

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

### Регенерация

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Регенерация кишки начинается с закладки ее готовыми клетка-

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

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

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

## Формы поведения

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Сезонная активность

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Различия в сроках и характере эстикации молодых особей дальневосточного трепанга отмечали и другие авторы. По мнению К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), молодые голотурии заканчивают эстикацию раньше и, по его выражению, «остаются меньше в тени». А. И. Савилов (1939) показал, что в зал. Петра Великого начало и конец эстикации у молодых неполовозрелых особей дальневосточного трепанга<sup>14</sup> сдвинуты на более поздние сроки, чем у взрослых. В разных районах ареала может различаться и продолжительность периода перехода голотурий к активной жизнедеятельности (рис. 45).

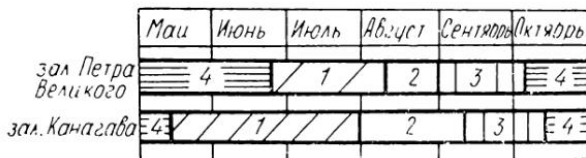


Рис. 45. Соотношение стадий жизненного цикла дальневосточного трепанга в разных районах.

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

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

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

<sup>14</sup> А. И. Савилов называет их годовиками, но вполне вероятно, что это двухлетние особи.



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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Эвисцерация

Для дальневосточного трепанга, как и для многих видов голотурий, чрезвычайно характерна способность к эвисцерации (от латинского *viscera* — внутренности) — аутомии внутренних органов с последующим удалением их из полости тела. Отторгнутые органы довольно быстро и полностью восстанавливаются (см. главу 9). Помимо эвисцерации, вызываемой воздействием какого-либо раздражителя (как естественного, так и экспериментального), у ряда видов голотурий наблюдается и сезонная эвисцерация, при которой в определенное время года все или часть особей в популяции оказываются лишенными внутренностей (Swan, 1961; Mosher, 1965; Jespersen, Lützen, 1971). Конечно, такая классификация довольно условна, поскольку и сезонная эвисцерация вызывается какими-то определенными раздражителями, однако их природа пока не выяснена.

Эвисцерацию у дальневосточного трепанга, в отличие от многих других видов голотурий, практически невозможно вызвать механическим воздействием, каким бы сильным оно ни было (например, прокалывание и даже разрезание стенки тела). В то же время она легко инициируется повышением температуры воды, в которой содержатся животные, и добавлением различных химических веществ. Для экспериментальных целей наиболее удобны два метода — инъекирование в полость тела пресной воды и пропускание электрического тока.

В ответ на воздействие соответствующего раздражителя трепанг резко сокращает мышцы тела, особенно в его задней части. Из анального отверстия, которое при этом часто направляется несколько вверх, извергается сильная струя полостной жидкости, затем появляются петля кишечника, водные легкие и гонады. При хорошем состоянии животного процесс идет очень энергично и комплекс внутренних органов полностью выходит из анального отверстия; у ослабленных животных для завершения процесса иногда требуется дополнительная стимуляция.

При эвисцерации дальневосточный трепанг отбрасывает почти всю пищеварительную трубку со связанными с ней водными легкими и гонады (полностью или частично). Отброшенный кишечник имеет довольно постоянную характерную форму. Разрыв пищеварительной

трубки в передней части происходит в области пищевода, на расстоянии 10—30 мм от глотки. Разрыв стенки клоаки проходит вокруг мест впадения кишки и главного ствола водных легких; он имеет форму восьмерки, так что между задней частью кишки и основанием водных легких остается перемычка (рис. 46). Поскольку левое водное легкое через «чудесную сеть» прочно связано с кишечником, задняя часть отброшенного кишечника образует кольцо. Второе кольцо (незамкнутое) сохраняется между передним нисходящим и средним восходящим коленами пищеварительной трубки благодаря перемычке, связывающей антимеридиальный кровеносный сосуд в этих отделах кишечника. Отброшенный кишечник трепанга в морской воде длительное время сохраняет способность сокращаться и может быть удобным объектом при физиологических исследованиях.

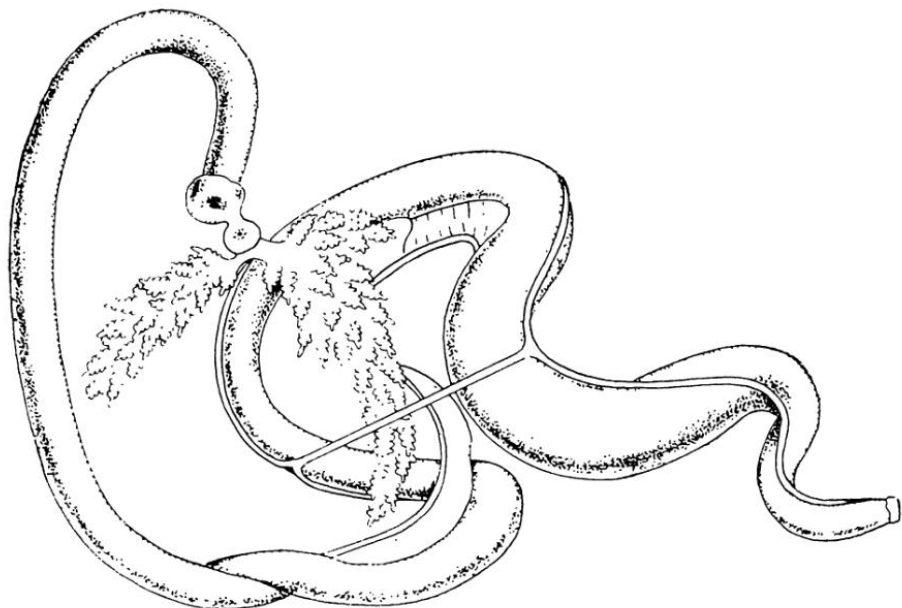


Рис. 46. Отброшенный кишечник и водные легкие дальневосточного трепанга

Гонады при эвисцерации выходят совместно с кишечником. По-видимому, их выбрасывание носит пассивный характер, и количество выбрасываемых трубочек зависит от степени их развития и возможности увлечения петлями кишечника.

Размеры и масса кишечника дальневосточного трепанга в течение года подвержены чрезвычайно выраженным сезонным изменениям. В период с февраля по март кишечник достигает максимальной величины и может составлять 6 и даже 9% массы кожно-мышечного мешка (Шое, 1963), в летний период эта величина может снижаться до нуля.

Уменьшение размеров кишечника дальневосточного трепанга в период эстивации отмечается всеми исследователями, хоть в какой-то мере затрагивающими биологию этого вида. При этом в большинстве работ, начиная с самых ранних (Масленников, 1894; Mitsukuri, 1903), утверждается прямо или подразумевается, что причиной такого свя-

занного с сезоном уменьшения размера органа является процесс, который можно определить как редукцию, дегенерацию или атрофию. Исследования, выполненные в самые последние годы (Лейбсон, Марушкина, 1977; Марушкина, 1978), показали, что атрофические изменения в кишечнике дальневосточного трепанга в действительности могут иметь место (динамика таких изменений описана в главе 9). По данным Н. Л. Лейбсон и Н. Б. Марушкиной, атрофия кишечника — не единственный процесс, который может приводить к указанным изменениям этого органа. Эти авторы исследовали популяции дальневосточного трепанга в бухтах Троицы и Витязь зал. Петра Великого. Было показано, что в определенное время года (июль — сентябрь) у большинства животных наблюдается отчетливое уменьшение массы пищеварительной трубки, что, по-видимому, можно приписать атрофическим изменениям ее стенки. В то же время примерно у 30% особей из тех же популяций пищеварительная трубка или отсутствовала вовсе, или была представлена молодой регенерирующей кишкой, иногда на самой ранней стадии регенерации. Таким образом, полученные Н. Л. Лейбсон и Н. Б. Марушкиной данные свидетельствуют о том, что сезонные изменения, затрагивающие пищеварительную систему дальневосточного трепанга, носят сложный характер, позволяющий говорить о наличии у этого вида сезонной эвисцерации.

Таким образом, в период эстивации в популяции, по-видимому, присутствуют одновременно как особи с атрофированной пищеварительной трубкой, так и животные, восстанавливающие кишечник, удаленный в процессе эвисцерации. Пока не ясно, в каком сочетании находятся два указанных процесса и связано ли их преимущественное развитие с какими-либо внешними условиями. Значительное сходство деструктивных процессов при атрофии и регенерации после аутомии позволяет предположить (Марушкина, 1978) и сходную генетическую программу, лежащую в основе этих явлений. Факторы, заставляющие «включать» ту или иную программу, остаются неизвестными.

Несмотря на довольно обширные знания, накопленные при наблюдении эвисцерации у разных видов голотурий, значение этого явления остается невыясненным. Как отмечал еще В. Даубин (Dawbin, 1949), этот процесс нельзя считать патологическим из-за высокой стабильности его механизма. Набор органов, выбрасываемых голотуриями, постоянен у родственных видов. Например, виды семейства *Holothuriidae* теряют часть пищеварительного канала, «чудесную сеть» и левое водное легкое, *Stichopodidae* — также и правое водное легкое; очень постоянны и места разрыва стенки передней части кишечника и клоаки.

Предположение о том, что эвисцерация помогает голотуриям легче переносить неблагоприятные воздействия среды, не подтвердилось. Напротив, смертность среди животных, выбросивших внутренности, была значительно выше, чем у интактных.

Одно из наиболее широко распространенных, особенно в отечественной литературе, объяснений значения эвисцерации у голотурий, в том числе у дальневосточного трепанга, — защитная функция. А. И. Савилов как о чем-то само собой разумеющемся пишет, что «пожертвование» внутренностей служит трепангу для того, чтобы отделаться от врага. Ф. Е. Позняков (1955, с. 154) полагает, что «нападающий хищник измазывается липким содержимым и обычно больше

не преследует добычу». Л. В. Микулич и Л. П. Козак (1975, с. 120) утверждают: «В момент опасности трепанг выбрасывает внутренности (кишечник и водные легкие) ...В данном случае природа осуществила чисто морской принцип: отдать часть ради сохранения целого». Тезис о защитном значении эвисцерации для дальневосточного трепанга (и других голотурий) повторяется в литературе настолько часто, что создается впечатление о его бесспорности. В то же время какие-либо упоминания об экспериментальной или полевой проверке этой гипотезы в литературе отсутствуют.

Использование голотуриями выбрасывания внутренностей для защиты от хищников представляется чрезвычайно сомнительным по ряду причин:

эвисцерация, как уже отмечалось, у многих видов (в том числе и у дальневосточного трепанга) чрезвычайно трудно вызывается механическими воздействиями и очень легко — химическими и электрическими стимулами, не встречающимися в природе;

эвисцерация отмечена у видов щитовиднощупальцевых голотурий, совершенно не схожих экологически, в том числе и у хорошо защищенных полузакапывающихся видов:

у молодых голотурий, больше страдающих от хищников, вызвать эвисцерацию значительно труднее, чем у взрослых:

у ряда видов эвисцерация носит сезонный характер.

Основываясь на некоторых косвенных данных, можно предположить, что первоначально механизм выбрасывания внутренних органов развился у голотурий для устранения каких-то неблагоприятных внутренних изменений в их организме, вызываемых, например, повреждением внутренних органов и отравлением продуктами метаболизма многочисленных эндопаразитов. Показано (Jespersen, Lützen, 1971), что присутствие в стенке кишечника *S. tremulus* эндопаразитов может быть причиной сезонной эвисцерации у этого вида. Зараженность паразитами у дальневосточного трепанга по сравнению с другими видами голотурий очень невелика. Тем не менее, по-видимому, и у этого вида эвисцерация является своеобразным способом полного или частичного «обновления» органов пищеварительной, кровеносной и дыхательной систем.

## Враги

Молодь дальневосточного трепанга поедается различными хищниками, в первую очередь ракообразными, иглокожими и рыбами. Несомненно, что пресс хищников играет важную роль в низкой выживаемости молоди трепанга на недостаточно защищенных субстратах. Два основных биотопа, на которых в условиях Приморья встречены массовые поселения молоди дальневосточного трепанга, — скопления анфельции и участки каменистой литорали — дают надежную защиту молодым голотуриям. В толщу пласта анфельции не могут проникнуть крупные подвижные хищники, и они представлены здесь преимущественно немногочисленными морскими звездами. В верхних горизонтах литорали морские звезды отсутствуют, но часто встречаются крабы *Hemigrapsus sanguineus*. Мальки трепанга встречены только на нижней поверхности камней, что можно объяснить тем, что конструкция клешней крабов не позволяет им схватить добычу «над головой».

У взрослых трепангов врагов, по-видимому, немного. Имеются единичные сообщения о находках крупных особей в желудках рыб. Неоднократно наблюдали поедание трепанга крупными морскими звездами *Asterias amurensis* и *Evasterias echinosoma*, однако неизвестно, нападают ли морские звезды на живых или только на мертвых и больных особей. Наиболее часто такие случаи поедания трепангов звездами наблюдаются осенью, в конце периода эстивации.

В литературе иногда встречается утверждение, что окраска дальневосточного трепанга имеет защитное значение. Наши данные не показали прямой связи между типом окраски и характером субстрата, на котором живут голотурии. Об относительности защитной роли окраски трепанга свидетельствуют и случаи нахождения крупных (и, следовательно, имеющих значительный возраст) особей-альбиносов.

В заключение отметим случаи нахождения трепангов, имеющих характерные повреждения, — грубо зарубцевавшиеся сквозные отверстия стенки тела, которые располагаются всегда на брюшной стороне. В некоторых наблюдаемых нами группировках трепанга такие повреждения имели свыше половины всех особей, что не позволяет считать их случайными. Природа этих повреждений остается невыясненной; вполне вероятно, что они вызваны нападением каких-либо организмов.

## Паразиты и симбионты

Информация об эндопаразитах дальневосточного трепанга ограничивается сообщениями (Ozaki, 1932; Westblad, 1953) о нахождении в его кишечнике двух видов паразитических турбеллярий — *Anoploditum mediale* и *Ozametra* (= *Xenometra*) *arbora*.

Описан случай обнаружения на теле трепанга небольшого (около 1,8 мм) морского паука *Amothea bi-unguiculata* (Ohshima, 1927). В условиях Приморья на покровах этой голотурии встречаются обыч-

ные комменсалы иглокожих и моллюсков полихеты *Arctonoe vittata*, а также свободноживущие полихеты *Harmothoe imbricata*.

Значительный интерес в сравнительном плане представляют данные по паразитофауне *Stichopus tremulus*, поскольку указанный вид, как и дальневосточный трепанг,—один из представителей рода *Stichopus*, продвинувшихся весьма далеко к северу. У *S. tremulus* обнаружено пять видов турбеллярий, обитающих в полости тела (*Anoplodium stichopi*) или в пищеварительном канале (*Anoplodiera voluta*, *Wahlia macrostilifera*, *Meara stichopi* и *Ozametra elegans*). Обычно копепода *Nanaspis pinae*, встречающаяся как на поверхности тела и околоротовых щупальцах, так и в глотке, кишечнике, а единично — в полости тела голотурий. На поверхности тела *S. tremulus* найдены эктопаразитические амфиподы *Erimeria parasitica*, питающиеся тканями своего хозяина. Встречаются эндопаразитические брюхоногие моллюски *Enteroxenos bonniei*. Среди простейших обычно грегарины *Cystobia stichopi*, цисты которой располагаются в основании продольных мышечных лент на спинной стороне тела голотурий (Lützen, 1968, 1979; Jespersen, Lützen, 1971; Vader, 1978).

Возможно, что дальнейшие исследования обнаружат присутствие у дальневосточного трепанга и других видов паразитических организмов, однако приведенные данные показывают, что зараженность рассматриваемого вида паразитами по сравнению с другими представителями рода относительно невелика.

## Определение плотности поселения

При изучении распределения дальневосточного трепанга наиболее целесообразно использование водолазных методов учета по результатам сбора или величине улова на усилие (Левин, Шендеров, 1975). Плотность поселения трепанга можно вычислить, воспользовавшись уравнением, отражающим производительность водолазного сбора свободнолежащих донных организмов с редким распределением:

$$\delta = \frac{1,15N^2}{v^2T^2}, \quad (3)$$

где  $\delta$  — плотность распределения, экз./м<sup>2</sup>,

$N$  — количество собранных особей,

$T$  — время сбора, ч,

$v$  — скорость водолаза, м/ч.

Средняя промысловая скорость водолаза в вентилируемом снаряжении составляет, по нашим данным, 720—840 м/ч (12—14 м/мин). Близкую величину можно получить, воспользовавшись материалами И. Г. Закса (1930), показавшего, что водолаз обследует за 1 ч площадь 2400 м<sup>2</sup>. При ширине промысловой полосы 3 м это соответствует скорости 800 м/ч, или около 13 м/мин<sup>15</sup>.

Метод водолазного учета трепанга по результатам сбора впервые использовал И. Г. Закс (1930). Он писал, что обычные методы количественного учета донного населения практически неприменимы к учету трепангов. После многих попыток найти критерий учета И. Г. Закс разработал методику определения средней густоты скоплений трепанга путем сопоставления детальных опросов водолаза, результатов облова по заранее данному заданию и хронометража работы водолаза.

Методику Закса, несмотря на кажущуюся ее простоту, с полным основанием можно назвать революционной. Сходные приемы учета начали распространяться только в последние годы, через 40 лет после работ этого исследователя. Закс использовал такой метод для учета промысловых донных организмов впервые в нашей стране и, по-видимому, впервые в мировой практике. С сожалением нужно констатировать, что в дальнейшем это методическое достижение не было поддержано. Длительное время, а иногда и сейчас, для учета трепанга используются водолазные методы с применением однократно бросаемых учетных рамок, не дающие при подсчете организмов с редким распределением сколько-нибудь достоверных результатов (Левин, Шендеров, 1975).

Одним из методов учета, используемых И. Г. Заксом, была ре-

<sup>15</sup> Скорость движения водолаза 2—3 км/ч, указанная Е. П. Рутенбергом (1930), несомненно завышена. Как можно понять из текста его сообщения, замеры скорости не проводились, а прикидочные оценки под водой не могут дать даже приблизительного представления об истинной скорости.



гистрация числа голотурий, которых мог собрать водолаз не сходя с места (в сидячем положении). На густых скоплениях эта величина достигала 4—6 особей. Приняв облавливаемую площадь за полукруг радиусом 1,5 м, он получил плотность 1,4 экз./м<sup>2</sup>, а на более разреженных скоплениях — 1; 0,5; 0,25 и 0,06 экз./м<sup>2</sup>. В качестве средней плотности поселения трепанга на акватории залива была принята величина 0,6 экз./м<sup>2</sup>.

Среднее количество трепанга на 1 м<sup>2</sup> дна составляло, по данным хронометража промысла, 0,15 экз. Учитывая, что водолаз не собирает мелких голотурий и не замечает часть животных, эту величину можно округлить до 0,2 экз./м<sup>2</sup>. Сопоставив величину плотности, полученную по данным хронометража, с величиной улова на одном месте, И. Г. Закс принял среднюю плотность поселения трепанга на акватории залива 0,4 экз./м<sup>2</sup>.

Запасы дальневосточного трепанга в лагуне Буссе определены В. А. Куликовой (1973). Трепанг в лагуне отмечен на 67% станций. Он встречался преимущественно в восточной половине лагуны на пласте анфельдии. На нескольких ограниченных участках дна наблюдалась необычно высокая плотность поселения (1,2—8,8 экз./м<sup>2</sup>, биомасса 300—1500 г/м<sup>2</sup>). На значительной площади дна биомасса трепанга составляла 50—300 г/м<sup>2</sup>. Средняя плотность поселения этой голотурии в лагуне определена 0,62 экз./м<sup>2</sup>, биомасса — 127 г/м<sup>2</sup>. В бух. Врангеля плотность поселения дальневосточного трепанга на глубине 4—6 м составила 0,43 экз./м<sup>2</sup>, биомасса — 81,4 г/м<sup>2</sup> (Кобякова, 1962). Близкие величины — 0,25—0,5 экз./м<sup>2</sup> — приводятся для зал. Байдайхэ в Желтом море (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958).

Средняя плотность скоплений дальневосточного трепанга довольно стабильна не только по площади, но и во времени. С. Масленников (1894) выполнил скрупулезные подсчеты количества голотурий, собранных водолазами на разных участках (всего около 300 тыс. экз.). Эти уникальные данные (табл. 16) позволяют установить плотность промысловых скоплений дальневосточного трепанга в конце прошлого века. Конструкция вентилируемого водолазного скафандра за последние 90 лет изменилась очень мало, поэтому можно считать, что производительность водолазного сбора близка к таковой современного водолаза. Приняв, что водолаз за 1 ч может собрать животных с площади 2000 м<sup>2</sup>, и рассчитав по данным Масленникова среднюю величину сбора за 1 ч работы на водолазный аппарат — 232 экз., получим, что средняя плотность поселения трепанга составляла в то время около 0,11 экз./м<sup>2</sup>, а максимальная — 0,3 экз./м<sup>2</sup>. Таким образом, промыс-

Таблица 16. Размерный состав улова дальневосточного трепанга в летние месяцы

Дата	Температура воды, °С	Часовой улов на 1 водолазный аппарат, экз.	Доля от общего улова, %				Средняя суточная масса 1 экз., г
			I гр.	II гр.	III гр.	IV гр.	
20—21.VI	17,5	250	5	42	44	9	17,5
4.VII	19,4	150	9	62	26	3	14,8
14.VII	21,2	95	8	62	27	3	14,8
30.VIII	17,5	370	11	65	22	2	10,0
4.IX	16,8	530	8	42	44	6	14,8
Среднее		232	8,5	43,5	40,5	7,5	16,2

ловые скопления, на которых работали водолазы почти век назад, имели плотность, близкую к современной.

Очень мало данных о численности молоди дальневосточного трепанга. По оценке М. Г. Бирюлиной (1972), количество молоди в бух. Троицы на естественном поле анфельции составило 1—4 экз./м<sup>2</sup> дна, занятого водорослью; на искусственном поле — 1—3; в бух. Маньчжур — 1; в бух. Северной — 1—7 экз./м<sup>2</sup>. На некоторых участках литорали плотность поселения трепанга может достигать 50 и даже 200 экз./м<sup>2</sup> (Левин, 1979).

### Роль в сообществах

Дальневосточный трепанг — широко распространенный эврибатный вид, входящий в состав целого ряда сообществ донных организмов. К сожалению, количественных данных, позволяющих характеризовать его роль в составе таких сообществ, очень немного.

Наиболее ценные сведения были получены О. А. Скарлато и др. (1967) при исследовании состава, структуры и распределения биоценозов зал. Посьета Японского моря. Трепанг обнаружен в 10 биоценозах из 28 выделяемых авторами. Как видно из табл. 17, наиболее высока численность и биомасса дальневосточного трепанга в открытых бухтах в биоценозах *Crenomytilus grayanus*+*Modiolus difficilis* на занесенном песке с галькой и гравием, где мидии образуют сросшиеся друзы. Несколько ниже численность и биомасса голотурий у открытого побережья на скалистом грунте в биоценозе *C. grayanus*+*Desmarestia viridis*. В других биоценозах численность рассматриваемого вида значительно ниже.

Анализ совместной встречаемости, выполненный по данным указанных авторов, показал, что в зал. Посьета дальневосточный трепанг наиболее часто встречается с *Asterias amurensis* (8 биоценозов из 10); *Patiria pectinifera* (7); *Ischnochiton hakodadensis* и *Lumbriconereis japonicus* (по 5); *Aphelasterias japonica*, *S. nudus*, *Harmothoe imbricata*, *Modiolus difficilis* и *Homalopoma sangarensis* (по 4); *Cancer amphioetus* (3).

В заливе Восток Японского моря дальневосточный трепанг встречается в двух из восьми выделенных сообществ твердых грунтов (Погребов, Кашенко, 1976). В сообществе *C. grayanus*, занимающем в заливе наибольшую площадь, плотность поселения этого вида составила 0,3 экз./м<sup>2</sup>, биомасса 28,9 г/м<sup>2</sup>. Здесь эта голотурия занимает по биомассе седьмое место. В сообществе *M. difficilis*+*Arca boucardi*, характерном для кустовой части залива, плотность поселения и биомассы значительно выше — 2,5 экз./м<sup>2</sup> и 252,3 г/м<sup>2</sup>. В этом биоценозе дальневосточный трепанг поднимается по биомассе на пятое место.

В прибрежной полосе островов зал. Петра Великого дальневосточный трепанг образует поселения совместно с *C. grayanus* и морскими ежами *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius*. Обилие этого вида на глубинах 3—15 м составляет до 1 экз./м<sup>2</sup>, биомасса — 160 г/м<sup>2</sup> (Пропп, Будин, 1969; Будин, 1971).

Наиболее высока численность дальневосточного трепанга на поселениях мидии Грэй, находящихся в благоприятных для развития этого моллюска условиях. Интересно, что трепанг не отмечен в био-

Т а б л и ц а 17. Распределение дальневосточного трепанга в биоценозах залива Посыета Японского моря

Руководящие виды биоценоза	Характеристика поберережья	Грунт	Глубина, м	Плотность поселения, экз./м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Место в биоценозе по биомассе эпибентоса
<i>Littorina squaalida</i> + <i>Cithamalus dalli</i>	Об	К	Литораль	+	+	—
<i>Phyllospadix iwatensis</i> + <i>Strongulocentrotus nudus</i>	О	С, К, Г	1	0,25	3,7	10
<i>Scytosiphon lomentaria</i> + <i>Punktaria latifolia</i> + <i>Coccosphora langsdorffii</i> + <i>S. nudus</i>	О	С, К, Г	2,5	0,1	0,3	14
<i>Sargassum kjellmanianum</i> + <i>Tegula rustica</i>	Пзб	К, П, Г	1,5	0,25	13	4
<i>S. pallidum</i> + <i>Arca boucardi</i>	Пзб	К, Г	2,5	0,25	22	4
<i>Crenomytilus grayanus</i> + <i>Desmarestia viridis</i>	О	С, К, Г	8—12	0,7	94	4
<i>C. grayanus</i> + <i>Modiolus difficilis</i>	Об	Ип, Г, К	2—3	4	200	4
<i>Zostera marina</i> + <i>Spisula sachalinensis</i>	Об	П	1,8—2	+	+	—
<i>Patiria pectinifera</i> + <i>Echinocardium cordatum</i>	О	Ип	14—15	+	+	—
<i>Patinopecten yessoensis</i> + <i>E. cordatum</i>	Об	Пи, И	3—4	0,1	15	2

Примечание. О — открытое побережье, Об и Пзб — открытая и полузакрытая бухта, К — камень, С — скала, Ип — илистый песок, Пи — песчанистый ил, И — ил, Г — гравий, П — песок. Знак (+) означает присутствие вида.

ценозе *S. grayanus* + *A. boucardi* в полузакрытых бухтах зал. Посьета, где мидия, находясь в конкурентных отношениях с аркой, имеет сниженные темпы роста (Скарлато и др., 1967).

Данные о видовом составе организмов, сопутствующих дальневосточному трепангу в других частях его ареала, очень немногочисленны и касаются в основном побережья Японии. В районе Каи (центральная часть япономорского побережья о-ва Хонсю) наиболее часто совместно с трепангом встречаются иглокожие — офиура *Ophioplocus japonicus*, морские звезды *Patiria pectinifera* и *Coscinasterias acutispina*, морские ежи *Hemicentrotus pulcherrimus* и *Anthocidaris crassispina* (Ishiwata et al., 1977).

В южной и юго-восточной частях Японского моря дальневосточный трепанг входит в состав сообщества «Окаба III» (Окаба — «прибрежный» — японское промысловое название грунтов, располагающихся на континентальном шельфе до глубин 150 м). Сообщества этого типа наиболее выражены в глубинной части шельфа вокруг Южной Японии и Южной Кореи (Nishimura, 1966).

Каких-либо сведений о численности трепанга в рассмотренных выше сообществах японские исследователи не приводят.

### Размерно-весовая структура популяций

Несмотря на то что дальневосточный трепанг — интенсивно промысливаемый вид, данные о размерном составе его популяций крайне немногочисленны. После работы С. Масленникова, вышедшей еще в прошлом веке (1894), результаты анализа размерного состава улова этой голотурии не публиковались, хотя такие сведения совершенно необходимы для оценки текущего состояния популяции. Рассмотренные в главе 9 работы (Брегман, 1971а, б, 1973; Бирюлина, Козлов, 1971) имели целью определение возраста и темпов роста животных, и их результаты дают только самое общее представление о размерном составе стада трепанга в зал. Петра Великого.

Данные по весовой структуре популяции трепанга в лагуне Буссе (Южный Сахалин) получены В. А. Куликовой (1973):

Общая масса тела, г	30—100	100—200	200—300	300—400	более 400
Частота, %	11,8	39,9	28,6	14,0	5,7

Средняя масса тела трепанга, обитающего в лагуне, составила (г): в 1969 г. — 195, в 1970 г. — 205, в 1971 г. — 228. Такое увеличение размера трепанга В. А. Куликова объясняет старением популяции в результате отсутствия промысла.

Некоторое представление о размерном составе популяций дают средние размеры особей. Рассчитанная нами средняя величина массы кожно-мышечного мешка 1 особи трепанга составила, по данным С. Масленникова (1894), 70—120 г, И. Г. Закса (1930) — 125 г. По результатам количественного учета 1959 г., средняя масса 1 особи промысловых размеров была 132, а 1970 г. — 149 г. (Бирюлина, 1972).

Размерный состав группировок дальневосточного трепанга в одном и том же районе подвержен значительным сезонным изменениям. Их причина — не только рост голотурий, но и различия в характере сезонных перемещений животных разного размера (возраста). Очень интересные сведения о размерной структуре популяций трепанга на

промысловых участках и сезонных перемещениях голотурий различного размера содержатся в работе С. Масленникова (1894). Он анализировал результаты уловов трепанга (около 300 тыс. экз.), выловленного водолазами в разное время. Водолазы собирали как крупных, так и мелких животных подряд, поэтому по составу улова можно судить о размерной структуре популяции в момент промысла. Голотурий по длине тела (в высушенном состоянии) подразделяли на четыре группы: I (мелкие) — 3—4 см; II (мелкие) — 4—5; III (средние) — 5—6 и IV (крупные) — 6 см и выше. Данных о весовых характеристиках размерных групп автор не приводит, но их можно получить путем несложного расчета, поскольку известна средняя масса голотурий в улове.

Было показано (табл. 16), что количество мелких неполовозрелых голотурий в разное время года значительно меняется. В улове 20—21 июня они составляли 47, а 4 июля — 71%. В то же время общая численность трепанга была довольно высока. Приблизительно с 10 июля улов уменьшился, хотя величина промыслового усилия не изменилась. Соотношение мелких особей в улове осталось примерно прежним. В августе, с повышением температуры воды, уловы возросли в связи с выходом из укрытий крупных голотурий, но процент молодежи был еще велик. С 27 августа относительное количество молодежи начало убывать и взрослые трепанги появились вблизи берега на глубине около 6 м. 30 августа со шлюпки наблюдали, как животные огромной массой двигались к каменистой россыпи, расположенной на глубине 4 м. Весьма высокая доля молодежи (76%) показывает, что мелкие трепанги также покинули укрытия и двинулись к берегу. С сентября по октябрь относительное количество крупных голотурий увеличивалось.

### Общая численность и биомасса

Данные о плотности поселения дальневосточного трепанга, размерно-весовой структуре его популяций и средней массе особей могут служить для расчетов численности этого вида в разных биотипах для оценки его роли в сообществах донных организмов. Однако сведения об общей численности трепанга можно получить только на основании результатов количественного учета, проводимого по единообразной методике одновременно на большой площади и (или) на основании анализа данных промысла.

Впервые крупномасштабный количественный учет дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого выполнил И. Г. Закс (1930). Он провел детальное исследование прибрежной полосы, ограниченной глубинами 16—20 м. Приняв при расчете величину «трепангоносной площади» залива в 100 миль<sup>2</sup> (около 34 тыс. га), Закс оценил промысловый запас трепанга в 150 млн. экз., что соответствует (по нашим расчетам с использованием других приводимых этим автором данных) биомассе 188 тыс. ц.

В 1959 и 1970 гг. запасы дальневосточного трепанга в заливе были обследованы экспедициями под руководством Л. В. Микулич (Бирюлина, 1972). Учет проводился водолазным способом с использованием рамок в 1 м<sup>2</sup>. Было подробно обследовано распределение трепанга на значительной площади залива (табл. 18). В 1959 г. Л. В. Мику-

Т а б л и ц а 18. Промысловые запасы дальневосточного трепанга в заливе Петра Великого

Район, залив	1959 г./1970 г.		
	Площадь скоплений, тыс. га	Млн. экз.	Тыс. ц
Посьета	2,8/0,9	38,1/3,8	54,2/5,6
Амурский	2,7/2,8	41,3/24,5	53,6/37,9
Уссурийский	1,5/1,1	22,9/7,1	27,1/9,6
Стрелок и о-в Путятина	3,2/0,7	40,8/4,1	55,3/6,0
Восток и Находка	1,8/0,1	19,9/1,0	25,8/1,2
Всего	12,0/5,6	163,0/40,5	216,0/60,3

лич оценила запасы трепанга в 163 млн. экз. (216 тыс. ц). Приняв во внимание, что метод учетных рамок при небольшом их числе (на каждой станции брали всего 2—5 рамок) приводит, как правило, к завышению результатов, можно считать, что результаты этих авторов хорошо совпадают и численность рассматриваемого вида в 1959 и 1970 гг. была примерно одинакова. К 1970 г. количество трепанга снизилось, по данным М. Г. Бирюлиной, до 40,5 млн. экз. (60,3 тыс. ц).

В последующие годы крупномасштабные учеты численности дальневосточного трепанга в заливе, по-видимому, не проводились. Данные результатов промысла показывают, что численность трепанга в заливе продолжала неуклонно снижаться, что и привело в 1978 г. к решению о полном запрете промысла.

За пределами зал. Петра Великого запасы дальневосточного трепанга оценивались, по-видимому, только в лагуне Буссе и составили, по результатам съемок 1970 г., 17,97 тыс. ц (Куликова, 1973).

Сведения о результатах количественного учета трепанга на остальной площади его ареала отсутствуют. Ориентировочное представление о запасах этого вида можно получить, анализируя данные промысла. Сравнение результатов количественного учета трепанга в зал. Петра Великого за 1930, 1959 и 1970 гг. и вылова за те же годы показывает, что промыслом изымалось около 5% взрослых голотуррий. Если принять, что и в других районах промысел ведется с такой же интенсивностью, для общего запаса дальневосточного трепанга у побережья Японии получим величину 1,8—2 млн. ц, у п-ова Корея — 0,2—0,6 млн. ц (данные по уловам трепанга в Китае отсутствуют). Таким образом, общая биомасса дальневосточного трепанга по всему ареалу вида весьма высока и составляет 2—2,6 млн. ц. Приняв массу кожно-мышечного мешка 1 особи 150 г, получим, что общая численность рассматриваемого вида составляет 1300—1700 млн. экз.

Представленные в настоящем разделе материалы почти целиком основаны на результатах, полученных Ю. Э. Брегманом (1973) при исследовании роста и энергетического обмена дальневосточного трепанга в зал. Посъета. Отдельные положения, выдвинутые этим исследователем, носят, возможно, спорный характер, однако мы не сочли себя вправе изменять или корректировать их. Как показано выше, темпы роста трепанга в разных участках ареала различаются; противоречивы и данные, касающиеся интенсивности обмена в разные сезоны, темпов роста голотуррий разного возраста и др. В то же время основные закономерности, установленные Ю. Э. Брегманом, имеют большую теоретическую и практическую ценность и позволяют, хотя и ориентировочно, оценить продукционные возможности рассматриваемого вида.

### Энергетический обмен

Эксперименты по определению энергетического обмена дальневосточного трепанга проводились в бух. Тронцы зал. Петра Великого с августа по октябрь 1968—1970 гг. при температуре воды 13—22°C. Для построения графика обмена (рис. 47) использованы результаты около 100 опытов (о методике проведения опытов см. главу 3). Интенсивность обмена дальневосточного трепанга, как уже отмечалось, очень низка и составляет, по данным Ю. Э. Брегмана, 0,03 мл  $O_2$ /г·ч.

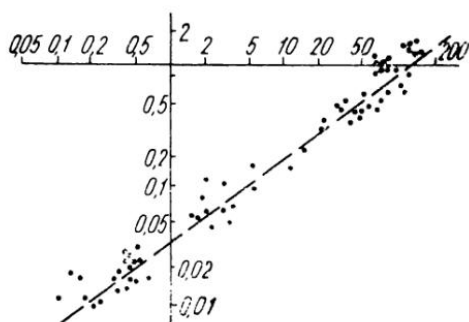


Рис. 47. Взаимосвязь обмена и массы тела дальневосточного трепанга. Точки — результаты замеров при температуре опыта. По оси абсцисс — масса кожного-мышечного мешка, г; по оси ординат — потребление кислорода, мл/экз·ч

При обработке материалов опытов выяснилось, что при приведении данных к одной температуре (20°C) с помощью температурных поправок к «нормальной кривой» Крюга на графике связи логарифмов массы кожного-мышечного мешка и величины потребления кислорода наблюдается выраженный разброс точек. В то же время при нанесении на график данных исходных измерений, выполненных при температуре опыта, разброс выражен в гораздо меньшей степени. Это явление Брегман объясняет способностью трепанга адаптировать скорость потребления кислорода при изменении температурных условий среды обитания, что, по его мнению, хорошо согласуется с известными данными об эвритермности этого вида.

График (рис. 47) может быть аппроксимирован уравнением

$$Q = 0,03046 \cdot \omega^{0,724}. \tag{4}$$

По предположению Ю. Э. Брегмана, указанное уравнение достаточно удовлетворительно описывает связь потребления кислорода с массой кожно-мышечного мешка дальневосточного трепанга в течение всего года и, следовательно, отвечает уравнению роста (2).

**Эффективность использования на рост энергии усвоенной пищи**

Коэффициент использования на рост энергии усвоенной пищи  $K_2$  передает соотношение приростов ( $\Pi$ ) и трат на обмен ( $T$ ) особи, т. е.

$$K_2 = \frac{\Pi}{\Pi + T}, \text{ или } \frac{\Pi}{T} = \frac{K_2}{1 - K_2} \tag{5}$$

Величины  $K_2$  были вычислены для промежутков времени 0—1, 1—2, ...,  $t - (t + 1)$  лет. В качестве величины  $\Pi$  брали годовые весовые приросты, а отвечающие им значения  $T$  рассчитывали как суммарное потребление кислорода особью за год с учетом весового роста, т. е.

$$\sum_t^{t+1} \frac{T}{t} = \int_t^{t+1} Qf(\omega). \tag{6}$$

За величины  $\frac{T}{t}$  принимали площади под соответствующими участками кривой на графике, где по оси абсцисс отложен возраст  $t_1, t_2, \dots, t_n$  лет, а по оси ординат — потребление кислорода за год особью массой  $\omega_1, \omega_2, \omega_3, \dots, \omega_n$  (ккал).

Для перевода весовых приростов и объемных величин потребления кислорода в калории использовали соответствующие коэффициенты:  $S = 340$  кал/г сырой массы и  $5,86$  кал/мл  $O_2$ . Результаты вычислений показывают, что «эффективность роста» снижается с возрастом. Значения  $K_2$  при этом уменьшаются по экспоненциальному закону, а  $\lg \left( \frac{1 - K_2}{K_2} \right)$  увеличивается линейно.

Соответствующее уравнение имеет вид

$$\frac{1 - K_2}{K_2} = 0,820 \cdot e^{-0,397t}, \tag{7}$$

откуда максимальное значение  $K_2$  равно 0,55. Если принять во внимание, что, несмотря на эвритермность трепанга, уровень его обмена, по-видимому, зависит от температуры, среднегодовая величина потребления кислорода может быть меньше полученной величины 0,03 мл/г и, соответственно,  $K_{2 \max}$  должен быть выше 0,55. Для уточнения этого уравнения необходимы дальнейшие исследования интенсивности обмена у трепанга в разные периоды.

**Взаимосвязь роста и энергетического обмена**

Установленные Г. Г. Винбергом (1966) закономерности связи роста и энергетического обмена позволяют рассчитать обмен дальнево-



сточного трепанга по данным о его росте. Траты на обмен вычисляются по формуле

$$T_1 = \frac{N(1 - K_{2\max})}{K_2}, \quad (8)$$

где  $N = kw^{1 - a/b} = 1,45 \cdot 4,46 = 6,467$ .

Уровень обмена определяется выражением

$$A = 0,0001 \frac{C \cdot T_1}{m}, \quad (9)$$

где  $C$  — калорийность, кал/г,

$m$  — переводной коэффициент мл  $O_2$  в калории.

Для калорийности тканей кожно-мышечного мешка трепанга, определяемой по результатам химического анализа, приводятся величины 1,7—3,8 ккал/г сухого вещества (Кизеветтер, Калетина, 1939) и 0,387 ккал/г сырого вещества (Tanikawa, Yoshitani, 1955). Ю. Э. Брегман, проведя измерения с помощью метода бихроматного окисления и параллельно — сжиганием в кислородной бомбе, получил величину  $0,340 \pm 0,0024$  ккал/г сырой ткани.

При  $C = 340$  кал/г и  $m = 4,86$  уравнения обмена для трех возможных величин  $K_{2\max}$  — 0,55; 0,60 и 0,70 будут соответственно иметь вид

$$Q = 0,0428 \cdot \omega^{0,724}, \quad (10a)$$

$$Q = 0,0348 \cdot \omega^{0,724}, \quad (10б)$$

$$Q = 0,0224 \cdot \omega^{0,724}. \quad (10в)$$

Уравнение, полученное при  $K_{2\max} = 0,6$ , весьма близко к выражению, описывающему экспериментальные данные (4), и, таким образом, расчет обмена по данным роста вполне возможен. Обратный расчет — роста по данным обмена — дает менее точные результаты.

### Расчет пищевых потребностей

Пищевые потребности дальневосточного трепанга можно рассчитать, исходя из энергетических характеристик обмена на основе балансового уравнения (Винберг, 1956):

$$R = \frac{\Pi + T}{U^{-1}}, \quad (11)$$

где  $\Pi + T = A$  — усвоенная пища,  $U^{-1}$  — усвояемость.

По расчетам Ю. Э. Брегмана, усвоенная часть рациона дальневосточного трепанга при величинах  $U^{-1}$  0,10; 0,15 и 0,20 равна соответственно 33,8; 50,6 и 67,4 ккал/год·экз. Последние две цифры близки к величине рациона, определяемого на основании использования количественных закономерностей процесса питания этой голотурии. Хотя указанному совпадению величин нельзя придавать слишком большое значение, оно, по мнению Ю. Э. Брегмана, свидетельствует о том, что уравнения роста и обмена трепанга по меньшей мере удовлетворительно отражают соответствующие процессы.

### Выживаемость и средняя продолжительность жизни

Полученная даже при анализе больших выборок картина размерно-весовой структуры популяции (рис. 44) не отражает фактиче-

ского соотношения численности особей дальневосточного трепанга разного возраста, что связано с особенностью распределения молоди. Технически возможно (хотя и достаточно сложно) обеспечить сбор большого количества молоди, но истинных отношений численности возрастных групп на основании взятого в природе статичного материала установить, по-видимому, невозможно. Поэтому выживаемость дальневосточного трепанга младших возрастных групп приходится описывать, экстраполируя данные для более старших групп.

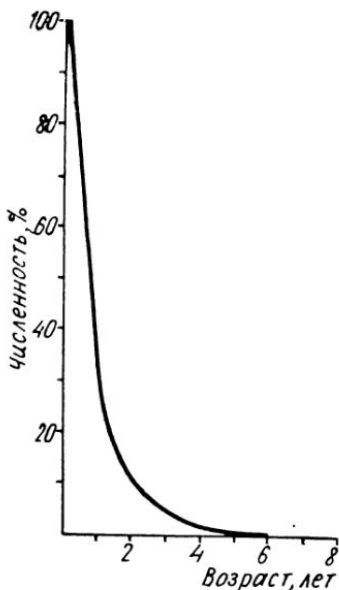


Рис. 48. Кривая выживаемости дальневосточного трепанга в бух. Новгородской

Кривая выживания (рис. 48) построена Ю. Э. Брегманом на основании анализа выборок дальневосточного трепанга из бух. Новгородской. Если против центральных значений размерных классов нанести логарифмы их частот, то начиная с величины массы тела 180 г и выше точки будут располагаться на прямой, что можно выразить уравнением

$$\lg P_i = f(\omega_i), \quad (12)$$

где  $P_i$  — частоты размерных классов,  $f$  — последовательность размерных классов от  $i_0 = 18$  и далее,  $\omega_i$  — центральные значения размерных классов.

Приведенное равенство является логарифмическим выражением кривой выживания. Хотя детальное исследование влияния промысла на размерную структуру популяций дальневосточного трепанга не проводилось, исходя из общих закономерностей селективности водолазного промысла, можно считать вполне реальным предположение, что численность отдельных размерных классов для старших возрастных групп уменьшается пропорционально и, таким образом, промысловая смертность этих групп одинакова. В таком случае на эксплуатируемых промыслом популяциях дальневосточного трепанга построенный согласно уравнению (12) график должен идти несколько ниже и параллельно кривой естественного выживания.

Численность возрастных групп ( $n_i$ ) определялась по формуле

$$n_i = \frac{2P}{\Sigma \Phi_t} \quad (13)$$

где  $P$  — ордината модального класса возрастной группы,  $\Sigma \Phi_t$  — доля площади, ограничиваемой нормальной кривой, заключенная в пределах модального класса.

Относительное снижение численности возрастных групп описывается уравнением

$$N_{ti} = 100 \cdot e^{-1.055t}, \quad (14)$$

где  $N_{ti}$  — численность (в процентах от  $N_0$ ) животных к возрасту  $t$  ( $t = 0, 1, 2, 3, \dots, n$  лет).

Таким образом, численность особей дальневосточного трепанга одного возраста за год уменьшается почти в 3 (точнее 2,88) раза.

Среднюю продолжительность жизни трепанга ( $\bar{t}$ ) можно определить как отношение площади под кривой выживания к начальной численности возрастов ( $N_0$ ). При постоянной смертности и когда параметр  $t$  в выражении

$$N = N_0 \int_0^t e^{-kt} dt = N_0 [1/k (1 - e^{-kt})], \quad (15)$$

где  $N$  — суммарная численность возраста до  $t$ ;  $e$ ,  $k$  — константы, стремится к бесконечности, это уравнение приобретает вид

$$N = N_0 \cdot 1/k. \quad (16)$$

Тогда  $\bar{t} = 1/k = 1/1,055 = 0,95$  года.

Таким образом, средняя продолжительность жизни дальневосточного трепанга в бух. Новгородской составляет около одного года.

### Удельная продукция

Один из важнейших продукционных показателей вида — удельная продукция ( $C$ ) — продукция в единицу времени в расчете на единицу биомассы. Удельную продукцию можно вычислить как средневзвешенную значений относительной скорости роста данной популяции по формуле

$$C = \frac{P_{\Sigma}}{365 \cdot B_{\Sigma}} = \frac{(C_{\omega} \cdot \bar{\omega} \cdot \bar{N})}{365 \Sigma (\bar{\omega} \cdot \bar{N})} \text{ сут}^{-1}, \quad (17)$$

где  $P_{\Sigma}$  — суммарный годовой прирост всех особей популяции на некоторой площади дна,

$B_{\Sigma}$  — среднегодовая биомасса популяции на той же площади,

$C_{\omega}$  — средняя удельная скорость роста одновозрастных особей за период  $[t - (t + 1)]$  лет,  $C_{\omega} = \ln \left( \frac{\omega_{t+1}}{\omega_t} \right)$  год<sup>-1</sup>,

$\bar{\omega}$  — средняя масса особей,

$\bar{N}$  — средняя численность особей.

Как уже отмечалось, молодь трепанга труднодоступна и недостаточно полно представлена в сборах. Поскольку снижение численности животных старших возрастов имеет закономерный характер, Ю. Э. Брегман для оценки  $C$  использовал данные по выживаемости трепанга в бух. Новгородской, а именно скорректированные относительные численности возрастных групп. Вычисленная таким образом удельная продукция за сутки составила 0,0049, за год — 1,822.

По мнению Ю. Э. Брегмана, такую высокую для иглокожих удельную продукцию можно объяснить особенностями возрастной структуры популяций дальневосточного трепанга. В силу прогрессирующего снижения численности взрослых особей (см. выше) почти 90% продукции образуется за счет первых возрастных групп, особи в которых имеют относительно небольшую биомассу и, соответственно, высокую величину удельной продукции.

## История организации промысла в Приморье

Промысел дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого имеет очень древнее происхождение. Наиболее ранний из известных нам официальных документов о промысле трепанга относится к 1877 г. В приложении ко «всеподданнейшему» отчету по Приморской области за указанный год сообщается о добыче 200 тыс. пудов трепанга (Переч. док. мат. ..., 1977). Сама цифра (32 тыс. ц) очень высока и вызывает некоторое сомнение, но, безусловно, промысел в то время уже велся весьма интенсивно.

До 1908 г. применяли простейшие орудия сбора голотурий — драги, тралы и остроги. В 1891 г. русские промышленники стали предпринимать попытки использовать при ловле трепанга водолазов. В 1892 г. на промысловый участок в Уссурийском заливе были приглашены японцы с двумя водолазными аппаратами. Наблюдение над промыслами было поручено С. Масленникову (в 1894 г. он опубликовал работу «О трепанговом промысле в водах Уссурийского залива», содержащую ценные сведения о способах лова и распределении трепанга). Испытание нового способа прошло весьма успешно, и в 1895 г. во «Временные правила, вводимые на 3 года» был включен пункт «О производстве трепангового промысла водолазными аппаратами в Южно-Уссурийском крае». Несмотря на это, водолазный способ лова в те годы не получил распространения, поскольку требовал использования квалифицированной рабочей силы и относительно сложного оборудования. Водолазные аппараты стали широко использоваться на промысле трепанга с 1918 г.

Промысел трепанга осуществлялся только в зал. Петра Великого. Вся площадь лова была разбита на девять участков (участок, включающий Русский остров, был двойной), которые сдавались с торгов на продолжительный (не менее трех лет) период. Каждый участок делился на три поля, в течение года промысел вели только на одном из них, два других «отдыхали». Общая длина участков достигала 300 миль.

Лов трепанга острогами и драгами проводило только прибрежное население, которому использование водолазных аппаратов было запрещено; на арендных участках применялся исключительно водолазный способ промысла, как наиболее производительный. Сначала на каждом участке разрешалось иметь по два аппарата, в 1920 г. их количество увеличивается до четырех на участок. В аренду сдавались: в 1912—1914 гг.— по 3 участка, 1915 г.—4, 1916 г.—8, 1917—1919 гг.— по 5, 1920 г.—9, 1921 г.—3, 1922 г.—7. Таким образом, к 1920 г. на промысле на арендных участках было занято 356 человек (36 занимались варкой и сушкой, остальные работали на кунгасах).

Применение новой системы организации промысла было вначале неудачно, и в 1912 г. с трех участков получили всего 42 ц трепанга. Постепенно улов стал увеличиваться. В 1920 г. с девяти участков было получено 572 ц сухого продукта. В 1921 и 1922 гг. ввиду создав-

шейся в Приморье политической обстановки, а также, возможно, начавшегося истощения запасов трепанга число арендных участков снова сократилось. Достоверные данные об уловах за этот период отсутствуют.

Помимо сдачи участков в аренду выдавались также лодочные билеты на право лова. По сведениям К. Липранди (1923), вне пределов крестьянских наделов эта выдача стала производиться стихийно, и в 1917 г. число выданных билетов дошло до 231. Достоверных данных о величине уловов в водах крестьянских наделов нет, но, по некоторым сведениям, они были весьма велики.

Десятилетняя практика применения описанной системы промысла показала полную ее несостоятельность. При такой организации большое количество трепанга добывалось примитивным способом, дающим продукт низкого качества; крестьянский промысел не поддавался никакой регламентации; не было реальной возможности контролировать соблюдение трехпольной системы промысла; выдача лодочных билетов, количество которых в отдельные годы достигало сотен, приводило к повышенной промысловой нагрузке в отдельных районах и к полному истощению запасов трепанга (Липранди, 1923). Требовались решительные меры для организации планомерного промысла. Это было тем более своевременно, что в Японии и у п-ова Корея запасы трепанга сокращались, а его промысловое значение заметно возросло. Цена на трепанга поднялась (по сравнению с ценами в начале столетия) во Владивостоке в 3—4 раза, а в Китае — основном потребителе трепанга — в 7—8 раз.

13 ноября 1922 г. Примгубревком принял постановление, которым были аннулированы все договоры на аренду промыслов в водах Приморья. Были выработаны новые правила лова, определяющие, что в границах заливов Петра Великого и Посыета для добычи трепанга необходимо иметь соответствующее разрешение от Дальневосточного управления Рыбохоты. Промысел позволялось производить исключительно с помощью водолазных аппаратов.

В соответствии с этим постановлением промысел был сдан с торгов трем промышленникам, представляющим наилучшие для государства кондиции по эксплуатации промысла. Договор был заключен на 3 года за арендную плату 21 200 рублей (золотом) в год. Помимо арендной платы арендаторы вносили 5% от нее на научно-промысловые исследования и 15% годовой чистой прибыли в доход государства. Арендаторам предоставлялось исключительное право добычи и обработки трепанга в границах прибрежных вод зал. Петра Великого. Вся акватория залива была поделена на три поля: от мыса Поворотного до мыса Маньчжур; от мыса Маньчжур до мыса Стенина (с Русским островом и другими прилежащими островами); от мыса Стенина до р. Тюмень-Ула (со всеми островами этого района).

Арендаторам вменялось в обязанность готовить трепанга размером не менее одного вершка (около 4,5 см) в готовом виде, причем при обнаружении более 5% маломерных трепангов вся партия конфисковалась. Такая организация промысла облегчала надзор за правильной эксплуатацией трепанговых полей; заинтересовывала арендаторов в соблюдении правил, позволяющих сохранить запасы промыслового объекта на длительный срок; подготавливала постепенный переход промысла в исключительное распоряжение государства.

В 1926 г. трепанговый промысел был сдан в аренду правительственной организации ОКАРО (Охотско-Камчатское рыбопромышленное общество), которое к концу года слилось с Дальгосрыбтрестом. Лов трепанга проводился водолазными артелями. В состав артели входило 8 человек — водолаз, его помощник или сигнальщик, рулевой и 5 матросов. Каждая артель имела кунгас с водолазным оборудованием. Дальгосрыбтрест в зал. Петра Великого имел 30 таких кунгасов (Рутенберг, 1930).

Интенсификация водолазного промысла сдерживалась прежде всего технической отсталостью плавсредств. Одним из первых специалистов, отстаивающих необходимость замены парусных кунгасов моторными судами, был А. И. Разин (1931). Постепенно, благодаря усилиям нескольких передовых специалистов, была произведена модернизация водолазного флота.

После Великой Отечественной войны была проведена реорганизация рыбной промышленности Дальнего Востока и на базе Дальгосрыбтреста образовано Главное управление рыбной промышленности Приморья (Главприморрыбпром), в ведение которого и поступил промысел дальневосточного трепанга. В настоящее время этот промысел проводится Приморрыбпромом и полностью сосредоточен на рыбокомбинате на о-ве Попова под Владивостоком. Районы промысла и квота по участкам на каждый год определяются по результатам промысловой разведки ТИПРО, контроль за выполнением правил лова осуществляет Приморрыбвод.

### Орудия и методы промысла

До того как на промысле получили распространение водолазные аппараты, лов дальневосточного трепанга в Приморье велся простейшими орудиями — острогами и драгами.

Острога (рис. 49) представляла собой легкий деревянный шест длиной 5—6 м, имеющий на конце круглое или квадратное утолщение. В продельных в этих утолщениях бороздках укреплены четыре граниных стержня длиной около 0,5 м; внутренние грани их зазубрены. Лов трепанга острогой проводили с лодки, пользуясь ящиком с вставленным в дно стеклом. Драга для лова трепанга (рис. 49) состоит из массивной прямоугольной железной рамы с привязанным к ней сетчатым мешком. Нижняя подбора драги делалась из кожи или проволоки и на нее псаживался ряд свинцовых грузил, прижимающих подбору к грунту. Максимальная дневная производительность лова острогой составляла 150—200 экз., драгой — до 120 экз. (Масленников, 1894).

В Японии при лове дальневосточного трепанга использовали отличающиеся по конструкции орудия; основными из них были драга «кета-ами», трал «горота-ами» и сачок «ся-ами». Детальное описание этих орудий приводит М. Алексин (1912).

Водолазное снаряжение, широко используемое в Приморье с 1912 г., по конструкции мало отличалось от современного. Способ ведения водолазного промысла в 20-е гг. подробно описали М. В. Павленко (1920) и К. Липранди (1923)<sup>16</sup>: «Сначала снаряжается сред-

<sup>16</sup> Описания водолазного промысла у этих авторов совпадают абсолютно, вплоть до запятых (за исключением того, что в первой работе используется старая орфография, а во второй — новая), однако какие-либо ссылки в более поздней работе отсутствуют.

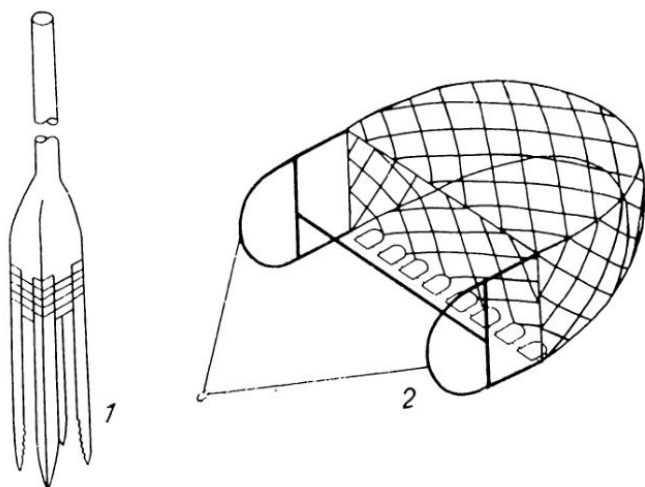


Рис. 49. Орудия, применявшиеся при промысле дальневосточного трепанга.  
1 — острога, 2 — драга

ней величины кунгас... Каждый кунгас обслуживается примерно шестью рабочими, не считая самого водолаза; по специальностям распределяются они так: один сигнальщик и рулевой, двое или трое у насоса для накачивания воздуха, один или двое чистят трепанга. На лов выезжают рано утром и ловят, по возможности, целый день. Прибыв на место лова, кунгас становится на якорь, затем рабочие одевают водолаза и по лестнице спускают его на дно. Обычно водолаз обходит небольшое пространство (докуда хватает воздушный шланг), добытые трепанги тут же складываются в корзину или мешок... Каждый улов сразу же чистится, промывается и складывается в бочата...» (Павленко, 1920, с. 23).

В настоящее время дальневосточный трепанг добывается со специально оборудованных водолазных мотоботов. Экипаж 6 человек: три водолаза, старшина мотобота, моторист и матрос. Норма выработки составляет 2,42 ц/сут на мотобот. Используется преимущественно вентилируемое водолазное снаряжение; в последние годы успешно применяется и снаряжение с открытой схемой дыхания (в автономном и шланговом вариантах).

Прибыв в район лова, мотобот становится на якорь или ложится в дрейф. Водолаз в качестве промыслового снаряжения использует багорок длиной около 45 см с острым жалом и питомзу — большой сетчатый мешок, посаженный на массивное металлическое кольцо диаметром 20—25 см, снабженное поперечной перекладиной — ручкой. Перекладина приваривается не по диаметру кольца, а смещена в сторону; благодаря этому при движении водолаза и подъеме питомзы на поверхность кольцо разворачивается, перекрывая устье мешка.

Схема движения водолаза под водой зависит в основном от характера распределения голотурий. Если животные сосредоточены узкой (1,5—2 м) полосой — например, вдоль камней, края водорослей

и др., — водолаз движется вдоль такого скопления прямолинейно. По скоплению, занимающему значительную площадь, водолаз обычно движется зигзагами — «змейкой» шириной 20—30 м. Под водой водолаз ориентируется по течению, рельефу дна, солнцу, следует сигналам, передаваемым по телефону с мотобота.

Встреченных трепангов водолаз накачивает жалом багорка и сбрасывает в питомзу. После ее наполнения (в питомзу входит около 100 кг голотурий) по сигналу водолаза ему спускают с мотобота сменную питомзу, пристегнутую карабином. Мотобот обычно держится над водолазом, который, для облегчения маневра его экипажа, старается двигаться преимущественно против течения. После подъема улова на поверхность экипаж мотобота как можно быстрее приступает к его обработке.

Сроки промысла в зал. Петра Великого установлены с 15 апреля по 15 июля и с 15 сентября по 1 октября. Таким образом, на протяжении года имеется два резко выраженных пика промысла. Летний перерыв приходится на период эстивации трепанга; зимний вызван чисто техническими трудностями проведения водолазных работ в холодной воде и опасностью, с которой сопряжена работа маломерных судов зимой. В других участках ареала дальневосточного трепанга сроки промысла могут значительно различаться. Так, у побережья про-ова Корея промысловый период продолжается обычно с февраля — марта по июль и с середины сентября до ноября включительно. Весьма варьируют сроки промысла у побережья Японии. В некоторых районах Хоккайдо заготовка трепанга идет в июле и августе; в большинстве префектур Хонсю обычные сроки промысла — весна и начало зимы. Продолжительность промысла также неодинакова — от 1 до 3 мес.

### Размеры вылова

Промысел дальневосточного трепанга имеет многовековую историю, однако точные данные о размере вылова этой голотурии по всему ареалу имеются лишь с 70-х гг. нашего века.

Данные об уловах трепанга у берегов Приморья с начала века до 1937 г. отрывочны и противоречивы (табл. 19). Ряд величин, приведенных в таблице, получен путем пересчета сведений с использованием данных по проценту выхода сухого продукта, средней массы одной особи, стоимости продукта.

Вылов дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого за последние годы составил:

Год	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979
Вылов, т	274	231	210	234	174	174	145	150	33	—

Необходимо иметь в виду, что данные отражают только результаты государственного промысла трепанга. Вылов голотурий любителями-аквалангистами не учитывается, хотя, по ориентировочным сведениям, его интенсивность соизмерима с государственным.

Общий вылов дальневосточного трепанга по всему ареалу, регистрируемый ФАО с 1973 г., весьма велик. Как видно из табл. 20, вылов дальневосточного трепанга в 10—30 раз превосходит вылов всех других видов голотурий, вместе взятых, и составляет 20—25% об-



Таблица 19. Вылов дальневосточного трепанга в заливе Петра Великого (ц)

Год	Сырец	Готовый продукт	Источник
1896		1190	Пальчевский, 1897
1912		42 (с арендных участ- ков)	Липранди, 1923
1919	11 000	1800	»
1921—1922		640	Сов. Дальний Восток, 1923
1925		Экспорт на сумму	Гвоздарев, 1928
1926		123,3 тыс. руб.	Закс, 1929
1927		600—700	»
1928		773	»
1929	10 000*	500	Закс, 1930
1931	3 000	1315*	Соловьев, 1932
	5 500		Бирюлина, 1972
1932	8 000		»
1933	6 700		»
1934	7 700		»
1935	5 700		»
1936	4 400		»
1937	3 600		»

\* Данные получены расчетным путем.

Таблица 20. Мировой вылов голотурий (т)

Район	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.
	Дальневосточный трепанг				
Япония	10 600	10 817	9 380	10 579	9 793
П-ов Корея	1 400	1 796	1 321	2 588	2 788
Итого	12 000	12 613	10 701	13 167	12 581
	Другие голотурии				
Индо-Пацифика	1 000	369	546	363	561

щего мирового вылова иглокожих. Основную массу мирового вылова дальневосточного трепанга дает Япония. Наиболее развит промысел в следующих 12 префектурах (в порядке снижения вылова): Хоккайдо, Ямагучи, Исикава, Нагасаки, Аомори, Айти, Хиросима, Миз, Фукусима, Хиого, Сага и Кагава, которые дают около 92,4% общего национального продукта.

Изготовление из разных видов промысловых голотурий полуфабриката — трепанга — издавна практиковалось в целом ряде районов Тихого и Индийского океанов. Одно из наиболее ранних описаний приготовления трепанга принадлежит С. Семперу (Semper, 1868; цит. по: Брэм, 1892, с. 512—513): «Большинство видов рода *Holothuria* накладываются друг на друга в большие железные чаши до трех футов в диаметре, так что образуют несколько выступающую из чаши кучу. Покрыв голотурий в несколько слоев большими листьями кукурузы (*Caladium esculentum*), их сначала хорошенько проваривают, потом парят, постоянно поливая очень малым количеством пресной воды... После первой варки их сушат на солнце на открытых деревянных подставках и затем два или три раза поочередно парят и сушат... Когда они, наконец, достаточно высохли и освобождены от морской соли, их раскладывают тонкими слоями в больших... сараях и подвергают в течение целых месяцев действию дыма и огня... С видами рода *Stichopus* приходится... обращаться более заботливо. Первая варка их производится в морской воде, так как они должны вовсе не подвергаться действию воздуха, иначе расплывутся. За первой варкой в морской воде следует вторая в пресной, а затем поочередное паренье и сушенье... Промыв его [трепанг] несколько раз и тщательно удалив внутренности и все посторонние частички песка, разбухшую кожу разрезают на мелкие кусочки, которые и едят в сильно приправленных пряностями супах или с различными другими кушаньями. Они так же мало, как и съедобные птичьи гнезда, имеют свой собственный вкус: это мягкие, имеющие молочный вид студенистые комки, которые европейцы едят лишь ради их удобоваримости, а сладострастные китайцы — ради приписываемых им возбуждающих свойств».

Методы приготовления трепанга в разных районах чрезвычайно разнообразны. Например, на некоторых островах Полинезии голотурий после лова потрошат, выжимают воду, патируют снаружи и изнутри сухой известью и сушат на солнце или на плетенках, под которыми поддерживается слабый огонь. Альфред Уоллес (возможно, несколько пристрастно) описывает получающийся при этом продукт следующим образом (цит. по: Брэм, 1892, с. 514): «Трепанг похож на колбасы, которые протасили бы сквозь закоптелую трубу, вывалив предварительно в илу».

Некоторые виды «коммерческих голотурий», например *Holothuria scabra*, содержат в коже тела значительное количество известковых спикул. В таких случаях при приготовлении трепанга иногда механическим способом удаляют наружные покровы. В некоторых районах, например в Шри-Ланка, используется особый способ обработки (Adithiyan, 1969). После двукратной варки голотурий помещают в ямы, вырытые во влажном песке, покрывают джутом и засыпают. За 12—18 ч поверхностный слой тела разрушается и легко удаляется промывкой в морской воде.

В Китае для приготовления трепанга животных вскрывают, извлекают внутренности, затем кипятят в чанах. Вареный трепанг раскладывают в сарае на тростниковых матах на высоте 1—1,5 м от пола и ведут копчение дымом в течение суток.

На Филиппинах неразделанных голотурий погружают в котел с кипящей водой и варят до 20 мин. После варки, когда ткани достигают определенной консистенции, животных разрезают и извлекают внутренности. Затем трепанг сушат на солнце и коптят 22—26 ч. В заключение копченый трепанг вновь сушится на солнце. Трепанг, подвергнувшийся копчению, отличается по внешнему виду и вкусу от сушено-соленого. Коптильный дым благодаря ароматическим веществам придает продукту специфический вкус, мясо оказывается более нежным по сравнению с сушеным. Однако копченый трепанг портится быстрее, чем сушено-соленый.

Издавна в странах Востока трепанг считался носителем целебной силы, и на его потребление накладывали заметный отпечаток религиозные воззрения. Требования к внешнему виду трепанга и в наше время далеко выходят за пределы утилитарных требований к внешнему виду пищевого продукта. Незначительные отклонения в окраске, форме тела, сохранности «шипов», длине или прямизне разреза — все это существенно обесценивает продукт. Поэтому некоторые способы приготовления трепанга, ранее широко использующиеся, например, в Японии, предусматривают удаление внутренностей без разрезания покровов. С этой целью животных выдерживают в пресной воде, пока они не выбросят внутренние органы, затем варят в целом виде в котлах, после чего прокалывают стенку тела для выпуска воды и сушат вначале над огнем, а затем на солнце.

Ниже рассматриваются методы обработки дальневосточного трепанга для пищевых целей, используемые в нашей стране и в Японии.

### **Изменения в тканях при хранении и обработке**

В сыром виде дальневосточный трепанг используется в пищу в незначительных количествах преимущественно в Японии. Свежеотловленных голотурий после удаления внутренностей нарезают ломтиками и приправляют соевым соусом и уксусом. Некоторое количество голотурий идет непосредственно на приготовление различных кулинарных блюд, однако подавляющая масса улова используется для изготовления полуфабрикатов.

В СССР и большинстве других стран для приготовления сушеного продукта — трепанга — используется только кожно-мышечный мешок этой голотурии. Хотя съедобную часть тела дальневосточного трепанга часто называют «мясом», это в основном дань традиции. «Мясо» трепанга — не мышечная, а соединительная ткань, представленная скоплением коллагеновых волокон, промежутки между которыми заполнены водянистым содержимым. Как уже отмечалось, ткани стенки тела трепанга резко отличаются по химическому составу от мяса других беспозвоночных низким содержанием белка и липидов, значительной обводненностью, очень высоким содержанием солей и низкой калорийностью (1700—3800 ккал/1000 г) (Кизеветтер, Калетина, 1939; Слуцкая, 1967, 1971).

При хранении на воздухе ткани дальневосточного трепанга подвергаются автолизу — размягчаются и превращаются в слизь. Оптимум рН для автолиза при температуре 15—18°C составляет 4,8. С увеличением температуры процесс ускоряется. Изменения, происходящие в «мясе» при хранении, детально исследовали И. Таникава с сотрудниками (Tanikawa et al., 1955; Tanikawa, Akiba, Yoshitani, 1955c; Tanikawa, Motohiro, Wakasa, 1955a).

Несмотря на выраженные автолитические процессы, ткани дальневосточного трепанга более устойчивы к аэробному и анаэробному бактериальному разрушению, чем мясо рыб. По мнению японских исследователей (Tanikawa, Motohiro, Wakasa, 1955a), это определяется гистологической структурой тканей голотурий и высоким содержанием в них воды. Можно предположить также, что устойчивость тканей к разложению объясняется бактерицидными и фунгицидными свойствами содержащихся в них тритерпеновых гликозидов.

Для определения степени свежести «мяса» дальневосточного трепанга предложены два способа — химический и механический (Tanikawa, Motohiro, Wakasa, 1955b). Наиболее точные результаты дает определение количества летучих азотистых оснований. Содержание этих соединений в 20 мг% рассматривается как начало процесса разложения. Безопасный предел свежести сырца дальневосточного трепанга можно принять соответствующим 10 мг% летучих азотистых оснований.

Механический способ определения свежести основан на явлении отвердевания тканей после вылова; при температуре 10°C ткани остаются твердыми от 4 до 44 ч. Определение степени свежести «мяса» по этому методу может проводиться с помощью используемых в технике приборов — твердомеров.

Время хранения сырца на воздухе очень сильно зависит от температуры (рис. 50). По данным Т. Н. Слущкой (1972 а, б), «мясо» трепанга очень устойчиво к воздействию низких температур при длительном морозильном хранении, что связано с высоким содержанием в нем гекоз и относительно низким — оксипролина.

При приготовлении трепанга обязательным процессом является термическая обработка — варка, преследующая несколько целей. Она убивает микроорганизмы, которые могут разрушить ткани голотурий до их высухания; увеличивает относительную толщину стенок тела готового продукта, уменьшает количество свободной воды, что ускоряет сушку. Повторная варка уменьшает количество токсичных веществ и соли в готовом продукте.

Термическая обработка увеличивает также и перевариваемость тканей, которая из-за высокого содержания коллагена и низкого — растворимых белков у трепанга значительно ниже, чем у мяса рыб (63 вместо 98%). Варка способствует частичному переводу коллагена в рас-

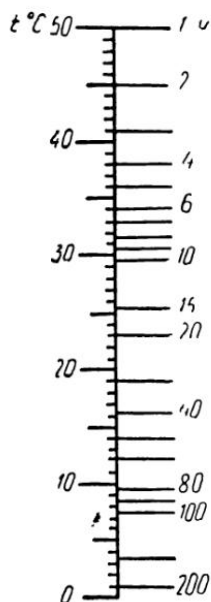


Рис. 50. Зависимость времени хранения сырца дальневосточного трепанга от температуры

творимую форму и увеличивает перевариваемость до 80—86% (Tanikawa, Akiba, Yoshitani, 1955в; Слуцкая, 1967, 1971). По данным Т. Н. Слуцкой (1976), коагуляция белков дальневосточного трепанга начинается при 35°C; температура сваривания лежит в пределах 75—80°C. Довольно высокие значения этих показателей она объясняет значительным количеством в коллагене трепанга нейтральных сахаров и высоким суммарным содержанием пролина и оксипролина.

Термическая обработка значительно меняет и физические свойства продукта (Tanikawa, 1955в). После варки ткани значительно сокращаются (при 70—80°C на 50—60%) и при надавливании легко повреждаются; если же сваренные ткани высушить, они поддаются разрыву с большим трудом.

Одна из главных задач, возникающих при обработке дальневосточного трепанга,— сохранение содержащихся в нем ценных химических соединений. Динамику количественного изменения гексозаминосодержащих веществ в процессе производства трепанга исследовали Т. Н. Слуцкая и И. П. Леванидов (1977). Потери этих веществ при увеличении времени варки растут, составляя при 30-минутной варке около 19, при 3-часовой — 22,5%. Авторами установлена зависимость между содержанием гексозаминосодержащих веществ и механической прочностью тканей. Этим подтверждается положение, что межучточное (основное) вещество соединительной ткани, в которой концентрируются мукополисахариды, цементирует коллагеновые волокна, увеличивая их устойчивость к действию растворителей и гидротермической обработке.

Была предпринята попытка разработать рациональную технологию обработки трепанга, позволяющую примирить противоположные тенденции: получить продукт с удовлетворительными механическими свойствами и в то же время уменьшить потери ценных гексозаминосодержащих веществ. Т. Н. Слуцкая и И. П. Леванидов установили, что длительное хранение голотурий в мороженом виде не оказывает влияния на содержание гексозаминосодержащих веществ; не разрушаются они и при стерилизации. Поэтому единственным, по мнению этих авторов, способом обработки трепанга, позволяющим сохранить физиологически активные вещества, является приготовление стерилизованных консервов (Слуцкая, Леванидов, 1977).

### Методы обработки

В нашей стране из дальневосточного трепанга готовят варено-сушеный, варено-солено-сушеный, варено-соленый и варено-мороженный трепанг (Технология обработки водного сырья, 1976). Наибольшее распространение получил варено-солено-сушеный (или просто солено-сушеный) трепанг, производство которого основано на корейском способе «сумисей». Технология его приготовления включает следующие операции (Технолог. инструкция ВРПО «Дальрыба» ТИ 77—74).

Разделку сырца проводят немедленно после вылова непосредственно на водолазном мотоботе. При разделке проводят ровный разрез через анальное отверстие; его длина не должна превышать по брюшку  $\frac{1}{3}$  длины тела, а по спине —  $\frac{1}{3}$  брюшного разреза. Через разрез удаляют внутренности и тушку тщательно промывают в морской воде. Разделанный сырец транспортируют с мест лова в плоских ящиках

или специальных бочках с пересыпкой льдом или льдосолевой смесью. Срок хранения трепанга до варки не должен превышать 24 ч.

После тщательной промывки трепанг направляют на первую варку, которую производят в морской или подсоленной до 3—4% воде. Трепанг загружают в кипящую воду, интенсивность нагрева должна обеспечивать второе закипание не позднее чем через 5 мин после загрузки. Продолжительность варки 30—40 мин. Воду после 3—4 варок сливают и заменяют новой.

После варки трепанг в горячем состоянии направляют на посол, проводимый в специальных чанах или бочках, закрытых крышкой, чтобы не допустить выхода пара. Расход соли — 15% к массе вареного трепанга. Продолжительность посола 4—7 сут.

После посола проводится вторая варка в профильтрованном тузлуке, оставшемся от посола. Продолжительность варки 10 мин.

Вареный трепанг направляют на обработку порошком древесного угля, которая применяется взамен окраски водными вытяжками из растительных дубителей (трава «иомоги» — *Artemisia vulgaris* var. *indica*). Для экспортного продукта окраска древесным углем менее предпочтительна; улучшение его качества может быть достигнуто использованием отечественных дубителей, в частности листьев или корней бадана (Кизеветтер, Калетина, 1939). Древесный уголь должен быть изготовлен из несмолистых пород дерева (дуб, ольха, береза), хорошо высушен, измельчен и просеян. Трепанг обсыпают древесным углем, тщательно перемешивают и затем удаляют избыток угольного порошка встряхиванием на ситах. Перемешивание необходимо проводить осторожно во избежание поломки шипов, снижающей сортность продукта.

Заключительной технологической операцией является сушка. Ее проводят на воздухе в ясную солнечную погоду в местах, хорошо обдуваемых ветром. Для сушки трепанг раскладывают в один ряд на настилы или специальные столы. Сушку ведут только днем, на ночь и при ухудшении погоды трепанг убирают. Продолжительность сушки в зависимости от погоды и размеров трепанга составляет 3—12 сут. Допускается проводить сушку в специальных оборудованных вентиляцией сушилках при температуре не выше 40°C. Выдерживание режима сушки чрезвычайно важно для сохранения внешнего вида продукта, что является решающим для экспортирования трепанга.

Высушенный трепанг сортируют и упаковывают в ящики вместимостью до 30 кг. Хранение сушеного трепанга производится в сухих хорошо проветриваемых помещениях при температуре 10—15°C.

В настоящее время солено-сушеный трепанг выпускается двух сортов — первого (ТУ 15—01 и 419—74). По органолептическим, физическим и химическим показателям он должен соответствовать следующим требованиям:

для первого сорта — ровный и короткий разрез, тщательное удаление внутренностей, покров сухой, равномерно покрытый порошком угля, цвет серо-черный или серо-пепельный, консистенция упруго-твердая, шипы целые, эластично-упругие, мясо на разрезе однородного серого цвета без сырых участков;

для второго сорта допускаются неправильные и более длинные разрезы, ломкие шипы и розовый оттенок мяса на разрезе, у 5% экземпляров — остатки внутренностей, у 20% — поврежденные шипы;

для обоих сортов содержание влаги не более 30%, поваренной соли — 20—30%. Срок хранения готового продукта 2 года.

По данным И. В. Кизеветтера (1962), солено-сушеный трепанг имеет следующий химический состав (%):

Влага	Жир	Белок	Зола	Углеводы (по разности)
10,8—31,6	1,8—3,7	31,9—40,3	30,4—43,7	2,3—3,0

Основные недостатки принятого в отечественной практике производства солено-сушеного трепанга — большая длительность и высокое содержание (до 30%) хлористого натрия в готовом продукте. Этих недостатков лишен способ приготовления пресно-сушеного трепанга, освоенный в ТИПРО в 1967—1971 гг. (Слуцкая, 1972). Была использована следующая технологическая схема: разделка; варка в морской воде (30 мин); первая сушка (70°C, 7 ч); варка на пару (3 ч); вторая сушка (70°C, 6 ч).

Выход сушеного продукта составил 8,6% от массы тела без внутренностей, содержание влаги — 12,4%, хлористого натрия — 14,2%. Пресно-сушеный трепанг заметно лучше набухает при отмочке и последующей варке. Набухание сопровождается изменением химического состава тканей, происходящим за счет их гидратации и перехода определенной части белка, минеральных веществ и гликопротеидов в раствор. Коллаген солено-сушеного трепанга подвергается гидролизу в меньшей степени, чем пресно-сушеного, а количество гликопротеидов, переходящее в усвояемую форму при переваривании, значительно выше в пресно-сушеном продукте. Таким образом, пресно-сушеные изделия имеют по сравнению с солено-сушеными ряд преимуществ, что позволило рекомендовать их в производство (Слуцкая, 1972).

### Другие виды продуктов

Неоднократно предпринимались попытки изготовить из дальневосточного трепанга консервы. Первый такой опыт у нас в стране был проделан в конце 20-х гг. (Закс, 1929). Предполагалось получить консервированный продукт, который только подготавливал бы трепанга к дальнейшей переработке. Отваренных голотурий без каких-либо добавок, в том числе и соли, укладывали в банки и стерилизовали. Консервированный описанным способом трепанг сохранил вкусовые качества и удовлетворительный внешний вид.

Опытные партии консервов с применением различной технологии изготавливались и позже (Зикеев, 1950; Эртель, 1955). И у нас в стране и за рубежом технология консервирования трепанга совершенствуется. Так, И. Таникава (Tanikawa, 1955a, b) предложил обрабатывать ткани трепанга уксусной кислотой для коагуляции белков, кипятить в воде и затем высушивать. Таким образом удалось устранить деформацию при обработке, ухудшающую внешний вид продукта.

Несмотря на некоторые успехи в консервировании, это направление в обработке дальневосточного трепанга не получило развития, и ассортимент консервов из трепанга очень невелик (Сб. технологических инструкций..., 1978). Значительно большее распространение, чем консервы, и в СССР, и в странах Востока получили кулинарные изде-

лия из трепанга. Отечественные способы приготовления этих изделий значительно более разнообразны, чем в Японии и Китае (Дары моря, 1968; Селюк, Шадрин, 1969).

Кроме кожно-мышечного мешка в Японии используются в пищу и внутренние органы дальневосточного трепанга — кишечник и гонады. Эти деликатесные продукты имеют значительно более высокую стоимость, чем «мясо» (иен за 1 кг):

Сырец	300—800
Варено-сушеный трепанг	6000
Ферментированный кишечник «коновата»	до 7000
Гонады	30 000

Очень специфическим продуктом является ферментированный кишечник дальневосточного трепанга — «коновата». По мнению М. Мотета (Mottet, 1976, с. 32), «Приготовленные «коновата» представляют собой грязно-коричневую смесь, содержащую длинные скользкие ленты внутренностей, которые выглядят несъедобными, а на вкус привыкшего к западной кухне человека даже хуже, чем на взгляд». Тем не менее в Японии этот продукт пользуется большим спросом, являясь очень популярной закуской. Технология приготовления «коновата» детально описана И. Таникава (1975).

Большинство продуктов, получаемых из голотурий, рассчитано на лиц с «восточным» вкусом. Исключение представляют продольные мышцы, по вкусу напоминающие мясо лучших сортов гребешка. Свежие мышцы имеют наилучший вкус при их обжаривании в масле или при обработке по любому рецепту, используемому для приготовления моллюсков. Предприняты и удачные попытки консервирования мышц голотурий (Mottet, 1976). Однако широкого распространения этот перспективный продукт пока не получил.



Сведения о высокой лекарственной ценности дальневосточного трепанга появились очень давно. Упоминания о трепанге встречаются уже в книге «У-ца-цзу» Сё Гжоо Чте при Минской династии во время правления Ван Ли (1573—1620 гг.). Продуктам из трепанга приписывают прежде всего стимулирующие и укрепляющие свойства; традиционная китайская медицина считает трепанга очень эффективным средством прекращения кровотечений. Представления о целебных свойствах трепанга отражаются в его китайском названии. Н. А. Пальчевский (1897, с. 2) писал: «Древние китайцы трепанга называли «сясон», «шякин», а позднейшие, признавая за ним такие же свойства, как за «ин-сыном», т. е. человек-корнем (по пекинскому произношению «жень-шень», по японски «ниндин»), называли его «хэй-сын», т. е. морской корень».

Естественно, что вокруг целебных свойств трепанга, как и многих других средств традиционной восточной медицины, существует множество легенд и домыслов, имеющих часто религиозную окраску. Это сказывается, например, в требованиях к внешнему виду продукта. По всей огромной территории, где встречается дальневосточный трепанг, стойко бытуют легенды о «голубых трепангах», обладающих чрезвычайными лекарственными свойствами и имеющих, соответственно, весьма высокую стоимость. Как показали Чжан Фын-ин и Жао Пу (Chang, Chao, 1951) на материале из зал. Чифу Желтого моря, белые голотурии, встречающиеся в этом районе, являются лишенными пигмента особями (альбиносам) дальневосточного трепанга, и мнение об их каких-то исключительных фармакологических качествах ни на чем не основано.

Современные исследования показали, что экстракты из дальневосточного трепанга обладают выраженной биологической активностью.

И. И. Брехман с сотрудниками (1968) исследовали влияние метанольного экстракта дальневосточного трепанга на «индекс индивидуальной радиочувствительности» (ИИР), стимулирующее и радиомиметическое действие. Метанольный экстракт из трепанга в дозе 50 мг/кг увеличивал ИИР на 35%, а в дозе 100 мг/кг — до 95% (панаксозиды, выделенные из женьшеня, увеличивали ИИР на 18%, элеутерозиды — на 54%). Стимулирующее действие, определяемое по продолжительности работы мышей до полного утомления, составило для экстракта из трепанга 1000 СЕД<sub>33</sub> в 1 г, тогда как для суммы панаксозидов и элеутерозидов 5880 и 7150 СЕД<sub>33</sub> соответственно.

Сравнение препаратов из трепанга с экстрактами растений семейства аралиевых — женьшенем, заманихой, элеутерококком, аралией маньчжурской — показало, что они обладают сходными антиоксидантными свойствами (Иванов и др., 1965). Было показано (Брехман, Гоненко, 1969), что хлороформ-метанольное извлечение из тканей трепанга содержит  $4 \cdot 10^5$  АРМЕД в 1 г, очищенный метанольный экстракт —  $6 \cdot 10^6$  АРМЕД, гликозидная фракция —  $1,3 \cdot 10^6$  АРМЕД (сумма панаксозидов содержит  $2,2 \cdot 10^4$  АРМЕД в 1 г).

Водно-метанольный экстракт из тканей кожно-мышечного мешка дальневосточного трепанга оказывает ингибирующее влияние на митотическую активность эпителия рогиовицы крыс (Мовчан и др., 1971). При введении относительно низких доз экстракта (8 мл/кг массы животного) торможение митотического цикла не сопровождается изменением соотношения фаз митоза и, по предположению О. Г. Мовчана с соавторами, является результатом действия на синтетическую фазу митотического цикла. Введение более высоких доз экстракта (10 мл/кг) наряду с уменьшением числа клеток рогиовицы, вступающих в деление, тормозит митоз на стадии метафазы.

Наиболее полно исследовано биологическое действие содержащихся в трепанге химических соединений, относящихся к трем группам: тритерпеновые гликозиды, гексозаминны и липиды.

### Тритерпеновые гликозиды

Обнаруженные в тканях дальневосточного трепанга тритерпеновые гликозиды обладают весьма высокой биологической активностью. Прежде всего была показана токсичность этих соединений. Гликозиды способны разрушать эритроциты крови; гемолиз обусловлен, по-видимому, способностью связывать холестерин цитоплазматической мембраны эритроцитов.

Ихтиотоксическое и гемолитическое действие этих соединений (на уровне экстрактов) впервые исследовал Т. Яманути (Yamanouchi, 1955<sup>17</sup>). Экстракты тканей дальневосточного трепанга были токсичны для рыб, однако степень токсичности оказалась в 1,5 раза ниже, чем экстрактов из *Slichopus chloronotus* и в 2 раза ниже, чем из *S. variegatus*. В таком же порядке у этих видов располагались и величины гемолитического индекса (на эритроцитах кролика).

Этот же автор провел исследование ихтиотоксичности и гемолитической активности сушеного продукта (трепанга), приготовленного из 14 видов промысловых голотурий. В эксперименте использовали водные экстракты, полученные кипячением кусочков трепанга в 100-кратном (по массе) количестве воды в течение 20 мин (т. е. процедура, довольно близкая к используемой при кулинарном приготовлении блюд из трепанга.— В. Л.). Сухой продукт из дальневосточного трепанга показал среднюю из группы голотурий ихтиотоксичность; гемолитическое действие его было относительно незначительно.

В то же время токсичность сушеного продукта значительно выше, чем сырых тканей. Так, 1:100 экстракт сушеного трепанга приводит к гибели 100% подопытных рыб (японская оризия) за 1 ч, тогда как 1:20 экстракт сырых тканей за 24 ч привел к гибели только 30% рыб. То, что продукты из трепанга не приводят к отравлению человека, Т. Яманути объясняет небольшими дозами поступающего в организм токсина и его ослаблением в кислой среде кишечника.

Стихопозиды А, А<sub>1</sub> и С, выделенные из дальневосточного трепанга, оказывают сильное токсическое действие на развивающиеся яйца морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Anisimov et al., 1972,

<sup>17</sup> Необходимо отметить, что Т. Яманути начал исследования токсичных соединений, содержащихся в голотуриях, в 1929 г. и опубликовал результаты еще в 1942 и 1943 гг., но эти сообщения были сделаны на японском языке и остались незамеченными.

1973). Вызываемые при этом аномалии в дроблении зависят от концентрации гликозида и стадии дробления яйца. Стихопозиды А и С влияют на деление яиц морских ежей при концентрации 1 мкг/мл между третьим — шестым часами развития. Полная остановка развития с последующим лизисом бластомеров наблюдается при концентрации 5 мкг/мл. Стихопозид А<sub>1</sub> обладает более высоким цитотоксическим действием, ингибирующий эффект наблюдается при 0,5 мкг/мл.

Стихопозид А<sub>1</sub> оказывает значительный ингибирующий эффект на синтез белка в культуре костного мозга крыс (Анисимов и др., 1971). Когда клетки костного мозга подвергались действию этого соединения короткое время (45 мин), синтез белка подавлялся в большей степени, чем синтез РНК и ДНК. С увеличением концентрации токсина и времени контакта с клетками (3 ч) наблюдалось неспецифическое подавление синтеза как белка, так и нуклеиновых кислот (Elyakov et al., 1972).

М. М. Анисимов с сотрудниками (1972) провели исследование антигрибковой активности выделенных из трепанга тритерпеновых гликозидов. В качестве биологических тестов использовали дрожжеподобные грибки *Candida albicans*, *C. tropicalis*, *C. utilis*, *C. krusei*, и дрожжи *Saccharomyces carlsbergensis*. Гликозиды трепанга показали очень сильную антигрибковую активность на всех исследованных штаммах микроорганизмов (ингибирующая концентрация 6,25—12,5 мкг/мл при общем диапазоне концентраций для гликозидов, выделенных из 15 видов тихоокеанских голотурий, 3—100 мкг/мл). Таким образом, дальневосточный трепанг представляет большой практический интерес в качестве источника получения фунгицидных препаратов.

Исследование биологической активности выделенного из дальневосточного трепанга тритерпенового гликозида голотоксина провел С. Шимада (Schimada, 1969). Голотоксин был получен из тканей кожно-мышечного мешка (выход — 87 мг вещества из 100 г сухой ткани). Для тестирования *in vitro* использовали раствор кристаллического вещества в диметилформамиде в концентрации 2 мг/мл. В концентрации 2,8—16,7 мкг/мл голотоксин оказывал угнетающее действие на *Trichophyton asteroides*, *Candida albicans* и другие виды грибов. Он оказался высокоэффективен *in vitro* против целого ряда патогенных организмов растительного происхождения. В то же время голотоксин почти не действовал на грампозитивные и грамотрицательные бактерии и микробактерии. При клиническом испытании влияния голотоксина на поверхностные дерматофитозы он вызывал определенное улучшение в 88,5% случаев; побочный эффект почти не отмечался.

Данные, полученные С. Шимада, относятся к веществу, представляющему собой смесь голотоксина А, В и С. И. Китагава с сотрудниками (Kitagawa et al., 1976b) провел сравнительное исследование ингибирующего действия указанных голотоксина А на рост 9 видов микроорганизмов. Минимальная ингибирующая концентрация для голотоксина А варьировала в пределах 0,78—6,25 мкг/мл, голотоксина В — 0,78—12,5 и голотоксина С — 3,12—25,0 мкг/мл (антигрибковое действие исследованных для сравнения растительных сапонинов проявлялось в концентрациях, превышающих 100 мкг/мл). По имеющимся данным (Kitagawa et al., 1976b), антигрибковое действие стероидных и тритерпеновых гликозидов не связано ни с их способностью обра-

зовывать нерастворимый комплекс с холестерином, ни с величиной гемолитического индекса, а обуславливается строением олигосахаридной части молекулы.

### Липиды

Высокая неопределенность липидов дальневосточного трепанга, большое содержание высокомолекулярных полиненасыщенных жирных кислот и наличие фосфатидилхолина позволили П. А. Манасовой предположить возможность антисклеротического действия этих соединений (Манасова, 1974, 1978а, б; Щепин и др., 1975).

Первоначальный анализ действия липидов был проведен на кроликах, у которых после 6-суточного голодания развивалась гиперхолестеринемия. Разовое пероральное введение липидов трепанга (0,2 г/кг) привело к значительному снижению показателей липидного обмена. Уровень холестерина снизился на 36,6%,  $\beta$ -липопротеидов — на 36,1%, фосфора — на 35,1%, коэффициента холестерин/фосфолипиды — на 14,8%. Десятикратное пероральное введение липидов трепанга оказалось эффективным при алиментарной пищевой гиперлипидемии. Уровень общего холестерина снизился в 2,1 раза, при этом резко возросла прочность связи холестерина с белками. Полученные данные свидетельствуют также о способности липидов трепанга устранять или уменьшать липоидоз клеток печени, снижать холестеринемии и содержание фосфолипидов.

Установлено значительное увеличение под действием липидов трепанга времени свертывания крови. Эти наблюдения открывают возможности «неспецифического» благоприятного воздействия на коагуляционные свойства крови, что имеет большое значение для лечения и профилактики атеросклероза. Было показано, что введение животным липидов трепанга приводит к благоприятному изменению белкового спектра крови.

Морфологическое и гистохимическое исследования органов и тканей кроликов, которым перорально вводили липиды трепанга, показали значительное уменьшение количества липидных включений и изменение картины их распределения в стенке аорты и печени. Можно предположить, что липиды трепанга способствуют образованию растворимых эфиров холестерина и их удалению из пораженных органов.

Полученные данные свидетельствуют о том, что применение липидов трепанга приводит к существенному улучшению состояния липидного и белкового обмена в крови и печени животных, способствует регрессии уже имеющихся изменений, ускоряет процесс резорбции липидных накоплений в крови и тканях, значительно интенсифицирует окислительно-восстановительные процессы в организме. По мнению П. А. Манасовой, высокая антисклеротическая активность липидов дальневосточного трепанга позволяет рекомендовать их как высокоэффективный комплексный препарат широкого антисклеротического действия и открывает перспективы использования его в клинике.

### Гексозамины

В начале 50-х гг. И. Таникава (Tanikawa, 1955а) обратил внимание на высокое содержание в тканях трепанга мукополисахарида

хондроитинсульфата, имеющего высокую биологическую активность. Это соединение нашло применение в клинике при лечении атеросклероза и сопутствующих заболеваний. В опытах на животных установлено, что пищеварительный тракт содержит ферменты, способные разрушать хондроитинсульфат, входящий в состав гликопротеинов, с высвобождением свободных аминсахаров, которые вовлекаются затем в процесс обмена веществ. Это позволило Т. Н. Слуцкой (1972) высказать предположение, что действующим началом биологически активных углеводов комплексов типа хондроитинсульфата являются входящие в их состав аминсахара — галактозамин и глюкозамин. Установлено, что глюкозамин усиливает действие антибиотиков, задерживает рост некоторых злокачественных образований, применяется при лечении сердечно-сосудистых заболеваний (Николаева, 1969).

Общее количество гексозаминов в тканях дальневосточного трепанга (0,11—0,12% от сырого вещества) почти на порядок превышает их содержание в мясе рыб (не выше 0,017%). По мнению Т. Н. Слуцкой, именно высокое содержание в тканях трепанга хондроитинсульфата определяет биологическую ценность этого продукта. Разработанные в ТИПРО технологические приемы позволяют значительно уменьшить потери этого соединения в процессе обработки трепанга (Слуцкая, Леванидов, 1977).

В тканях дальневосточного трепанга обнаружены такие ценные в фармакологическом отношении компоненты, как метионин (Наседкина и др., 1973), органически связанный йод (Кизеветтер, 1962; Парамонова и др., 1966), витамины (Кизеветтер, 1962; Бурлакова и др., 1972), простагландины (Манасова, 1978а; и др.).

Таким образом, дальневосточный трепанг содержит богатый набор биологически активных химических соединений, которые, действуя раздельно или в комплексе, обуславливают высокую фармакологическую ценность получаемых из него продуктов.

Запасы дальневосточного трепанга повсеместно сокращаются, и для их восстановления необходимо осуществление комплекса специальных мероприятий. К ним относятся соблюдение режима промысла (квоты вылова, установленных сроков промысла, минимального промыслового размера животных и др.), меллорация участков обитания трепанга, улучшение его естественного воспроизводства, организация искусственного культивирования. Большинство из этих вопросов еще не разработаны, и по ним могут быть высказаны лишь самые общие соображения.

### Регламентация промысла

Первые попытки как-то регламентировать промысел дальневосточного трепанга относятся еще к концу прошлого века. Тралы и драги, которые применялись в те годы, позволяли проводить лов только на небольших глубинах и не могли нанести существенного ущерба запасам трепанга. Ситуация резко изменилась, когда на промысле начали применяться гораздо более производительные водолазные аппараты; это вызвало серьезное беспокойство у ряда специалистов. Так, С. Масленников в 1894 г. писал, что ловля водолажными аппаратами как промысел вредна и должна быть допускаема с большими предосторожностями. Свое мнение он основывал на сравнительном анализе результатов уловов с помощью водолазных аппаратов и ручных орудий лова. В улове водолазов было в среднем на 30% больше мелких неполовозрелых особей, чем при добыче острогами и драгами. Таким образом, С. Масленников возражал не против применения водолазных аппаратов как таковых, а против хищнических методов промысла, возможность которых давало использование водолазной техники.

В дальнейшем отношение к водолазному промыслу коренным образом изменилось, и в 1923 г. при массовом лове трепанга использование драг, тралов и острог было запрещено, и напротив, разрешалось только применение водолазных аппаратов.

Весьма значительным достижением в деле сохранения запасов трепанга было введение «трехпольной системы», предусматривающей лов только на одном поле, на которое возвращались через два года. Такая система была введена еще до революции; когда в 1923 г. мелкий частный промысел был запрещен и производство промысла передано трем крупным предпринимателям, непременным условием промысла было каждый год пользоваться только одним полем. К сожалению, в дальнейшем этот простой и весьма действенный порядок промысла был незаслуженно забыт.

Современные данные о темпах роста дальневосточного трепанга показывают, что два года — недостаточный срок для «отдыха» промыслового участка, и этот срок необходимо увеличить в 3—4 раза. По мнению опытных водолазов-трепанголов, на полное восстановление

истощенного промыслом участка трепангового поля необходимо 6—10 лет.

К числу мер, регламентирующих промысел трепанга, относится летний перерыв в промысле, обеспечивающий нормальное воспроизводство. Первым документально обосновал мнение о вреде промысла трепанга в летнее время в конце прошлого века С. Масленников (1894). Проанализировав результаты такого промысла, он пришел к выводу о безусловной необходимости запрета сбора трепанга в летние месяцы. Интересно, что Масленников исходил при этом из анализа структуры популяции, не принимая во внимание более низкое качество продукта, получаемого летом, что неоднократно делалось в дальнейшем.

### Улучшение условий обитания и естественного воспроизводства

Как и у большинства других видов морских организмов с пелагической личинкой, наиболее уязвимые стадии развития дальневосточного трепанга — период оседания личинок и роста молоди. Взрослые животные наиболее чувствительны к неблагоприятным внешним воздействиям в период сезонного гипобоза. Характерная особенность биологии дальневосточного трепанга — потребность в укрытиях, необходимых для выживания как молоди, так и взрослых ослабленных после нереста особей. Отсутствие или недостаток укрытий лимитирует распределение трепанга на значительных участках побережья, гидрологические условия которых вполне благоприятны для обитания рассматриваемого вида. Поэтому создание искусственных убежищ может явиться одним из действенных средств увеличения численности этой голотурии.

Эта идея имеет весьма давнее происхождение, о чем свидетельствует выдержка из неоднократно упоминавшейся работы К. Мицукури (Mitsukuri, 1903, с. 20—21): «...во-первых, некоторые участки, где голотурии имеют устойчиво высокую численность, должны быть отобраны как резервные для размножения, и здесь все виды промысла должны быть запрещены круглогодично. Во-вторых, на этих резервных или других подходящих участках на мелких местах необходимо соорудить насыпи или гряды из неплотно наложенных камней с большим количеством больших и маленьких щелей, пещер и темных проходов, обеспечивающих летнее убежище взрослым голотуриям и укрытые защищенные пространства развивающимся личинкам и молодым голотуриям, которые будут естественно собираться в таких местах. Мне кажется, что такие насыпи или гряды лучше располагать по линиям, перпендикулярным к берегу, чтобы они находились на разной глубине воды. Необходимо изучить величину промысла в данном районе, с одной стороны, и количество животных, обеспечиваемое резервными участками с каменными насыпями для размножения и животными за пределами этих участков, с другой, и тщательно поддерживать равновесие между этими величинами или, если желательно увеличение (популяции — В. Л.), поступление должно быть больше величины вылова. Размеры и количество резервных участков для размножения и протяженность сооружаемых каменных насыпей или гряд необходимо исследовать для каждого конкретного района...

После того как я пришел к этим мерам по охране *Stichopus japonicus*, исходя из его местообитаний и биологии, мой друг доктор Кисинуи побывал на отдаленном острове Оки и обнаружил, что его жители уже в течение столетия или более сооружают насыпи из камней на мелководье, чтобы увеличить численность голотурий. Деревенские старейшины пришли к этому, исходя из практического опыта. Воистину нет ничего нового под солнцем!»

Эффективность создания искусственных убежищ для трепанга была экспериментально проверена в Китае. Опыты проводились в бух. Байдайхэ Желтого моря в 1954—1955 гг. (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958). На нескольких участках дна, выбранных на глубине 3—4 м, производили набрасывание куч камней тремя рядами; расстояние между рядами было около 20 м, между кучами в рядах — 10 м. На этих же участках набрасывались связки веток для оседания молодежи. На одном из участков было выпущено около 1800 взрослых голотурий, на втором — 4000 молодых особей (длина тела до 15 см). Так как камни под действием собственной тяжести и штормов оседали в песок, в дальнейшем они набрасывались сплошной грядой на фундамент из коротких свай, что позволило предотвратить оседание.

Периодические проверки показали, что в кучах камней происходит оседание личинок и подрастание молодежи трепанга. Некоторое количество голотурий как рождения текущего года, так и вновь выпущенных держалось вблизи экспериментальных гряд и сосредоточивалось между камнями в период летнего гипобиоза (июль — октябрь). На экспериментальном участке животные нормально развивались и росли. Результат эксперимента с ветками был неудовлетворителен, так как ветки разбрасывались штормами.

Проведенный эксперимент показывает, что создание даже простейших искусственных убежищ для трепанга дает хорошие результаты и проблемы, возникающие при этом, носят чисто технический характер. Успешные опыты по воспроизводству дальневосточного трепанга проводились и в Японии (Tsuchi, Matsumoto, 1954; Suguri, 1965).

Специальные сооружения для защиты и облегчения воспроизводства относятся к числу устройств, которые принято именовать искусственными рифами. Эффективность такого рода устройств для охраны целого ряда видов морских организмов очень велика. Общая длина искусственных рифов в некоторых странах исчисляется многими тысячами километров, успешно решаются проблемы обеспечения их штормоустойчивости и технологичности, улучшаются экономические показатели. Таким образом, создание специализированных рифов для охраны и воспроизводства дальневосточного трепанга — задача вполне осуществимая и может явиться одним из важных средств увеличения численности рассматриваемого вида.

### Культивирование

Искусственное воспроизводство является одним из действенных методов восстановления запасов промысловых организмов, хотя и сопряжено с серьезными техническими трудностями и требует значительных капитальных затрат. В СССР технология промышленного культивирования дальневосточного трепанга только разрабатывается,



но к 1990 г. намечено вырастить в морских хозяйствах не менее 1 тыс. т этой голотурни.

В 50-х гг. предпринимались попытки использовать для воспроизводства трепанга высокую регенеративную способность этой голотурни: тело трепанга разрезали на части и помещали их на дно на небольшую глубину (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958; Choe, 1963). Недостигающие части тела через 6—8 мес восстанавливались, но очень небольшие темпы роста делают этот способ бесперспективным для производственных целей. Таким образом, воспроизводство трепанга может быть основано только на выращивании его молоди из личинок.

Молодь трепанга принципиально можно получать двумя путями: а) сбором ее с искусственных субстратов — коллекторов, выставленных в море в период естественного нереста голотуррий; б) выращиванием из личинок, полученных в результате нереста производителей в искусственных условиях. Метод сбора молоди с коллекторов дает хорошие результаты. Так, в некоторых районах с одного стандартного коллектора для сбора личинок гребешка собирают 300—700 экз. молоди трепанга. На специальных коллекторах, в которых в качестве наполнителя используется анфельция, численность трепанга еще выше. Однако данных, позволяющих оценить эффективность этого метода в условиях массового выращивания, очень мало.

При получении личинок в искусственных условиях одной из важнейших операций является искусственное оплодотворение. Первые попытки искусственного оплодотворения яиц дальневосточного трепанга предпринял К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), но они оказались безуспешными. Этот же исследователь попытался осуществить искусственный нерест трепанга, но также неудачно. Впервые успешные эксперименты по искусственному оплодотворению яиц трепанга были проведены в Японии в 1937 г., а в 50-х гг. японские ученые вырастили в лабораторных условиях молодь трепанга (Imai et al., 1950). В 1954 г. искусственное оплодотворение яиц дальневосточного трепанга было освоено на экспериментальной базе в Китае (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958).

Китайские исследователи использовали два метода: оплодотворение половых желез, извлеченных из тела голотуррий, и индуцированный нерест. Первый метод дает меньший выход оплодотворенных яиц (65—70%) и по этой причине, а также из-за высокой трудоемкости мало пригоден для промышленных целей. В то же время он очень удобен для получения небольших партий оплодотворенных яйцеклеток и личинок.

Основные приемы проведения искусственного оплодотворения яиц дальневосточного трепанга *in vitro* следующие:

- 1) отловленных голотуррий помещают в сосуд с морской водой на 3—4 сут. Температура воды должна быть на 1—2°C выше температуры в море;

- 2) на спинной стороне животных делают разрез и извлекают половые железы, которые помещают (раздельно мужские и женские) в стаканы с профильтрованной водой;

- 3) пинцетом разрывают женские половые железы, высвобождая яйцеклетки;

- 4) яйцеклетки отфильтровывают через грубую марлю или газ и проводят оплодотворение. Для повышения уровня оплодотворяемо-

сти желательно, чтобы яйцеклетки находились в сосуде перед оплодотворением от 1 до 3 ч. Сперма добавляется пипеткой в количестве 2—3 капель, затем содержимое сосуда перемешивают стеклянной палочкой.

Возможны некоторые модификации указанной методики с использованием приемов, разработанных для искусственного оплодотворения яиц морских ежей (Бузников, Подмарев, 1975).

При искусственном индуцировании нереста отловленные в море трепанги помещались в резервуар с морской водой, продуваемый воздухом. Температура в резервуаре с помощью терморегуляторов поддерживалась на уровне 23—24°C. При этих условиях голотурии нерестились в течение 3—7 дней. Нерест наблюдался чаще в вечернее время, от 22 до 24 ч, иногда утром; обычно вначале первыми начинали нереститься самцы. При таком способе был достигнут очень высокий уровень оплодотворяемости — 90 и даже 100% (Чжан Фын-ин, У Боо-линь, 1958).

Основные вопросы, связанные с обработкой биотехники получения у дальневосточного трепанга зрелых половых продуктов, стимуляции нереста и выращивания личинок до стадии жизнестойкой молоди в условиях Приморья, рассмотрены Н. Д. Мокрецовою (Мокрецова, Рубан, 1973; Мокрецова, 1973а, б, 1976, 1977, 1978).

Для стимуляции созревания половых продуктов производители помещаются в сосуды, температура в которых равна температуре воды в море. После адаптации в течение 1—2 сут температура воды постепенно (на 1—2°C в сутки) повышается до 25°C. Более высокая температура (27—29°C) отрицательно сказывается на состоянии половых продуктов. Оптимальная плотность посадки производителей — 1 экз. на 5 л воды при условии хорошего аэрирования воды и полной ежесуточной ее смены. Поскольку внешний половой диморфизм у дальневосточного трепанга не выражен, в один сосуд для большей вероятности попадания в него особей обоих полов следует помещать не менее 8—10 животных.

При соблюдении условий содержания производителей обеспечивается почти 100%-ное оплодотворение яиц. Температурная стимуляция позволяет вызывать нерест на 1,5—2 мес раньше, чем в естественных условиях. Биологической предпосылкой для такого сдвига являются наличие в репродуктивном цикле трепанга двух генераций ооцитов и весьма непродолжительный период отдыха гонад.

Яйца дальневосточного трепанга несколько тяжелее воды и оседают на дно сосуда, поэтому при инкубировании в производственных масштабах могут потребоваться устройства для поддержания их во взвешенном состоянии. Наилучшие результаты культивирования были достигнуты при плотности посадки яиц в инкубационный сосуд около 1,5 тыс. на 1 л воды. При значительном повышении плотности посадки снижается выход нормально развитых личинок и увеличивается неравномерность их развития.

Личинки, полученные от одних и тех же производителей и развивающиеся в одинаковых условиях культивирования, значительно различаются темпами роста и сроками прохождения метаморфоза. При температуре воды 21—23°C наиболее быстро развивающиеся личинки заканчивают метаморфоз на 10—12-е сут с момента оплодотворения, а основная масса превращается в молодь на 12—16-е сут.

По данным Н. Д. Мокрецовой, на ранних стадиях развития гибнет 3—10% личинок. Наиболее высокая смертность (до 60% и более) наблюдается при переходе от стадии аурикулярия к стадии долюлярия. Выход осевшей молоди от числа аурикулярной достигал 5—10%. Наилучшие результаты выращивания были получены при плотности посадки личинок 0,5—1,0 тыс./л. При значительном повышении посадки резко увеличивается смертность личинок и происходит задержка или остановка метаморфоза.

Определяющую роль при развитии яиц и личинок в экспериментальных условиях играет температура. Оптимальная температура для развития как яиц, так и личинок — 21—23°С (т. е. она находится приблизительно в тех же пределах, что и температура воды в море в период развития личинок). Верхний предел для нормального разви-

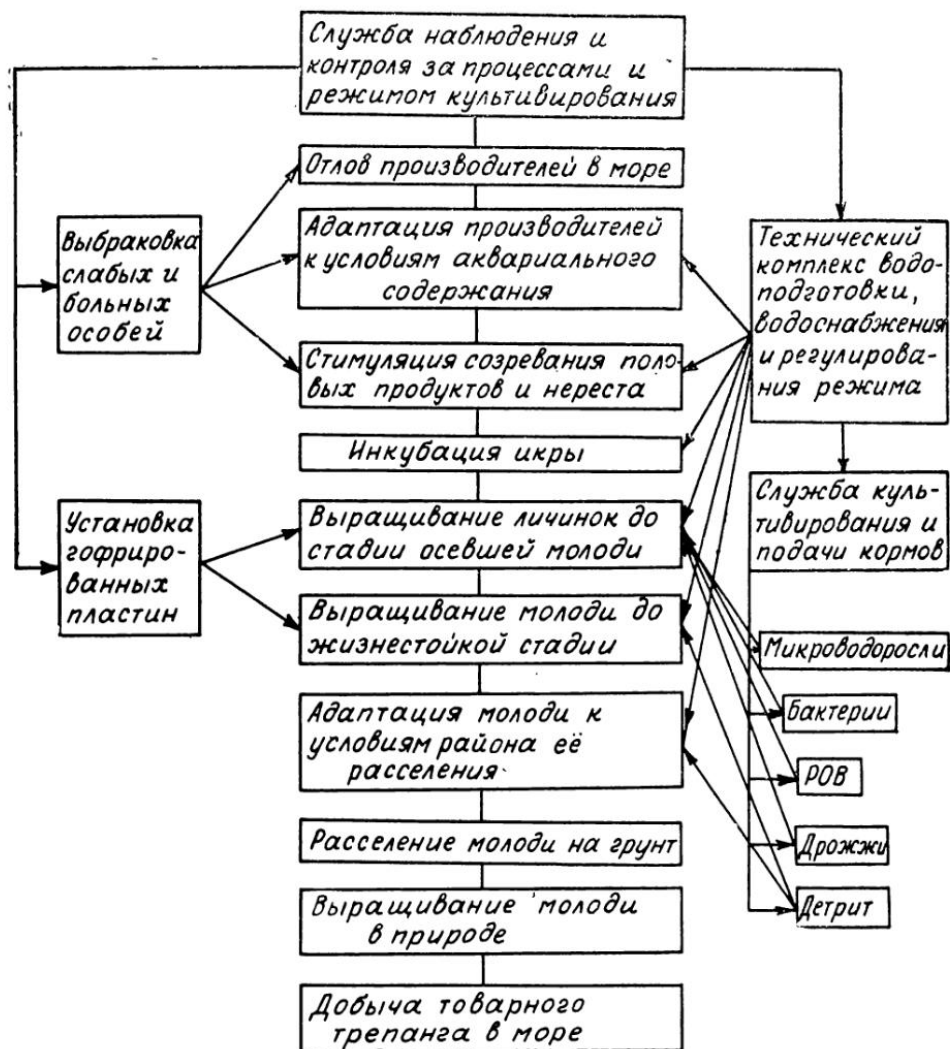


Рис. 51. Схема культивирования дальневосточного трепанга. (По: Мокрецова, 1978)

тия личинок — около  $26^{\circ}\text{C}$ . При повышении температуры воды до  $28^{\circ}\text{C}$  увеличивается количество уродливых форм, при более высокой температуре развитие личинок прекращается. Личинки трепанга нормально развиваются при солености не ниже 25—29‰. Даже кратковременное снижение солености до 10‰ (1,5 ч) 15 и 20‰ (5 ч) приводит в конечном счете к их гибели.

В настоящее время в отделе марикультуры ТИНРО разработана принципиальная схема культивирования дальневосточного трепанга (рис. 51), предусматривающая полный или частичный контроль за всеми стадиями — от отлова производителей в море до выращивания товарного трепанга (Мокрецова, 1978). Отдельные блоки этой схемы отработаны в лабораторных условиях, однако потребуются еще значительные усилия специалистов для того, чтобы обеспечивать производственные масштабы воспроизводства трепанга.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алексин М.** Трепанг (*Stichopus japonicus* Selenka) и его промышленное значение. Спб., 1912. 63 с. (Рыбные промыслы Дальнего Востока; Вып. 6).
- Анисимов М. М., Прокофьева Н. Г., Кузнецова Т. А., Перетолчин Н. В.** Влияние некоторых тритерпеновых гликозидов на синтез белка в культуре клеток костного мозга крыс.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 1, с. 137.
- Анисимов М. М., Щеглов В. В., Стоник В. А.** и др. Сравнительное изучение антигрибковой активности тритерпеновых гликозидов тихоокеанских голотуррий.— ДАН СССР, 1972, т. 207, вып. 3, с. 711—713.
- Баранова З. И.** Иголкожие Берингова моря.— В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. М., 1957, вып. 4, с. 149—266.
- Баранова З. И.** Иголкожие залива Посыета Японского моря.— В кн.: Фауна и флора залива Посыета Японского моря. Л.: Наука, 1971, с. 242—264. (Исслед. фауны морей; Вып. 8 (16)).
- Баранова З. И.** Тип Иголкожие (Echinodermata).— В кн.: Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука, 1976, с. 114—120.
- Баранова С. И., Кульга А. Л., Анисимов М. М.** и др. Сравнительное изучение влияния гликозидных фракций тихоокеанских голотуррий на биосинтез РНК в культуре дрожжевых клеток.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1973, № 2, с. 284—286.
- Барташевская М. В., Криктивный И. А., Коваленко С. П., Бердышев Г. Д., Галкин В. В.** Отсутствие мутагенного действия гетерологичной ДНК на аргининзависимый штамм *Aspergillus nidulans*.— Генетика, 1970, т. 6, № 7, с. 174—176.
- Беклемишев В. Н.** Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 2-е изд. М.: Сов. наука, 1959. 698 с.; 3-е изд. М.: Наука, 1964. Т. 1. Проморфология. 432 с.; Т. 2. Органология. 446 с.
- Бирюлин Г. М., Бирулина М. Г., Микулич Л. В., Якунин Л. П.** Летние модификации вод залива Петра Великого.— В кн.: Океанография и морская метеорология. Л.: Гидрометеиздат, 1970, с. 286—299.
- Бирулина М. Г.** Запасы трепанга в заливе Петра Великого.— В кн.: Вопросы гидробиологии некоторых районов Тихого океана. Владивосток, 1972, с. 22—32.
- Бирулина М. Г., Козлов В. Ф.** К методике определения возраста трепанга по весу.— Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 10, с. 1564—1568.
- Брегман Ю. Э.** Рост голотуррии *Stichopus japonicus* в бухте Троицы залива Петра Великого.— В кн.: Научные сообщения Института биологии моря, вып. 2. Владивосток, 1971а, с. 31—33.
- Брегман Ю. Э.** Рост трепанга (*Stichopus japonicus*) в заливе Петра Великого.— Зоол. ж., 1971б, т. 50, вып. 6, с. 839—845.
- Брегман Ю. Э.** Взаимосвязь роста и энергетического обмена у некоторых донных беспозвоночных залива Посыета (Японское море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973.
- Брехман И. И., Гоненко В. А.** Антирадиометрическое действие некоторых природных соединений.— Биол. науки, 1969, вып. 7, с. 51—53.
- Брехман И. И., Климашевская А. В., Гоненко В. А.** Влияние некоторых биологически активных веществ на «индекс индивидуальной радиочувствительности». Владивосток, 1968. 9 с. Рукопись деп. в ВИНТИ 27.11.69, № 1220—69 Деп.
- (Бриттен М.) Britten M.** Holothurien aus dem japanischen und Ochotskischen Meer.— Изв. импер. акад. наук, 1906, сер. 5, т. 25, № 1 и 2, с. 1—35 (123—157).
- Брыков В. А., Вольфсон В. Г.** Сравнительное изучение структуры геномов некоторых представителей типа Echinodermata.— В кн.: Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., 1977, с. 10—11.
- Брэм А. Э.** Жизнь животных/Под ред. К. К. Сент-Илера. Спб., 1892. Т. 10. Низшие животные. 767 с.
- Будин И. Н.** Распределение некоторых видов донных беспозвоночных в прибрежной полосе залива Петра Великого.— В кн.: Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 34—37.
- Бузников Г. А., Подмарев В. К.** Морские ежи *Strongylocentrotus drobachiensis*,

- S. nudus* *S. nitermedius*. — В кн.: Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975, с. 188—216.
- Бурлакова Е. В., Васьяковский В. Е., Сыскин Г. А. Морские организмы как источники антиоксидантных препаратов. — В кн.: Структура, биосинтез и превращение липидов в организме животного и человека: Тез. докл. Л., 1972, с. 28—29.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956, 256 с.
- Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. — Усл. соврем. биол., 1966, № 2, с. 274—293.
- Винокурова Т. Т. О сезонной и краткопериодной изменчивости гидрологических характеристик в заливе Петра Великого. — Изв. ТИНРО, 1977, т. 101, с. 7—12.
- Галкин В. В. Выделение и свойства нуклеиновых кислот и нуклеаз трепанга *Stichopus japonicus armatus*: Автореф. дис. канд. биол. наук. Киев; АН УССР, Ордена Ленина Ин-т биохимии, 1972.
- Галкин В. В., Бердышев Г. Д. Состав оснований и физико-химические свойства дезоксирибонуклеиновой кислоты моллуска трепанга. — В кн.: 2-й Дальневосточный симпозиум по биосинтетической химии. Владивосток, 1969, с. 29.
- Галкин В. В., Бердышев Г. Д. Выделение, свойства и возрастные изменения активности нейтральной дезоксирибонуклеазы кишечника и мышц трепанга *Stichopus japonicus*. — Ж. эволюц. биохим. и физиол., 1970, т. 6, № 4, с. 366—372.
- Галкин В. В., Бердышев Г. Д. Характеристика рибонуклеиновых кислот трепанга. — Гидробиол. ж., 1971, т. 7, № 6, с. 67—71.
- Галкин В. В., Мазин А. Л., Бердышев Г. Д. Выделение и характеристика дезоксирибонуклеиновой кислоты трепанга *Stichopus japonicus*. — Ж. эволюц. биохим. и физиол., 1970, т. 6, № 5, с. 494—498.
- Гвоздарев А. А. Второстепенный экспорт ДВК. — Эконом. жизнь Дальнего Востока, 1928, № 9, с. 60—65.
- Голдовский А. М. Основы учения о состояниях организма. Л.: Наука, 1977, 116 с.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории. — Биол. моря, 1979, № 4, с. 68—73.
- Дары моря/Л. Зенкевич, Г. Коробкина, С. Михайлов, Р. Штейман. М.: Экономика, 1968, 215 с.
- Дерюгин К. М. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море). — Сб., посвящ. науч. деятельности Н. М. Книповича. М.; Л.: Пищепромиздат, 1939, с. 115—142.
- Дембицкий В. М. Плазмалогены в фосфолипидах морских беспозвоночных. — Биол. моря, 1979, № 3, с. 86—90.
- Дембицкий В. М., Васьяковский В. Е. Распределение плазмалогенов в различных классах фосфолипидов морских беспозвоночных. — Биол. моря, 1976, № 5, с. 68—72.
- Дмитриев А. Ф. Подводные наблюдения над поведением трепангов. — Природа, 1955, № 6, с. 96.
- Дьяконов А. М. Определитель иглокожих дальневосточных морей. Владивосток, 1949, 130 с. (Изв. ТИНРО; Т. 30).
- Дьяконов А. М., Баранова З. И., Савельева Т. С. Заметка о голотуриях (Holothurioidea) района Южного Сахалина и Южных Курильских островов. — В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. М., 1958, вып. 5, с. 358—380.
- Еляков Г. Б., Кузнецова Т. А., Васьяковский В. Е. Состав гликозидной фракции из *Stichopus japonicus*. — Хим. природных соедин., 1968, № 4, с. 253—254.
- Жакин А. В. Кормовая ценность искусственного детрита и естественного корма для трепанга *Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka. — В кн.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток, 1977, вып. 8, с. 51—53.
- Жакин А. В. Сезонные изменения интенсивности обмена у дальневосточного трепанга в заливе Посёта (Японское море). — Биол. моря, в печати.
- Жирмунский А. В., Сергеева Э. П., Васильева В. С. Температурные адаптации некоторых массовых видов иглокожих залива Петра Великого Японского моря. — В кн.: Материалы IV Вессоюзного коллоквиума по иглокожим. Тбилиси, 1979, с. 80—85.
- Закс И. Г. Опыты по изготовлению жестяночных консервов из трепанга. — Рыбн. хоз-во Дальнего Востока, 1929, № 1, с. 39—41.
- Закс И. Г. Сырьевые запасы трепанга в дальневосточных морях. — Рыбн. хоз-во Дальнего Востока, 1930, № 2, с. 37—40.
- Зиксв Б. В. Переработка водного перыбного сырья. М.: Пищепромиздат, 1950, 350 с.
- Иванов И. И., Козлов Ю. П., Тхор Л. Ф. Антиокислительные свойства растений

семейства аралиевых и трепанга.— Бюл. Моск. об-ва испыт. природы, 1965, т. 70, вып. 1, с. 167—168.

**Иванов А. В., Стрелков А. А.** Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Описание строения и атлас анатомии. Владивосток, 1949. 102 с.

**Иванова-Казас О. М.** Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожные и полухордовые. М.: Наука, 1978. 166 с.

**Калиновский А. И., Шарыпов В. Ф., Еляков Г. Б.** Структура нативного генина стихопозида *A* голотурии *Stichopus japonicus*.— Биоорг. химия, 1980, т. 6, № 6, с. 951—952.

**Касьянов В. Л., Кукин А. Ф., Медведева Л. А., Яковлев Ю. М.** Сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у массовых видов двусторчатых моллюсков и иглокожих залива Восток Японского моря.— В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток, 1976, с. 157—167.

**Кизеветтер И. В.** Лов и обработка промысловых беспозвоночных дальневосточных морей. Владивосток: Приморское кн. изд-во, 1962. 224 с.

**Кизеветтер И. В.** Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищевая промышленность, 1973. 424 с.

**Кизеветтер И. В., Калетина Е. И.** Технохимическая характеристика нерыбных объектов Приморья.— Изв. ТИНРО, 1939, т. 17, с. 63—70.

Климат Владивостока. Л.: Гидрометеоиздат. 1978. 167 с.

**Кобякова З. И.** Об изменениях фауны в заливе Петра Великого.— Вестн. МГУ Сер. биол., 1962, № 21, вып. 4, с. 63—71.

**Краснов Е. В., Левин В. С., Позднякова Л. А.** Зависимость химического состава голотурий от географической широты их обитания.— В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных: Материалы симпозиума. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 101—103.

**Куликова В. А.** Трепанг лагуны Буссе.— Изв. ТИНРО, 1973, т. 91, с. 84—85.

**Лавин П. И., Чернышев В. Д.** Расчеты скорости фотосинтеза морской промысловой водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis*.— В кн.: Оперативные информационные материалы. Иркутск, 1977, с. 28—29.

**Латышев Н. А., Васковский В. Е.** Фосфолипазы морских беспозвоночных. II. Распространение лизофосфолипаз.— Биол. моря, 1977, № 3, с. 72—74.

**Левин В. С.** Наблюдения над сезонными изменениями распределения и активности макробентоса бухты Троицы.— В кн.: Биологические процессы в морях и континентальных водоемах. Кишинев, 1970, с. 212—213.

**Левин В. С.** Некоторые особенности биологии массовых видов голотурий верхней сублиторали (преимущественно тропической зоны): Автореф. дис... канд. биол. наук. Севастополь: АН УССР, Ордена Труд. Красн. Знамени ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского, 1976.

**Левин В. С.** Использование кормовой площади дальневосточным трепангом.— В кн.: 2-я Всесоюзная конференция по биологии шельфа: Тез. докл. Ч. 2. Киев, 1978, с. 63—64.

**Левин В. С.** Обнаружение дальневосточного трепанга на литорали и некоторые особенности его экологии.— Биол. моря, 1979, № 3, с. 90—91.

**Левин В. С., Воронова Е. И.** Усвоение бактериальной пищи дальневосточным трепангом.— В кн.: Материалы IV Всесоюзного colloквиума по иглокожим. Тбилиси, 1979, с. 121—123.

**Левин В. С., Гочаков В. М.** Устройство для регистрации частоты дыхания водных животных: А. с. 643137 (СССР). МКИ А01К61/00.— Бюл. изобрет., 1979, № 3.

**Левин В. С., Шендеров Е. Л.** Некоторые вопросы методики количественного учета макробентоса с применением водолазной техники.— Биол. моря, 1975, № 2, с. 64—70.

**Лейбсон Н. Л., Марушкина Н. Б.** Регенерация пищеварительного тракта у дальневосточных трепангов (*Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka) после спонтанной и экспериментальной аутомии.— В кн.: Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., 1977, с. 37—38.

**Липранди К.** Промысел трепангов в дальневосточных водах СССР.— Бюл. рыбн. хоз-ва, 1923, № 21, с. 10—13.

**Манасова П. А.** Исследование состава жирных кислот в липидах дальневосточного трепанга (*Stichopus japonicus*) методом газо-жидкостной хроматографии.— Украинськ. біохіміч. ж., 1970, № 6, с. 761—765.

**Манасова П. А.** Морепродукты и атеросклероз. Особенности фосфолипидного состава трепанга, рекомендуемого в качестве антисклеротического продукта.— В кн.: Научные основы питания здорового и больного человека. Алма-Ата, 1974, т. 1, с. 78—79.

**Манасова П. А.** Липиды дальневосточного трепанга, их гликолипидемическое действие в эксперименте: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: М-во здравоохранения РСФСР. II Моск. ордена Ленина госуд. мед. ин-т им. Н. И. Пирогова, 1978а.

**Манасова П. А.** Некоторые морфологические и гистохимические данные по изучению гипоплидемического действия липидов дальневосточного трепанга.— В кн.: Морфологический контроль биомедицинских экспериментов на животных: Тез. докл. М., 1978б, с. 50—51.

**Марушкина Н. Б.** Изучение кинетики эпителия пищеварительной трубки трепанга в нормальных условиях и при регенерации после аутономии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.; АН СССР, Ин-т цитологии, 1978.

**Марушкина Н. Б.** Атрофические изменения в эпителии пищеварительной трубки дальневосточного трепанга.— В кн.: Материалы IV Всесоюзного коллоквиума по иглокожим. Тбилиси, 1979, с. 138—142.

**Марушкина Н. Б., Грачева Н. Д.** Авторадиографическое изучение пролиферативной активности в эпителии пищевода трепанга *Stichopus japonicus*.— Цитология, 1976, т. 18, № 10, с. 1213—1219.

**Марушкина Н. Б., Грачева Н. Д.** Авторадиографическое изучение пролиферативной активности в эпителии кишки трепанга *Stichopus japonicus* после аутономии.— Цитология, 1978а, т. 20, № 2, с. 173—178.

**Марушкина Н. Б., Грачева Н. Д.** Авторадиографическое изучение пролиферативной активности в эпителии кишки трепанга *Stichopus japonicus* в нормальных условиях и после аутономии.— Цитология, 1978б, т. 20, № 4, с. 426—431.

**Маслеников С.** О трепанговом промысле в водах Уссурийского залива.— В кн.: Записки Общества изучения Амурского края. Владивосток, 1894, т. 4, с. 1—13.

**Маслеников Б. Г.** Залив Петра Великого. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1965. 75 с.

**Медведев В. С.** Берега Японского моря.— В кн.: Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 35—101.

**Микулич Л. В., Козак Л. П.** Некоторые биолого-экологические особенности трепанга (*Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka).— В кн.: Гидробиологические исследования в Японском море и Тихом океане. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 119—127.

**Мовчан О. Т., Мигас Э. А., Попова Н. А.** Влияние экстракта трепанга *Stichopus japonicus* на митотическую активность эпителия роговицы крыс.— В кн.: Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 158—161.

**Мокрецова Н. Д.** Искусственное разведение трепанга в заливе Петра Великого.— Рыбн. хоз-во, 1973а, № 11, с. 7—8.

**Мокрецова Н. Д.** Биологические основы и биотехническая схема культивирования трепанга (в условиях залива Посьета Японского моря).— В кн.: Биологические ресурсы морей Дальнего Востока: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Владивосток, 1973б, с. 82—84.

**Мокрецова Н. Д.** Биологические предпосылки для культивирования трепанга в Приморье.— В кн.: Материалы Всесоюзного совещания по морской аквакультуре: Тез. докл. М., 1976, с. 51—52.

**Мокрецова Н. Д.** Стадии раннего онтогенеза трепанга *Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka (*Aspidochirotia*, *Stichopodidae*) при культивировании в искусственных условиях.— Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 1, с. 79—85.

**Мокрецова Н. Д.** Биология размножения трепанга *Stichopus japonicus* Selenka как основа биотехники его разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978.

**Мокрецова Н. Д., Вышкварцев Д. И.** Усвоение различных видов корма личинками трепанга *Stichopus japonicus* Selenka на стадии аурикуляррия.— Изв. ТИНРО, 1977, т. 101, с. 48—50.

**Мокрецова Н. Д., Кучерявенко А. В., Кошкарёва Л. Н.** Распределение и колебания численности личинок трепанга в бухте Новгородской (залив Посьета).— Изв. ТИНРО, 1975, т. 96, с. 296—301.

**Мокрецова Н. Д., Рубан Г. М.** К вопросу об искусственном разведении трепанга (*Stichopus japonicus* Selenka).— В кн.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО, 1973, вып. 4, с. 91—96.

**Наседкина Е. А., Касьяненко Ю. И., Слуцкая Т. Н.** Особенности химического состава мяса иглокожих.— Рыбн. хоз-во, 1973, № 7, с. 81—82.

**Низовская Л. В.** О морфологической характеристике половых желез трепанга.— В кн.: Рефераты научных работ Института биологии моря. Владивосток, 1969, вып. 1, с. 112—114.

**Низовская Л. В.** Рост овоцитов и ядерно-плазменные отношения у трепанга.—



В кн.: Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971а, вып. 2, с. 168—171.

**Низовская Л. В.** Морфология и сезонные изменения гонад у трепанга.— В кн.: Биологические и медицинские исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1971б, с. 149—153.

**Низовская Л. В., Арронет В. Н.** Особенности морфологических изменений ядерных структур в оогенезе голотурий.— Цитология, 1975, т. 17, № 3, с. 238—243.

**Николаева Н. Е.** Глюкозамин — лекарственное вещество из панцирей ракообразных.— В кн.: Мировое рыболовство. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1969, № 1, с. 43—45.

**Окада.** Трепанг.— В кн.: Энциклопедия рыбного хозяйства Японии. 1932, т. 4. (Пер. с японск.).

Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 631 с.

**Павленко М. Н.** Рыболовство в заливе Петра Великого.— В кн.: Материалы по изучению рыболовства и пушного промысла на Дальнем Востоке. Токио: Типограф. японо-русского клуба, 1920, вып. 1, с. 1—47.

**Пальчевский Н. А.** Личные наблюдения водных промыслов острова Хоккайдо. Сочинение японца Такао (Метинори) Хоккен.— В кн.: Записки Общества изучения Амурского края. Владивосток, 1897, т. 6, вып. 1, с. 1—97.

**Панфилова С. Г.** Температура вод.— В кн.: Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 155—169.

**Парамонова Э. Г., Коробкина Г. С., Сычева А. А., Чумакова Е. Н.** Лечебное действие диеты с включением продуктов моря при коронарном атеросклерозе.— Сов. медицина, 1966, № 2, с. 11—15.

Перечень документальных материалов по теме «Морские биологические исследования, рыболовство и рыбная промышленность на Дальнем Востоке в дореволюционный период». М., Центр. гос. историч. архив СССР, 1977. 98 с.

**Пирский Л. И.** Изучение обмена нуклеиновых кислот в мышцах камбалы и трепанга.— В кн.: Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. Владивосток, 1968, с. 196—197.

**Пирский Л. И., Бердышев Г. Д.** Возрастные особенности изменения содержания ДНК в пищеварительном тракте трепанга *Stichopus japonicus*.— Ж. эволюц. биохим. и физиол., 1972, т. 8, № 1, с. 90—92.

**Поганкин М. В.** Материалы по экологии иглокожих залива Петра Великого.— Изв. ТИПРО, 1952, т. 37, с. 175—200.

**Погребов В. Б.** Роль и распространение иглокожих в донных сообществах твердых грунтов залива Восток Японского моря.— В кн.: Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., 1977, с. 49—50.

**Погребов В. Б., Кашенко В. П.** Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря.— В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 63—82.

**Позняков Ф. Е.** Трепанг.— В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока. Владивосток, 1955, сб. 2, с. 153—155.

**Пропп М. В., Будин И. Н.** Распределение массовых видов донных беспозвоночных в прибрежье острова Путятина на Японском море.— В кн.: Рефераты научных работ Института биологии моря. Владивосток, 1969, вып. 1, с. 135—137.

**Разин А. И.** О механизации лова промысловых моллюсков и трепанга.— Соц. реконструкция рыбн. хоз-ва Дальнего Востока, 1931, № 8—10, с. 21—25.

**Раков В. А.** К вопросу о темпах роста и продолжительности жизни дальневосточного трепанга.— Биол. моря, в печати.

**Раков В. А., Кучерявенко А. В.** Влияние тайфуна «Фрэн» на донную фауну залива Посыта (Японское море).— В кн.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток, 1977, вып. 8, с. 22—25.

**Рассказов В. А., Галкин В. В., Бердышев Г. Д.** О специфичности дезоксирибонуклеаз некоторых морских организмов.— В кн.: 2-й всесоюзный биохимический съезд: Тез. секц. совещ. 3 секция. Ташкент, 1969, с. 145—146.

**Рутенберг Е. [П.]** Возможность и ценность применения водолазного аппарата для гидробиологических работ.— Науч. тр./Ленинградск. о-во естествоисп., 1930, вып. 1, с. 87—92.

**Савельева Т. С.** К фауне голотурий Японского и Охотского морей.— В кн.: Исследование морей СССР. М., 1933, вып. 19, с. 37—58.

**Савельева Т. С.** К фауне голотурий дальневосточных морей СССР.— В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. М., 1941, вып. 1, с. 73—103.

**Савельева Т. С.** Класс Голотурии — *Holothurioidae*.— В кн.: Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 215—219.

**Савилов А. И.** Материалы по биологии трепанга в заливе Петра Великого.—

Сб. науч. студенческих работ. М.: Изд-во МГУ, 1939, вып. 10, Зоология, с. 41—52.

**Савин Н. Д.** Модель динамики численности трепанга в зависимости от абнотических факторов.— В кн.: Модели биологических сообществ. Владивосток, 1979, с. 84—91.

**Сафронова Т. М., Ткаченко Т. А., Чураков В. Г., Шнейдерман С. И.** Оценка промысловых беспозвоночных по уровню моносахаров.— Изв. ТИНРО, 1976, т. 99, с. 16—18.

Сборник технических инструкций по производству рыбных консервов и пресервов. М.: Пищевая промышленность, 1978. 362 с.

**Сवेशников В. А., Крючкова Г. А.** Динамика численности пелагических личинок беспозвоночных в бухте Троицы Японского моря.— В кн.: Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 200—202.

**Селюк О. Д., Шадрин М. Г.** 200 блюд из морепродуктов. Владивосток.: Дальневост. кн. изд-во, 1969. 150 с.

**Скарлато О. А., Голиков А. Н., Василенко С. В.** и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посыета (Японское море).— В кн.: Биоценозы залива Посыета Японского моря. Л.: Наука, 1967, с. 5—61. (Исслед. фауны морей; Вып. 5 (13)).

**Слуцкая Т. Н.** Некоторые данные по химическому составу нерыбных объектов.— Изв. ТИНРО, 1967, т. 61, с. 341—343.

**Слуцкая Т. Н.** О химическом составе и строении мяса беспозвоночных.— Изв. ТИНРО, 1971, т. 75, с. 204—208.

**Слуцкая Т. Н.** Сравнительная характеристика сушеных трепанга и кукумарии.— В кн.: Исследования по технологии рыбных продуктов. Владивосток, 1972а, вып. 3, с. 139—146.

**Слуцкая Т. Н.** Влияние замораживания на пищевую ценность иглокожих.— В кн.: Исследования по технологии рыбных продуктов. Владивосток, 1972б, вып. 4, с. 16—22.

**Слуцкая Т. Н.** Влияние химического состава коллагена иглокожих на их технологические свойства.— Изв. ТИНРО, 1976, с. 99, с. 11—15.

**Слуцкая Т. Н., Леванидов И. П.** Гексозаминсодержащие вещества голотурий и количественные изменения их в процессе производства пищевых продуктов.— В кн.: Исследования по технологии рыбных продуктов. Владивосток, 1977, с. 32—36. Советский Дальний Восток. Чита; Владивосток: Книжное дело, 1923. 160 с.

**Соловьев Н.** Об эксплуатации нерыбных морепродуктов.— За социалистич. рыбн. хоз-во, 1932, № 4, с. 33—36.

**Таникава И.** Продукты морского промысла Японии. М.: Пищевая промышленность, 1975. 352 с.

**Треварта Г.** Япония. Физическая и экономическая география. М.: ИЛ, 1949. 603 с.

Технология обработки водного сырья/И. В. Кизеветтер, Т. И. Макарова, В. П. Зайцев, Л. П. Миндер, В. Н. Подсевалов, Л. Л. Лагунов. М.: Пищевая промышленность, 1976. 696 с.

**Ушаков П. В.** Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 459 с.

**Федотов Д. М.** Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966. 404 с.

**Фудзимако.** Исследование мест распределения и периода размножения *Stichopus japonicus* и *Holothuria monosaria*.— Бюл. Центр. науч.-исслед. станции. Ю. Сахалин, 1936—1937. (Пер. с японск.).

**Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. Н.** Усвоение пищи водными беспозвоночными.— В кн.: Трофология водных животных. М.: Наука, 1973, с. 108—121.

**Чельшева Э. А.** Обрастания анфельции в заливе Петра Великого.— Изв. ТИНРО, 1955, т. 43, с. 69—77.

[**Чжан Фын-ин, У Боо-линь.** Иглокожие Дайрена и прилежащих вод.— Зоология Китая], 1954, т. 4, с. 123—146. (Кит., рез. англ.).

[**Чжан Фын-ин, У Боо-линь.** Предварительные данные по искусственному разведению и выращиванию *Stichopus japonicus* Selenka.— Зоология Китая, 1958, т. 2, с. 65—73. (Кит.).

**Шмидт П. Ю.** Морские промыслы острова Сахалина.— В кн.: Рыбные промыслы Дальнего Востока. Спб., 1905, т. 3, с. 1—458.

**Щепин В. А., Манасова П. А., Гусева Л. А.** Гипохолестеринемическое действие липидов трепанга (*Stichopus japonicus*).— Вопр. питания, 1975, № 1, с. 34—36.

**Эртель Л. Я.** Консервы из нерыбных объектов.— Изв. ТИНРО, 1955, т. 43,

c. 181—184.

- Яковлев С. И.** Трепанг. Хабаровск; Владивосток: Книжное дело, 1927, 48 с.
- Adithiya L. A.** Beche-de-mer in Ceylon.—*Spol. Zeulan.*, 1969, v. 31, pt II, p. 405—412.
- Anderson J. M.** Aspects of nutritional physiology.—In: *Physiology of Echinodermata*/Ed. R. A. Boolootian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 329—357.
- Andrew W.** Cells of the blood and coelomic fluid of tunicates and echinoderms.—*Am. zool.*, 1962, v. 2, p. 285—297.
- Anisimov M. M., Kuznetsova T. A., Shirokov V. P., Prokofyeva N. G., Elyakov G. V.** [Анисимов М. М., Кузнецова Т. А., Широков В. П., Прокофьева Н. Г., Еляков Г. Б.] The toxic effect of stichoposide A<sub>1</sub> from *Stichopus japonicus* Selenka on early embryogenesis of the sea urchin.—*Toxicon*, 1972, v. 10, p. 187—188.
- Anisimov M. M., Fronert E. B., Kuznetsova T. A., Elyakov G. V.** [Анисимов М. М., Фронерт Е. Б., Кузнецова Т. А., Еляков Г. Б.] The toxic effect of triterpene glycosides from *Stichopus japonicus* Selenka on early embryogenesis of the sea urchin.—*Toxicon*, 1973, v. 11, p. 109—111.
- Arakawa K. Y.** Studies on the faecal pellets of marine invertebrates (excluding molluscs). 1.—*Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, 1971, v. 19, N 4, p. 231—241.
- Augustin E.** Über japanische Scewalzen.—*Abh. d. k. Acad. d. Wiss.*, Kl. 2, suppl., 1908, Bd 2, Abh. 1, p. 1—44.
- Boolootian R. A.** The perivisceral elements of echinoderm body fluids.—*Amer. zool.*, 1962, v. 2, p. 275—284.
- Boolootian R. A., Giese A. C.** Clotting of echinoderm coelomic fluid.—*J. exp. Zool.*, 1959, v. 140, p. 207—229.
- Chang F. Y.** Report on holothurians collected from the coast of China.—*Contr. Inst. zool. Nat. acad. Peiping*, 1934, v. 2, N 1, p. 1—52.
- Chang F. Y., Chao P.** Notes on the white holothurian, red holothurian and white sea-urchins.—*Sinensia*, N. S., 1951, v. 11, N 1—2, p. 37—47.
- Choe S.** Biology of the Japanese common sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. Tokyo: Kaibundo, 1963, 226 p.
- Choe S., Ohshima Y.** On the morphological and ecological differences between two commercial forms, «Green» and «Red», of the Japanese common sea cucumber, *Stichopus japonicus* Selenka.—*Bull. jap. Soc. Sci. Fish.*, 1961, v. 27, N 2, p. 97—106.
- Ciereszko L. S., Ciereszko E. M., Harris E. R., Lane Ch. A.** On the occurrence of vanadium in holothurians.—*Compar. Biochem. and Physiol.*, 1962, v. 7, N 1—2, p. 127—129.
- Clark E.** The strangest sea.—*Nat. Geogr. Mag.*, 1975, v. 148, N 3, p. 338—343.
- Clark H. L.** Notes on some North-Pacific holothurians.—*Zool. Anz.*, 1902, Bd 25, N 677, p. 562—564.
- Clark H. L.** Holothurians of the genus *Stichopus*.—*Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 1922, v. 65, p. 39—74.
- Cowden R. R.** Cytological and histochemical observations on connective tissue cells and cutaneous wound healing in the sea cucumber *Stichopus badionotus*.—*J. invert. Pathol.*, 1969, v. 10, p. 151—159.
- Crozier W. J.** The rhythmic pulsation of the cloaca of holothurians.—*J. Exp. Zool.*, 1916, v. 20, N 3, p. 297—356.
- Dawbin W. H.** Auto-evisceration and regeneration of viscera in the holothurian *Stichopus mollis* (Hutton).—*Trans. R. Soc. N. Z.*, 1949, v. 77, p. 497—523.
- Deichmann E.** The Ho'othurioidea collected by the Veleró III during the years 1932—38. Part I. *Dendrochirota*.—*Allan Hancock Pacif. Exped.*, 1941, v. 8, p. 61—153.
- Dimock R. V.** Effects of evisceration on oxygen consumption by *Stichopus parvimensis* Clark (Echinodermata: Holothuroidea).—*J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1977, v. 28, p. 125—132.
- Edwards C. L.** Variation, development and growth in *Holothuria floridana* and *Holothuria atra*.—*Biometrika*, 1909, v. 6, p. 236—301.
- Elyakov G. V., Kuznetsova T. A., Dzizenko A. K., Elkin Y. N.** [Еляков Г. Б., Кузнецова Т. А., Дзизенко А. К., Елкин Ю. Н.] A chemical investigation of the trepanг (*Stichopus japonicus* Selenka): The structure of triterpenoid aglycones obtained from trepanг glycosides.—*Tetrah. Letts.*, 1969, v. 15, p. 1151—1154.
- Elyakov G. V., Anisimov M. M., Prokofyeva N. G., Kuznetsova T. A., Fronert E. B.** [Еляков Г. Б., Анисимов М. М., Прокофьева Н. С., Кузнецова Т. А., Фронерт Е. Б.] Sensitivity of rat marrow cells in culture to the toxic effect of stichoposide A<sub>1</sub> from *Stichopus japonicus* Selenka.—*Toxicon*, 1972, v. 10, p. 299—300.

- Elyakov G. B., Stonik V. A., Levina E. V., Slanke V. P., Kuznetsova T. A., Levin V. S. [Еляков Г. Б., Стоник В. А., Левина Э. В., Сланке В. П., Кузнецова Т. А., Левин В. С.] Glycosides of marine invertebrates—I. A comparative study of the glycoside fractions of Pacific sea cucumber.—Comp. Biochem. and Physiol., 1973, v. 44 B, p. 325—336.
- Elyakov G. B., Kuznetsova T. A., Stonik V. A., Levin V. S., Albores R. [Еляков Г. Б., Кузнецова Т. А., Стоник В. А., Левин В. С., Альборес Р.] Glycosides of marine invertebrates—II. A comparative study of the glycosides from cuban sublittoral holothurians.—Comp. Biochem. and Physiol., 1975a, v. 52 B, p. 413—417.
- Elyakov G. B., Stonik V. A., Levina E. V., Levin V. S. [Еляков Г. Б., Стоник В. А., Левина Э. В., Левин В. С.] Glycosides of marine invertebrates—III. Biosynthesis of stichoposides from acetate.—Comp. Biochem. and Physiol., 1975b, v. 52 B, p. 321—323.
- Elyakova L. A., Shirokova N. I., Oshitok G. I., Uvarova N. I. [Елякова Л. А., Широкова Н. И., Ошиток Г. И., Уварова Н. И.] A quest for glycosidases that hydrolyze certain triterpene and steroid glycosides in marine invertebrates.—Comp. Biochem. and Physiol., 1974, 48 B, v. 2, p. 181—184.
- Farmanfarman A. The respiratory physiology of echinoderms.—In: Physiology of Echinodermata. Ed. R. A. Booloolian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 245—266.
- Favorov V. V., Vaskovsky V. E. [Фаворов В. В., Васьковский В. Е.] Alginases of marine invertebrates.—Comp. Biochem. and Physiol., 1971, v. 38 B, p. 689—696.
- Franssen J., Jeuniaux Ch. Digestion de l'acide alginique chez les invertébrés.—Cah. Biol. Mar., 1965, v. 6, p. 1—21.
- Furukohri T. Some properties of myosin B from sea-cucumber longitudinal muscle.—Sci. Rep. Tohoku Univ. (Biol.), 1971a, v. 36, N 1—2, p. 31—40.
- Furukohri T. Adenosine triphosphatase activity of myosin of sea-cucumber longitudinal muscle.—Sci. Rep. Tohoku Univ. (Biol.), 1971b, v. 36, N 1—2, p. 41—55.
- Giese A. C. On the biochemical constitution of some echinoderms.—In: Physiology of Echinodermata. Ed. R. A. Booloolian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 757—797.
- Glynn P. W. Active movements and other aspects of the biology *Astichopus* and *Leptosynapta* (Holothuroidea).—Biol. Bull. 1965, v. 119, p. 80—86.
- Hauksson E. Feeding biology of *Stichopus tremulus*, a deposit-feeding holothurian.—Sarsia, 1979, v. 64, N 3, p. 155—160.
- Herreid C. J., Larussa V. F., DeFesi Ch. R. Blood vascular system of the sea cucumber *Stichopus moebi*.—J. Morphol., 1976, v. 150, p. 423—452.
- Hetzel H. P. Studies on holothurian coelomocytes. I. A survey of coelomocyte types.—Biol. Bull., mar. biol. Lab. Woods Hole, 1963, v. 125, p. 289—301.
- Hetzel H. P. Studies on holothurian coelomocytes. II. Origin of coelomocytes and the formation of brown bodies.—Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, 1965, v. 128, p. 102—111.
- Hill R. B., Reinschmidt D. Relative importance of the antioxidant and anesthetic properties of propylene phenoxetol in its action as a «preservative» for living holothurians.—J. Invertebr. Pathol., 1976, v. 28, N 1, p. 131—135.
- Hyman L. H. The invertebrates. IV. Echinodermata. New York: McGraw-Hill, 1955. 763 p.
- Ichikawa R. On the concentration factors of some important radionuclides in the marine food organisms.—Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1961, v. 27, p. 66—71.
- Imai T., Inaba D., Sato R., Hatanaka M. On the artificial breeding of Japanese sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka.—Bull. Inst. Agri. Res., Tohoku Univ., 1950, v. 2, N 2, p. 269—277.
- Isay S. V., Makarchenko M. A., Vaskovsky V. E. [Исай С. В., Макаренко М. А., Васьковский В. Е.] A study of glyceryl ethers—I. Content of  $\alpha$ -glyceryl ethers in marine invertebrates from the sea of Japan and tropical regions of the Pacific ocean.—Comp. Biochem. and Physiol., 1976, v. 55 B, N 2, p. 301—305.
- Isemura M., Ikenaka T. Collagen glycopeptides from sea cucumber *Stichopus japonicus*.—Experientia, 1977, v. 33, N 7, p. 871—872.
- Ishiwata N., Fushimi H., Kon T., Nanba T. Studies concerning the fishery biology of the sea urchin, *Hemicentrotus pulcherrimus* (A. Agassiz) in Kaji, Fukui prefecture—II. On the substratum, algal vegetation and macrobenthic animal community of the habitat of the sea urchin.—La mer (Bull. Soc. franco-japon. d'océanogr.), 1977, v. 15, N 3.
- Isono T. The regeneration of *Stichopus japonicus*.—Suisan Kenkyushi, 1925, v. 24, N 9, p. 202—203.

- Jespersen A., Lutzen J.** On the ecology of the aspidochirote sea cucumber *Stichopus tremulus* (Gunnerus).—Norv. J. Zool., 1971, v. 19, N 2, p. 117—132.
- Kawaguti S.** Electron microscopy on the intestinal wall of the sea-cucumber with special attention to its muscle and nerve plexus.—Biol. J. Okayama Univ., 1964, v. 10, N 1—2, p. 39—50.
- Kawaguti S.** Electron microscopy on the body wall of the sea cucumber with the special attention to its musous cells.—Biol. J. Okayama Univ., 1966, v. 12, p. 35—45.
- Kawaguti S., Ikemoto N.** Electron microscopy on the longitudinal muscle of the sea-cucumber.—In: Molecular biology of muscular contraction. Eds. S. Ebashi et al. Tokyo, Osaka: Igaku Shoin Ltd., 1965, p. 124—131.
- Kinosita T.** A study on the spawning season of *Stichopus japonicus*.—Hokkaido Suisan Shikenjyo Junpo, 1938, v. 373, p. 1—7.
- Kinosita T., Sibuya S.** Investigation on the spawning season of *Stichopus japonicus*, 1.—Hokkaido Suisan Shikenjyo Junpo, 1936a, v. 311, p. 11—12.
- Kinosita T., Sibuya S.** Investigation on the spawning season of *Stichopus japonicus*, 2.—Hokkaido Suisan Shikenjyo Junpo, 1936b, v. 312, p. 4—5.
- Kinosita T., Tanaka S.** The food of *Stichopus japonicus* in Hokkaido.—Suisan Kenkyushi, 1939, v. 34, N 1, p. 32—35.
- Kitagawa I., Sugawara T., Yosioka I.** Structure of stichopogenin A<sub>4</sub>, the genuine aglycone of holotoxin A isolated from *Stichopus japonicus* Selenka.—Tetr. Letters, 1975, v. 11, p. 963—966.
- Kitagawa I., Sugawara T., Yosioka I., Kuriyama K.** Saponin and sapogenol. XIV. Antifungal glycosides from the sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. (1) Structure of stichopogenin A<sub>4</sub>, the genuine aglycone of holotoxin A.—Chem. Pharm. Bull., 1976a, v. 24, N 2, p. 266—274.
- Kitagawa I., Sugawara T., Yosioka I.** Saponin and sapogenol. XV. Antifungal glycosides from the sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. (2) Structure of holotoxin A and holotoxin B.—Chem. Pharm. Bull., 1976b, v. 24, N 2, p. 275—284.
- Kitagawa I., Yamanaka H., Kobayashi M., Nishino T., Yosioka I., Sugawara T.** Saponin and sapogenol. XXVII. Revised structures of Holotoxin A and Holotoxin B, two antifungal oligoglycosides from the sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka.—Chem. Pharm. Bull., 1978, v. 26, N 12, p. 3722—3731.
- Kusuki Y.** Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds. II. Organic content of faecal materials.—Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1977, v. 43, N 2, p. 167—171.
- Lampert K.** Die Seewalzen.—Holothurioidea.—In: Semper C. Reisen im Archipel der Philippinen. II Teil, Bd IV, 3 Abt. Wiesbaden, 1885, 4. 310 p.
- Lopez G. R., Levinton J. S.** The availability of microorganisms attached to sediment particles as food for *Hydrobia ventrosa* Montagu (Gastropoda: Prosobranchia).—Oecologia (Berl.), 1978, v. 32, N 3, p. 263—275.
- Ludwig H.** Drei Mittheilungen über alte und neue Holothuriarten.—Sitzb. Berlin Akad., 1887, N 54, p. 1—28 (1217—1244).
- Ludwig H.** Die Seewalzen.—In: Bronn H. G. Klassen und Ordnungen der Thier-Reiches. Leipzig, 1889—1892, Bd 2, Abt. 3. 447 p.
- Lützen J.** Biology and structure of *Cystobia stichopi*, N. Sp., (Eugregarina, Family Urosporidae), a parasite of the holothurian *Stichopus tremulus* (Gunnerus).—Nytt. Mag. Zool., 1968, v. 16, N 1, p. 14—19.
- Lützen J.** Studies on the life history of *Enteroxenos bonniei*, a gastropod endoparasitic in aspidochirote holothurians.—Ophelia, 1979, v. 18, N 1, p. 1—51.
- Marenzeller E.** Neue Holothurien von Japan und China.—Verh. Zool.—botan. Ges. Wien, 1881, p. 3—22 (121—140).
- Margolin A. S.** Swimming of the sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) in response to sea stars.—Ophelia, 1976, v. 15, N 2, p. 105—114.
- Matsumura T.** Collagen fibrils of the sea cucumber, *Stichopus japonicus*: purification and morphological study.—Connect. Tissue Res., 1974, v. 2, N 2, p. 117—125.
- Matsumura T., Schinmei M., Nagai Y.** Disaggregation of connective tissue: preparation of fibrous components from sea cucumber body wall and calf skin.—J. Biochem., Tokyo, 1973, v. 73, N 1, p. 155—162.
- Matsuno T., Ito T.** Gonadal pigments of sea-cucumber *Stichopus japonicus* Selenka (Echinodermata).—Experientia, 1971, v. 27, fasc. 5, p. 509.
- Matsuno T., Sakushima A., Ishida T.** Seasonal variations of saponin and its distribution in the body of sea cucumber, *Stichopus japonicus*.—Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 1973, v. 39, N 3, p. 307—310.

- Meadows P. S., Campbell J. I.** Habitat selection by aquatic invertebrates.—*Adv. mar. Biol.*, 1972, v. 10, p. 271—382.
- Mitsukuri K.** A list of Holothurians known to occur in Japan.—*Zool. Magaz., Zool. Soc. Tokyo*, 1896, v. 8, N 97, p. 408.
- Mitsukuri K.** On changes which are found with advancing age in the calcareous deposits of *Stichopus japonicus* Selenka.—*Ann. Zool. Japon.*, 1897, v. 1, parts 1—2, p. 31—42.
- Mitsukuri K.** Notes on the habits and life history of *Stichopus japonicus* Selenka.—*Annot. Zool. Japon.*, 1903, v. 5, p. 1—21.
- Mitsukuri K.** Studies on the actinopodous Holothuroidea.—*J. Coll. Sci. Univ. Tokyo*, 1912, v. 29, art. 2, p. 1—284.
- Mosher C.** Notes on natural evisceration of the sea cucumber *Actinopyga agassizi* Selenka.—*Bull. mar. Sci. Gulf. Caribb.*, 1965, v. 15, p. 255—258.
- Mottet M. G.** The fishery biology and market preparation of sea cucumber.—*Techn. Rep. Wash. Dep. Fish.*, 1976, N 22, p. 1—44.
- Newell R. C., Courtney W. A. M.** Respiratory movements in *Holothuria forskali* Delle Chiaje.—*J. Exp. Biol.*, 1965, v. 42, p. 45—57.
- Nigrelli R. F.** The effects of holothurin on fish, and mice with sarcoma 180.—*Zoologica (New York)*, 1952, v. 37, p. 89—90.
- Nishi C., Tanaka K.** On the polyfucose sulfate—protein complex of *Stichopus japonicus* Selenka.—*Mem. Osaka Kyoiku Univ.*, 1976, ser. 3, v. 25, p. 125—134.
- Nishimura S.** The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part III.—*Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 1965, v. 13, N 5, p. 365—384.
- Nishimura S.** The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part V.—*Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 1969, v. 17, N 2, p. 67—142.
- Nichols D.** Functional morphology of the water-vascular system.—In: *Physiology of Echinodermata*/Ed. R. A. Boolootian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 219—244.
- Nomura T., Tsuchia Y., André D., Barbier M.** Sur la biosynthèse des stéroïdes de l'holothurie *Stichopus japonicus*.—*Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1969, v. 35, N 3, p. 299—302.
- Ohshima H.** Report on holothurians collected by the United States fisheries steamer «Albatross» in the northwestern Pacific during the summer of 1906.—*Proc. U. S. Nat. Mus. Smithsonian Inst.*, 1915, v. 48, N 2073, p. 213—295.
- Ohshima H.** Notes on some pycnogons living semiparasitic on holothurians.—*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, 1927, v. 3, p. 610—612.
- Ohshima H.** Albinismo en holoturiój.—*Annot. Zoolog. Japon.*, 1932, v. 13, N 5, p. 461—465. (Эсперанто).
- Ovodov Yu. S., Gorshkova R. P., Tomshich S. V., Adamenko M. N.** [Оводов Ю. С., Горшкова Р. П., Томшич С. В., Адаменко М. Н.] Polysaccharides of some Japan sea invertebrates.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1969, v. 29 B, p. 1093—1098.
- Ozaki Y.** On a new genus of parasitic turbellaria, *Xenometra* and a new species of *Anoplodium*.—*J. Sci., Ser. B, Div. 1 (Zool.)*, 1932, v. 1, art. 6, p. 81—89.
- Panning A.** Die Trepangfischerei.—*Mitt. zool. St. Inst. Hamb.*, 1944, v. 49, p. 1—76.
- Parker G. H.** The locomotion of the holothurian *Stichopus panamensis* Clark.—*J. Exp. Zool.*, 1921, v. 33, p. 205—208.
- Pawson D. L.** The holothurian fauna of Cook Strait, New Zealand.—*Zool. Publs. Vict. Univ.*, 1963, N 36, p. 1—38.
- Prim P., Lawrence J. M., Turner R. L.** Protein, carbohydrate, and lipid levels of the adult body wall of *Actinopyga agassizi*, *Synaptula hydriformis* and *Pentacta pygmaea* (Echinodermata: Holothuroidea).—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1976, v. 55 B, N 2, p. 307—309.
- Ritz V., Storch V.** Zum ultrastrukturellen Aufbau der Blutgefäße der Holothuroidea und Echinoidea (Echinodermata).—*Zool. Anz.*, 1978, v. 201, N 1—2, p. 64—76.
- Roberts D.** Deposit-feeding mechanisms and resource partitioning in tropical holothurians.—*J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1979, v. 37, N 1, p. 43—46.
- Robertson D. A.** Volume changes and oxygen extraction efficiency in the holothurian, *Stichopus mollis* (Hutton).—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1972, v. 43 A, p. 795—800.
- Rosati F.** The fine structure of the alimentary canal of holothurians.—*Monit. Zool. Ital.*, 1968, v. 2, N 2, p. 49—86.
- Rosati F.** The fine structure of the alimentary canal of holothurians. 2. The upta-

- ke of ferritin and iron dextran.—*Monit. Zool. Ital.*, 1970, v. 4, N 3, p. 107—113.
- Shida S.** Electron microscopic studies on the longitudinal muscle of the sea cucumber (*Stichopus japonicus*).—*Sci. Repts. Tohoku Univ. (Biol.)*, 1971, ser. 4, v. 35, p. 175—187.
- Shimada S.** Antifungal steroid glycoside from sea cucumber.—*Science*, 1969, N 163, p. 1462.
- Selenka E.** Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien.—*Zeits. f. w. Zool.*, 1867, Bd 17, p. 291—374.
- Semper C.** Holothurien.—In: *Reisen im Archipel der Philippinen*. Wiesbaden, 1868. 288 p.
- Severin S. E., Boldyrev A. A., Lebedev A. V.** [Северин С. Е., Болдырев А. А., Лебедев А. В.] Nitrogenous extractive compounds of muscle tissue of invertebrates.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1972, v. 43 B, N 2, p. 369—381.
- Sheikh Y. M., Djerasse C.** Biosynthesis of sterols in the sea cucumber *Stichopus californicus*.—*Tetrah. Letters*, 1977, v. 36, p. 3111—3114.
- Sivickis P. B., Domantay J. S.** The morphology of *Stichopus chloronotus* (Brandt).—*Philip. J. Sci.*, 1928, v. 37, p. 299—333.
- Sluiter C. P.** Die Holothurien der Siboga — Expedition.—*Siboga Exped.*, 1901, v. 44, p. 1—142.
- Smith J. E.** The form and functions of the nervous system.—In: *Physiology of Echinodermata*. Ed. R. A. Boolootian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 503—511.
- Sova V. V., Elyakova L. A., Vaskovsky V. E.** [Сова В. В., Елякова Л. А., Васильковский В. Е.] The distribution of laminarinases in marine invertebrates.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1970, v. 32 B, p. 459—464.
- Strathmann R. R.** Larval feeding in echinoderms.—*Amer. Zool.*, 1975, v. 15, p. 717—730.
- Suguri A.** Sea cucumbers.—In: *The culture of 60 shallow marine species*. Publ. Taisei Shuppansha, 1965, p. 297—303.
- Swan E. F.** Seasonal evisceration in the sea cucumber, *Parastichopus californicus* (Stimpson).—*Science*, 1961, v. 133, p. 1078—1079.
- Takahashi K.** Muscle physiology.—In: *Physiology of Echinodermata*. Ed. R. A. Boolootian. New York a. o.: Wiley Intersci., 1966, p. 513—528.
- Takahashi M.** Contractile properties of holothurian muscle.—*Sapporo Med. J.*, 1974, v. 43, N 5, p. 327—333.
- Tanaka Y.** Feeding and digestive processes of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1958a, v. 9, p. 11—28.
- Tanaka Y.** Seasonal changes occurring in the gonad of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1958b, v. 9, N 1, p. 29—36.
- Tanaka K., Nishi C., Takaya M., Uchiyama T.** A hexosamine — containing polyfucose sulfate-protein complex from *Stichopus japonicus* Selenka.—*J. Biochem.*, Tokyo, 1972, v. 72, N 5, p. 1265—1267.
- Tanikawa E.** Studies on the proteins of the meat of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka).—*Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955a, v. 3, p. 1—91.
- Tanikawa E.** Studies on the nutritive value of the meat of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka). I. General introduction and explanation of plan of investigation.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955b, v. 5, N 4, p. 338—340.
- Tanikawa E., Akiba J., Yoshitani S.** Ditto. II. Seasonal changes of chemical components of the meat of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955a, v. 5, N 4, p. 341—345.
- Tanikawa E., Yoshitani S.** Ditto. III. A comparison of the chemical components of the meat of sea cucumber with the meat of other marine animals.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955, v. 5, N 4, p. 346—347.
- Tanikawa E., Akiba M., Yoshitani S.** Ditto. IV. Digestibility of meat of sea cucumber.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955b, v. 5, N 4, p. 348—351.
- Tanikawa E., Ishiko H.** Ditto. V. Nitrogen distribution and amino acid composition of protein of meat of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955, v. 6, N 1, p. 37—41.
- Tanikawa E., Ishiko H., Motohiro T.** Ditto. VI. Nitrogen distribution and kind of chemical components of the extractives of the meat and skin parts of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955, v. 6, N 1, p. 42—48.
- Tanikawa E., Wakasa T.** Ditto. VII. Inorganic matter in the meat of *Stichopus japonicus*.—*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1955, v. 6, N 1, p. 49—51.
- Tanikawa E., Akiba M., Yamashita J.** On the streaming birefringence observed in the meat extracts of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka). I—III.—*Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 1955, v. 21, N 3, p. 175—178, 179—182, 183—186.

- Tanikawa E., Akiba M., Ishiko H., Yoshitani S. Studies on post-mortem changes in the chemical constitution of the meat of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka). I. Changes in the amounts of lactic acid and glycogen in the meat of *Stichopus japonicus* during the period of rigor mortis.—Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1955, v. 6, N 1, p. 52—56.
- Tanikawa E., Akiba M., Yoshitani S. Ditto. II. Autolysis of the meat of *Stichopus japonicus*.—Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1955c, p. 57—62.
- Tanikawa E., Motohiro T., Wakasa T. Ditto. III. The putrefaction of the meat of *Stichopus japonicus*.—Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1955a, v. 6, N 1, p. 63—72.
- Tanikawa E., Motohiro T., Wakasa T. Ditto. IV. Determination of the freshness of the meat of *Stichopus japonicus* and the limit of freshness for use as the raw material of canned food.—Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 1955b, v. 6, N 1, p. 73—79.
- Tauchi M., Matsumoto I. Propagation of *Stichopus japonicus* Selenka around Iejima Island in Hyogo Prefecture.—Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 1954, v. 20, N 5, p. 386—387.
- Théele H. Holothurioidea. Part 2.—Rep. Sci. Results. Voy. «Challenger» (Zool), 1886, v. 39, p. 1—290.
- Theel J. H. On amoebocytes and other coelomic corpuscles in the perivisceral cavity of echinoderms. III. Holothurids.—Ark. Zool., 1921, v. 13, N 25, p. 1—40.
- Tokuhsa S. On *Stichopus japonicus* in Nanao Bay.—Suisan Kenkyushi, 1915, v. 10, N 2, p. 33—37.
- Toyama Y., Takagi T. Fatty oils of *Stichopus japonicus*, *Astriclypeus manni*, *Clypeaster japonicus* and *Gorgonocephalus carui*.—Mem. Fac. Eng. Nagoya Univ., 1955, v. 7, N 2, p. 151—155.
- Tunnicliffe V., Risk M. J. Relationships between the bivalve *Macoma baltica* and bacteria in intertidal sediments: Minas Basin, Bay of Fundy.—J. Mar. Res., 1977, v. 35, N 3, p. 499—507.
- Vader W. Associations between amphipods and echinoderms.—Astarte, 1978, v. 11, N 2, p. 123—124.
- Vaskovsky V. E., Korotchenko O. D., Kosheleva L. P., Levin V. S. [Васьковский В. Е., Коротченко О. Д., Кошелева Л. П., Левин В. С.] Arsenic in the lipid extracts of marine invertebrates.—Comp. Biochem. and Physiol., 1972, v. 41 B, p. 777—784.
- Vaskovsky V. E., Kostetsky E. Y. [Васьковский В. Е., Костецкий Э. Я.] Phospholipids of marine invertebrates.—Shem. Phys. Lipids, 1969, v. 3, p. 102—105.
- Vaskovsky V. E., Kostetsky E. Y., Svetashev V. I., Zhukova I. G., Smirnova G. P. [Васьковский В. Е., Костецкий Э. Я., Светашев В. И., Жукова И. Г., Смирнова Г. П.] Glycolipids of marine invertebrates.—Comp. Biochem. and Physiol., 1970, v. 34, p. 163—177.
- Vaskovsky V. E., Suppes Z. S. [Васьковский В. Е., Суплес З. С.] Phospholipases of marine invertebrates—I. Distribution of phospholipase A.—Comp. Biochem. and Physiol., 1972, v. 43 B, p. 601—609.
- Westblad E. New turbellarian parasites in Echinoderms.—Arkiv för zoologi, 1953, Bd 5, N 2, p. 269—287.
- Yamanouchi T. Notes on the behaviour of the holothurian *Caudina chilensis* (J. Müller).—Sci. Rep. Tohoku Univ. (Biology), 1929, v. 4, p. 73—115.
- Yamanouchi T. Food habits of *Stichopus japonicus*.—Jap. J. Zool., 1942, v. 54, N 9, p. 344—346.
- Yamanouchi T. On the poisonous substances contained in holothurians.—Publs. Seto Mar. Biol. Lab., 1955, v. 4, p. 183—203.
- Yamanouchi T. The daily activity rhythms of the holothurians in the coral reef of Palao Islands.—Publs. Seto Mar. Biol. Lab., 1956, v. 5, N 3, p. 45—60 (347—362).
- Yazaki M. On some physico-chemical properties of the pericardial fluid and of the blood of the Japanese ayster, *Ostrea circumpecta* Pils., with reference to the change of milieu exterieur.—Sci. Rep. Tohoku Univ. (Biology), 1929, v. 4, p. 285—314.
- Yokoe Y., Yasumasu I. The distribution of cellulase in invertebrates.—Comp. Biochem. and Physiol., 1964, v. 13, p. 323—338.
- Yingst J. Y. The utilization of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit-feeding holothurian.—J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1976, v. 23, N 1, p. 55—69.



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	4
Введение . . . . .	5
Глава 1 Систематика . . . . .	7
Глава 2 Морфология . . . . .	13
Глава 3 Физиология . . . . .	50
Глава 4 Биохимия . . . . .	67
Глава 5 Ареал . . . . .	78
Глава 6 Среда обитани . . . . .	88
Глава 7 Питание . . . . .	95
Глава 8 Размножение . . . . .	107
Глава 9 Развитие и рост . . . . .	117
Глава 10 Поведение, ритмы активности . . . . .	131
Глава 11 Враги, паразиты . . . . .	141
Глава 12 Численность, биомасса . . . . .	143
Глава 13 Продукционные показатели . . . . .	150
Глава 14 Промысел . . . . .	155
Глава 15 Обработка . . . . .	161
Глава 16 Фармакология . . . . .	168
Глава 17 Охрана и воспроизводство . . . . .	173
Литература . . . . .	180

## CONTENTS

Preface . . . . .	4
Introduction . . . . .	5
Chapter 2 Morphology . . . . .	13
Chapter 1 Systematics . . . . .	7
Chapter 3 Physiology . . . . .	50
Chapter 4 Biochemistry . . . . .	67
Chapter 5 Spread . . . . .	78
Chapter 6 Environment . . . . .	88
Chapter 7 Feeding . . . . .	95
Chapter 8 Reproduction . . . . .	107
Chapter 9 Development and growth . . . . .	117
Chapter 10 Behaviour and activity rhythms . . . . .	131
Chapter 11 Enemies and parasites . . . . .	141
Chapter 12 Abundance and biomass . . . . .	143
Chapter 13 Production characteristics . . . . .	150
Chapter 14 Fishery . . . . .	155
Chapter 15 Preparation . . . . .	161
Chapter 16 Pharmacology . . . . .	168
Chapter 17 Protection and cultivation . . . . .	173
References . . . . .	180

### ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ТРЕПАНГ

Редактор Н. А. Вандакурова

Художник Г. П. Писарева

Техн. редактор Н. М. Белохонова

Корректоры Р. А. Ютавчикова, В. В. Краснова

ИБ 796. ВД 14103. Сдано в набор 26.06. 1980 г. Подписано к печати 23.02. 1981 г.

Формат 70×100/16. Усл. печ. л. 16,7. Уч.-изд. л. 15,3.

Тираж 1000. Цена 2 р. 30 к. Заказ 2284.

Дальневосточное книжное издательство Государственного Комитета РСФСР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли. Владивосток, Ленинская, 43.

Полиграфический комбинат Управления издательств, полиграфии и книжной торговли  
Приморского крайисполкома,  
Владивосток, Океанский пр., 69