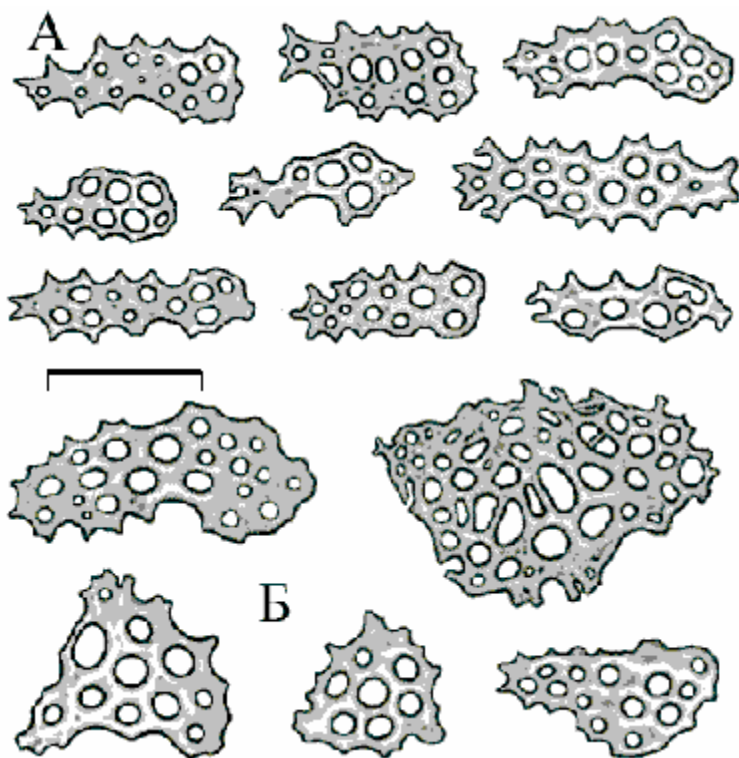


Рис. 2.32. Спикулы из кожи брюшной стороны тела (Левин, 2003, в печати).

Ножки. По окружности амбулакральной пластинки всегда располагаются в один ряд острыми концами наружу спикулы, по форме и размерам сходные с пластинками брюшной стороны тела. Количество и форма спикул в центральной части пластинки сильно различается (рис. 2.33). Здесь может находиться от нескольких правильных округлых решетчатых пластинок шириной до 300 мкм до «старых» пластинок – утолщенных, часто с очень мелкими отверстиями. В довольно большом количестве ножек встречаются небольшие обломки старых толстых пластинок, по внешнему краю несущих множество мелких «новых» отростков.

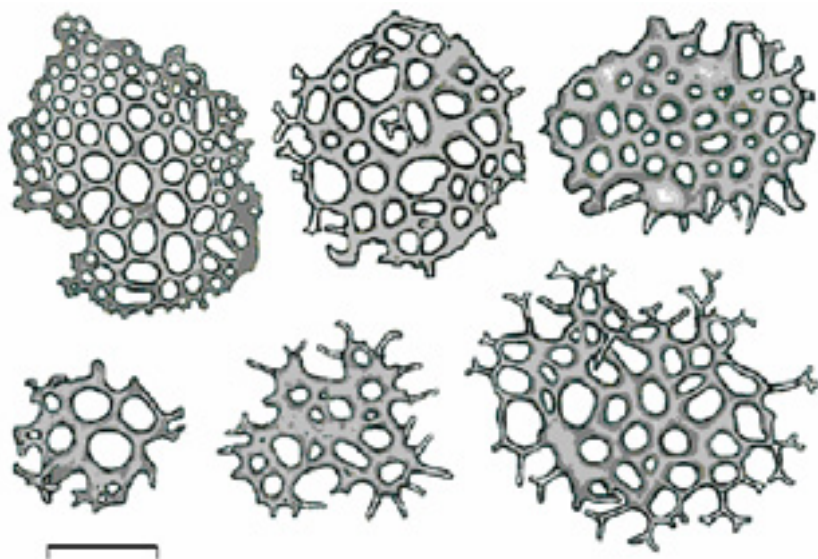


Рис. 2.33. Спикулы из присосок амбулакральных ножек (Левин, 2003, в печати).

Нами был проведен компьютерный анализ формы спикул кожи тела *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*. Для анализа было взято по 100 спикул из стенки тела у каждого из представителей. Рассчитывались коэффициенты формы, характеризующие удлинённость (коэффициент сферичности Рилея K_y , показатель формы K_ϕ , показатель эллиптичности K_ϵ), одностороннюю удлинённость (индекс односторонней удлинённости K_{oy}), расчленённость края (индекс кругообразности K_κ , коэффициент расчленённости K_p) и относительную площадь отверстий $Q_{отн}$ (Шванов, 1969; Викторов, 1986; Гудимова, 1991, 1999; Степанов, Гайдаев, Левин, 2000; Stepanov, Gaidaev, Levin, 2001). Для каждого из коэффициентов формы определялись предельные значения признаков X_{min} и X_{max} и их средняя арифметическая X_{cp} , мода M_o , среднее квадратическое отклонение σ , стандартная ошибка средней арифметической S_x (табл. 2.2).

Наибольшей степенью перфорированности обладают спикулы *C. japonica* (коэффициент $Q_{отн}$ в среднем ниже, чем у других видов), наименьшей степенью перфорированности обладают спикулы *C. djakonovi* (табл. 2.2). Наибольшей степенью удлинённости обладают спикулы *C. djakonovi* (коэффициенты K_y и K_ϕ в среднем ниже, а коэффициент K_ϵ в среднем выше, чем у других видов), наименьшей степенью удлинённости обладают спикулы *C. frondosa*, *C. japonica* и *C. levini* (табл. 2.2).

Задача дифференциации видов по коэффициентам формы спикул сводилась к следующему. Для каждого коэффициента формы спикул каждого вида производили проверку на нормальность распределения по критерию Колмогорова-Смирнова (табл. 2.3). Для распределения некоторых коэффициентов, эксцесс и асимметрия которых незначительны, характерно наличие крайних малочисленных «выскакивающих» вариантов, приводящих к ненормальности распределения. Удаление подобных вариантов позволило в ряде случаев получить нормальное распределение. Особенно это присуще «нулевым» значениям коэффициентов, которые для данной формы спикулы невозможно рассчитать, но которые аналитически должны равняться нулю. Выбраковка таких вариантов производилась на основе сравнения их значений с 95% доверительным интервалом. А именно, если X_{cp} – среднее значение показателя, σ – стандартное отклонение этого показателя, $t_{95}=1,994$ – критическое значение критерия при 95% уровне значимости, то доверительный интервал $X=X_{cp} \pm t_{95} \times \sigma$. Если значение выскакивающей варианты больше или меньше доверительного интервала, делалось заключение о «выбраковке» такой варианты.

В случае подтверждения гипотезы о нормальности распределения производили сравнение средних значений коэффициентов по t-критерию Стьюдента. Таким образом, делался вывод о разделении видов на основе различия средних значений присущих этим

видам коэффициентов формы спикул. Если гипотеза о нормальности распределения отклонялась, использовали двухвыборочный тест Колмогорова-Смирнова для сравнения форм распределений. Заключение о видовом разделении делалось на основе разницы средних значений коэффициентов формы спикул при нормальности распределений или на несовпадении самих форм распределений в противном случае. При этом для вывода о разделении видов достаточно минимум одного из критериев, по которому статистически значимо отличается коэффициент формы спикул. Естественно, что показатели обладающие нормальным законом распределения предпочтительнее, в силу меньшей требовательности к объему выборки по сравнению с ненормальным.

Двухвыборочный критерий Колмогорова-Смирнова по коэффициенту K_y показывает достоверные различия в формах распределения у всех рассматриваемых видов (табл. 2.4), t-критерий Стьюдента показывает разницу в средних значениях у всех видов за исключением *C. savelijevae* и *C. conicospermium* (табл. 2.5).

По коэффициенту K_ϕ , на основе двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова разделяются все виды за исключением *C. levini* и *C. japonica* (табл. 2.6).

По коэффициенту K_z , на основе двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова и t-критерия Стьюдента разделяются все виды за исключением *C. levini* и *C. japonica* (табл. 2.7, 2.8).

Следует отметить, что коэффициенты K_ϕ и K_z характеризуют удлиненность спикул. Таким образом, можно говорить о том, что виды *C. levini* и *C. japonica* не отличаются друг от друга по степени удлиненности. Поскольку коэффициенты K_ϕ и K_z равнозначно определяют различия между этими видами, для таксономического анализа можно использовать один из них (предпочтительней K_z , т.к. в большинстве случаев он подчиняется закону нормального распределения).

По коэффициенту K_{oy} , характеризующим степень односторонней удлиненности, на основе двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова вид *C. djakonovi* отличается от всех видов кроме *C. japonica*, а также вид *C. japonica* от видов *C. savelijevae*, *C. conicospermium* и *C. frondosa* (табл. 2.9), t-критерий Стьюдента, кроме того, не показывает разницу в средних значениях у видов *C. japonica* и *C. savelijevae* (табл. 2.10). Коэффициент K_{oy} реагирует не только на степень односторонней удлиненности спикул, но и на степень их удлиненности. Как было сказано выше, спикулы *C. djakonovi* обладают наибольшей степенью удлиненности и, по-видимому, отличия *C. djakonovi* от *C. frondosa*, *C. savelijevae*, *C. conicospermium* и *C. levini* связаны именно с этим. Таким образом, коэффициент K_{oy}

нецелесообразно использовать для анализа спикул кукумарий, поскольку он не отражает степень их односторонней удлинённости.

Таблица 2.2. Количественные показатели формы спикул кожи тела *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

Показатели	<i>C. frondosa</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. savelijevae</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. levini</i>
K_y $X_{min}-X_{max}$ $X_{cp}\pm S_x$ M_o σ	0,41 – 0,83 0,66±0,008 0,69 0,077	0 – 0,8 0,57±0,011 0,51 0,108	0 – 0,77 0,48±0,016 0,49 0,161	0 – 0,74 0,38±0,016 0 0,16	0,15 – 0,72 0,48±0,011 0,43 0,113	0,34 – 0,7 0,55±0,007 0,5 0,069
K_ϕ $X_{min}-X_{max}$ $X_{cp}\pm S_x$ M_o σ	0,18 – 0,60 0,37±0,009 0,35 0,093	0,11 – 0,53 0,27±0,008 0,21 0,08	0,11 – 0,52 0,24±0,009 0,18 0,089	0,1 – 0,44 0,18±0,006 0,16 0,064	0,11 – 0,41 0,21±0,006 0,17 0,063	0,14 – 0,46 0,27±0,007 0,25 0,07
K_γ $X_{min}-X_{max}$ $X_{cp}\pm S_x$ M_o σ	1,30 – 4,32 2,28±0,067 2,32 0,669	1,49 – 6,92 3,20±0,093 2,44 0,927	1,52 – 7,23 3,62±1,12 4,15 1,195	1,79 – 7,66 4,94±1,151 7,09 1,505	1,9 – 7,1 4,03±0,106 5,27 1,055	1,7 – 5,65 3,16±0,076 2,82 0,763
K_{oy} $X_{min}-X_{max}$ $X_{cp}\pm S_x$ M_o σ	0,02 – 0,25 0,11±0,005 0,1 0,052	0 – 0,22 0,09±0,005 0,04 0,052	0 – 0,29 0,11±0,006 0,12 0,06	0 – 0,58 0,09±0,008 0,09 0,076	0,02 – 0,29 0,11±0,006 0,1 0,056	0,01 – 0,21 0,1±0,005 0,12 0,047
K_κ $X_{min}-X_{max}$ $X_{cp}\pm S_x$ M_o σ	0,19 – 0,65 0,39±0,01 0,38 0,096	0,25 – 0,68 0,44±0,01 0,45 0,1	0,11 – 0,79 0,33±0,011 0,31 0,108	0,19 – 0,72 0,36±0,010 0,28 0,1	0,21 – 0,76 0,43±0,011 0,42 0,105	0,25 – 0,63 0,41±0,008 0,45 0,077
K_p $X_{min}-X_{max}$ $X_{cp}\pm S_x$ M_o σ	1,24 – 2,28 1,65±0,022 1,77 0,218	1,21 – 2,0 1,55±0,018 1,47 0,178	1,13 – 3,05 1,82±0,03 1,81 0,305	1,18 – 2,27 1,71±0,022 1,63 0,223	1,14 – 2,19 1,57±0,019 1,54 0,192	1,26 – 1,99 1,59±0,015 1,49 0,148
$Q_{отн}$ $X_{min}-X_{max}$ $X_{cp}\pm S_x$ M_o σ	3,18 – 16,81 5,84±0,239 4,92 2,392	2,36 – 4,38 3,17±0,045 2,94 0,453	2,81 – 18,3 6,73±0,26 8,57 2,595	3,63 – 37,56 8,90±0,629 4,21 6,286	2,56 – 13,7 4,86±0,147 4,65 1,469	3,8 – 11,6 6,96±0,186 7,44 1,855

Примечание: K_y – коэффициент сферичности Рилея, K_ϕ – показатель формы, K_γ – показатель эллиптичности, K_{oy} – индекс односторонней удлинённости, K_κ – индекс кругообразности, K_p – коэффициент расчленённости, $Q_{отн}$ – относительная площадь отверстий, X_{min} – минимальное значение признака, X_{max} – максимальное значение признака, X_{cp} – средняя арифметическая, M_o – мода; S_x – ошибка средней арифметической, σ – среднее квадратическое отклонение.

Таблица 2.3. Значения критериев теста на нормальность Колмогорова-Смирнова для коэффициентов формы спикул кожи тела *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

Показатели	<i>C. frondosa</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. savelijevae</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. levini</i>
K_{γ}	0,96	1,66¹	1,51²	1,33³	1,01	0,8
K_{ϕ}	0,54	1,38	1,62	1,62	1,43	1,36
K_{γ}	1,57	0,71	0,58	0,84	0,49	0,35
$K_{\rho_{\gamma}}$	0,97	1,2	1,08	1,6⁴	0,85	0,63
K_{κ}	0,68	0,92	0,96 ⁵	1,06	1,2	0,71
K_p	0,89	0,93	1,1	0,59	0,8	0,73
$Q_{отн}$	2,17	1,39	0,84	2,09	0,93	0,88

Примечание: Жирным шрифтом выделены значения критерия Колмогорова-Смирнова (λ), указывающие на не нормальное распределение коэффициентов ($\lambda_{кр}=1,36$, $p=0,05$, $t=1,994$, где $\lambda_{кр}$ – критическое значение критерия Колмогорова-Смирнова, p – уровень значимости, t – критическое значение нормированного отклонения).

Ссылки:

¹ После «выбраковки» 1 нулевой варианты распределение стало нормальным ($X_{cp}=0,57$; $\sigma=0,108$; диапазон=0,35 – 0,785; $\lambda=1,22$);

² После «выбраковки» 5 нулевых вариантов распределение стало нормальным ($X_{cp}=0,51$; $\sigma=0,12$; диапазон=0,27 – 0,75; $\lambda=0,76$);

³ После «выбраковки» 8 нулевых вариантов распределение стало нормальным ($X_{cp}=0,39$; $\sigma=0,16$; диапазон=0,07 – 0,7; $\lambda=0,66$);

⁴ После «выбраковки» 1 крайней правой варианты со значением 0,58 распределение стало нормальным ($X_{cp}=0,09$; $\sigma=0,076$; диапазон=0,07 – 0,24; $\lambda=1,19$);

⁵ Было «выбраковано» 3 крайних правых вариантов со значением большим или равным 0,58 ($X_{cp}=0,33$; $\sigma=0,008$; диапазон=0,11 – 0,5; $\lambda=0,96$).

По коэффициентам K_{κ} и K_p , характеризующим степень расчлененности, на основе двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова отличаются все рассматриваемые виды за исключением *C. conicospermium* и *C. japonica* и *C. conicospermium* и *C. levini* (табл. 2.11, 2.13); t-критерий Стьюдента, кроме того, не показывает разницу в средних значениях коэффициента K_{κ} у видов *C. frondosa* и *C. djakonovi*, *C. frondosa* и *C. levini* и разницу в средних значениях коэффициента K_p у видов *C. frondosa* и *C. djakonovi* (табл. 2.12, 2.14). Поскольку коэффициенты K_{κ} и K_p равнозначно определяют различия между видами, для таксономического анализа можно использовать один из них.

По коэффициенту $Q_{отн}$, характеризующим степень перфорированности, на основе двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова разделяются все виды, t-критерий Стьюдента не показывает разницу в средних значениях коэффициента $Q_{отн}$ у видов *C. savelijevae* и *C. levini* (табл. 2.15, 2.16).

Таблица 2.4. Значения двухвыборочных критериев Колмогорова-Смирнова коэффициента K_y для *Cucumaria frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	3,2	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	5,2	6,8	–	–	–
<i>C. levini</i>	4,4	6,3	1,5	–	–
<i>C. savelijevae</i>	1,95	3,8	4,2	3,2	–
<i>C. frondosa</i>	6,7	8,1	4,7	6,1	6,1

Таблица 2.5. Значения уровней значимости для t-критерия Стьюдента коэффициента K_y у *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*. Здесь и далее жирным шрифтом выделены значения 5% уровня значимости для t-критерия Стьюдента, указывающие на отсутствие разницы между средними значениями

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	0	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	0	0	–	–	–
<i>C. levini</i>	0	0	0,019	–	–
<i>C. savelijevae</i>	0,086	0	0	0,01	–
<i>C. frondosa</i>	0	0	0	0	0

Таблица 2.6. Значения двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова коэффициента K_ϕ для *Cucumaria frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*. Здесь и далее жирным шрифтом выделены значения двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова, показывающие отсутствие отличий в формах распределения ($\lambda_{кр}=1,36$, $p=0,05$, где $\lambda_{кр}$ – критическое значение критерия Колмогорова-Смирнова, p – уровень значимости)

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	3,4	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	3,7	5,3	–	–	–
<i>C. levini</i>	3,9	5,7	0,6	–	–
<i>C. savelijevae</i>	1,8	4,2	2,3	2,5	–
<i>C. frondosa</i>	7,0	8,0	5,3	5,5	5,7

Таблица 2.7. Значения двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова коэффициента K_z для *Cucumaria frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	3,4	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	3,8	5,3	–	–	–
<i>C. levini</i>	4,3	5,7	0,8	–	–
<i>C. savelijevae</i>	1,9	4,4	2,3	2,6	–
<i>C. frondosa</i>	7,0	8,0	5,4	5,7	5,7

Таблица 2.8. Значения уровней значимости для t-критерия Стьюдента коэффициента K_z у *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>
<i>C. djakonovi</i>	0	–	–	–
<i>C. japonica</i>	0	0	–	–
<i>C. levini</i>	0	0	0,7	–
<i>C. savelijevae</i>	0,01	0	0,007	0,0014

Таблица 2.9. Значения двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова коэффициента K_{ϕ} для *Cucumaria frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	2,4	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	1,4	1,3	–	–	–
<i>C. levini</i>	0,6	2,1	1,3	–	–
<i>C. savelijevae</i>	0,8	2,9	1,6	1,2	–
<i>C. frondosa</i>	0,5	2,4	1,5	0,9	0,9

Таблица 2.10. Значения уровней значимости для t-критерия Стьюдента коэффициента K_{ϕ} у *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	0,0008	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	0,049	0,12	–	–	–
<i>C. levini</i>	0,22	0,014	0,39	–	–
<i>C. savelijevae</i>	0,99	0,001	0,056	0,23	–
<i>C. frondosa</i>	0,98	0,0006	0,046	0,21	0,97

Таблица 2.11. Значения двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова коэффициента K_k для *Cucumaria frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	3,2	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	1,3	3,4	–	–	–
<i>C. levini</i>	1,3	2,9	1,6	–	–
<i>C. savelijevae</i>	4,6	1,8	4,8	4,3	–
<i>C. frondosa</i>	1,8	1,7	2,2	1,4	3,3

Таблица 2.12. Значения уровней значимости для t-критерия Стьюдента коэффициента K_k у *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	0	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	0,53	0	–	–	–
<i>C. levini</i>	0,11	0	0,019	–	–
<i>C. savelijevae</i>	0	0,001	0	0	–
<i>C. frondosa</i>	0,007	0,067	0,0007	0,15	0

Таблица 2.13. Значения двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова коэффициента K_p для *Cucumaria frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	3,3	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	1,3	3,4	–	–	–
<i>C. levini</i>	1,3	3,0	1,7	–	–
<i>C. savelijevae</i>	4,6	1,9	4,7	4,2	–
<i>C. frondosa</i>	2,0	1,9	2,1	1,5	3,4

Таблица 2.14. Значения уровней значимости для t-критерия Стьюдента коэффициента K_p у *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	0	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	0,45	0	–	–	–
<i>C. levini</i>	0,28	0	0,049	–	–
<i>C. savelijevae</i>	0	0,003	0	0	–
<i>C. frondosa</i>	0,006	0,06	0,0004	0,04	0

Таблица 2.15. Значения двухвыборочного критерия Колмогорова-Смирнова коэффициента $Q_{отн}$ для *Cucumaria frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. djakonovi</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>	<i>C. savelijevae</i>
<i>C. djakonovi</i>	4,7	–	–	–	–
<i>C. japonica</i>	7,1	9,4	–	–	–
<i>C. levini</i>	5,2	2,4	9,6	–	–
<i>C. savelijevae</i>	4,7	2,2	8,5	1,8	–
<i>C. frondosa</i>	2,2	3,4	8,6	3,8	3,4

Таблица 2.16. Значения уровней значимости для t-критерия Стьюдента коэффициента $Q_{отн}$ у *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. savelijevae*, *C. djakonovi*, *C. conicospermium* и *C. levini*

	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. levini</i>
<i>C. japonica</i>	0	–	–
<i>C. levini</i>	0	0	–
<i>C. savelijevae</i>	0	0	0,45

2.5.2. Окологлоточное кольцо

Окологлоточное кольцо дальневосточных кукумарий организовано по общему для представителей *Cucumaria* типу. Описание строения элементов окологлоточного кольца *Cucumaria frondosa* можно найти в работе Хаймен (Hyman, 1955, цит по: Clark, 1904), а также в «Большом практикуме по зоологии беспозвоночных» (Иванов и др., 1946, 1985). Однако в цитированных работах строение кольца описано недостаточно точно, а в некоторых деталях – даже ошибочно.

Окологлоточное скелетное кольцо кукумарий состоит из 10 пластинок: 5 радиальных (R) и 5 интеррадиальных (IR). 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. Передние концы интеррадиальных пластинок заострены, радиальных – округлые и имеют затянутые хрящевидной мембраной углубления (лунки) – места прикрепления мышц-ретракторов. Радиальные пластинки выдаются вперед по сравнению с интеррадиальными. От основания радиальных пластинок в обе стороны отходят дуговидные отростки, которые

срастаются с соседними пластинками (или с соответствующими отростками этих пластинок) в сплошное кольцо. Пластинки кольца в большей или меньшей степени обызвествлены. Отростки представляют собой соединительнотканые образования, места их прикрепления к собственно известковым пластинкам кольца довольно четко обозначены. Паннинг (Panning, 1955) характеризует окологлоточное кольцо кукумариид как «широкое, просторное и низкое, известковая субстанция которого с возрастом редуцируется». От каждого пучка продольных мышц в передней части тела отделяется мускул-ретрактор, который прикрепляется к соответствующей радиальной пластинке кольца обычно вместе с продольным пучком или позади него. Ретракторы полностью втягивают интроверт и крону щупалец внутрь тела (Гудимова, 1999).

Приведенное описание отражает общие особенности скелетного кольца. Однако форма этого образования у голотурий чрезвычайно вариабельна. Указанная изменчивость определяется как гибкостью и растяжимостью элементов кольца, так и существенными различиями у разных животных. Нам известна только одна работа (Cherbonnier, 1947), в которой рассматриваются вариации формы элементов окологлоточного кольца представителя сем. Cucumariidae – *Ludwigia* (= *Cucumaria*) *lefevrei*.

Ниже приведены описания окологлоточных колец известных видов крупных дальневосточных кукумарий.

***Cucumaria japonica* Semper, 1868**

Изображение окологлоточного кольца *C. japonica* приведено в работах: Mitsukuri, 1912, fig. 48; Баранова, 1971, рис. 1А; Левин, Гудимова, 1997б, рис. 3.

Известковое окологлоточное кольцо слабо кальцинировано (рис. 2.34). Радиальные пластинки вытянуты, имеют широкое основание с глубокой выемкой по заднему краю. Интеррадиальные пластинки треугольной формы, также имеют глубокую выемку у основания.

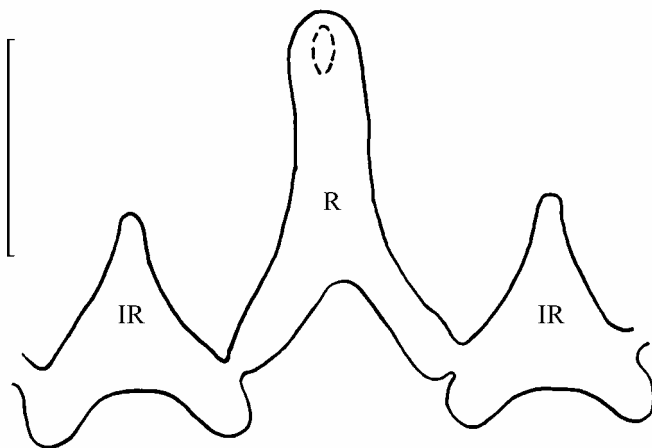


Рис. 2.34. Глоточное кольцо (здесь и на рис. 2.36-2.39 длина размерной линии 5 мм). R – радиальные пластинки, IR – интеррадиальные пластинки.

Изменения окологлоточного кольца *C. japonica* в процессе онтогенеза довольно подробно описано в работе В.С. Левина и Е.Н. Гудимовой (1997б).

Cucumaria savelijevae Baranova, 1980

Изображение окологлоточного кольца *C. savelijevae* приведено в работе З.И. Барановой (1980, рис. 2А).

Известковое окологлоточное кольцо слабо кальцинировано (рис. 2.35). Верхняя часть радиальных пластинок узкая по всей длине, основание их имеет довольно глубокую выемку. Интеррадиальные пластинки по высоте и ширине примерно равны радиальным, их нижняя часть расширена и снабжена небольшой вырезкой по нижнему краю.

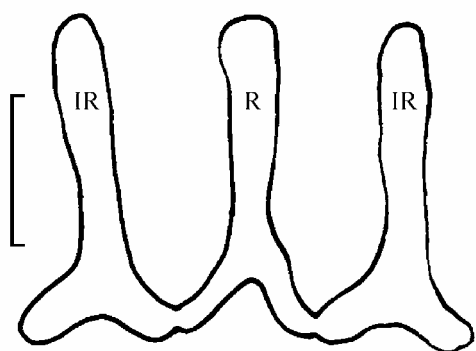


Рис. 2.35. Глоточное кольцо. R – радиальные пластинки, IR – интеррадиальные пластинки.

Cucumaria djakonovi Baranova, 1980

Изображение окологлоточного кольца *C. djakonovi* приведено в работе Барановой (1980, рис. 6А).

Известковое окологлоточное кольцо слабо кальцинировано (рис. 2.36). Радиальные пластинки короче интеррадиальных, верхняя их часть в 1,5 – 2 раза шире верхней части интеррадиальных пластинок, имеют широкое основание с почти прямым нижним краем и небольшое сужение в средней части. Интеррадиальные пластинки окологлоточного кольца высокие, с узкой по всей длине верхней частью и широким основанием со слабо выраженной выемкой по нижнему краю.

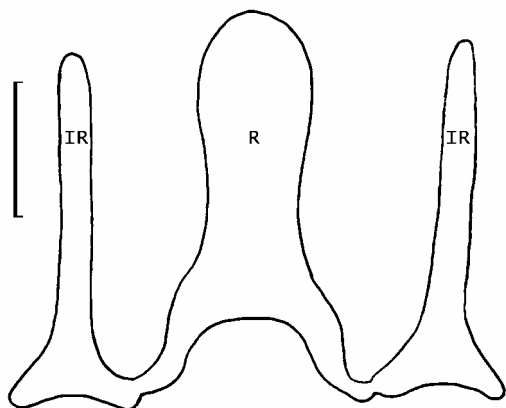


Рис. 2.36. Глоточное кольцо. R – радиальные пластинки, IR – интеррадиальные пластинки.

Cucumaria conicospermium Levin et Stepanov, 2002, sp. n.

Изображение окологлоточного кольца *C. conicospermium* приведено в работе Левина и Степанова (2002, рис. 1).

Известковое окологлоточное кольцо слабо кальцинировано (рис. 2.37). Радиальные пластинки высотой около 14 – 15 мм, имеют широкое основание с глубокой выемкой по заднему краю и плавное сужение к переднему. Интеррадиальные пластинки ланцетовидной формы, длиной около 13 – 14 мм, и шириной примерно равной радиальным.

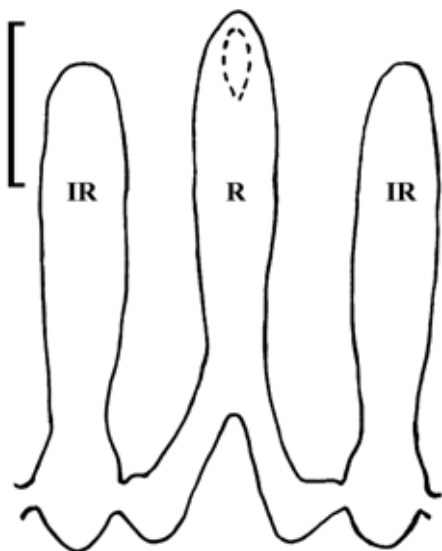


Рис. 2.37. Глоточное кольцо. R – радиальные пластинки, IR – интеррадиальные пластинки.

Cucumaria levini Stepanov et Pilganchuk, 2002, sp. n.

Изображение окологлоточного кольца *C. levini* приведено в работе В.Г. Степанова и О.А. Пильганчук (2002, рис. 1).

Известковое окологлоточное кольцо массивное (рис. 2.38). Радиальные пластинки высотой 10 – 11 мм и шириной около 5–6 мм, имеют сужение посередине и широкое основание с довольно глубокой выемкой по заднему краю. Интеррадиальные пластинки высотой 12 – 13 мм, и шириной около 3 мм, имеют широкое основание с неглубокой выемкой по заднему краю.

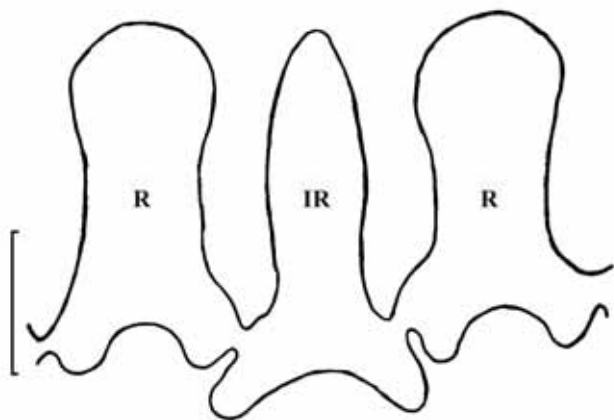


Рис. 2.38. Глоточное кольцо. R – радиальные пластинки, IR – интеррадиальные пластинки.

Cucumaria okhotensis Levin et Stepanov, sp. n.

Изображение окологлоточного кольца *C. okhotensis* приведено в работе В.С. Левина (2003, в печати, рис. 1).

Известковое глоточное кольцо (рис. 2.39) относительно слабо кальцинировано. Пластинки кольца брюшной стороны тела несколько (примерно на 10%) ниже спинных. Ширина радиальных пластинок примерно одинакова по всей длине. Нижние отростки радиальных пластинок у крупных животных как бы составляют единое целое с верхней частью – они крепкие, дугообразные и сливаются с овальными пластинками, лежащими с внутренней стороны этих отростков. Интеррадиальные пластинки высокие, заостренные, с широким основанием и небольшой вырезкой по нижнему краю. Высота интеррадиальных пластинок (около 14 мм при длине тела 140 мм) почти вдвое превышает высоту радиальных.

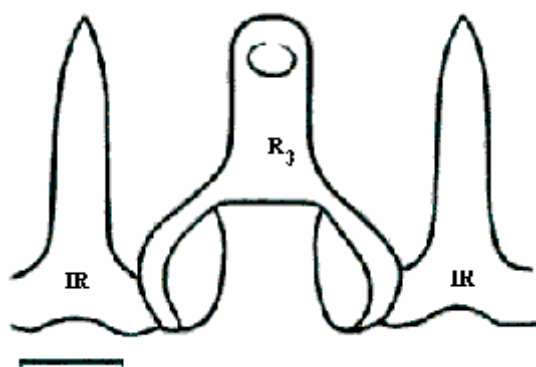


Рис. 2.39. Глоточное кольцо (длина размерной линии 5 мм) (Левин, 2003, в печати).

Форма пластинок окологлоточного 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 затруднительно. 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.

Глава 3. Таксономические отношения дальневосточных голотурий рода *Cusumaria*

К роду *Cusumaria* за всю историю его исследования было отнесено 165 видов. В настоящее время 43 вида из них считаются валидными (Solis-Marin, Laguarda-Figueras, 1999). Систематике и биологии голотурий рода *Cusumaria* посвящено множество работ, тем не менее, таксономические отношения внутри рода до сих пор нельзя считать окончательно установленными. Начнем с того, что вопрос о видовой самостоятельности *C. japonica* неоднократно, начиная с М. Бриттена (Britten, 1906–1907), подвергался сомнению, и ряд исследователей высказывали мнение о том, что *C. japonica* – только подвид (Савельева, 1941; Lambert, 1984, 1997) или вариегат (Mortensen, 1932; Panning, 1949, 1955) *C. frondosa*.

Т. Мортенсен (Mortensen, 1932) сравнил образцы *C. frondosa* северо-западной и северо-восточной Гренландии с образцами *C. japonica* из Пацифики и понизил ранг *C. japonica* до подвидового. Ф. Мадсен и Б. Хансен (Madsen, Hansen, 1994) не согласны с данным утверждением. Эти авторы обосновывают свое мнение тем, что доминирующим типом спикул у *C. japonica* являются мелкие продолговатые пластинки с зауженным шиповидным краем, похожие на спикулы, найденные и в образцах *C. frondosa* из Арктики. Однако четко установлено, что большинство спикул у арктических *C. frondosa* представляют собой округлые или прямоугольные пластинки с бахромчатым краем, которые не были описаны для *C. japonica*. По этим признакам указанные авторы вполне отчетливо различают два указанных вида.

Можно было бы согласиться с точкой зрения Т. Мортенсена (Mortensen, 1932, с. 45), полагавшего, что «...скорее дело личного вкуса считать *C. japonica* самостоятельным видом или только вариегатом *C. frondosa*». Однако, последние исследования (Авилов, Стоник, Калиновский, 1990; Авилов и др., 1993; Калинин, Левин, Стоник, 1994; Левин, Гудимова, 1997а; Гудимова, 1999; Авилов, 2000) показали достоверные различия этих видов на морфологическом и биохимическом уровнях.

Ф. Ламберт (Lambert, 1997) в своей монографии по голотуриям западного побережья Северной Америки и Канады приводит описание «*C. frondosa japonica*» из северо-восточной Пацифики (Аляска, Алеутские острова). По его мнению, данные образцы являются промежуточными между *C. frondosa* и *C. japonica* по многим характеристикам. Ф. Ламберт считает, что до тех пор, пока статус данного вида не будет окончательно установлен, правомерно использовать название *C. frondosa japonica* для обозначения видов, сходных с *C. frondosa* и *C. japonica*. Однако просмотр В.С. Левиным и Е.Н. Гудимовой образцов

C. frondosa japonica из коллекции музея Британской Колумбии показал, что они 1) относятся к нескольким видам и 2) не являются ни *C. frondosa*, ни *C. japonica*.

Кроме того, последние исследования показали, что вид *C. japonica* сборный, и ареал его распространения значительно уже, чем считалось ранее. З.И. Баранова (1980) описала два вида кукумарий с шельфа Камчатки – *C. savelijevae* и *C. djakonovi* и долгое время статус этих видов не признавался. Проведенные нами исследования подтверждают правомерность их выделения. В 1996 г. в Охотском море обнаружен новый вид голотурий – *C. levini*, также ранее принимаемый за *C. japonica* (Степанов, Пильганчук, 2002). В 1997 г. в Японском море в районе южных Курильских островов обнаружен новый вид кукумарий – *C. conicospermium*, который отличается от *C. japonica* строением спикул кожи тела и интроверта (Левин, Степанов, 2002), составом тритерпеновых гликозидов (Авиллов, 2000) и строением сперматозоидов (Тюрин, 2000; Тюрин, Дроздов, 2002). В 2001 г. в Охотском море обнаружен новый вид голотурий – *C. okhotensis* (Левин, 2003, в печати).

3.1. Таксономическое положение рода *Cucumaria*

Тип ECHINODERMATA

Подтип Echinozoa

Класс Holothurioidea (Cf. Pawson, 1982)

Подкласс Dendrochirotea Grube, 1840

Отряд Dendrochirotida Grube, 1840 (Cf. Pawson & Fell, 1982)

Семейство Cucumariidae Ludwig, 1894

Подсемейство Cucumariinae Ludwig, 1894

Род *Cucumaria* Blainville, 1830 (тип: *Holothuria frondosa* Gunnerus)

Класс Holothurioidea

Тело обычно удлиненное вдоль орально-аборальной оси. Поверхность тела гладкая или несет выросты различной формы, чаще конусообразные. Размеры от нескольких миллиметров до двух метров. На фоне пятилучевой симметрии хорошо выражена вторичная билатеральная симметрия. Скелет обычно редуцирован до микроскопических телец – спикул, или склеритов; вокруг пищевода залегает окологлоточное известковое кольцо. В редких случаях скелет образует на спинной стороне чешуйчатый покров. Околоротовые щупальца располагаются в один или несколько кругов, их число варьирует от 8 до 30. Форма щупалец весьма разнообразна: щитовидные, пальчатые, перистые и др. Щупальца (иногда вместе с частью переднего конца тела – интровертом) могут втягиваться внутрь тела.

Амбулакральные ножки располагаются по радиусам или разбросаны по всему телу, в некоторых группах ножки отсутствуют. Амбулакральные желобки отсутствуют. Гонады расположены только в одном спинном интеррадиусе. Оплодотворение наружное. Яйца рассеиваются в воде, или, реже, вынашиваются в теле. Развитие обычно с несколькими личиночными стадиями, но может быть сокращено. Распространены во всех океанах и морях с океанической соленостью от экватора до самых высоких широт на различных глубинах – от литорали до ультраабиссали. Около 2000 видов. Класс делится на семь отрядов: *Aspidochirotida*, *Dendrochirotida*, *Dactylochirotida*, *Molpadiida*, *Apodida*, *Elasipodida* и *Gephirothuriida*.

Отряд Dendrochirotida Grube, 1840

Форма тела очень сильно варьирует – вытянутая, сигаровидная, изогнутая, U-образная, уплощенная. Поверхность тела гладкая, иногда несет выросты или покрыта слоем пластинок. Щупальца древовидные, в количестве 10 – 30, расположены в один или несколько кругов, часто два вентральных короче остальных. Ампилы щупалец не свешиваются в полость тела. Рот располагается терминально или смещен на спинную сторону. Известковое окологлоточное кольцо различной формы, его пластинки сплошные или мозаичные. Амбулакральные ножки располагаются по радиусам, разбросаны по всему телу или имеются только на брюшной стороне. Каменистый канал с мадрепоритом открывается в полость тела. Водные легкие имеются. Кровеносная система хорошо развита, «чудесная сеть» имеется, но не контактирует с водным легким. Продольные мышечные ленты одинарные. Имеются интроверт и мышцы-ретракторы. Генитальный орган состоит из двух пучков по обеим сторонам спинного мезентерия. Развитие без стадии аурикулярия. Кювьеровы органы не развиты. Эпибентические или закапывающиеся формы. Питаются взвешенным органическим веществом. Обитают от литорали до батии по всему Мировому океану, наиболее многочисленны в умеренных водах. Этот большой отряд делится на 7 семейств: *Psolidae*, *Phyllophoridae*, *Sclerodactylidae*, *Cucumariidae*, *Placothuriidae*, *Paracucumidae* и *Heterothyonidae*.

Семейство Cucumariidae Ludwig, 1894

Тело более или менее цилиндрическое или червеобразное. Брюшная сторона не образует уплощений и резко обособленной подошвы. Щупалец 10 или 15 – 20. Рот терминальный. Амбулакральные ножки на брюшной и спинной стороне располагаются по радиусам, или также в интеррадиусах. Известковое окологлоточное кольцо простое, задние отростки короткие или отсутствуют. Спикеры: пластинки, корзиночки, реже башенки. На спинной стороне нет черепицеобразных чешуек. Мезентерий заднего отдела кишечника

прикрепляется к левому брюшному интеррадиусу. В основном, эпибентические формы. Распространены от литорали до нижних горизонтов шельфа, в основном, в умеренных и холодных водах. Семейство подразделяется на роды: *Cucumaria*, *Duasmodactyla*, *Leptopentacta*, *Ocnus*, *Paracucumaria*, *Thyonidium* и др.

Род *Cucumaria* Blainville, 1830

Тело обычно прямое, почти не изогнутое; передний конец не вытянут, равномерно закруглен. Кожа снаружи не шероховатая, нет крупных пластинок с торчащими через кожу отростками (Дьяконов, 1933). Род *Cucumaria* характеризуется низким, широким без отростков окологлоточным кольцом и наличием в коже тела спикул в виде пластинок, шиповатых по краю (Баранова, 1971).

3.2. Морфологические различия дальневосточных видов голотурий рода *Cucumaria*

Cucumaria japonica Semper, 1868

C. japonica отличается от других представителей рода строением спикул кожи тела, ротового диска, интроверта и ножек. Характерными спикулами кожи тела *C. japonica* являются суженные к одному концу пластинки с шиповатым краем, множеством округлых отверстий и большим количеством бугорков на поверхности. Значение коэффициента формы $Q_{отн}$ спикул кожи тела, характеризующего степень их перфорированности, колеблется от 2,36 до 4,38, что значительно ниже, чем у других дальневосточных кукумарий (табл. 2.2) Компьютерный анализ формы спикул кожи тела показал, что *C. japonica* отличается от других видов (за исключением *C. levini*) по коэффициентам K_ϕ и K_z (табл. 2.6 – 2.8); от *C. levini* она отличается по коэффициентам K_y , K_k , K_p и $Q_{отн}$ (табл. 2.4, 2.5, 2.11 – 2.16). По коэффициентам K_k и K_p *C. japonica* отличается от всех видов кроме *C. conicospermium* (табл. 2.11 – 2.14). Кроме того, *C. japonica* отличается от всех рассмотренных видов по коэффициентам K_y и $Q_{отн}$ (табл. 2.4, 2.5, 2.15, 2.16). Спикулы ножек сходны с таковыми стенок тела, но чаще встречаются рассеченные перфорированные пластинки (рис. 2.8). В ротовом диске и интроверте встречаются решетчатые пластинки разной формы с зубчатым краем (рис. 2.5, 2.6). По мере развития спикул они утолщаются, на их поверхности появляются «мостики», шиповатые выросты, чего не наблюдается у других дальневосточных кукумарий. Удлиненные пластинки по мере развития могут преобразовываться в объемные решетчатые веретеновидные или конические структуры.

У *C. japonica* отмечено существенное отличие от других дальневосточных кукумарий в прохождении мезентерия кишечника в средне-задней части тела. У этой голотурии

мезентерий проходит от переднего конца тела в миддорсальном интеррадиусе, пересекает левую дорсальную, левую вентральную и мидвентральную продольные мышечные ленты у основания соответствующих ретракторов, образует петлю в интеррадиусе и подходит к клоаке по срединной линии мидвентральной ленты (рис. 2.1); у других дальневосточных кукумарий мезентерий пересекает лишь левую дорсальную и вентральную продольные мышечные ленты и вдоль левой стороны мидвентральной мышечной ленты, а затем срединной ее линии спускается к клоаке (рис. 2.1, 2.2).

***Cucumaria savelijevae* Baranova, 1980**

C. savelijevae существенно отличается от других представителей рода строением спикул кожи тела, ротового диска, интроверта и ножек (рис. 2.10 – 2.13). В коже тела преобладают удлиненные пластинки с неровным краем и небольшим количеством крупных и мелких отверстий удлиненной, неправильной и округлой формы. Характерными чертами спикул являются наличие очень крупных отверстий удлиненной или неправильной формы, а также длинных сильно разветвленных выступов, зачастую отходящих от края. Компьютерный анализ формы спикул кожи тела показал, что *C. savelijevae* по форме распределения коэффициента K_y отличается от всех видов, t-критерий Стьюдента показал различия в средних значениях этого коэффициента от всех видов за исключением *C. conicospermium* (табл. 2.4, 2.5); от *C. conicospermium* она отличается по коэффициентам K_ϕ , K_ε , K_k , K_p и $Q_{отн}$ (табл. 2.6 – 2.8, 2.11 – 2.16). По форме распределения коэффициента $Q_{отн}$ *C. savelijevae* отличается от всех видов, t-критерий Стьюдента показал различия в средних значениях этого коэффициента от всех видов за исключением *C. levini* (табл. 2.15, 2.16). Кроме того, *C. savelijevae* отличается от всех видов по коэффициентам K_ϕ , K_ε , K_k , и K_p (табл. 2.6 – 2.8, 2.11 – 2.14).

***Cucumaria djakonovi* Baranova, 1980**

C. djakonovi отличается от других представителей рода строением спикул кожи тела, ротового диска, интроверта и ножек (рис. 2.15 – 2.17). Характерными спикулами являются сильно вытянутые пластинки с небольшим количеством бугорков и отверстий округлой, овальной и щелевидной формы (1 – 2 отверстия в поперечном ряду). Спикулы кожи тела *C. djakonovi* обладают наименьшей степенью перфорированности и наибольшей степенью удлиненности (табл. 2.2) по сравнению с другими видами дальневосточных кукумарий. Компьютерный анализ формы спикул кожи тела показал, что *C. djakonovi* отличается от всех рассмотренных видов по коэффициентам K_y , K_ϕ , K_ε и $Q_{отн}$ (табл. 2.4 – 2.8, 2.15, 2.16). По форме распределения коэффициентов K_k и K_p *C. djakonovi* отличается от всех видов,

t-критерий Стьюдента показал различия в средних значениях этих коэффициентов от всех видов за исключением *C. frondosa* (табл. 2.11 – 2.14).

***Cucumaria conicospermium* Levin et Stepanov, 2002, sp. n.**

Новый вид *C. conicospermium* отличается от других представителей рода формой спикул кожи тела и интроверта (рис. 2.20 – 2.21). Преобладающий тип спикул кожи тела – суженные к одному концу и заканчивающиеся острым шипом (шипами) удлиненные перфорированные пластинки с отверстиями, равномерно распределенными по поверхности (1 – 3 отверстия в поперечном ряду); поверхность пластинок обильно покрыта бугорками, а их край снабжен острыми зубцами. Компьютерный анализ формы спикул кожи тела показал, что форме распределения коэффициента K_y *C. conicospermium* отличается от всех видов, t-критерий Стьюдента показал различия в средних значениях этого коэффициента от всех видов за исключением *C. savelijevae* (табл. 2.4, 2.5); от *C. savelijevae* она отличается по коэффициентам K_ϕ , K_z , K_k , K_p и $Q_{отн}$ (табл. 2.6 – 2.8, 2.11 – 2.16). По коэффициентам K_k и K_p *C. conicospermium* отличается от всех видов за исключением *C. levini* и *C. japonica* (табл. 2.11 – 2.14). Кроме того, *C. conicospermium* отличается от всех рассмотренных видов по коэффициентам K_ϕ , K_z и $Q_{отн}$ (табл. 2.6 – 2.8, 2.15, 2.16). В интроверте встречаются овальные и удлиненные пластинки со сглаженным краем, множеством относительно мелких отверстий и дугообразными перемычками, соединяющих бугорки. У других известных кукумариид подобные пластинки встречаются в единичном количестве или же не встречаются совсем.

Сперматозоиды *C. conicospermium* имеют совершенно необычное для кукумариид строение. Имея бочонкообразное ядро, они обладают конической головкой, что обусловлено наличием большой акросомы (Тюрин, 2000; Тюрин, Дроздов, 2002), тогда как большинство видов голотурий имеют сферическую или эллипсоидную форму сперматозоидов (Дроздов, Касьянов, 1985; Дроздов, Иванков, 2000). Особенности структуры сперматозоидов и их принципиальные различия от сперматозоидов подробно рассмотрены сотрудниками Дальневосточного государственного университета и Института биологии моря ДВО РАН (Тюрин, 2000; Тюрин, Дроздов, 2002).

***Cucumaria levini* Stepanov et Pilganchuk, 2002, sp. n.**

Новый вид *C. levini* отличается от других представителей рода формой спикул кожи тела и ножек (рис. 2.26 – 2.27). Преобладающий тип спикул кожи тела и ножек – массивные рассеченные перфорированные пластинки. Эти спикулы имеют некоторые черты сходства с таковыми у *C. frondosa*, но отличаются по ряду признаков. Так, у нового вида спикулы имеют более зазубренный край, поверхность их в большей степени покрыта бугорками, отверстия значительно отличаются друг от друга по форме и размерам и расположены

плотнее, из-за чего в средней части пластинки зачастую приобретают сотообразную форму. На поверхности пластинок не обнаружено «мостиков» и шиповатых выростов, часто встречающихся у *C. frondosa* и *C. japonica*. Степень удлинённости спикул *C. levini* сходна с таковой у *C. japonica*, но степень их перфорированности значительно ниже (табл. 2.2). Компьютерный анализ формы спикул кожи тела показал, что *C. levini* отличается от других видов (за исключением *C. japonica*) по коэффициентам K_ϕ и K_3 , характеризующим степень удлинённости (табл. 2.6 – 2.8); от *C. japonica* она отличается по коэффициентам K_y , K_k , K_p и $Q_{отн}$ (табл. 2.4, 2.5, 2.11 – 2.16). По форме распределения коэффициентов K_k и K_p *C. levini* отличается от всех видов за исключением *C. conicospermium*, t-критерий Стьюдента не показал разницу в средних значениях коэффициента K_k между *C. levini* и *C. frondosa* (табл. 2.11 – 2.14). Кроме того, *C. levini* отличается от всех рассмотренных видов по коэффициентам K_y и $Q_{отн}$ (табл. 2.4, 2.5, 2.15, 2.16).

***Cucumaria okhotensis* Levin et Stepanov, sp. n.**

C. okhotensis существенно отличается от остальных известных видов кукумариид рядом признаков, относящимся к строению и окраске тела, форме глоточного кольца, форме и размерам спикул (рис. 2.28 – 2.33, 2.39). Строение основной части радиальных пластинок известкового глоточного кольца ближе всего с таковым *C. djakonovi*, однако пластинки нового вида существенно отличаются от строения кольца этого (и всех прочих известных видов кукумариид) строением соединительных частей пластинок. Среди спикул кожи тела нового вида имеются «мечеообразные» пластинки (Баранова, 1980, рис. 5 Б), но они меньше по размерам описанных и располагаются не в спинных, а в брюшных интеррадиусах; для спинных же спикул нового вида наиболее характерны их большие размеры – (330 мкм, тогда как у *C. djakonovi*, как можно судить по рисунку, не более 180) и «лучевая» форма одного из краев пластинки (Левин, 2003, в печати). Очень характерна светлая окраска щупалец, а также резкое обесцвечивание препаратов тела при обработке жавелевой водой, не наблюдаемые у других исследованных видов кукумариид.

3.3. Различия в составе тритерпеновых гликозидов

Тритерпеновые гликозиды – группа химических соединений, свойственная в животном царстве исключительно голотуриям, причем у голотурий они имеют характерные особенности химического строения, отличающие их от всех известных растительных соединений этого класса. Гликозиды обладают определенной таксономической специфичностью и могут быть использованы в качестве признаков для уточнения систематики голотурий и установления путей их эволюции (Авилов, 2000).

Сотрудниками Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН выполнен анализ таксономического распределения 66 гликозидов из 18 видов голотурий отряда *Dendrochirotida* (Левин, Калинин, Стоник, 1984; Левин и др., 1985; Левин и др., 1986; Дроздова и др., 1992а; 1992б; 1993; Авилов, 2000). Установлено, что в данном таксоне имеют место вариации от почти полного качественного и количественного совпадения гликозидного состава голотурий в пределах одного рода, до случаев, когда отнесенные к одному и тому же роду голотурии имеют различный состав гликозидных фракций. Проведенные исследования показали, что таксономическая специфичность этих соединений в разных таксонах отряда *Dendrochirotida* не одинакова. Примером специфичности гликозидного состава на уровне рода могут служить голотурии рода *Cladolabes*, а на уровне вида – рода *Cusumaria*. Эта ситуация отличается от наблюдаемой в ранее изученном отряде *Aspidochirotida*, где химическое строение компонентов гликозидных фракций может служить таксономическим признаком на уровне родов (Авилов, 2000).

Поиск общих закономерностей в структурах и таксономическом распределении гликозидов голотурий рода *Cusumaria* привел к заключению, что различные фрагменты гликозидов (углеводная цепь/агликон) отвечают различному уровню таксономической специфичности. Был сделан вывод, что для этих голотурий строение и набор агликонов, как и гликозидов в целом, является скорее видоспецифичным и не несет таксономической информации на родовом уровне (Авилов, 2000).

Иная картина наблюдается при анализе распространения различных углеводных цепей. В таблице 3.1 приведены типы углеводных цепей и их распределения в тритерпеновых гликозидах кукумарий (использованная классификация основана на нумерации гликозидов из *C. japonica*) (Авилов, 2000). При этом хорошо видны как сходство, так и различия в составе гликозидных фракций у видов, относимых к роду *Cusumaria* и исследованных к настоящему времени. Это прослеживается даже в тех случаях, когда были выделены только основные компоненты гликозидных фракций (*C. koraiensis* и *C. miniata*). Из таблицы видно, что все исследованные кукумарии можно разделить на две группы. К первой группе относятся голотурии *C. frondosa*, *C. japonica*, *C. miniata*, *C. koraiensis* и *C. sp.* (*C. conicospermium* (прим. автора)), имеющие в составе гликозидных фракций вещества с одинаковыми углеводными цепями: все они – пентаозиды, разветвленные по второму (хиновозному) моносахаридному остатку, с различными вариантами расположения сульфатных групп. Ко второй – относятся *C. lefevrei* и *C. echinata*. Все кукумэхинозиды (*C. echinata*) – линейные, ди- и трисульфатированные тетраозиды, лефеврейозиды (*C. lefevrei*) – также линейные тетраозиды, но только три из них содержат сульфатную

группу в углеводной цепи. Анализ химического строения гликозидов *C. echinata* и *C. lefevrei* говорит о том, что эти два вида отличаются от «настоящих» кукумарий и, скорее всего, вообще не относятся к роду *Cuscutaria*. Значительные различия в строении гликозидов *C. lefevrei* и *C. echinata* позволяют предположить, что эти виды таксономически удалены и друг от друга (Авилов, 2000).

Исследования, проведенные сотрудниками Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН, привели к выводу, что для гликозидов голотурий рода *Cuscutaria* общим таксономическим признаком является не строение этих веществ в целом, а строение содержащихся в них углеводородных цепей. «Типовым» можно считать набор углеводных цепей, идентифицированный в голотурии *C. japonica*.

Сравнение состава гликозидных фракций голотурий *C. japonica*, *C. conicospermium*, *C. koraiensis* и *C. frondosa* показывает, что они различаются по входящим в них компонентам (табл. 3.2).

Таблица 3.1. Распределение тритерпеновых гликозидов голотурий рода *Cuscutaria* по типам углеводных цепей (по: Авилов, 2000)*

Типы углеводных цепей	<i>C. frondosa</i>	<i>C. japonica</i>	<i>C. miniata</i>	<i>C. koraiensis</i>	<i>C. sp.**</i>	<i>C. echinata</i>	<i>C. lefevrei</i>
Тип A ₀ . -	+	+	min	min	min	—	—
Тип A ₁ . -	—	+	?	?	—	—	—
Тип A ₂ . -	—	+	min	min	+	—	—
Тип A ₄ . -	?	+	?	?	min	—	—
Тип A ₃ . -	+	+	min	min	+	—	—
Тип A ₆ . -	min	+	min	min	min	—	—
Тип A ₇ . -	+	+	+	+	+	—	—

* **Пояснения к таблице:** порядок связей моносахаридных остатков не указан;
«+» – углеводная цепь данного типа идентифицирована в составе гликозидной фракции;
«—» – углеводная цепь данного типа не найдена в составе гликозидной фракции;
«min» – углеводная цепь данного типа идентифицирована только по данным ТСХ;
«?» – достоверных данных нет.

** **Примечание автора:** *C. sp.* = *C. conicospermium*.

Рассматривая гликозиды этих голотурий как таксономический признак, можно сделать вывод, что последние являются хорошо отграниченными, самостоятельными видами, содержащими характерный для каждого животного набор тритерпеновых гликозидов. Состав тритерпеновых гликозидов прикамчатских видов, к сожалению пока не установлен. В настоящее время материал обрабатывается.

Таблица 3.2. Распределение тритерпеновых гликозидов в голотуриях рода *Cucumaria* (по: Авилов, 2000)

<i>C. japonica</i>	<i>C. conicospermium</i>	<i>C. koraiensis</i>	<i>C. frondosa</i>
кукумариозиды A ₀ -1, A ₀ -2, A ₀ -3	аналогов нет	аналогов нет	фрондозиды A, D
кукумариозид A ₁ -2	аналогов нет	аналогов нет	аналогов нет
кукумариозиды A ₂ -2, A ₂ -3, A ₂ -4	кукумариозид A ₂ -5	аналогов нет	аналогов нет
кукумариозид A ₄ -2	аналогов нет	аналогов нет	аналогов нет
аналогов нет	аналогов нет	аналогов нет	фрондозид A ₁
кукумариозид A ₃	кукумариозиды A ₃ -2, A ₃ -3	аналогов нет	фрондозид B
кукумариозид A ₆ -2	аналогов нет	аналогов нет	аналогов нет
кукумариозиды A ₇ -1, A ₇ -2, A ₇ -3	кореозид A изо-кореозид A	кореозид A	фрондозид C

Ниже приведена синонимия дальневосточных кукумарий, составленная с учетом представленных выше данных.

3.4. Синонимия

Cucumaria japonica Semper, 1868

Cucumaria japonica Semper, 1868 : 236, Taf. 39, Fig. 2, 3, 7, 18; Lampert, 1885 : 143; Théel, 1886 : 110; Ludwig, 1901 : 143; Britten, 1907 : 133-135; Augustin, 1908 : 25-26, fig. 18; Edwards, 1907 : 61; 1910a : 603-604, pl. 19, fig. 15, 16; Mitsukuri, 1912 : 242-246, pl. 8, figs. 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; 1976a : 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, 1997).

C. frondosa var. *japonica* Panning, 1949 : 417-418 (частью), Abb. 4; Panning, 1955 : 34-38 (частью); Fishes..., 1991 : 379.

Cucumaria savelijevae Baranova, 1980

Cucumaria savelijevae (nomen nudum) Баранова, 1976б : 7; 1977 : 6.

Cucumaria savelijevae 1980 : 109-120, рис. 1-4.

Cucumaria djakonovi Baranova, 1980

Cucumaria djakonovi (nomen nudum) Баранова, 1976б : 7; 1977 : 6.

Cucumaria djakonovi 1980 : 109-120, рис. 5-7.

***Cucumaria conicospermium* Levin et Stepanov, 2000, sp. n**

***Cucumaria levini* Stepanov et Pilganchuk, 2002, sp. n.**

***Cucumaria okhotensis* Levin et Stepanov, sp. n.**

Глава 4. Распространение, численность и экология дальневосточных голотурий рода *Cusumaria*

4.1. Среда обитания

Обитают кукумарии в сходных условиях. Они встречаются от нижних горизонтов литорали до 300 м. Молодые особи предпочитают заросли водорослей и прогреваемые в летний период мелководья, взрослые – глубины 40 – 90 м и сравнительно открытые участки скалистого, каменистого или илистого грунта. Кукумарии предпочитают температуру от минус 1,8 до 3,0°C и соленость 31,5 – 34‰. Однако замечено предпочтение опресненной воды с соленостью близкой к 31,5‰ вблизи устьев рек.

Результаты 3-х съемок, проведенных ТИНРО в мае, июле и сентябре 1989 г. (Пискунов, Архипов, 1990) на шельфе западной Камчатки, позволяют заключить, что скопления здесь имеют непостоянный характер, держаться в определенный период и затем рассредоточиваются. Обычно промысловые концентрации образуются к середине мая, когда прогревается горизонт до 30 – 40 м и зимний гидрологический режим сменяется на летний. Период концентрации может быть растянут, что зависит от гидрологических условий года. Так, в 1983 г. весенне-летний прогрев воздушных и водных масс отличался замедленным темпом, что привело к формированию групп во второй половине июня (Отчет о работе..., 1983). Смещение скоплений шло по направлению к берегу с уменьшением глубин от 45 – 40 м до 30 – 27 м, причем придонная температура за месяц с конца мая изменялась от 0,8 – 1,0°C до 1,5 – 2,1°C.

По данным съемки 1988 г., проведенной БМРТ «Гидробиолог» (Отчет по договору..., 1988) на шельфе западной Камчатки, для района наиболее плотной концентрации голотурий характерно чередование участков среднезернистого песка с выровненным микрорельефом, участков с волнистым рельефом и гравийно-галечным грунтом. Протяженность таких участков 100 – 700 м. Скопления представлены группами (агрегациями) с численностью от 2 до нескольких сотен. На песчаных участках протяженностью 11 – 470 м встречаются, как одиночные особи, так и группы из 2 – 8 особей. Обилие голотурий на таких участках – 0,05 экз./м². На гравийно-галечных участках протяженностью 140 – 170 м кукумария занимает впадины между гребнями симметричных рифелей (расстояние между гребнями – 1,5 – 2 м, высота – 0,5 м) и образует вытянутые полосами, часто неправильные группы шириной 30 – 40 см и длиной до нескольких десятков метров. Обилие голотурий на таких участках 10 – 40 экз./м². На гребнях рифелей встречаются только одиночные особи.

4.2. Распределение и численность

Видовое распределение дальневосточных кукумарий до сих пор точно не установлено. Так, в литературе ареал *C. japonica* обычно указывается от северо-восточной части Желтого моря и северо-восточного побережья о. Хонсю вдоль материкового побережья России в Японском и Охотском морях, 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 др.).

В действительности ареал вида значительно меньше. *C. japonica* вряд ли встречается южнее Сендая; сообщение Слютера о его нахождении в Молуккском проливе, видимо, ошибка (Mitsukuri, 1912). Просмотр коллекционных материалов с Курильских о-вов, побережья Камчатки и Командорских о-вов показывает, что, за *C. japonica* ошибочно принимались другие виды и, таким образом, *C. japonica* не поднимается севернее южных Курильских о-вов.

Имеются сообщения о нахождении *C. japonica* у берегов северо-восточной Пацифики: (Edwards, 1907; Clark, 1920; Баранова, 1971). Ряд авторов, в частности, Ф. Ламберт (Lambert, 1984, 1997) 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 В.С. Левиным и Е.Н. Гудимовой образцов из коллекции Королевского музея Британской Колумбии (Канада) показал, что особи, трактуемые как *C. frondosa japonica*, не могут быть отнесены ни к *C. frondosa*, ни к *C. japonica*. Таким образом, почти несомненно, что *C. japonica* у берегов Америки не встречается.

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

В дальневосточных морях кукумарии распространены от Японии до Камчатки и Корякского побережья. В массовых количествах она встречается у юго-западного побережья Камчатки, у юго-восточного побережья Кунашира, в Южно-Курильском проливе, у о-в Малой Курильской гряды, в водах Южного Сахалина, в Японском море от зал. Посёта до Татарского пролива и у берегов Японии. Поскольку видовое распределение дальневосточных кукумарий пока не установлено, мы рассматриваем их распределение без указаний вида.

В Татарском проливе, по данным А.И. Пискунова и А.А. Архипова (1990), основные скопления кукумарии приурочены к координатам $48^{\circ}14'$ до $47^{\circ}08'$ с.ш. на глубинах 25 – 30 м; южнее мыса Кузнецова в районе $46^{\circ}20' - 45^{\circ}56'$ с.ш. на глубинах 33 – 35 м (средняя масса составляет 333,3 г) и 50 – 55 м (средняя масса составляет 229,4 г); максимальные скопления обнаружены в районе Ильинского мелководья, где уловы достигают 2 т за траление на глубине 50 м (рис. 4.1). Общие сырьевые запасы кукумарии в Татарском проливе составляют 3 тыс. т, возможный вылов 300 т.

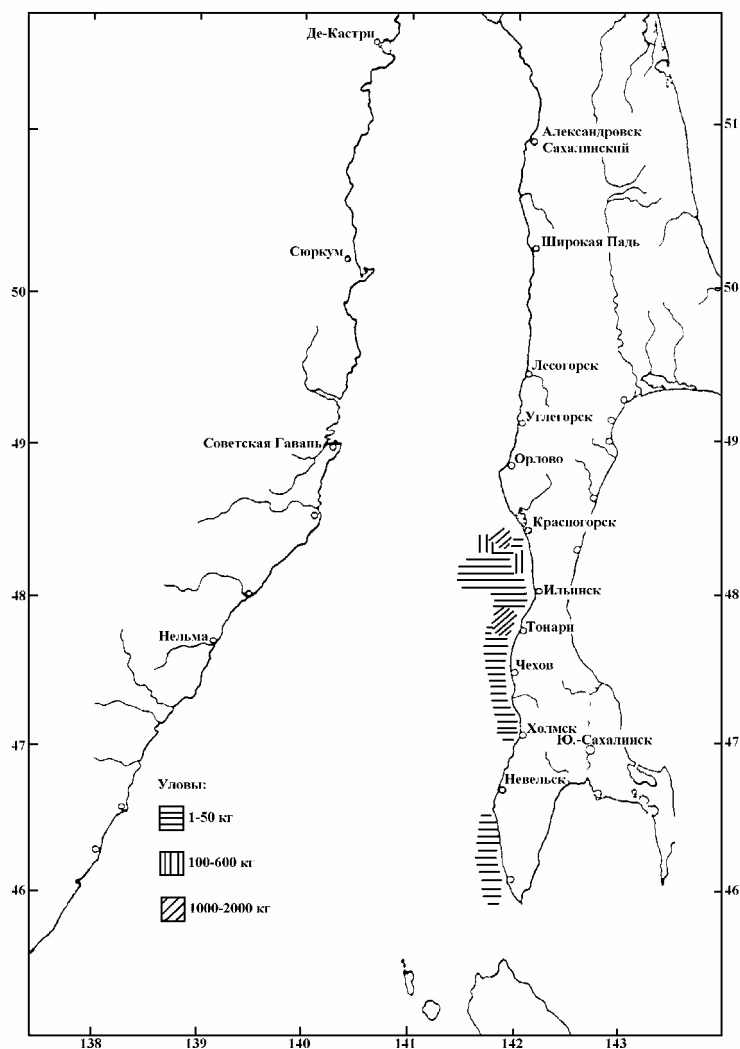


Рис. 4.1. Распределение уловов кукумарии в Татарском проливе (Пискунов, Архипов, 1990).

В зал. Анива кукумария распространена в основном в западной части на глубинах 20 – 50 м (рис. 4.2). Наибольшие уловы отмечены в районе 46°17' – 46°59' с.ш. на глубинах 20 – 25 м (1,0 – 3,5 т за траление). В кутовой части масса животных равнялась 447 г (Пискунов, Архипов, 1990).

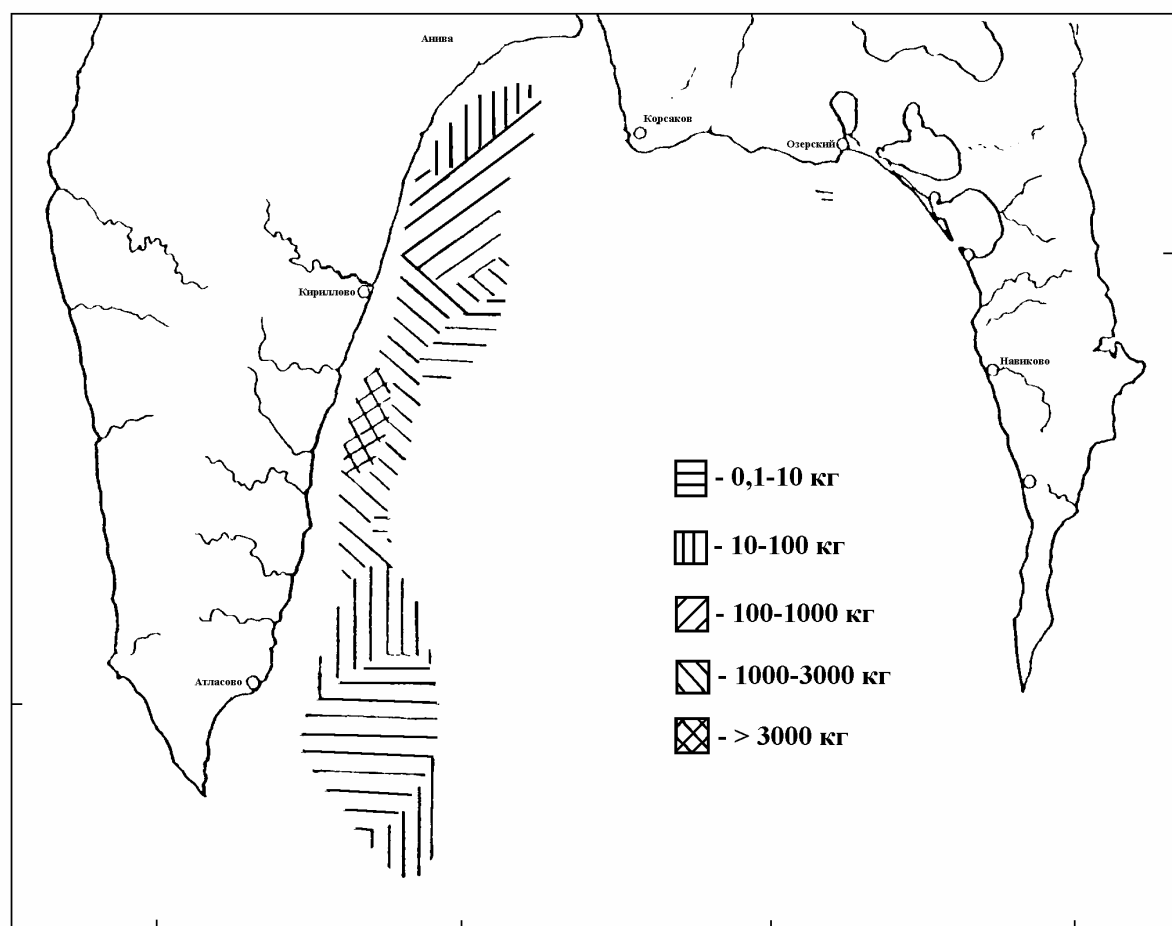


Рис. 4.2. Распределение уловов кукумарии в зал. Анива (Пискунов, Архипов, 1990).

В зал. Терпения кукумария распространена вдоль побережья от 47°37' с.ш. до северной части залива на глубинах 25 – 75 м (рис. 4.3). Максимальные уловы достигают 1,5 т, масса животных варьирует от 1330 до 408,3 г. Общий запас составляет 20 тыс. т (Пискунов, Архипов, 1990).

У южных Курил кукумария встречается на глубине 10 – 100 м. Плотность ее здесь варьирует от 0,001 до 2,12 экз./м² (Кочнев, 1990). Наиболее плотные скопления наблюдаются в центральной части Южного Курильского мелководья, севернее острова Полонского и у прибрежных участков некоторых островов Малой гряды между изобатами 20 – 50 м (Кочнев, 1990; Пискунов, Архипов, 1990). Масса кукумарий в этом районе колеблется от 100 до 450 г и достигает 1150 г, а масса кожно-мускульного мешка достигает 170 г. (средние значения

этих параметров соответственно равны 238,8 и 83,1 г) (Кочнев, 1990; Пискунов, Архипов, 1990). Уловы достигают 1700 экз. (1,7 т за драгирование) (Пискунов, Архипов, 1990). По данным Ю.Р. Кочнева (1990) основу уловов составляют 5 – 8 летние особи (83,5%) с массой кожно-мышечного мешка 50 – 100 г. Величина сырьевых ресурсов на Южно-Курильском мелководье составляет не менее 315,1 млн. шт. (94,5 тыс. т) (Кочнев, 1990).

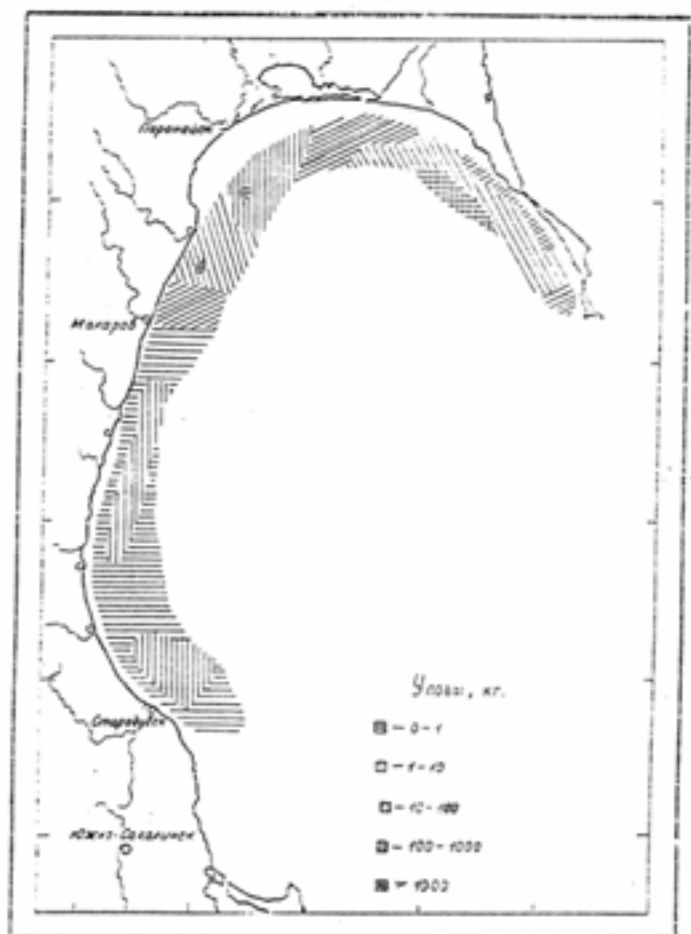


Рис. 4.3. Распределение уловов кукумарии в зал. Терпения (Пискунов, Архипов, 1990).

У Северного Приморья, по данным А.И. Пискунова и А.А. Архипова (1990), кукумария распространена вдоль побережья отдельными участками (рис. 4.4). Наиболее плотные скопления с уловами 100 – 350 экз. за траление она образует в районе с координатами 42°30' с.ш. на глубинах 200 – 300 м. У мыса Поворотного – второе скопление в координатах 45°40' с.ш. на глубинах 2 – 50 м, в районе 46°10' с.ш. на глубинах 20 – 50 м, а также на участке 46°40' с.ш. с глубины 50 – 80 м при средней массе 373,4 г.

В Уссурийском заливе животные занимают значительные площади, но необходимо отметить только два небольших скопления с уловами до 10 ц и более на участках с перепадом глубин 30 – 50 м (Пискунов, Архипов, 1990).

В зал. Петра Великого кукумарии обнаружены на глубинах 17 – 90 м на рыхлых грунтах (от песка до глинистого ила); чаще встречается на глубинах 30 – 50 м с илистым песком (Климова, Левин, Маркова, 1987).

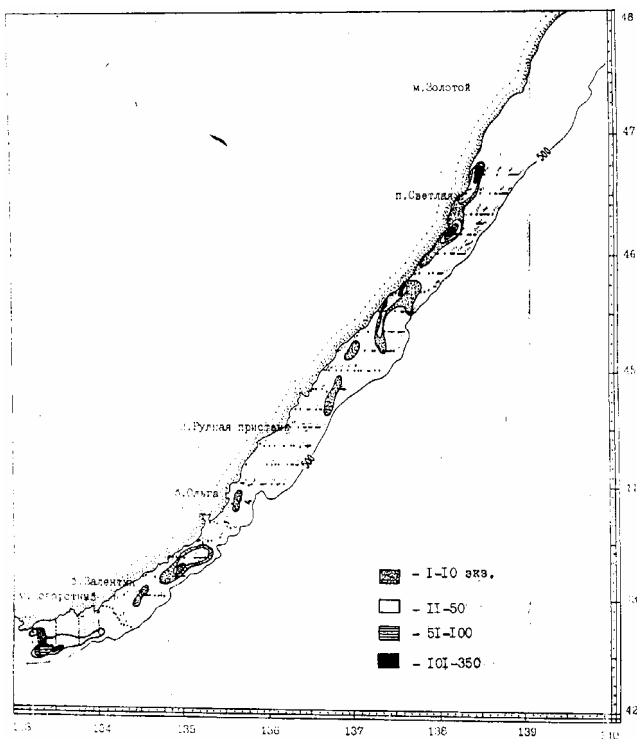


Рис. 4.4. Распределение уловов кукумарии у берегов Северного Приморья (Пискунов, Архипов, 1990).

На шельфе Западной Камчатки запасы и распределение кукумарии выяснялись: 1) промразведкой 1983, 1986, 1987 гг., по заказу КМПО Севастопольской базой флота и судном «Гидронавт» в 1988 г. сделаны исследования распределения; 2) в 1989 – 1990, 1996 гг. совместными экспедициями ТИНРО и КамчатНИРО в результате учетных траловых работ обнаружен район основной концентрации кукумарии между 52° и 54° с.ш.; 3) в 2001 г. совместной экспедицией ТИНРО и КамчатНИРО на СРТМ-К «Пограничник Петров» и по результатам учетной съемки КамчатНИРО на МРС-268.

Поисковыми работами СРТМ 8-454 в мае – июне 1983 г. у западного берега Камчатки кукумария обнаружена в непромысловых количествах в р-не Озерная – Опала с координатами $51^{\circ}40' - 52^{\circ}00'$ с.ш. на глубине 40 – 75 м (в основном 40 – 46 м). Уловы колебались от единиц до 30 кг на траление. В нескольких больших количествах кукумария наблюдалась между $52^{\circ}44' - 52^{\circ}59'$ с.ш. в основном на глубине 40 – 47 м. Уловы колебались в пределах 50 – 300 экз. (18 – 80 кг). Во второй половине третьей декады мая была отмечена тенденция смещения кукумарии несколько южнее в район $52^{\circ}56' - 52^{\circ}44'$ с.ш. на глубину 35 – 40 м. Уловы повысились до 40 – 150 кг, а отдельные достигли 200 – 360 кг. В первой декаде июня промысловые скопления наблюдались лишь на ограниченном участке $52^{\circ}56' - 52^{\circ}44'$ с.ш., глубина 33 – 38 м. Уловы колебались в пределах 18 – 540 кг. Во второй половине декады скопления наблюдались там же, но концентрация увеличилась и максимальные уловы выросли до 900 кг (в среднем – 226 кг). Во второй декаде июня северная граница скопления сместилась южнее на 4 мили до $52^{\circ}52'$ с.ш., по глубине ограничивалась 33 – 37 м.

Уловы составляли 18 – 540 кг, в среднем – 192 кг. В третьей декаде июня промысловые скопления сместились к берегу на глубину 27 – 35 м. Плотность скоплений резко увеличилась (возможно, за счет концентрации на меньшей площади). Уловы колебались в пределах 90 – 900, в среднем 500 кг.

В мае 1988 г. в районе пос. Октябрьского (западная Камчатка) на РПС «Гидробиолог» была проведена траловая съемка (Отчет по договору..., 1988). Съемку проводили тралом Сигсби. Плотность скоплений кукумарии колебалась в пределах 0,007 – 7,351 экз./м² (табл. 4.1, рис. 4.5). Средняя масса одного экземпляра составляла 316,8±10,3 г. Общая площадь обследованного скопления составила 1478,5 км². Биомасса в обследованном районе была оценена в 278,9 тыс. т (доверительный интервал 238,9 – 320,8 тыс. т).

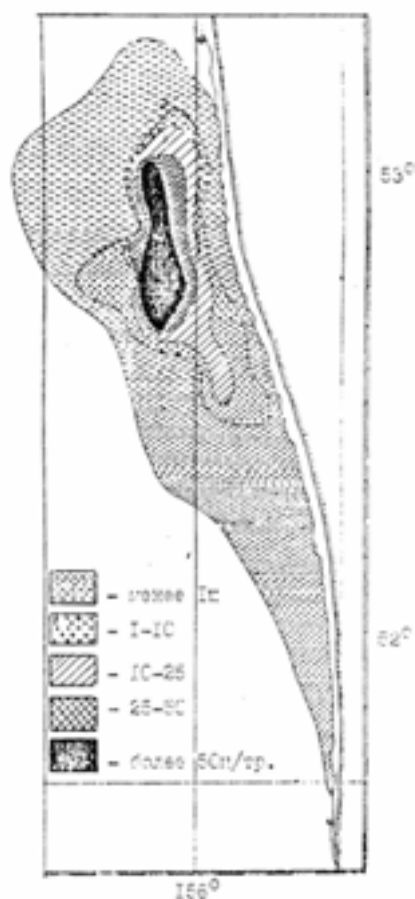


Рис. 4.5. Распределение уловов кукумарии у южной части западнокамчатского шельфа в мае 1988 г. (Отчет по договору..., 1988).

В 1989 г. 5 – 8 мая в период выполнения 3-х учетных траловых съемок на шельфе Западной Камчатки было обнаружено основное поле кукумарии с уловами до 100 кг за 30 мин. траления в районе 52°10' – 53°20' с.ш. Небольшой участок с повышенной плотностью (улов 100 – 1000 кг) отмечен в районе с координатами 52°45' – 53°10' с.ш. на глубине 30 – 35 м с отрицательной придонной температурой (-0,41 – -1,74 °С). По результатам второй съемки 1 – 5 июля кукумария образовывала более плотные скопления (свыше 1000 кг) в координатах 52°30' – 53°10' с.ш. Участок с уловами 100 – 1000 кг несколько уменьшился по сравнению с

майской съемкой. Температура у дна была от -0,74 до +1,66 °С. В сентябрьскую съемку основной район концентрации не изменился, но плотность скопления резко снизилась.

Таблица 4.1. Среднее обилие кукумарии на оконтуренных полях за 10 минут траления по результатам траловой съемки, выполненной РПС «Гидробиолог» в мае 1988 г.

Площадь полей, км ²	Биомасса, тыс. т	Улов, экз.	Обилие, экз./м ²
925	16,7	1 – 50	0,057±0,01
414	88,8	51 – 500	0,677±0,126
98	85,1	501 – 1000	2,741±0,233
41,5	88,3	>1000	6,714±0,395

В 2001 г. нами было выполнено две учетные траловые съемки на шельфе Западной Камчатки: в июле на СРТМ-К «Пограничник Петров» и в августе на МРС-268. Промысловое скопление кукумарии находилось в районе с координатами 52°25' – 53°00' с.ш. на глубине 20 – 70 м. Наибольшие уловы наблюдались в координатах 52°40' с.ш. на глубине 50 м и достигали 1730 кг на 30 минут траления при горизонтальном раскрытии трала 16 м (рис. 4.6). Общая площадь скопления составила 2014 км², запас его был оценен в 16,106 тыс. т (оценку запаса кукумарии проводили при помощи программы «Map Designer v. 2.1», в основе которой лежит метод сплайн-аппроксимации). Средний размер одной особи составлял 10 см, средний вес – 267 г.

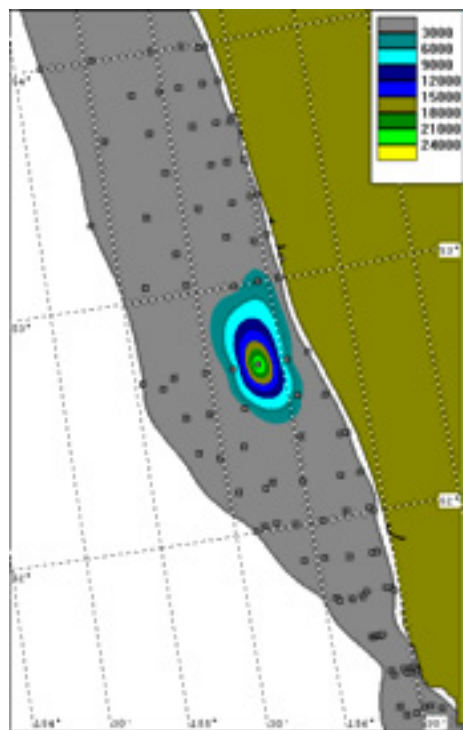


Рис. 4.6. Распределение кукумарии на шельфе Западной Камчатки в июле 2001 г.

Глава 5. Перспективы хозяйственного использования кукумарий

Своеобразие химического состава и биологических особенностей голотурий, как и большинства промысловых донных организмов, определяет многообразие способов их использования (Селюк, 1951; Эртель, 1951; Кизеветтер, 1962; Слуцкая, 1973; Технология обработки..., 1976; Денисенко и др., 1986; Швидкая, Блинов, Долбнина, 1992; Гончаренко, Гроссман, 1994; Репина, Сватко, Солодова и др., 1997; Шульгина, Блинов, Загородная и др., 1997; Шульгина, Галкина, Загородная и др., 1997). Помимо чисто утилитарных направлений, таких как использование в пищу и получение медицинских препаратов, голотурии находят применение в прикладных областях биологической науки.

5.1. Возможности пищевого и фармакологического использования

Голотурии с давних времен традиционно были включены в промысел в тропических и умеренных странах Пацифики. Азиатские страны такие как Китай, Гонконг, Тайвань, Сингапур, Малайзия и Корея являются главными потребителями голотурий. Япония, хотя и является основным рынком морепродуктов, имеет значительно более низкое потребление голотурий, чем в других азиатских странах. Азиатский рынок голотурий оценивается в 60 миллионов US\$ ежегодно. Почти 95% голотурий импортируется в высушенной форме. Небольшое количество свежих, охлажденных и замороженных голотурий доставляются в Гонконг и Тайвань специально для ресторанов.

Основными импортерами являются Гонконг и Сингапур (табл. 5.1). В 1995 г. Сингапур импортировал 135 тыс. тонн высушенных голотурий, главным образом на Фиджи, Папуа Новую Гвинею и Соломоновы острова, а Гонконг купил приблизительно 900 тыс. тонн (Ferdouse, 1999). Некоторые из этих продуктов, импортированных с тихоокеанских островов, заново экспортируются по всему миру после сортировки, переаттестации и переупаковки по премиальным ценам. Главный экспортером другим юго-восточным азиатским странам, а также на европейские и североамериканские рынки является Китай.

Активизация добычи этих животных в последние годы привела к значительному сокращению их ресурсов в большинстве регионов. Причем интенсивность промысла увеличивалась вместе с повышением уровня коммерческой ценности продукта. Годовой мировой промысел голотурий в настоящее время составляет около 120 000 т, что в денежном эквиваленте равняется примерно 60 млн. долларов (табл. 5.2).

Таблица 5.1. Маркетинг голотурий на рынке Гонконга (Conand, Byrne, 1993)

Год	Объем (т)	Стоимость (\$)¹	Цена (\$ за кг)¹
Импорт из Филиппин, Индонезии, о-вов Пацифики, Сингапура			
1986	5,193	110,947	21,3
1987	5,896	131,820	22,3
1988	7,716	191,240	24,8
1989	4,526	134,306	29,7
1990	6,596	231,467	35,1
Ре-экспорт в Китай, США, Тайвань, Сингапур			
1986	4,535	59,822	13,2
1987	4,975	55,479	11,2
1988	3,303	56,322	17,0
1989	1,847	46,723	25,3

¹ Гонконгский \$ = 0.1267 US\$ (1990 г.)

Таблица 5.2. Мировой вылов голотурий в основных регионах (Conand, Byrne, 1993)

Объем вылова (т) и регион	Вылов (т)						
	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
Тропические воды							
Сухая масса	1.445	1.414	5.400	4.000	8.000	8200	7.800
Вылов	14.450	14.140	54.000	40.000	80.000	82.000	78.000
Вылов в %							
Тропическая							
Пацифика	4	22	6	20	29	22	9
Западно-							
Центральная	76	66	84	67	62	66	77
Пацифика							
Восточная							
Индия	10	7	1	3	1	5	8
Западная							
Индия	6	5	9	10	8	7	6
Умеренные воды							
Вылов (т)	12.958	12.215	11.558	11.653	11.903	12.468	11.922
Вылов в %							
Западная							
Пацифика	95	91	95	92	84	78	81
Восточная							
Пацифика	5	9	5	8	16	22	19
Мировые уловы¹	27.408	26.355	65.559	51.653	91.903	94.468	89.922

¹ Уловы тропических и умеренных вод

Несмотря на значительные запасы, кукумарии в России в настоящее время практически не добываются. Тем не менее, использование их имеет большие перспективы и, несомненно, промысел кукумарий будет постепенно увеличиваться.

Мясо кукумарии содержит меньше белков и моносахаров, чем мясо морских моллюсков и ракообразных, но в нем значительно больше минеральных веществ: хлористых и сернокислых солей, фосфора, кальция, магния, йода, железа, марганца, меди (в 1000 раз больше, чем в рыбе); в тканях оболочки (кожно-мышечного мешка) голотурий обнаружены витамины (тиамин, рибофлавин, B_{12} , C) (Кизеветтер, 1962; Слуцкая, 1971, 1973, 1976; Наседкина, 1973; Сафронова, Ткаченко, Чураков и др., 1976; Технология обработки..., 1976). Ко всему прочему, кукумарии нетоксичны, удобны в хранении и переработке, правильно приготовленные обладают интересной вкусовой гаммой.

Использование голотурий в мировой практике определяется не только употреблением их в пищу, но и получением из них ценных химических соединений. Из оболочки тела голотурий (кожно-мышечного мешка) и внутренностей выделены вещества с выраженными биологически-активными свойствами. Они обладают противоопухолевой, антимикробной активностью, им присущи иммуномодулирующие и радиозащитные свойства.

Исследовано биологическое действие содержащихся в голотуриях соединений, относящихся к трем группам: тритерпеновые гликозиды, гексозамины и липиды (Левин, 1982). Тритерпеновые гликозиды обладают ихтиотоксическим и гемолитическим действием, антигрибковой, противоопухолевой, гемолитической, цитолитической активностью и проявляют иммуномодулирующие свойства (Анисимов и др., 1972; Рубцов, Ружицкий, Клебанов и др., 1980; Stonik, Elyakov, 1988; Седов, Апполонин, Севастьянова и др., 1990; Калинин, Левин, Стоник, 1994; Попов, Атопкина, Самошина и др., 1994). Липиды обладают высокой антисклеротической активностью (Манасова, 1974). Установлено, что гексозамины, в частности глюкозамин, усиливает действие антибиотиков, задерживает рост некоторых злокачественных образований, применяется при лечении сердечно-сосудистых заболеваний (Николаева, 1969).

В последнее время разработана технология лечебно-профилактических напитков, основными исходными компонентами которых являются молоко коровье и гидролизат из кукумарии японской (Гончаренко, Гроссман, 1994; Шульгина, Блинов, Загородная и др. 1997; Шульгина, Галкина, Загородная и др., 1997). Эти продукты применяются в качестве рационального питания у ожоговых больных. Установлено, что кисломолочные напитки с добавлением гидролизата из кукумарии способствуют нормализации показателей белкового обмена у хирургических больных.

5.2. Рекомендации по промыслу

Промысел кукумарии производится маломерными судами на грунтах, приемлемых для донного траления. Ведется он донными тралами или драгами. В случае, когда лов ведется тралом, неизменным условием является плотная посадка нижней подборки трала на грунт. Достигается это посредством загрузки непосредственно подборки отрезками цепей, зачастую к нижней подборке (вдоль всей ее длины) крепится цепь. Второй особенностью устройства донного трала для лова голотурии является увеличение прочности нижней пласти мотни, особенно в устьевой части. Обычно нижняя пласти изготавливается из двойной шнуровой дели.

Конструкция драги для промысла голотурии не имеет существенных отличительных особенностей от драг, применяющихся на промысле гребешка, мидии и морской капусты. Драга состоит из жесткой рамы с дугами, к которой крепится сетной мешок из крупного сетного полотна. Для предотвращения повреждения сетного мешка при тяге его по грунту на него одевается предохранительная рубашка из стального троса. Для повышения уловистости рама драги зачастую снабжается заглубительными зубьями.

Извлеченная из воды кукумария втягивает щупальца и приобретает почти округлую форму. Сила сжатия мышц бывает настолько велика, что под давлением сжатой в полости жидкости оболочка тела зачастую лопается. При хранении кукумарии на воздухе вскоре после гибели животного упругость тканей постепенно проходит, а тело приобретает вытянутую плоскую форму, как бы расплывается. «Текучесть» тканей ведет к тому, что при хранении кукумарии в решетчатой таре ее тело под действием силы тяжести может буквально вытечь через отверстия и щели (рис. 5.1). Неустойчивость формы и размеров тела затрудняет возможность осуществления сортировки сырца по размерным признакам – длине, толщине или охвату тела. Оболочка кукумарии состоит из плотной хрящеподобной ткани, которая по своему химическому составу характеризуется высоким содержанием влаги и незначительным содержанием жира. Различают черную и коричневую формы кукумарий. Существенных различий в химическом составе оболочки животных, имеющих черную и коричневую окраску тела, не обнаружено. Однако «черная» кукумария оказывается более устойчивой в хранении, при обработке дает продукт лучшего качества, менее подвержена порче и ослизнению, чем «коричневая» (Селюк, 1951). Замечено, что окраска кукумарии не остается постоянной по сезонам лова, завися, очевидно, от биологического состояния животного; в начале года у кукумарии преобладает темная окраска тела, а к концу – бурокоричневая или темно-коричневая. Красящее вещество сосредоточено в поверхностных зонах слоя волокнистой соединительной ткани, покрытой, в свою очередь, эпителием.

Разделку пойманных кукумарий, в зависимости от целей использования, можно производить непосредственно на борту судна или доставлять их живыми в танках с морской водой на место переработки. Условия транспортировки и хранения сырца зависят от условий лова, расстояния и технических возможностей судов. Наиболее целесообразно применять для сохранения качества сырья охлаждение льдом или замораживание в рефрижераторах рыболовных траулеров. Удаление внутренностей повышает устойчивость в хранении.

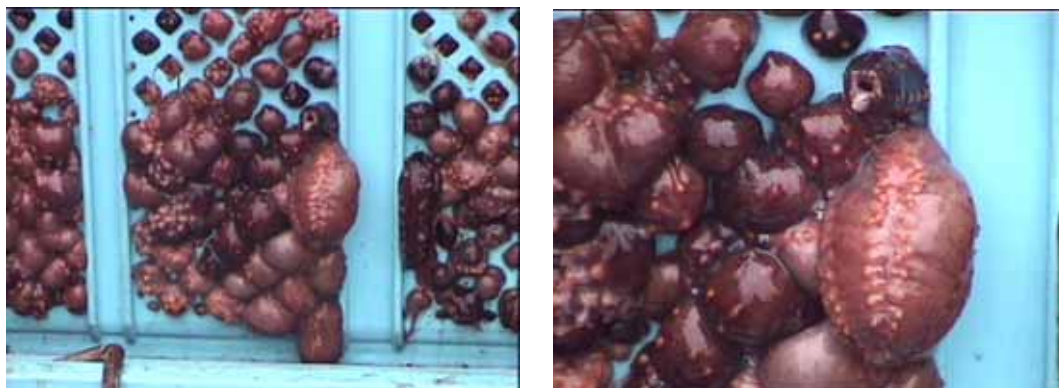


Рис. 5.1. Просачивание кукумарии сквозь ячейу при транспортировке в крупноячеистой таре (размер ячейи 1 см²).

В Сахалинско-Курильском районе промысел кукумарий эпизодически ведется с 1977 г., а наиболее интенсивно – с 1986 г (Кочнев, 1990). Ежегодный вылов в период с 1986 по 1989 г. колебался от 3,3 до 5,2 тыс. т. Основной вылов (свыше 95%) приходился на Южно-Курильское мелководье. Лов голотурий в этом районе обычно ведется в январе – марте с применением тралящих орудий лова. Среднесуточный вылов голотурии для судов типа СРТМ, ведущих траловый лов, составлял 5,3 т, а вылов на усилие (за полуторачасовое траление) – 1,5 т. Доля голотурий в траловых уловах колебалась от 55 до 90%, составляя в среднем 73%.

На Камчатке интерес к кукумарии как к объекту промысла возник в начале 80-х гг. Обычно она попадалась в приловах при тралении донных рыб. Специализированный лов велся с 1983 г. Объемы добычи были незначительны. Так, судами БТРФ в 1983 г. добыто 8 т, в 1984 г. – 2 т, в 1986 г. – 14 т, в 1987 – 18 т. В 1988 г. 2 т поступили на РКЗ с судовой базы рыбхолодфлота, в 1990 г. – 90 т. После 1990 г., несмотря на большие лимиты на кукумарию (в 1990 г. разрешение на вылов – 500 т, в 1991 г. – 1000 т) интерес к промыслу резко снизился. Основные причины: сложности в первичной переработке, хранении и перевозке сырца, низкая цена продукта, сложности при выборке непищевых видов рыб. В 2001 г. интерес к промыслу кукумарии на шельфе Западной Камчатки вновь возрос. В 2001 году

ООО «Камчатдальрыба» было выловлено 8,243 т кукумарины, в 2002 г. ООО «Поллукс» было выловлено 67,2 т.

5.3. Технология обработки

Для сохранения качества добытую кукумарию транспортируют и хранят в ящиках, периодически поливая водой или охлаждая льдом. Дозировка льда должна составлять от 50 до 100% к массе кукумарины в зависимости от температуры окружающего воздуха и длительности транспортировки. Удаление внутренностей повышает устойчивость в хранении. При хранении масса кукумарины уменьшается за счет обильного выделения слизи и вытекания полостной жидкости: так, после двухсуточного хранения потери в массе могут достигать 20 – 30%, в том числе 15 – 18% за счет слизи.

При разделке получают (в % от массы животного): оболочку 47,7 – 48,6, щупальца 3,7 – 6,2, внутренности 18,7 – 36,4 и полостную жидкость 30,0 – 42,6 (Технология обработки..., 1976). Перед разделкой кукумарию следует промывать в воде для удаления с поверхности слизи и прочих загрязнений. Обработку кукумарины необходимо производить как можно быстрее, излишняя задержка сырца до обработки приводит к снижению качества за счет ослизнения и размягчения тканей.

Технология приготовления продуктов из кукумарины подробно разработана на Дальнем Востоке. Из нее готовят разнообразную пищевую продукцию: мороженную, варено-сушеную, варено-соленую, варено-солено-сушеную, консервы, кормовую муку и т.д. (Селюк, 1951; Эртель, 1951; Кизеветтер, 1962; Слуцкая, 1973; Технология обработки..., 1976; Денисенко и др., 1986; Швидкая, Блинов, Долбнина, 1992; Гончаренко, Гроссман, 1994; Репина, Сватко, Солодова и др., 1997; Шульгина, Блинов, Загородная и др. 1997; Шульгина, Галкина, Загородная и др., 1997).

Мороженая кукумария. Через разрез оболочки со стороны анального отверстия удаляют полостную жидкость и внутренности, оболочку моют, не повреждая венчик щупальцев, замораживают при температуре не выше минус 15 – минус 20° С. Мороженую кукумарию используют для приготовления разнообразных кулинарных изделий.

Варено-сушеная кукумария. Разделанную кукумарию выдерживают в пресной воде 10 – 12 ч и варят в кипящей пресной воде. Без замачивания и при варке в морской воде содержание соли в сушеном продукте достигает 12 – 17%. Крупную кукумарию варят 35 – 40, а мелкую 20 – 25 мин; потери при варке 26 – 44% от массы разделанного сырца. Вареные оболочки охлаждают, тщательно сливают из полости воду и высушивают на солнце или в сушилках. Высокое содержание воды и плотная ткань затрудняют высушивание: для

ускорения высушивания оболочки развешивают на рейках или бечеве разрезами вниз, периодически осматривая и удаляя скопившуюся в полости тела воду. Когда содержание влаги в тканях снижается до 25 – 35%, полуфабрикат переносят на циновки или сетчатые рамы для досушивания. При ясной солнечной и ветреной погоде вареная кукумария высыхает за 9 – 10 суток, крупная – за 12 – 14 суток. В сушилках кукумарию сушат при температуре 55 – 65°C; повышение температуры вызывает сморщивание поверхности и искривление оболочек; после 2 – 3-часового высушивания из полости оболочки сливают выделившуюся воду. Для ускорения высушивания дневную солнечную сушку комбинируют с ночной сушкой в сушилках. Выход продукта – 5,0 – 8,9% от массы неразделанного или 10,4 – 16,7% от массы разделанного сырца. Варено-сушеная кукумария имеет гладкую твердую черно-коричневого цвета оболочку. Перед упаковкой продукт выдерживают для перераспределения влаги в тканях, а в случае необходимости досушивают. Упаковывают в джутовые мешки (нетто 50 кг), а также в картонные коробки и фанерные ящики (нетто 30 кг), изготовленные из сухой (18% влаги) древесины. При содержании влаги менее 13% варено-сушеная кукумария устойчива в хранении, но быстро плесневеет, если относительная влажность воздуха превышает 78%. Сушеная кукумария содержит (в %): белка 46,4 – 70,6, жира 1,6 – 4,8.

Варено-соленая кукумария. Разделанную кукумарию моют и варят 15 – 20 мин в кипящем насыщенном соляном растворе. В результате варки оболочка теряет в массе 22 – 28%. Горячую вареную кукумарию помещают в бочки, пересыпая по рядам солью (20 – 25%). После 8 – 10-суточного выстаивания в оболочке содержится (в %): воды 60 – 63 и соли 20 – 22. Тогда продукт промывают в насыщенном тузлуке и плотно укладывают в бочки; после 8 – 12-часовой выдержки и прессовки бочку докладывают, заливают профильтрованным естественным тузлуком и укупоривают. Выход варено-соленой кукумарии – 25 – 28% от массы неразделанного сырца. Продукт содержит (в %): воды 60 – 62, белка 12 – 14, жира 0,2 – 0,4, золы 22 – 26, в том числе соли 19 – 22.

Варено-солено-сушеная кукумария. Варено-соленую кукумарию освобождают от избытка тузлука и сушат на солнце или в сушилках точно так же, как пресно-вареную кукумарию. Выход варено-солено-сушеной кукумарии – 13-17% от массы неразделанного сырца. Продукт содержит (в %): воды 26 – 30, белка 22 – 26, жира 1,0 – 2,0, золы 40 – 43 (соли 32 – 39). Высокое содержание соли делает продукт весьма гигроскопичным. При относительной влажности воздуха 65 – 70% и температуре 15 – 20° С устойчив в хранении (равновесная влажность 28 – 30%), а при относительной влажности воздуха выше 80% быстро отсыревает и скисает.

Все виды сушеных продуктов после замачивания или отмочки используют для приготовления кулинарных блюд,

Консервы. Используют свежую, охлажденную или мороженую кукумарию. Тщательно разделяют, моют; оболочку тела 60 мин варят в 2%-ном соляном растворе. Промывают в теплой воде и порционируют на полоски, которые обжаривают в растительном масле при 150 – 170°C. Охлажденную обжаренную кукумарию (62%) смешивают с обжаренными морковью (24%) и луком (14%). Приготовленный фарш укладывают в банки (70%) и заливают томатным соусом (30%), приготовленным по утвержденной рецептуре. Стерилизуют при 112°C.

Вкусовые качества консервов очень высокие, и они пользуются большим спросом у потребителя. Однако в этих консервах проявлялся дефект – «хлопуша», причины которого были выяснены в 1992 году, на основании чего была разработана новая технология (Швидкая, Блинов, Долбнина, 1992).

Кормовая мука из кукумарии. Сырец грубо дробят, варят, измельчают до состояния фарша, который сушат в сушилках, применяемых для сушки рыбных отходов; высокое содержание влаги (82 – 83%) и хрящеобразный характер тканей затрудняют сушку. Мука имеет коричневую окраску; выход ее составляет 9 – 10% от массы неразделанной кукумарии. При замачивании в воде мука увеличивается в объеме на 180 – 190% и впитывает 130 – 140% воды (по массе). В муке содержится (в %): воды 5 – 7, жира 2,0 – 5,7, азотистых веществ 50,2 – 61,1, в том числе 2 – 2,6 фосфора (в расчете на P_2O_5), 3 – 3,7 кальция (в расчете на CaO) и 13,0—13,5 углеводов (по разности).

В настоящее время разрабатываются новые технологии обработки кукумарий: «Кукумария сублимационной сушки», «Приправа вкусовая из кукумарии», лечебно-профилактические напитки и т.д. (Савватеева, Маслова, Володарский, 1983; Гончаренко, Гроссман, 1994; Репина, Сватко, Солодова и др., 1997; Шульгина, Блинов, Загородная и др. 1997; Шульгина, Галкина, Загородная и др., 1997).

Основные выводы

1. Разработана методика компьютерного анализа формы спикул голотурий рода *Cusumaria*, позволяющая на статистической основе оценивать достоверность различий по таким признакам, как удлинённость, односторонняя удлинённость, расчленённость края, относительное количество отверстий. Проверка чувствительности коэффициентов при анализе спикул показала, что они более или менее адекватно отражают особенности формы спикул. Визуально различающиеся спикулы хорошо различаются и по использованным показателям. Таким образом, предлагаемая нами методика количественного анализа формы спикул голотурий даёт приемлемые результаты и может оказаться полезной при решении таксономических и популяционных задач.

2. Показано, что вид *Cusumaria japonica* - сборный, и его ареал значительно уже, чем считалось ранее. Просмотр коллекционных материалов с Курильских о-вов, побережья Камчатки и Командорских о-вов показывает, что за *C. japonica* ошибочно принимались другие виды и, таким образом, *C. japonica* не поднимается севернее южных Курильских о-вов.

3. Наши исследования подтверждают данные З.И. Барановой (1980), описавшей два вида кукумарий с шельфа Камчатки – *Cusumaria savelijevae* и *Cusumaria djakonovi*.

4. Описано три новых вида кукумарий: *Cusumaria conicospermium* из Японского моря, *Cusumaria levini* и *Cusumaria okhotensis* из Охотского моря. *C. conicospermium* отличается от других представителей рода формой спикул кожи тела и интроверта, строением сперматозоидов и составом тритерпеновых гликозидов, *C. levini* – формой спикул кожи тела и ножек, *C. okhotensis* – рядом признаков, относящихся к строению и окраске тела, форме глоточного кольца, форме и размерам спикул.

5. На основе собственных и литературных данных уточнено распределение дальневосточных кукумарий. Приведено состояние сырьевых ресурсов кукумарий в разных районах дальневосточных морей России.

6. На основе собственного опыта и литературных данных даны рекомендации по проведению промысла кукумарий. Показано многообразие способов использования кукумарий и приведена технология приготовления некоторых полуфабрикатов.

ЛИТЕРАТУРА

- Авилов С.А. Тритерпеновые гликозиды голотурий отряда Dendrochirotida: Автореф. дис. ... на соискание д-ра химических наук / ТИБОХ ДВО РАН. Владивосток, 2000. 62 с.
- Авилов С.А. и др. Тритерпеновые гликозиды голотурии *Cusumaria frondosa* // Химия природ. соединений. 1993. № 2. С. 49-52.
- Авилов С.А., Стоник В.А., Калиновский А.И. Строение четырех новых тритерпеновых гликозидов из голотурии *Cusumaria japonica* // Химия природ. соединений. 1990. № 6. С. 787-792.
- Автандилов Г.Г., Невзоров В.П., Невзоров О.Ф. Системный стереометрический анализ ультраструктур клеток. Кишинев: Штивица, 1984. 166 с.
- Анисимов М.М., Щеглов В.В., Стоник В.А. и др. Сравнительное изучение антигрибковой активности тритерпеновых гликозидов тихоокеанских голотурий // Докл. АН СССР, 1972. Т. 207, вып. 3. С. 711-713.
- Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР / Ред. А.А. Стрелков. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 240 с., 66 табл.
- Баранова З.И. Иголокожие Берингова моря // Исслед. дальневост. морей СССР. 1957. Вып. 4. С. 149-266.
- Баранова З.И. Иголокожие Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1962. Вып. 8. С. 347-363.
- Баранова З.И. Иголокожие залива Посьета Японского моря // Фауна и флора залива Посьета Японского моря. Л.: Наука, 1971. С. 242-264. (Исслед. фауны морей. Вып. 8 (16)).
- Баранова З.И. Тип Иголокожие (Echinodermata) // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука, 1976а. С. 114-120.
- Баранова З.И. Голотурии рода *Cusumaria* морей СССР // Проблемы зоологии. Л. 1976б. С. 5-7.
- Баранова З.И. О распространении голотурии *Cusumaria japonica* Semper в северо-западной части Тихого океана // Всес. науч. конф. по использованию промысловых беспозвоночных на пищевые, комовые и технические цели (тезисы докладов). М. 1977. С. 6.
- Баранова З.И. Новые виды голотурий рода *Cusumaria* // Новое в систематике морских беспозвоночных. Л.: Зоол. ин-т. АН СССР, 1980. С. 109-120. (Исслед. фауны морей. Вып. 25 (33)).
- Викторов А.С. Рисунок ландшафта. М.: Мысль, 1986. 179 с.

- Гончаренко О.Г., Гроссман Н.С. Лечебно профилактическое питание из кукумарии // Вопр питания. 1994. № 4. С. 38-39.
- Гудимова Е.Н. Методы количественного анализа формы спикул голотурий рода *Cucumaria* // Биол. моря. 1991. № 6. С. 80-87.
- Гудимова Е.Н. Голотурия *Cucumaria frondosa* (Gunnerus) Баренцева моря: систематика, биология, использование // Автореф. дис. ... на соискание канд. биол. наук / Зоологический институт РАН. Санкт-Петербург, 1999. 21 с.
- Денисенко С.Г., Гудимова Е.Н., Костылев В.Э., Луппова Е.Н. Основные направления и результаты экологических исследований беспозвоночных Баренцева моря в связи с их промыслом и марикультурой // Тезисы докладов 4 Всес. конф. по промысловым беспозвоночным. Ч. 2. Севастополь, 1986. С. 7-9.
- Дроздов А.Л., Иванков В.Н. Морфология гамет животных. Значение для систематики и филогенетики. М.: Круглый год. 2000. 460 с.
- Дроздов А.Л., Касьянов В.Л. Размеры и форма гамет у морских двустворчатых моллюсков // Биол. моря. 1985. № 4. С. 33-40.
- Дроздова О.А., Авилов С.А., Калиновский А.И., Стоник В.А. Новый ацетилированный гликозид из голотурии *Cucumaria japonica* // Химия природ. соединений. 1992а. № 5. С. 590-591.
- Дроздова О.А., Авилов С.А., Калиновский А.И., Стоник В.А. Минорный гликозид из голотурии *Cucumaria japonica* // Химия природ. соединений. 1992б. № 5. С. 593.
- Дроздова О.А., Авилов С.А., Калиновский А.И., Стоник В.А., Мильгром Ю.М., Рашкес Я.В. Новые гликозиды из голотурии *Cucumaria japonica* // Химия природ. соединений. 1993. № 2. С. 242-248.
- Дьяконов А.М. Иголокожие северных морей. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. С. 1-106. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. инст-ом Академии наук. Вып. 8).
- Дьяконов А.М. Иголокожие (Echinodermata) залива Сяоху в Японском море // Тр. гидробиологической экспедиции ЗИН АН 1934 г. на Японском море. 1938, Вып. 2. С. 425-498.
- Дьяконов А.М. Определитель иглокожих дальневосточных морей. Владивосток. 1949. С. 1-138. (Изв. ТИНРО. Т. 30).
- Дьяконов А.М. Новости фауны иглокожих (Echinodermata) юго-западного побережья Сахалина по сборам экспедиции Зоологического института Академии наук СССР в 1946 году // Исслед. дальневост. морей СССР. 1958. Вып. 5. С. 260-270.

- Дьяконов А.М., Баранова З.И., Савельева Т.С. Заметка о голотуриях (Holothurioidea) района южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1958. Вып. 5. С. 358-379.
- Иванов А.В., Мончадский А.С., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. М.: Сов. наука, 1946. Ч. 2. С. 1-631.
- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1985. Ч. 3. 390 с.
- Калинин В.И., Левин В.С., Стоник В.А. Химическая морфология: тритерпеновые гликозиды голотурий (Holothurioidea, Echinodermata). Владивосток: Дальнаука, 1994. 284 с.
- Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука, 1989. 179 с.
- Кафанов А.И. Двустворчатые моллюски семейства Cardiidae холодных и умеренных вод северного полушария. Подсемейство Clinocardiinae Kafanov, 1975 / Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л, 1977. 24 с.
- Кизеветтер И.В. Лов и обработка промысловых беспозвоночных дальневосточных морей. Владивосток., 1962. 244 с.
- Климова В.Л., Левин В.С., Маркова И.В. Видовой состав и распределение голотурий залива Петра Великого Японского моря // Исследования иглокожих дальневосточных морей. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 21-30.
- Кочнев Ю.Р. Некоторые особенности биологии, промысел и сырьевые ресурсы голотурии японской *Cuscutaria japonica* в Южно-Курильском проливе // Тезисы докладов V Всесоюз. конференции по промысловым беспозвоночным. Минск – Нарочь. 1990. С. 166-167.
- Крючкова Г.А. Краткий определитель личинок морских ежей, офиур и голотурий залива Петра Великого Японского моря: препринт № 22. Владивосток: институт биол. моря ДВНЦ АН СССР, 1987. 56 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия: Учебное пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк. 1990. 352 с.
- Левин В.С. Дальневосточный трепанг. Владивосток: Дальневосточное книжное издательство, 1982. 191 с.
- Левин В.С. Методы анализа состава и физических свойств сублиторальных морских донных осадков в экологических исследованиях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. 88 с.
- Левин В.С. Избирательность питания голотурий-депозитофагов // Биол. моря. 1988. № 1. С. 3-13.

- Левин В.С. Придерживаются ли иглокожие оптимальной тактики добывания пищи? // Распространение и экология современных и ископаемых морских организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 79-88.
- Левин В.С. Питание мелководных голотурий и его влияние на донные осадки. Санкт-Петербург: Политехника, 1999. 254 с.
- Левин В.С. *Cucumaria okhotensis* – новый вид голотурий (Echinodermata: Holothurioidea) из Охотского моря // Биол. моря. (2003, в печати).
- Левин В.С., Воронова Е.И. Усвоение бактериальной пищи дальневосточным трепангом // Матералы Всесоюз. коллоквиума по иглокожим. Тбилиси, 1979. С. 121-123.
- Левин В.С., Гудимова Е.Н. О таксономических отношениях голотурий *Cucumaria frondosa* и *Cucumaria japonica* (Dendrochirotida, Cucumariidae) // Зоол. журн. 1997а. Т. 76, № 5. С. 575-584.
- Левин В.С., Гудимова Е.Н. Возрастные изменения личиночного и ювенильного скелета японской кукумарии *Cucumaria japonica* // Биол. моря. 1997б. Т. 23, № 1. С. 46-50.
- Левин В.С., Калинин В.И., Мальцев И.И., Стоник В.А. Строение тритерпеновых гликозидов и систематика щитовидношупальцевых голотурий // Биол. моря. 1985. № 2. С. 3-11.
- Левин В.С., Калинин В.И., Стоник В.А. Опыт использования химических признаков при пересмотре таксономического статуса голотурии *Bohadshia graeffei* с выделением нового рода // Биол. моря. 1984. № 3. С. 33-38.
- Левин В.С., Калинин В.И., Федоров С.Н. и др. Структура тритерпеновых гликозидов и систематическое положение двух видов голотурий семейства Stichopodidae // Биол. моря. 1986. № 4. С. 72-74.
- Левин В.С., Саяпина С.Я. Состав пищевых частиц и селективность питания щитовидношупальцевых голотурий южного Вьетнама // Биология прибрежных вод Вьетнама: Гидробиологические исследования литорали и сублиторали южного Вьетнама. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 120-130.
- Левин В.С., Степанов В.Г. *Cucumaria conicospermium* sp. n. (Dendrochirotida, Cucumariidae) – новая голотурия из Японского моря // Биол. моря. 2002. Т. 28, № 1. С. 66-69.
- Левин В.С., Шипилов А.В. Подводные исследования динамики питания дальневосточного трепанга // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 105-107.
- Манасова П.А. Морепродукты и атеросклероз. Особенности фосфолипидного состава трепанга, рекомендуемого в качестве антисклеротического продукта // Научные основы питания здорового и больного человека. Алма-Ата, 1974. Т.1. С.78-79.

- Мокрецова Н.Д., Кошкарева Л.Н. Некоторые данные о распространении, экологии и биологии развития *Cusumaria japonica* Semper // Марикультура на Дальнем Востоке. Владивосток. 1983. С. 46-51.
- Наседкина Е.А., Касьяненко Ю.И., Слуцкая Т.Н. Особенности химического состава мяса иглокожих // Рыбное хозяйство. 1973. № 7. С. 81-82.
- Николаева Н.Е. Глюкозамин - лекарственное вещество из панциря ракообразных//Мировое рыболовство. М., 1969. № 1. С. 43-45.
- Отчет о работе СРТМ 8-454 на поисках кукумарии у Западной Камчатки в период с 20.05 по 30.06 1983 года. 1983.
- Отчет по договору 1/88 рейса РПС «Гидробиолог» с ПА «ТИНРО-2». 1988.
- Писаренко Г.С., Яковлев А.П., Матвеев В.В. Справочник по сопротивлению материалов. Киев: Наук. думка, 1988. 736 с.
- Пискунов А.И., Архипов А.А. Распределение кукумарии японской у берегов Западной Камчатки // Тезисы докладов V Всес. конф. по промысловым беспозвоночным. Минск – Нарочь. 1990. С. 172-173.
- Поганкин М.В. Материалы по экологии иглокожих зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1952. Т. 37. С. 175-200.
- Попов А.М., Атопкина Л.Н., Самошина Н.Ф., Уварова Н.И. Изучение иммуномодулирующей активности тетрациклических тритерпеновых гликозидов даммаранового и голлостанового ряда // Антибиотики и химиотер. 1994. 39 (9-10). С. 19-25.
- Репина З.С., Сватко С.В., Солодова Е.А., Шмакова С.И. Новая пищевая продукция из кукумарии // Известия ТИНРО. 1997. Т. 120. С. 136-140.
- Рубцов Б.В., Ружицкий А.О., Клебанов Г.И., Седов А.Н., Владимиров Ю.А. Действие некоторых тритерпеновых гликозидов морских беспозвоночных на проницаемость биологических и искусственных мембран // Изв АН СССР. Сер. Биол. 1980. 3. С. 402-407.
- Савватеева Л.Ю., Маслова М.Г., Володарский В.А. Дальневосточные голотурии и асцидии как ценное пищевое сырье. Владивосток: Издательство Дальневосточного университета. 1983. 184 с.
- Савельева Т.С. К фауне голотурий Японского и Охотского морей // Исследование морей СССР. 1933. Вып. 19. С. 37—58.
- Савельева Т.С. К фауне голотурий дальневосточных морей СССР, II // Исследования дальневосточных морей СССР. 1941. Вып. 1. С. 73-103.

- Салтыков С.А. Стереометрическая металлография. (Стереология металлических материалов). М.: Металлургия, 1976. 271 с.
- Сафронова Т.М., Ткаченко В.Г., Чураков В.Г., Шнейдерман С.И. Оценка промысловых беспозвоночных по уровню моносахаров // Известия ТИНРО. 1976. Т. 99. С. 16-18.
- Седов А. М., Апполонин А.В., Севастьянова Е. К., Алексеева И. А., Батраков С.Г., Саканделидзе О.Г., Лиходед В.Г., Стоник В.А., Авилов С.А., Купера Е.В. Стимуляция тритерпеновыми гликозидами голлотурий неспецифической антибактериальной резистентности мышей к условно-патогенным грамотрицательным микроорганизмам // Антибиотики и химиотер. 1990. 35 (1). С. 23-26.
- Селюк О.Д. Опыт приготовления сушеной кукумарии // Известия ТИНРО. 1951. Т. XXXIV. С. 237-247.
- Слущкая Т.Н. О химическом составе и строении мяса беспозвоночных // Известия ТИНРО. 1971. Т. 75. С. 204-208.
- Слущкая Т.Н. Особенности химического состава иглокожих // Рыб. хоз-во. 1973. № 7. С. 50-52.
- Слущкая Т.Н. Влияние химического состава коллагена иглокожих на их технологические свойства // Известия ТИНРО. 1976. Т. 99. С. 11-15.
- Степанов В.Г., Гайдаев В.Э., Левин В.С. Компьютерные методы количественного анализа формы спикул голотурий (на примере рода *Cucumaria*) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана: Сб. научных трудов. Вып. 5. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2000. С. 205-210.
- Степанов В.Г., Пильганчук О.А. Типы формы спикул голотурий рода *Cucumaria* // Материалы Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов». М.: Изд-во МГУ, 2000. Вып. 4. С. 68.
- Степанов В.Г., Пильганчук О.А. *Cucumaria levini* sp. n. (Dendrochirotida, Cucumariidae) – новый вид голотурий из Охотского моря // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 11. С. 1392-1397.
- Стукова Т.В., Левин В.С. Возрастные изменения спикул голотурий *Eupentacta fraudatrix*. Владивосток. 1990. 17 с. Рукопись деп. в ВИНТИ 20.09.90 г., № 5109-B90.
- Технология обработки водного сырья / Кизеветтер И. В., Макарова Т. И., Зайцев В. П. и др. М.: Пищевая промышленность, 1976. 696 с.
- Тюрин С.А. Новый вид голотурий рода *Cucumaria* (Holothuroidea, Echinodermata) залива Петра Великого Японского моря // Региональная конференция по актуальным

- проблемам морской биологии и экологии студентов, аспирантов и молодых ученых. Владивосток: ДВГУ. 2000. С. 133-134.
- Тюрин С.А., Дроздов А.Л. Ультраструктура сперматозоидов двух видов голотурий рода *Cucumaria* (Dendrochirotida, Holothuroidea) Японского моря // Биол. моря. 2002. Т. 28, № 1. С. 70-73.
- Ушаков П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. Изд-во АН СССР. 1953. 459 с.
- Шванов В.Н. Песчаные породы и методы их изучения. Л.: Недра, 1969. 248 с.
- Швидкая З.П., Блинов Ю.Г., Долбнина Н.В. Исследование причин газообразования при изготовлении консервов из кукумарии // Известия ТИНРО. 1992. Т. 114. С. 175-179.
- Шульгина Л.В., Блинов Ю.Г., Загородная Г.И. и др. Обоснование технологии кисломолочных продуктов на основе гидролизата из кукумарии // Известия ТИНРО. 1997. № 120 С. 146-151.
- Шульгина Л.В., Галкина Л.М., Загородная Г.И., Сухотская Л.Ю. Санитарно-микробиологическая оценка японской кукумарии в связи с использованием ее для изготовления консервов // Известия ТИНРО. 1997. Т. 120. С. 131-135.
- Эртель Л.Я. Кормовая мука из кукумарии // Известия ТИНРО. 1951. Т. XXXIV. С. 249-256.
- Allain J.Y. Les echinodermes de Bretagne. 5. Variations de la plaque anchorale chez *Leptosynapta galliennei* (Herapath) et *L. enhaerens* (O.F.Muller) du golfe Normanno-Breton // Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris: Zool., 1973. Ser. 3, N 180. P. 1225-1232.
- Atwood D.G., Chia F.S. Fine structure of unusual spermatozoon of a brooding sea cucumber *Cucumaria lubrica* // Can. J. Zool., 1973. Vol. 52. P. 519-523.
- Atwood D.G. Fine structure of spermatogonia, spermatocytes and spermatids of the sea cucumbers *Cucumaria lubrica* and *Leptosynapta clarki* (Echinodermata: Holoturioidea) // Can. J. Zool., 1974. Vol. 93. P. 1389-1396.
- Augustin E. Uber japanische Seewalzen // Abh. d. k. Acad. d.Wiss. 1908. Kl. 2, suppl. Bd. 2, Abh. 1. S. 1-44.
- Britten M. Holothurien aus dem Japanischen und Ochotskischen Meere // Изв. Императ. акад. наук. (Bull. l'Acad. Imper. Sci. St.-Peterburg). 1906 (1907). Сер. 5, № 1, 2. С. 123-157.
- Cherbonnier G. Etude de la couronne calcaire peripharyngienne des differents organes et de la spiculation ches une Holothurie dendrochirote: *Cucumaria lefevrei* Barrois // Bull. Lab. Dinard. Fass. 29. 1947. P. 13-23.
- Cherbonnier G. Holothuries de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique // Me'm. Inst. r. Sci. nat. Belg. 1951. Ser. 2, fasc. 41. P. 3-65.

- Chia F.S., Atwood D.G., Crawford B. Comparative morphology of echinoderm sperm and possible phylogenetic implications // Amer. Zool., 1975. Vol. 15. P. 553-565.
- Clark A.H. Report of the Canadian Arctic Expedition 1913-1918, 8, pt. C: Echinoderms. Ottawa. 1920. P. 3c-13c.
- Clark H.L. The Echinoderms of the Woods Hole region // Bull. U. S. Fish Comm. 1904. P. 545-576.
- Conand C., Byrne M. A review of recent development in the world sea cucumber fisheries // Mar. Fish. Rev. 1993. Vol. 55, N. 4. P. 1-13.
- Edwards C.L. The Holothurien of the north Pacific coast of North America collected by the "Albatross" in 1903 // Proc. U. S. nation. Mus. 1907. Vol. 33, N 1558. P. 49-68.
- Edwards C.L. Four species of Pacific Ocean Holothurians allied to *Cucumaria frondosa* (Gunner) // Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. 1910a. Bd. 29. S. 597-612.
- Edwards C.L. Revision of the Holothurioidea. I. *Cucumaria frondosa* (Gunner) 1767 // Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. 1910b. Bd. 29. S. 333-358.
- Ferdouse F. Beche-de-mer markets and utilisation // SPC Beche-de mer Information Bulletin. 1999. N. 11. P. 3-9.
- Fishes and marine invertebrates of Hokkaido: biology and fisheries / eds. Nagasawa K., Torisawa M. Sapporo: Kita-nihon Kaiyo Center Co. 1991. P. 1-415.
- Féral J.-P. Variation de la spiculation au cours de la croissance chez *Neopentadactyla mixta* (Ostergren) 1998. (Holothurioidea, Phyllophoridae) // Cah. Biol. Mar. 1980. Vol. 21. P. 41-49.
- Hodgson A.N., Bernard R.T.F. Spermatozoon structure of eight species of South African holothurians (Echinodermata) // Journal of morphology, 1992. Vol. 211. P. 179-186.
- Hyman L.H. The invertebrates. IY. Echinodermata. New York: McGraw-Hill, 1955. 763 p.
- Jamieson B.G.M. Spermatozoa of Holoturioidea (Echinodermata): an ultrastructural review with data on two Australian species and phylogenetic discussion // Zoologica Scripta, 1985. Vol. 14, N. 2. P. 123-135.
- Lambert P. British Columbia marine faunistic survey report: Holothurians from the Northeast Pacific // Canadian Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1984. N. 1234. P. 1-30.
- Lambert P. Geographic variation of calcareous ossicles and the identification of three species of sea cucumber (Echinodermata:Holothurioidea) from the eastern Pacific Ocean // Echinodermata: Proc. 5th Echinoderm. conf. Galway: Univ.College. 1985. P. 437-443.

- Lambert P. Northeast Pacific holothurians of the genus *Parastichopus* with a discription of a new species, *Parastichopus leukothele* (Echinodermata) // Can. J. Zool. 1986. Vol. 64. P. 2266-2272.
- Lambert P. Sea cucumbers of British Columbia, southeast Alaska and Puget Sound. Vancouver: UBC Press, 1997. 166 p.
- Lampert K. Die Seewalzen // Semper C. Reisen im Archipel der Philippinen. 2 Theil. Bd. 4, Abteil. 3. Wiesbaden, 1885. S. 224-233.
- Ludwig H. Die Seewalzen // Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Leipzig: Winterische Verlagshandlung, 1889-1892. 460 s.
- Ludwig H. Arktische und subarctische Holothurien // Fauna Arctica. 1901. Vol. 1. S. 133-178.
- Madsen F.J., Hansen B. Echinodermata: Holothurioidea // Marine invertebrate of Scandinavia. Copenhagen: Scandinavian University Press, 1994. N 9. 143 p.
- McClintok J.B., Pearse J.S. Organic and energetic content of eggs and juveniles of antarctic echinoids and asteroids with lecithotrophic development // Comar. Biochem. Physiol. 1986. Vol. 85A, N 2. P. 341-345.
- Mitsukuri K. Studies on the actinopodous Holothurioidea // J. Coll. Sci. Imper. Univ. Tokyo. 1912. V. 29, art. 2. P. 1-284.
- Mortensen Th. Handbook of the Echinoderms of the British Isles. London: Oxford Univ. Press, 1927. 461 p.
- Mortensen Th. The Godthaab Expedition 1928 // Echinoderms. 1932. Vol. 79. P. 46.
- Norman C.A.M. On *Cucumaria montagui* Fleming // Ann. Mag. Nat. Hist. 1905. Vol. 16. P. 352-359.
- Ohshima H. 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. 1918. Vol. 48, N 2073. P. 213-336.
- Ohshima H. Note on the development of sea cucumber *Tyone briareus* // Science. 1925. Vol. 61, N 1581. P. 420-422.
- Panning A. Versuch einer Neuordnung der Familie Cucumariidae (Holothurioidea, Dendrochirota) // Zool. Jarb. Abt. System. Okol. Geogr. Tiere. 1949. Bd. 53. S. 404-470.
- Panning A. Bemerkungen uber die Holothurien – Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 1955. Bd. 53. S. 33-47.
- Pawson D.L. Marine flora and fauna of the Northeastern United States. Echinodermata: Holothurioidea // NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 405. 1977. 15 p.

- Runnsröm J., Runnsröm S. Ueber die Entwicklung von *Cucumaria frondosa* und *Psolus phantapus* // Bergens Museum Aarbok, 1918-19919. 1920. N 5. S. 1-99.
- Rutherford J.C. Geographical variation in morphological and electrophoretic characters in the holothurian *Cucumaria curata* // Mar. Biol. 1977. Vol. 43. P. 165-174.
- Semper C. Reisen im Archipel der Philippinen. 2 Theil. Wissenschaftliche Resultate. Bd. 1. Holothurien. Leipzig: Verl. W. Engelmann. 1868. 288 s.
- Solis-Marin F.A., Laguarda-Figueras A. *Cucumaria flamma*, new species of sea cucumber from the central eastern Pacific (Echinodermata: Holothurioidea) // Proceedings of the biological society of Washington. 1999. 112 (4): 778-786.
- Stepanov V.G., Gaidav V.E., Levin V.S. Quantitative computer methods for the analysis of the spicular shape in the holothurian *Cucumaria* spp // Fourth North American Echinoderm Conference Program and Abstracts: August 22-26, 2001. Gulf of Mexico Science. 2001. Vol. 19, N 2. P. 165-193.
- Stonik V.A., Elyakov G.B. Structure and biological activities of sponge and sea cucumber toxins. Handbook of Natural Toxins and Venoms. Ed. Tn. A. Marcel Dekker Inc. N-Y. 1988. P. 107-120.
- Théel. Report on the Holothurioidea, Part 2 // Rep. sc. Res. Challenger, Zool. 1886. Vol. 14. P. 1-290.
- Tyler P.A., Gage J.D., Billet D.S.M. Life history biology of *Peniagone azorica* and *P. diaphanta* (Echinodermata: Holothurioidea) from the north-east Atlantic Ocean // Mar. Biol. 1985. Vol. 89, N 1. P. 71.