

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

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

Углеводы

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

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

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

Липиды

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

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

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

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

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

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

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

Нуклеиновые кислоты

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

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

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

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

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

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

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

Ферменты

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

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

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

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

Тритерпеновые гликозиды

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

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

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

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

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

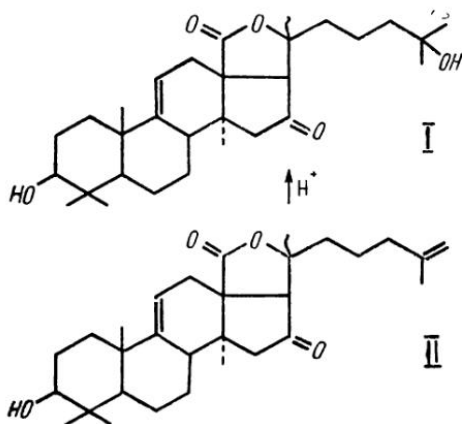


Рис. 31. Строение агликонов стихопозидов А и С

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ность стихопогенина A_4 была значительно выше, чем моносахаридов.

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

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

Прочие соединения

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

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

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

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

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

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

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

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

Границы

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

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

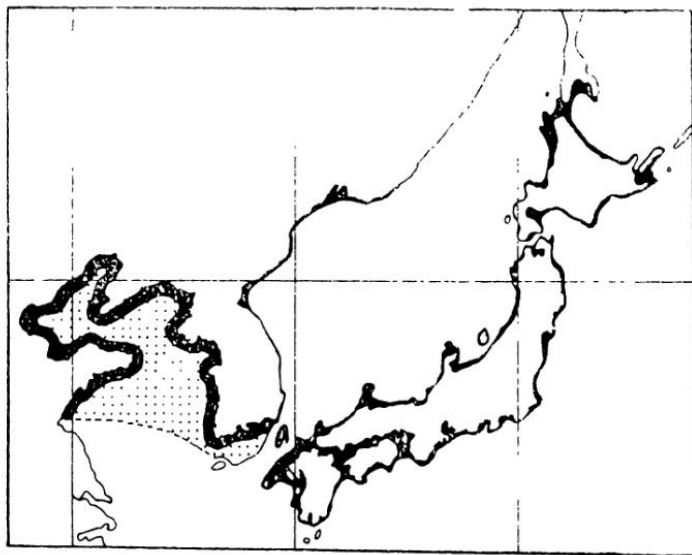


Рис. 32. Ареал дальневосточного трепанга. Нижняя вертикальная граница ареала условно ограничена изобатой 100 м

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Общая физико-географическая характеристика

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

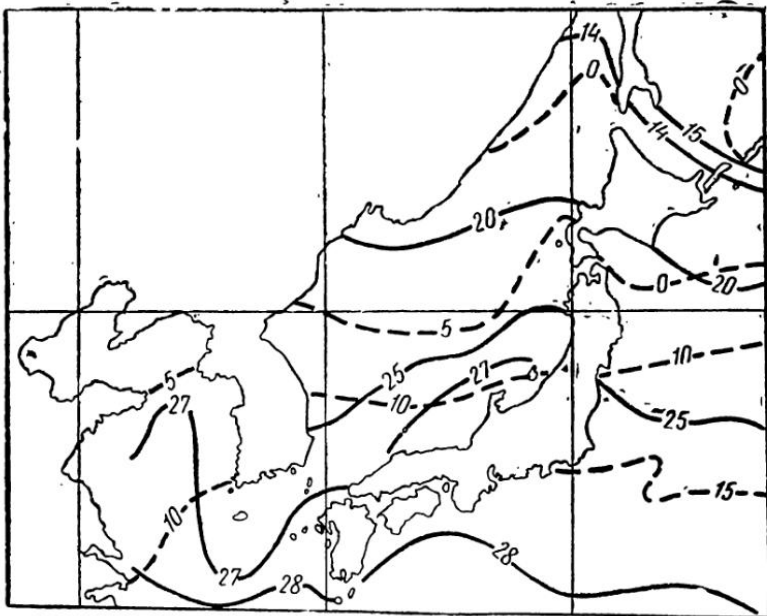
океанского побережий значительно различается. Япономорская береговая линия сравнительно выровнена, наиболее расчлененным участком является сильно изрезанное и усеянное островами западное побережье о-ва Кюсю. В связи с особенностями рельефа прибрежной суши на западной стороне Японии наиболее распространены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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

Т а б л и ц а 8. Средняя многолетняя температура воды на поверхности залива Петра Великого, °С (по: Климат Владивостока, 1978)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Глубина

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

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

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

Температура

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

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

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

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

Соленость

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

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

Содержание кислорода

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

Грунт

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Убежища

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

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

Условия питания

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Условия обитания молоди

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

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

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

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

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

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

Условия обитания личинок

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

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

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

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

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

Состав пищи

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Селективность питания и размер захватываемых частиц

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

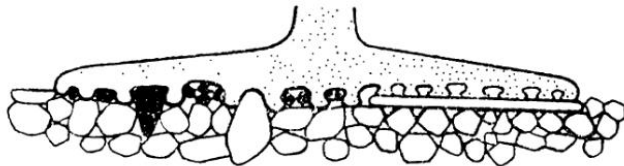


Рис. 34. Схема захвата субстрата щупальцами. Удерживаемые частицы зачернены

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

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

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

Интенсивность питания

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

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

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

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

Таблица 11. Показатели интенсивности питания дальневосточного трепанга в пересчете на особь массой тела 100 г ($M \pm m$)

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

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

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

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

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

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

Продолжительность переваривания пищи

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

При возобновлении питания в июле индекс уже за 5 ч достиг

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

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

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

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

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

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

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

Использование кормовой площади

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Питание личинок

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

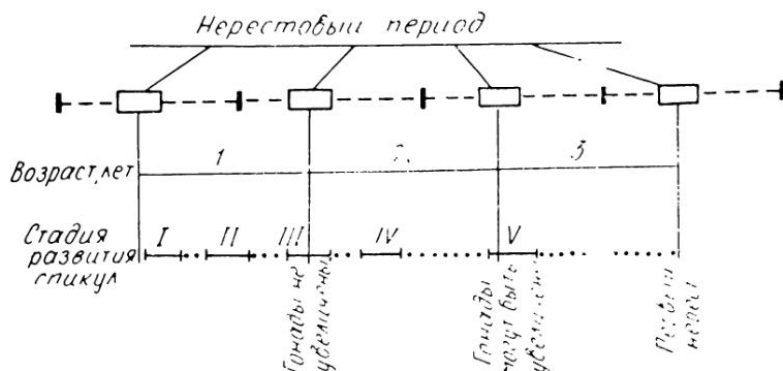


Рис. 36. Возрастные изменения спикул и состояние гонад у дальневосточного трепанга. (По: Mitsukuri, 1903)

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

Состояние гонад

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

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

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

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

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

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

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

В весенние месяцы стенка гонады значительно утолщается, в ней

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

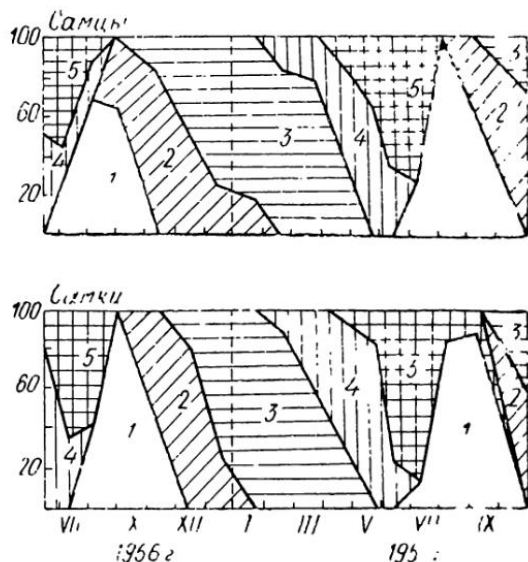


Рис. 37. Сезонные изменения относительного числа особей дальневосточного трепанга с гонадами, находящимися на стадии покоя (1), восстановления (2), роста (3), зрелости (4) и нерестовой (5). (По: Танака, 1958b)

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

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

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

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

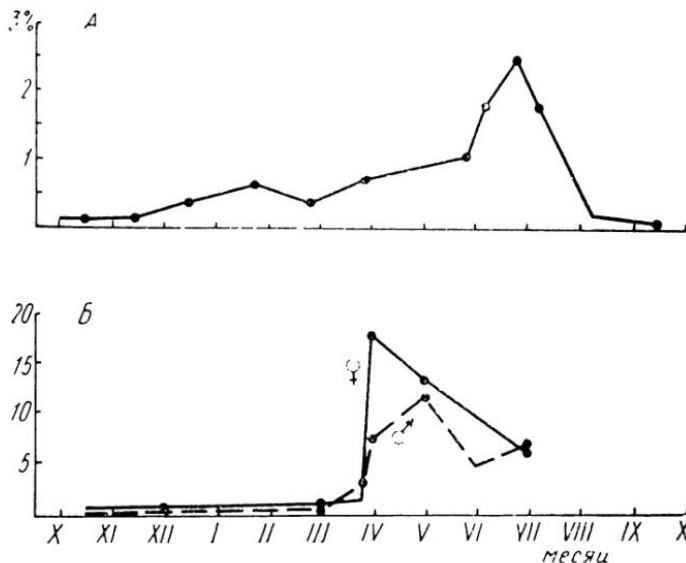


Рис. 38. Сезонные изменения гонадного индекса у дальневосточного трепанга (А — по: Такака, 1958b; Б — по: Чое, 1963)

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

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

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

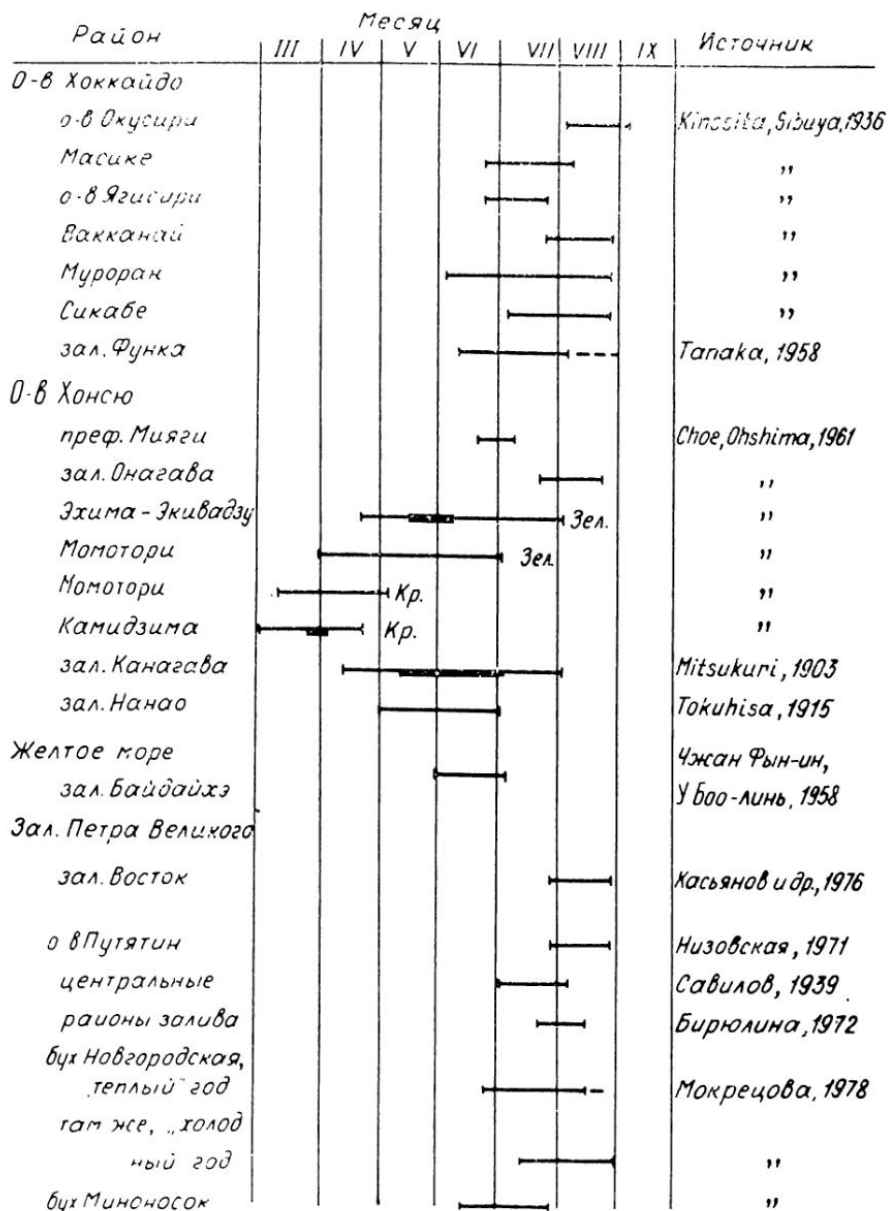


Рис. 39. Сроки нереста дальневосточного трепанга в разных участках ареала. Утолщенной линией показан период массового нереста. Зел.—зеленая «коммерческая» форма, Кр.—красная

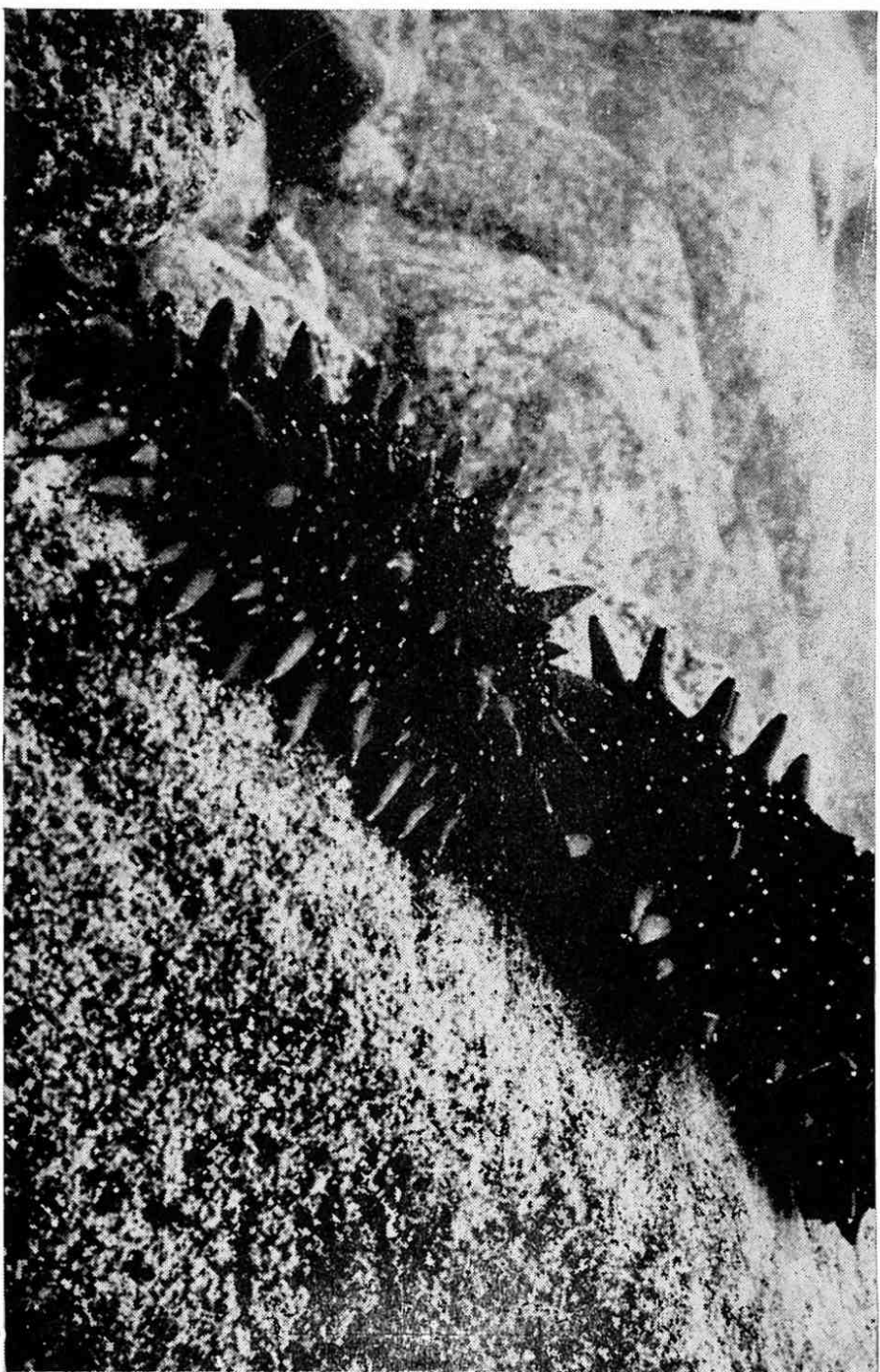
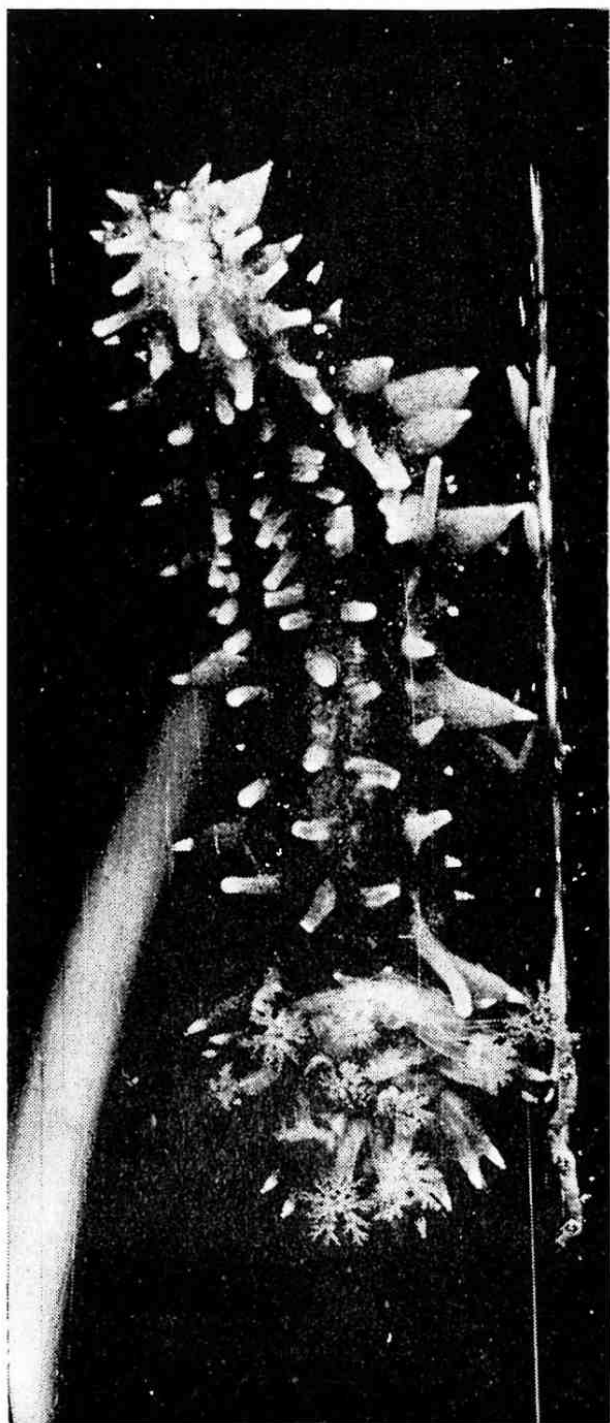
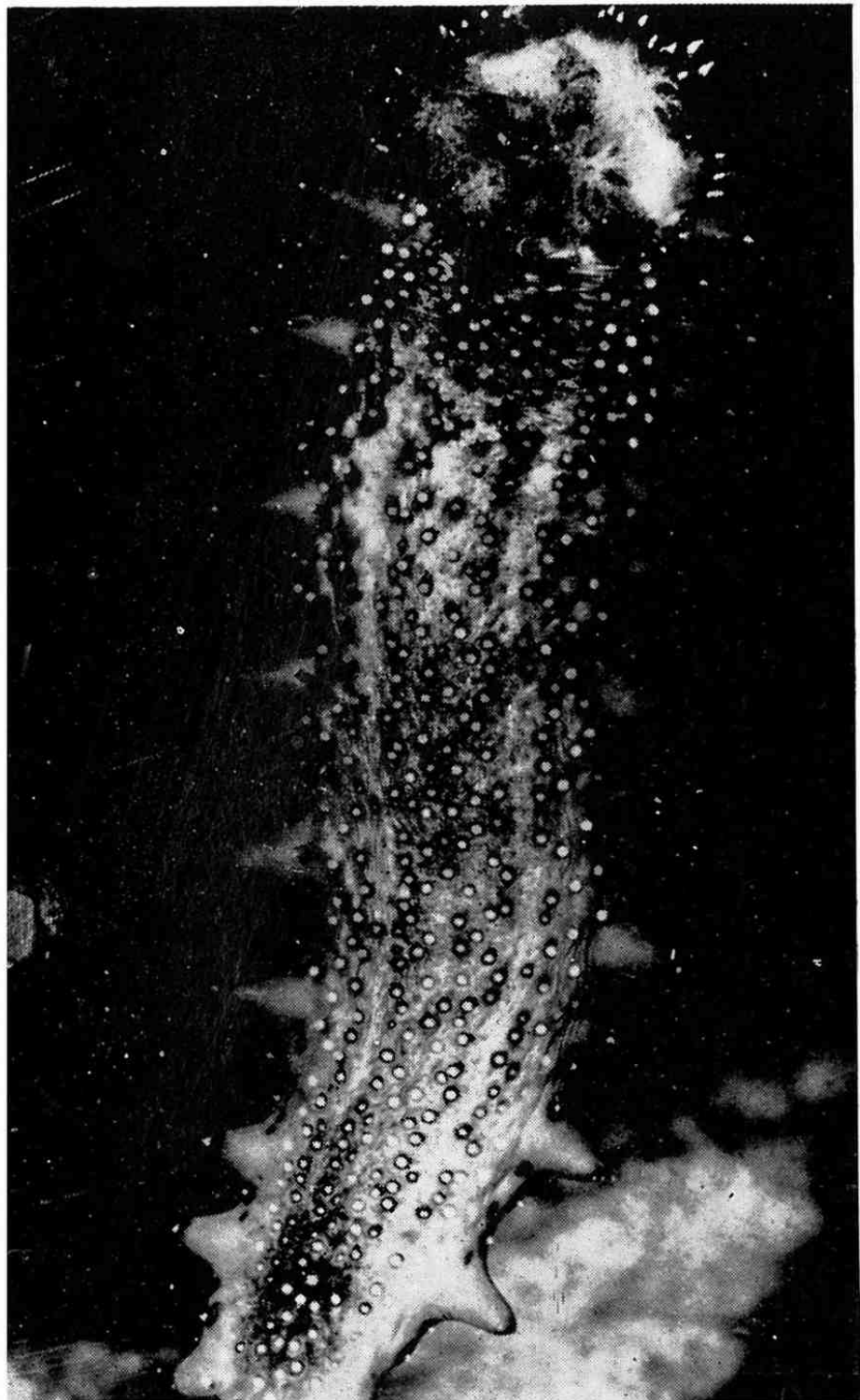


Рис. 2. Обшири над дальневосточного трепанга

Фото А. А. Голубева





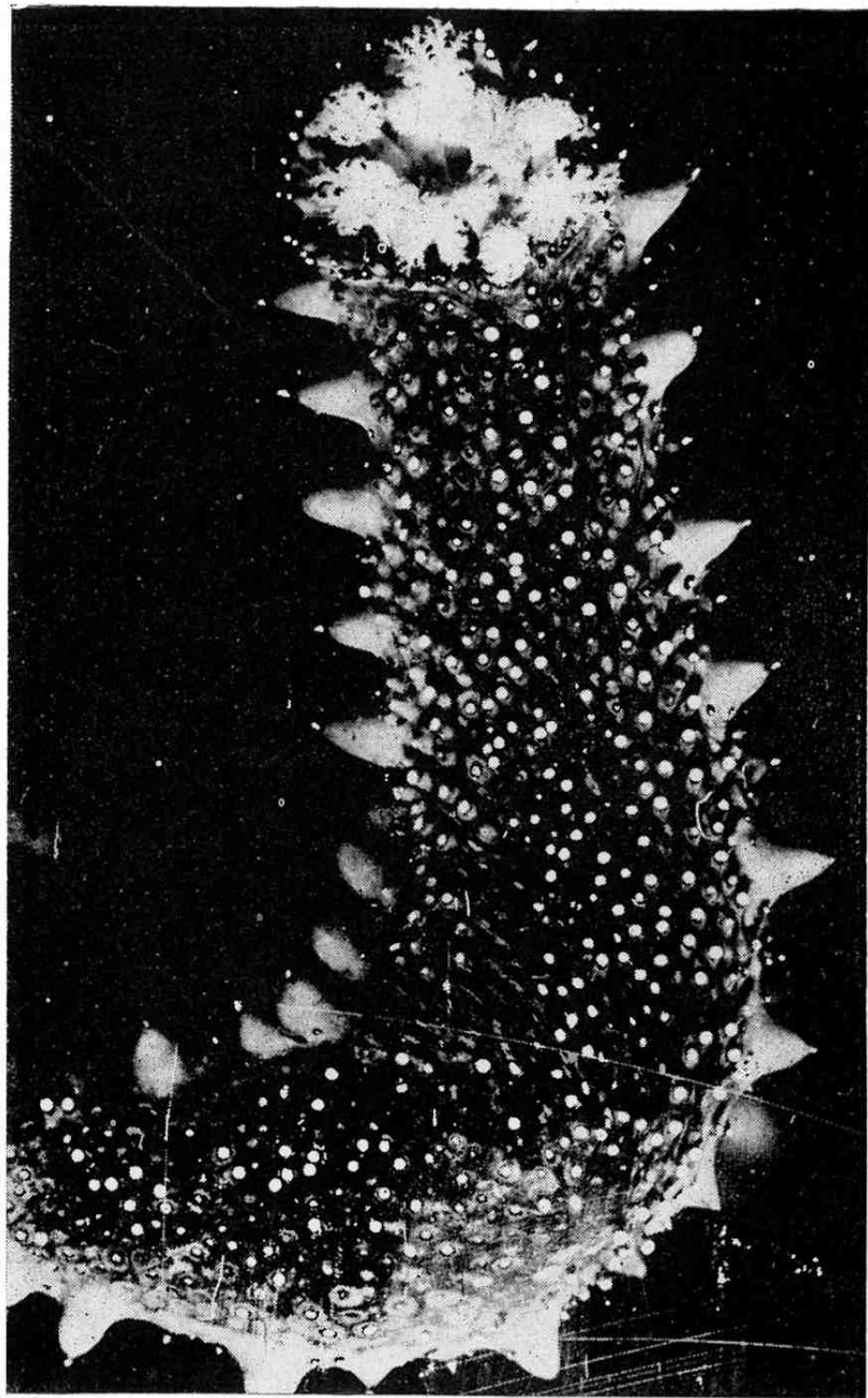
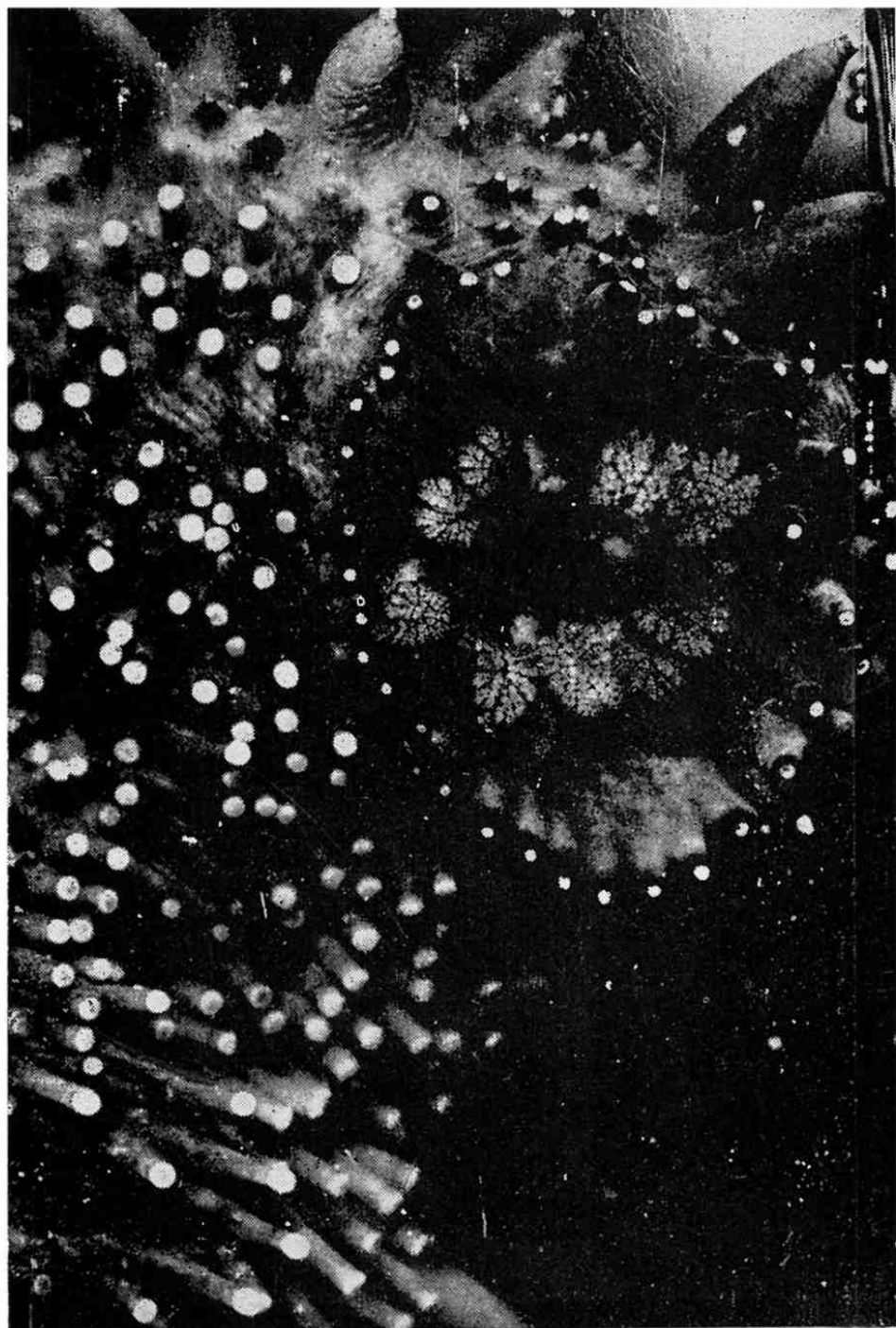
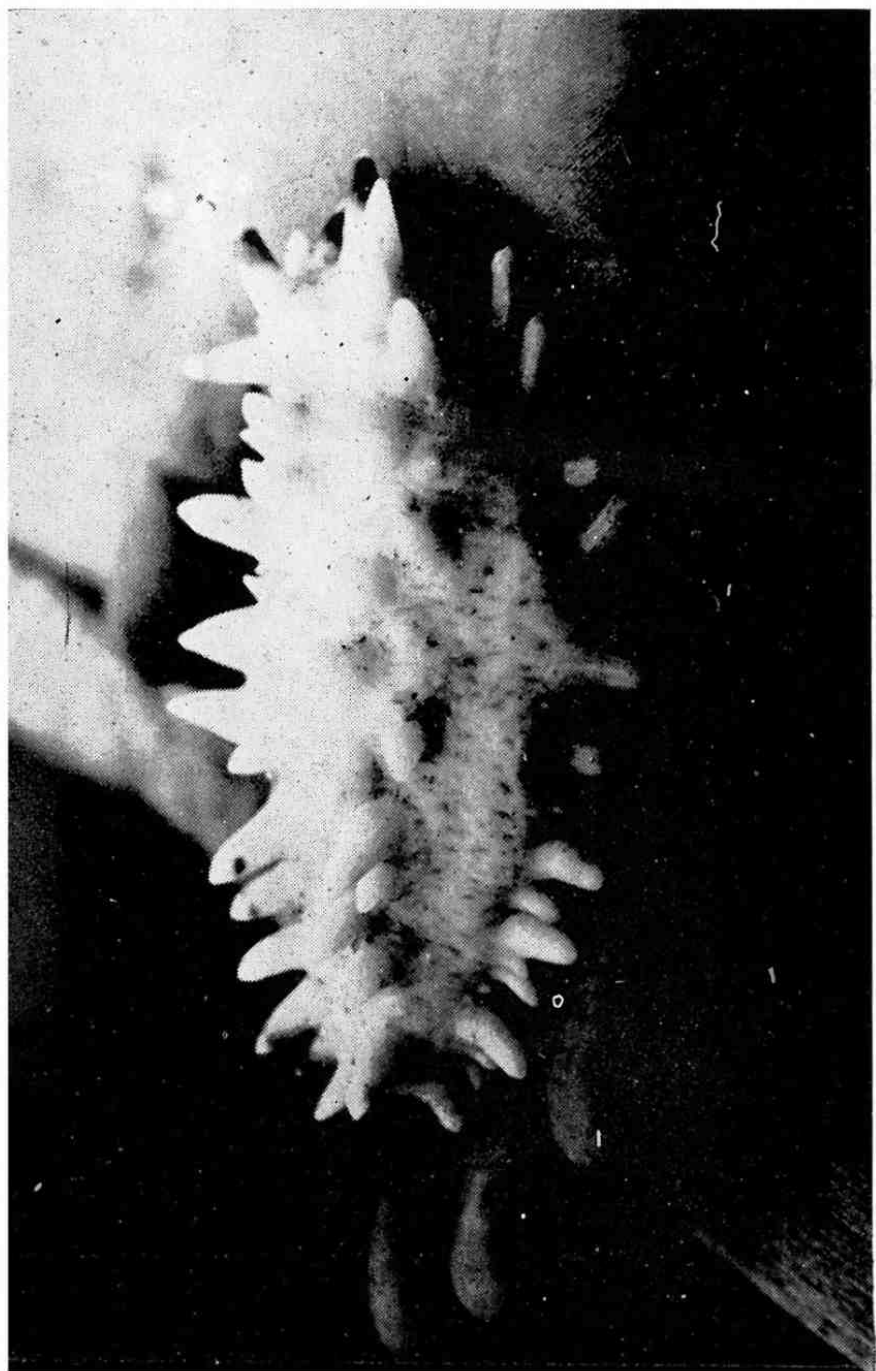


Рис. 8. Дальневосточный трепанг с брюшной стороны. А — молодая осошь.
Фото А. А. Голубева



Р и с. 4. Ротовой отдел тела дальневосточного трепанга

Фото А. А. Голубева.

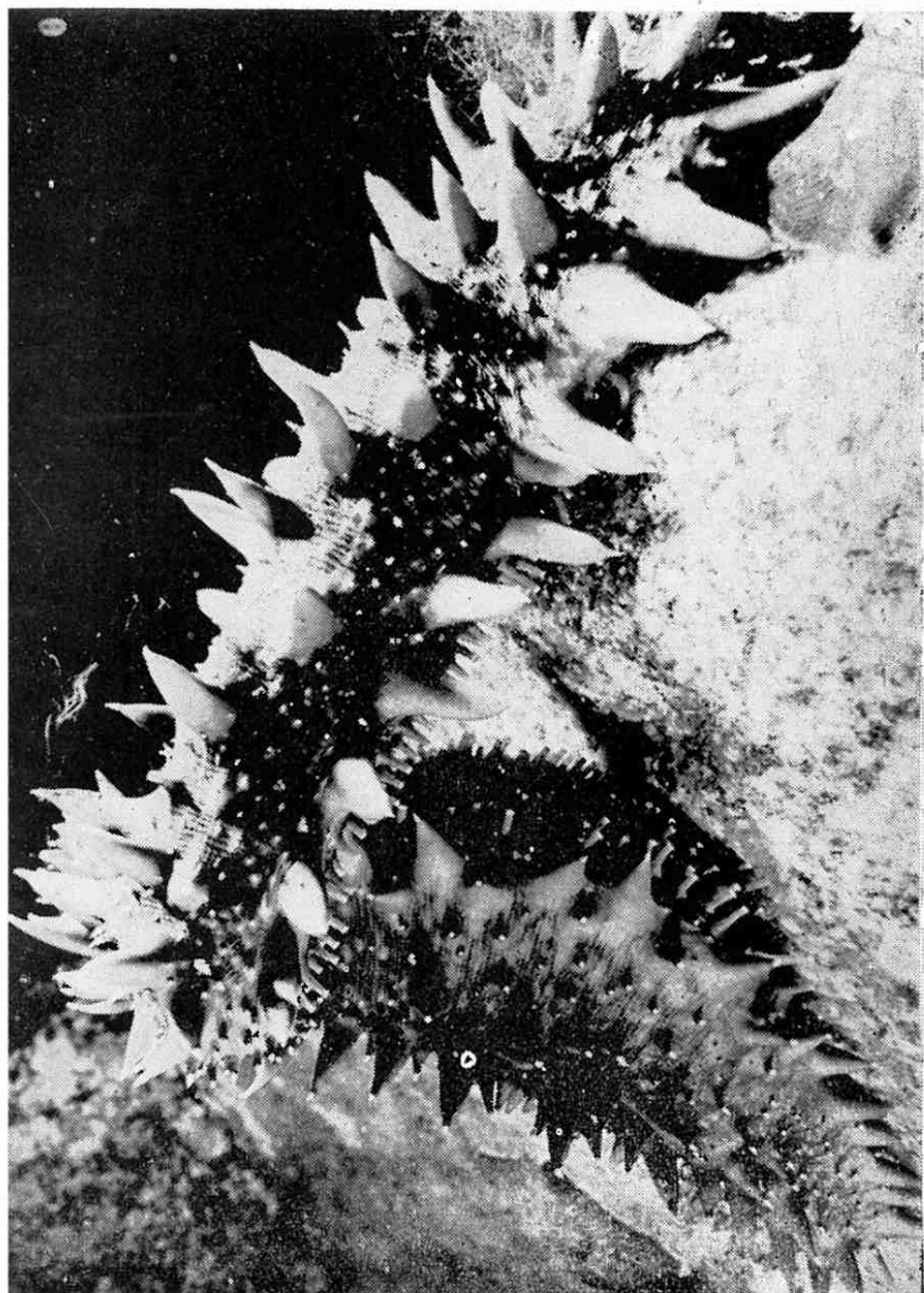


Р и с. 5. Дальневосточный трепанг-альбинос

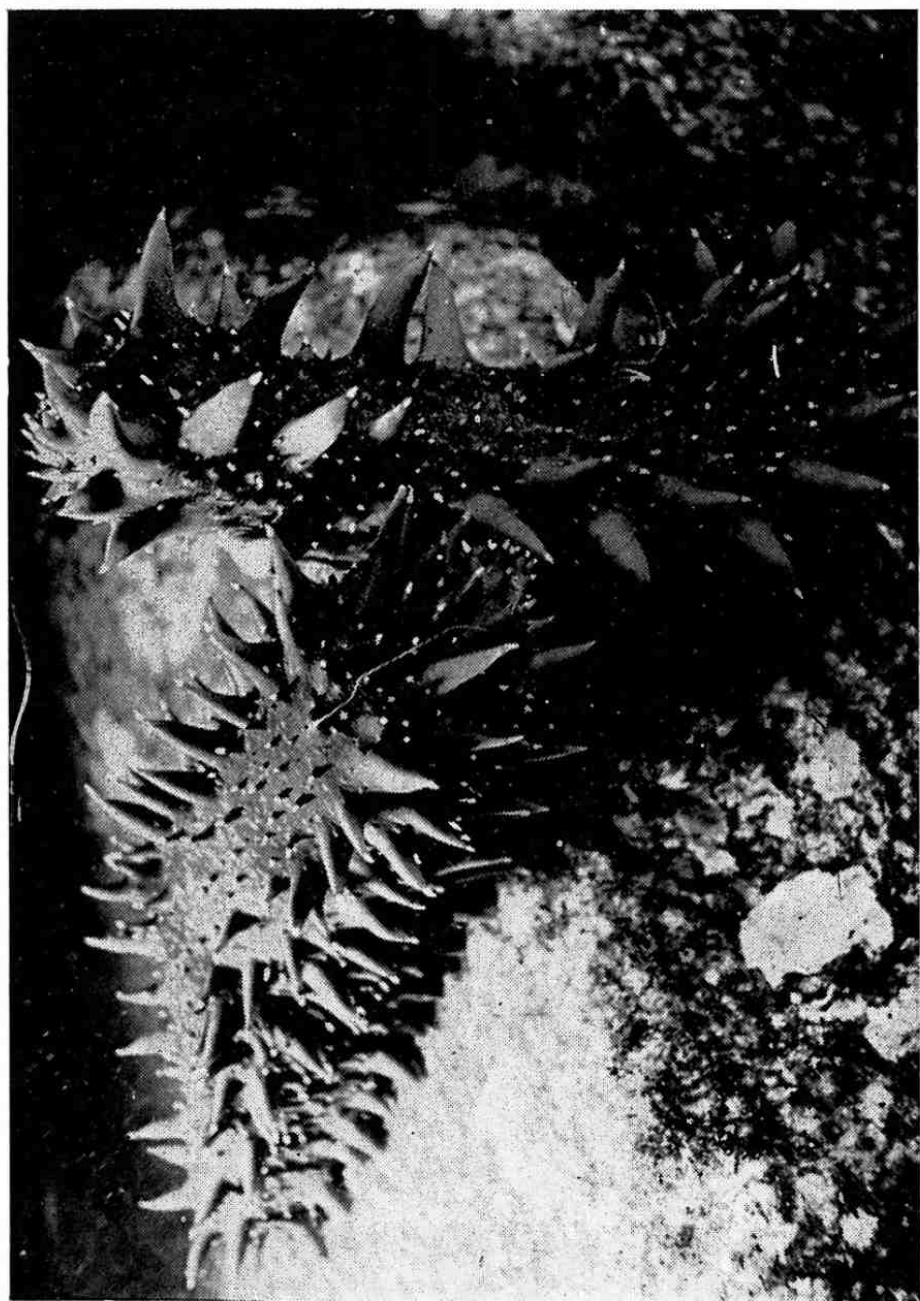


Р и с. 35. Дальневосточный трепанг на грунте

Фото А. А. Голубева







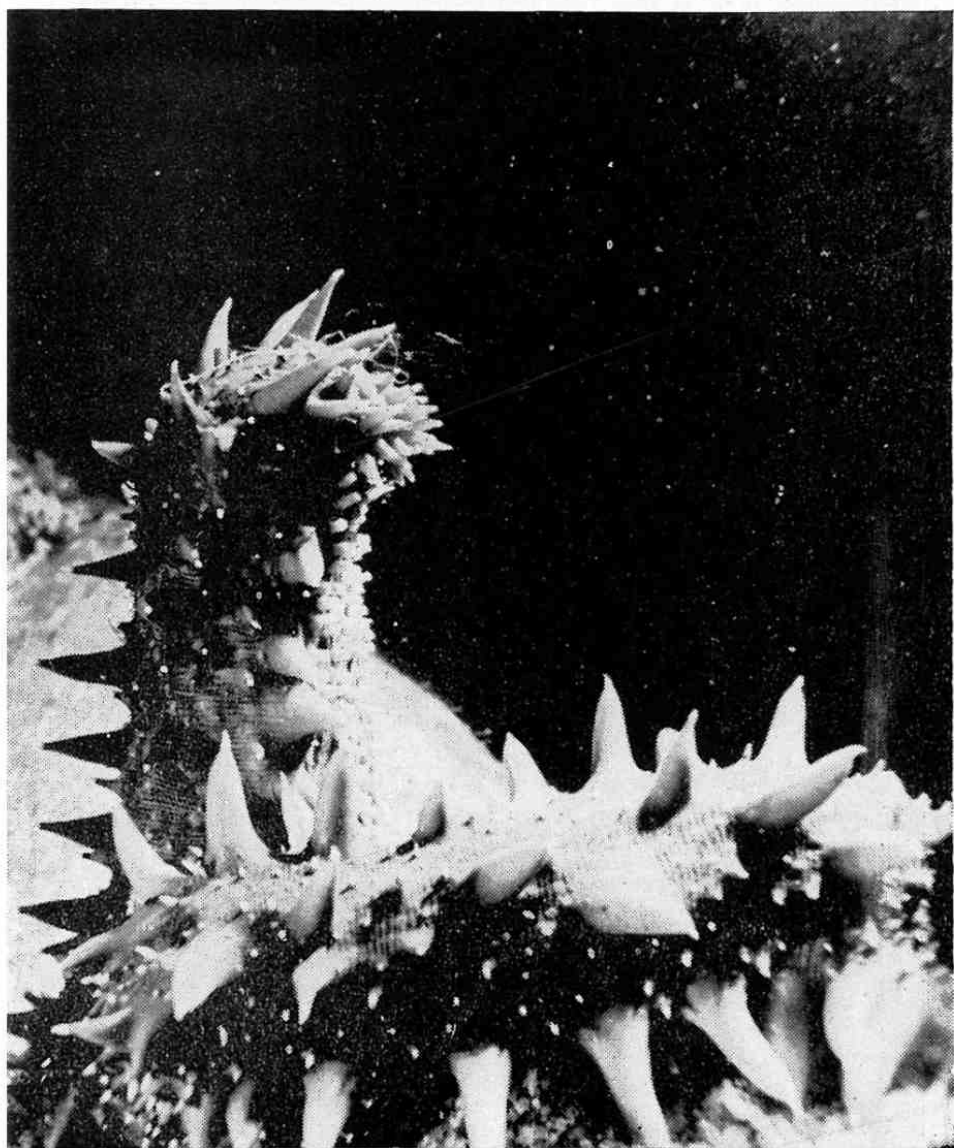
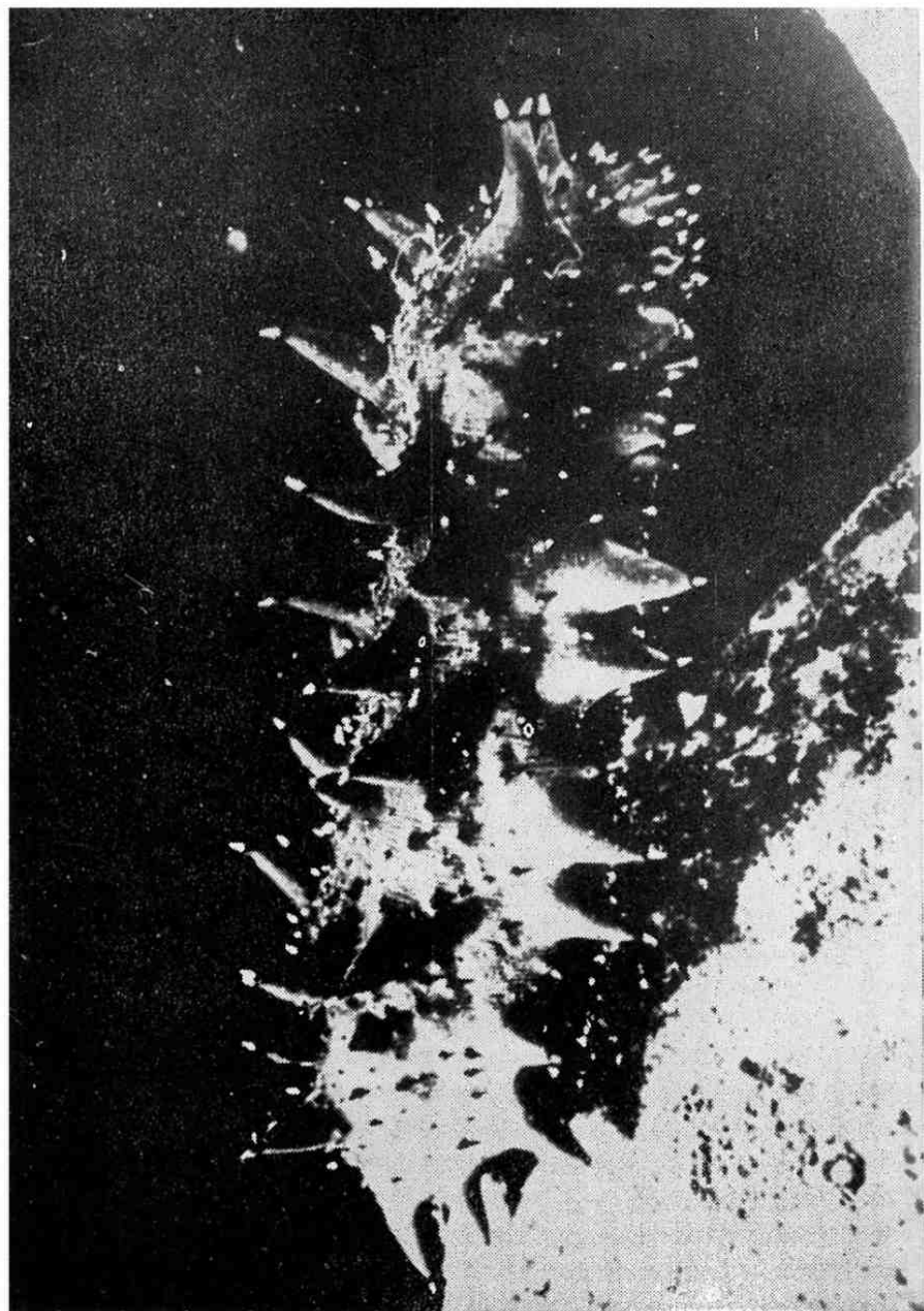


Рис. 42. Нерест Дальневосточного трепанга

Фото А. А. Голубева



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

Нерест

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

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

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

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

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

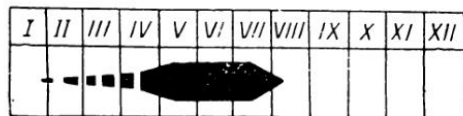


Рис. 40. Интенсивность нереста дальневосточного трепанга в разные месяцы (По: Mitsukuri, 1903)

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

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

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

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

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

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

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

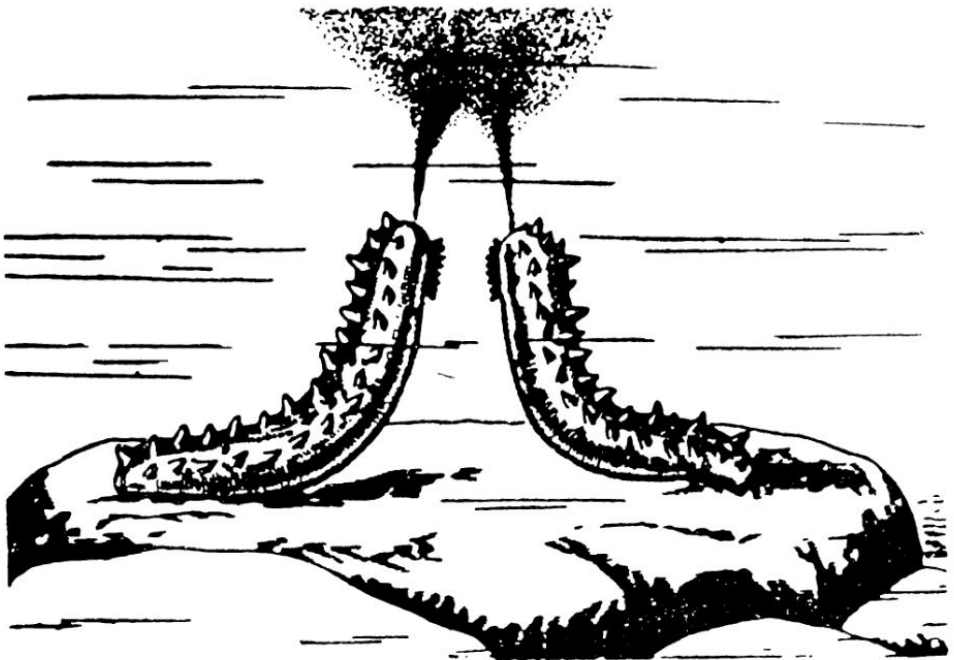


Рис. 41. Нерест дальневосточного трепанга по рисунку А. Ф. Дмитриева (1955)

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

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

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

Эмбриональное и постэмбриональное развитие

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

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

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

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

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

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

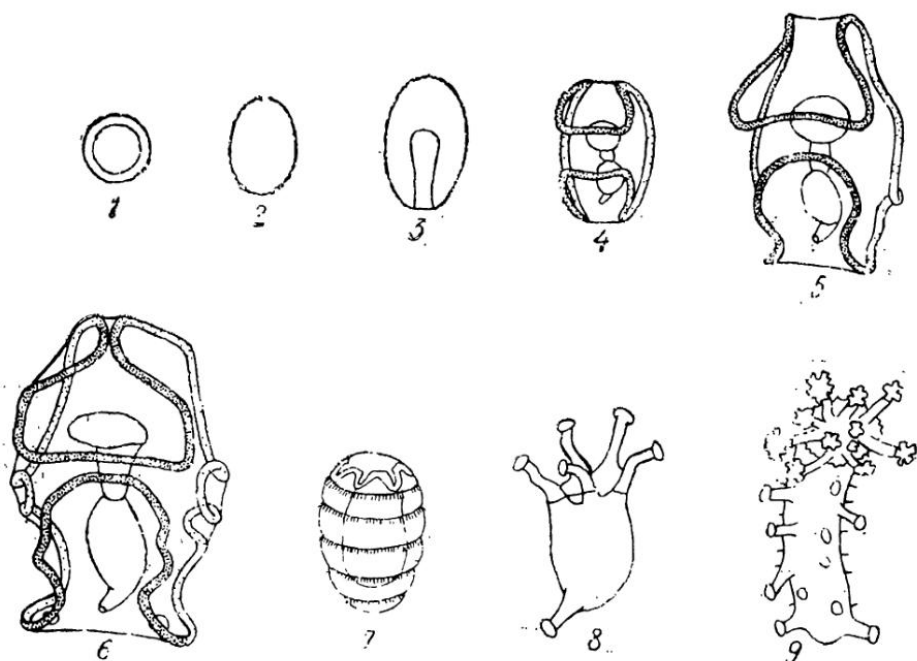


Рис. 43. Стадии развития дальневосточного трепанга. 1 — оплодотворенное яйцо; 2 — бластула; 3 — гастрюла; 4 — диплеврула; 5 и 6 — аурикулярия; 7 — долноплярия; 8 — пентактула; 9 — молодая особь

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

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

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

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

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

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

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

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

Дефинитивный органогенез

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

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

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

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

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

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

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

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

Постнатальное развитие

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Темпы роста

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

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

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

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

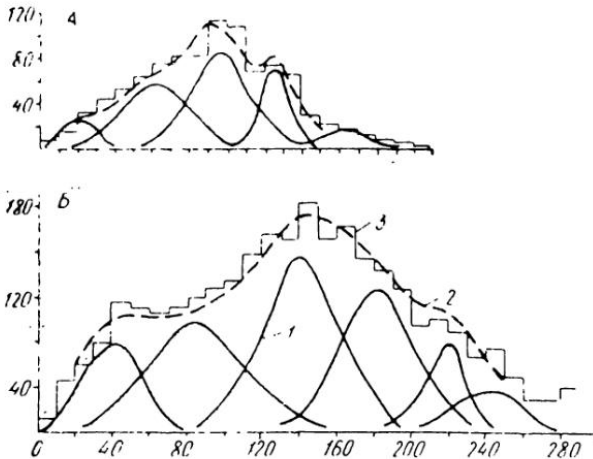


Рис. 44. Размерно-возрастная структура субпопуляции дальневосточного трепанга из бух. Троицы.

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

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

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

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

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

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

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

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

Соответствующее уравнение роста кожно-мышечного мешка имеет вид

$$\omega_t = [4,460 - 3,220 \cdot e^{-0,400t}]^{3,623} \quad (2)$$

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

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

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

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

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

Сравнение данных по весовому росту дальневосточного трепанга

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

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

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

Примечание. В скобках — масса тела, г.

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

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

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

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

Дата сбора	Коллич. экз.	Размах	Мода
1970 г. 15.VIII	150	0,0004—0,0403	0,0068
2.IX	67	0,0023—0,0546	0,0105
16.IX	272	0,0030—0,7000	0,0723
16.X	73	0,0300—0,7900	0,1830
1971 г. 4.X	176	— 0,5800	0,0276

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Возраст и продолжительность жизни

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

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

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

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

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