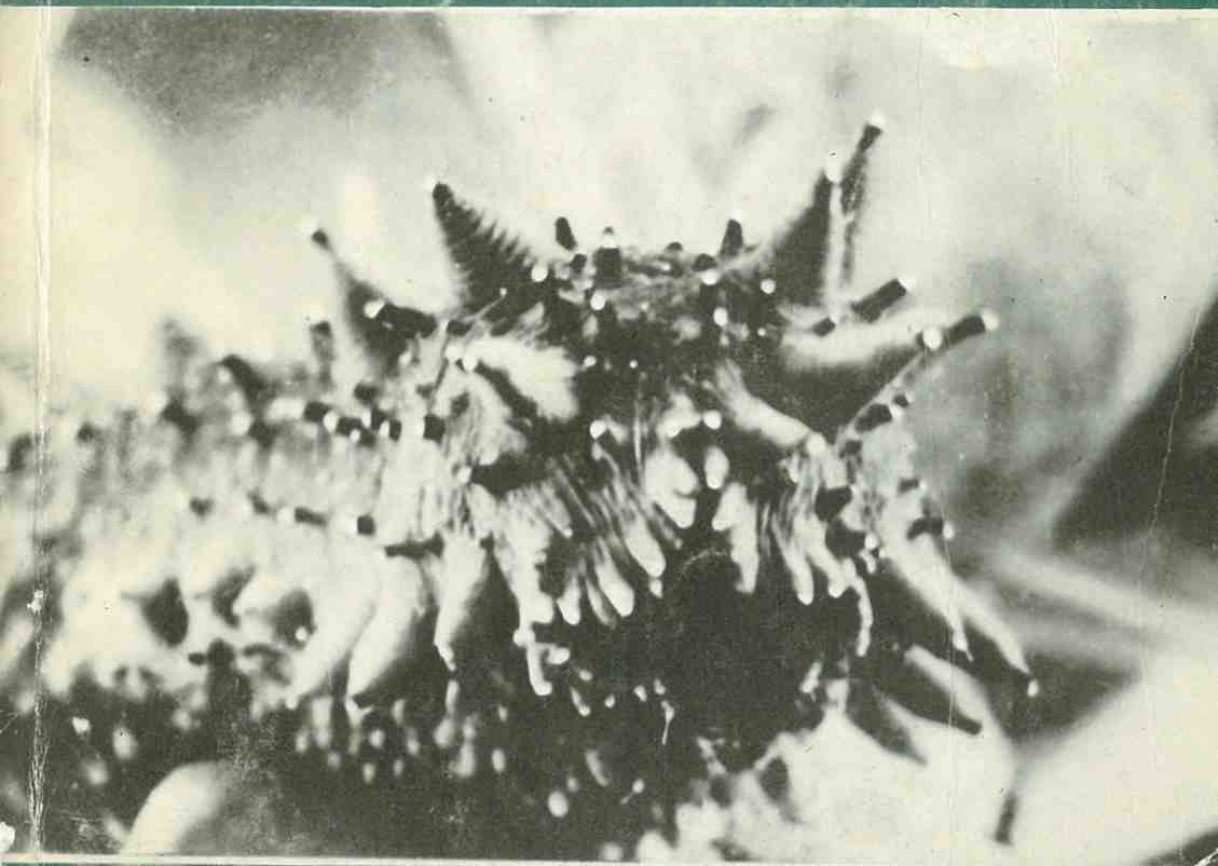


В. С. ЛЕВИН

# ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ТРЕПАНГ



Владивосток

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



Soviet Committee  
for the UNESCO  
Programme  
«Man and Biosphere»

Species  
of the Fauna  
of the USSR  
and the Contiguous  
Countries

V. S. Levin

**JAPANESE  
SEA CUCUMBER**

VLADIVOSTOK  
1982

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



Советский комитет  
по программе ЮНЕСКО  
«Человек и биосфера»

Виды  
фауны СССР  
и сопредельных  
стран

*В. С. ЛЕВИН*

# ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ТРЕПАНГ

Дальневосточное  
книжное издательство  
ВЛАДИВОСТОК  
1982

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

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

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

Ил. 51, табл. 20, библи. 330.

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

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

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

Ответственный редактор доктор биологических наук О. Г. КУСАКИН

Editor O. G. KUSSAKIN

Рисунки автора

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

## ПРЕДИСЛОВИЕ

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

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

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

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

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

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

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

*А. В. Жирмунский*

## ВВЕДЕНИЕ

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

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

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

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

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

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

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

## Понимание объема вида

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

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

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

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

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

Таким образом, таксономический статус рассматриваемого вида

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

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

### Положение в системе

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

### ОТРЯД ASPIDOCHIROTA

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

### Семейство Stichopodidae

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

### Род Stichopus

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

### *Stichopus japonicus* Selenka

*Stichopus japonicus* Selenka, 1867: 318, Taf. XV11, Fig. 33—36; Scmper, 1868: 74; Marenzeller, 1881: p. 18—19 (136—137), Taf. V, Fig. 11; Lampert, 1885: 104; Théel, 1886: 160, 194—195, pl. VII, Fig. 3; Ludwig, 1887: 26 (1242); Mitsukuri, 1896: 408; — 1897: 31—42, 3 textfig; Sluiter, 1901; Clark, 1902: 563—564; Britten, 1906: 9—11 (131—133); Mitsukuri, 1912: 163—171, pl. IV, Fig. 32—44, textfig. 29; Ohshima, 1915: 247—248; Clark, 1922: 61; Chang, 1934: 4—7, fig. 1; Савельева, 1933: 38; — 1941: 74; Panning, 1944: 33—35, Abb. 5—6; Ушаков, 1953: 298; Савельева, 1955: 216—217, табл. XIV, рис. 4.



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Внутривидовая систематика

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

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

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

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

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

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

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

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

## Общий план строения, симметрия

Тело дальневосточного трепанга, как и прочих иглокожих, поделено на 10 частей (секторов). Секторы, в которых расположены радиальные каналы амбулакальной системы и сосредоточена основная часть амбулакальных придатков, называются амбулакрами, или радиусами; в промежутках между ними располагаются интерамбулакры, или интеррадиусы<sup>2</sup>. Как и у всех голотурий, радиусы и интеррадиусы у дальневосточного трепанга не обособлены и слиты с общим телом животного.

Анализ плана строения и эволюции голотурий показывает, что эти животные ползают фактически на боку. При этом к субстрату обращен радиус А, лежащий в мадрепоровой плоскости. Вместе с двумя соседними радиусами В и Е он образует физиологически-брюшную сторону, радиусы С и Д соответствуют физиологически-спинной стороне. Три брюшных амбулакра с заключенными между ними двумя интерамбулакрами называются тривиум, два спинных амбулакра с тремя интерамбулакрами — бививиум (рис. 1).

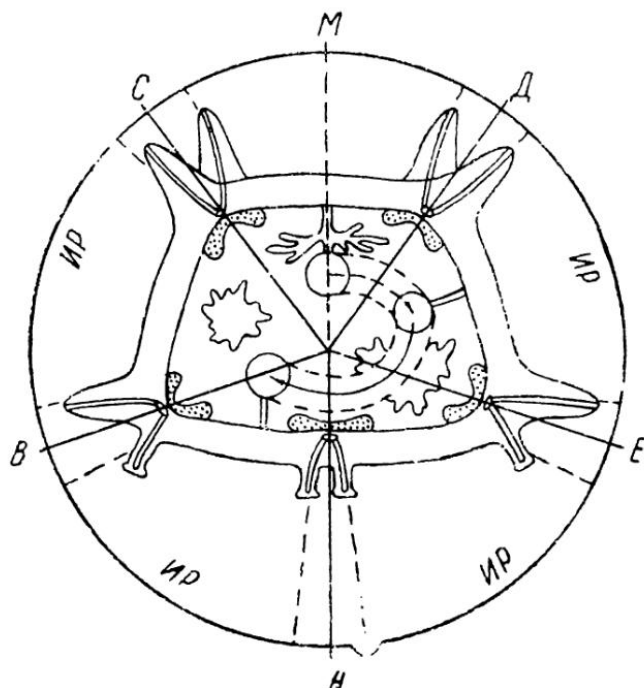


Рис. 1. Симметрия тела дальневосточного трепанга. Вид спереди. А, В, С, Д, Е — радиусы; ИР — интеррадиусы; АМ — мадрепоровая плоскость

<sup>2</sup> Термин радиус (интеррадиус) используют обычно, когда основное внимание обращается на топографические особенности строения, а амбулакр (интерамбулакр) — на морфологические.

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

### Форма тела

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

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

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

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

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

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

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

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

Щупальца дальневосточного трепанга имеют характерную для всех представителей отряда *Aspidochirota* форму. Они состоят из цилиндрического ствола и овального щитка, образованного разветвленными выростами, отходящими в одной плоскости от вершины ствола. Размеры щупалец зависят от степени их наполнения амбулакральной жидкостью. В полностью расправленном состоянии длина ствола достигает 25—30 мм, поперечник 5 мм<sup>3</sup>.

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

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

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

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

### Окраска

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

### Строение тела

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

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

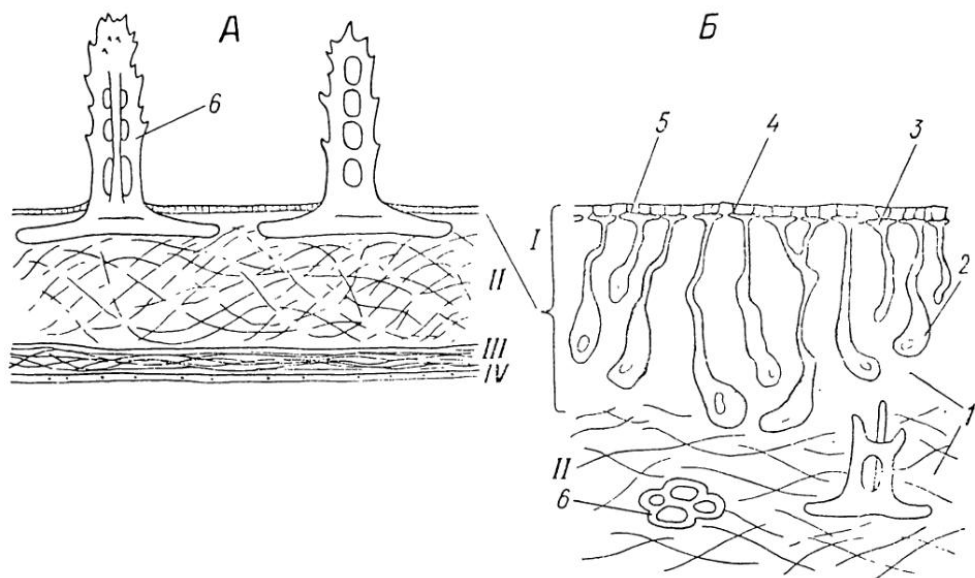


Рис. 6. Схематический разрез через стенку тела молодого (А) и взрослого (Б) дальневосточного трепанга.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

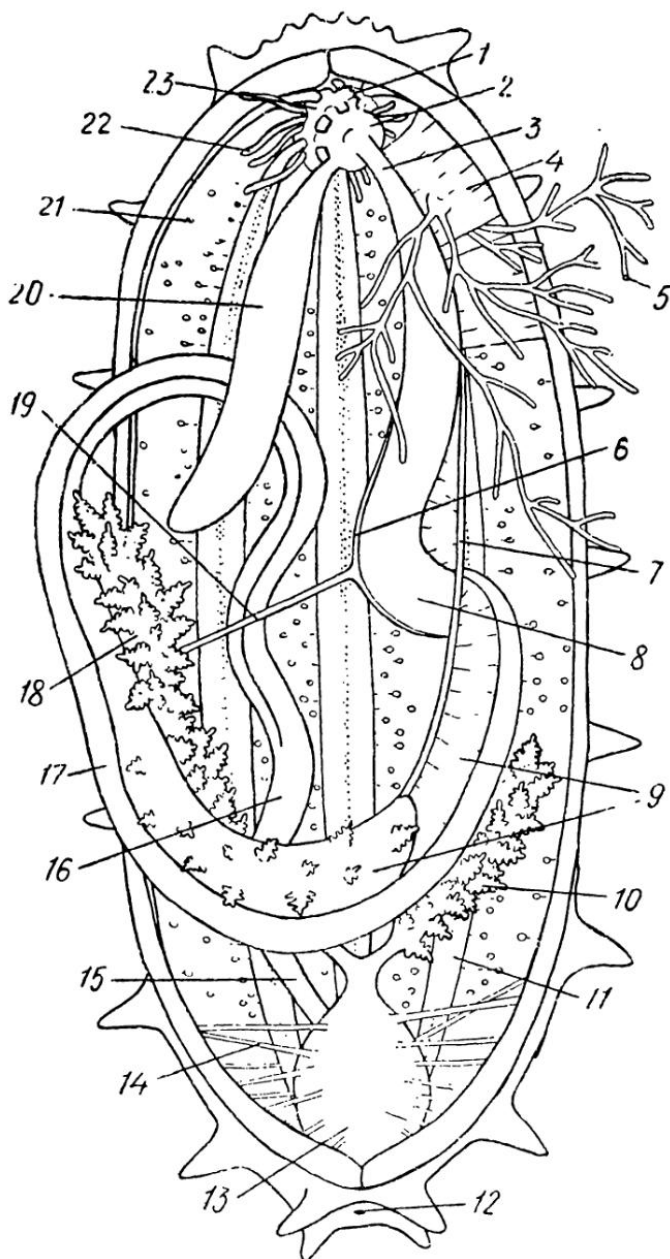


Рис. 7. Внутреннее строение дальневосточного трепанга.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

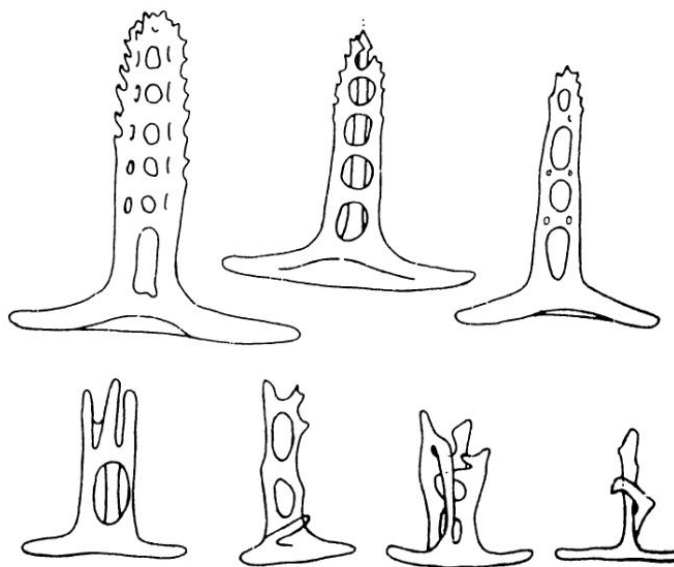
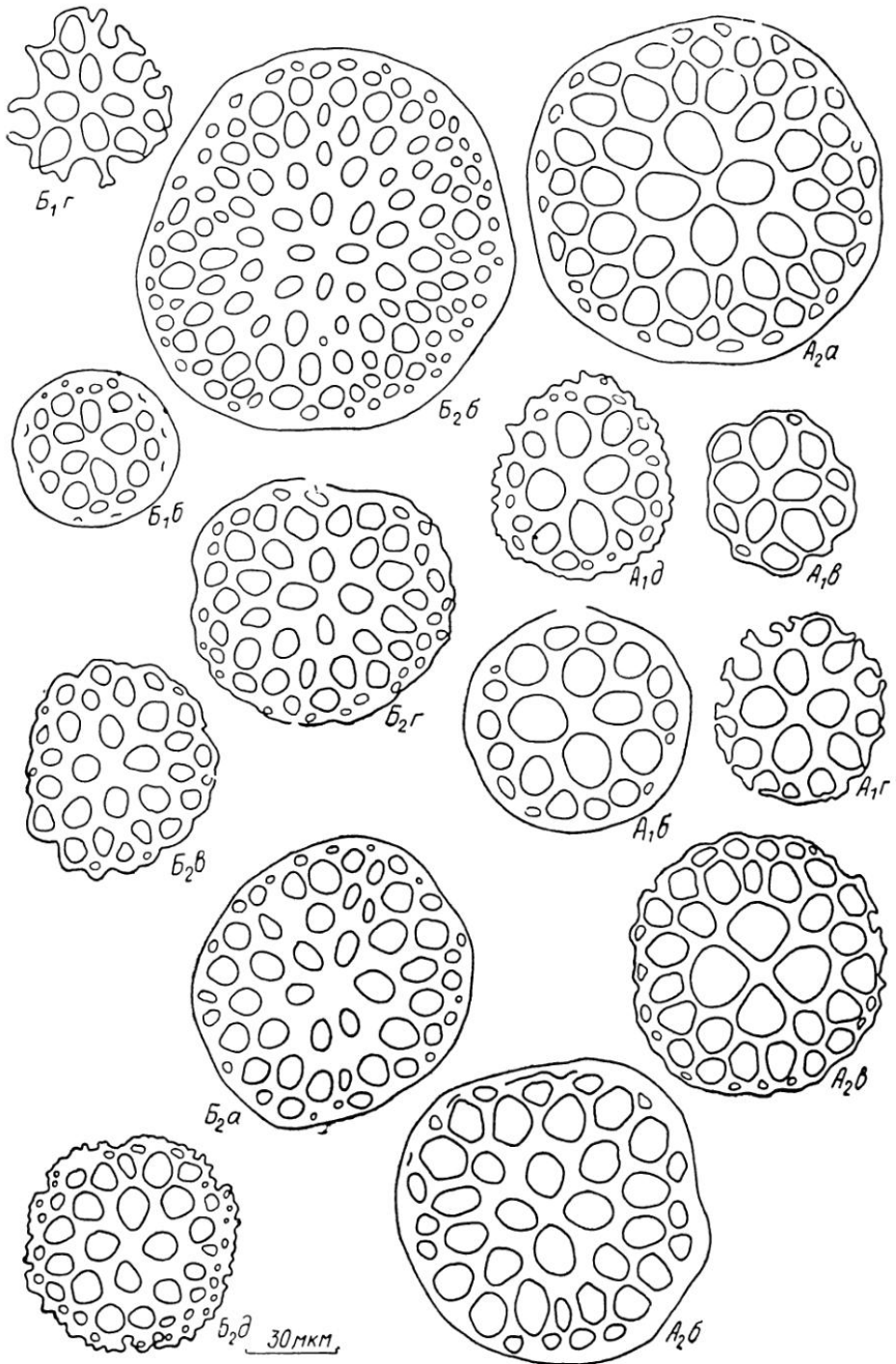


Рис. 8. Башенки из кожи тела дальневосточного трепанга. Вид сбоку

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

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





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

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

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

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

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

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

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

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

различаются по частоте встречаемости однотипных сочетаний признаков. Для дисков с мелкими отверстиями более характерно большое число их рядов, тогда как у дисков с крупными отверстиями редко наблюдаются порядки выше III (например, сочетание  $A_{1v}$  является наиболее распространенным, а «гомологичное» сочетание  $B_{1v}$  не встречено). Указанные различия подтверждают, что относительная величина отверстий диска — важный показатель, характеризующий существенные морфологические особенности спикул.

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

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

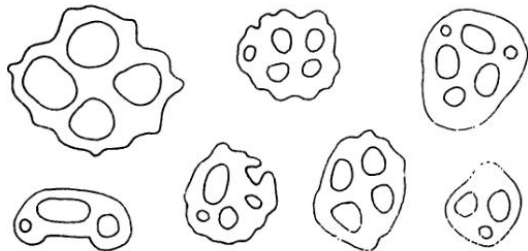


Рис. 10. Пластинки Селенки

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

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

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

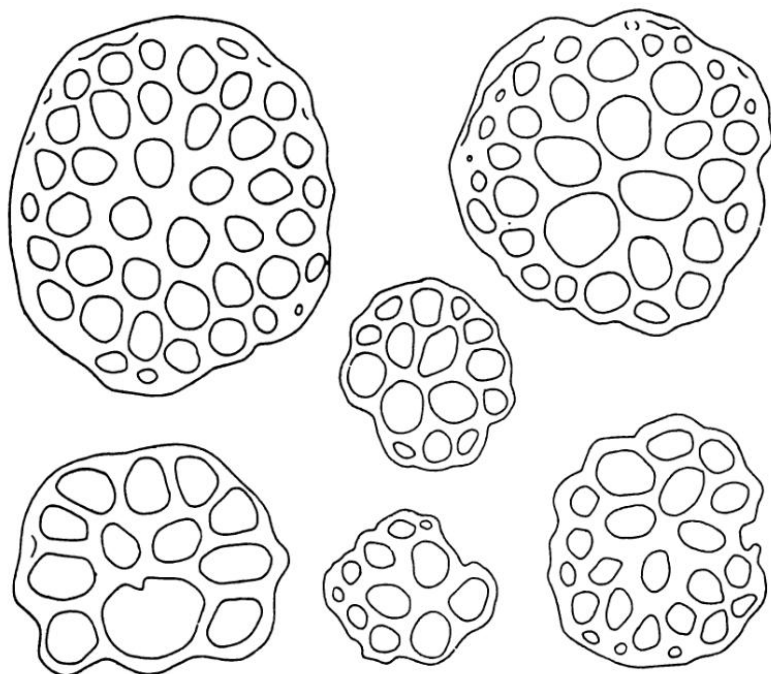


Рис. 11. Диски башенок с нарушенным строением

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

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

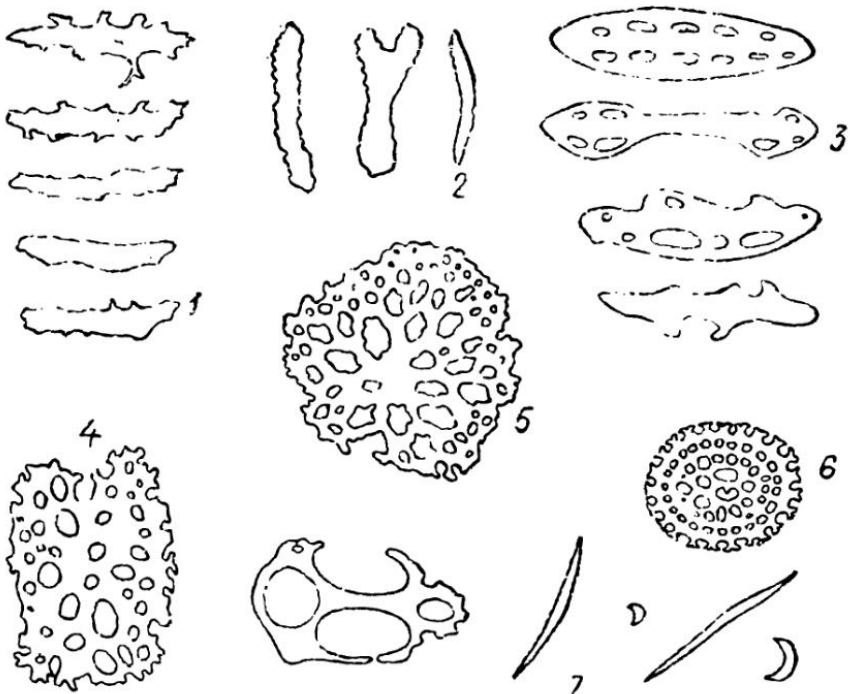


Рис. 12. Спикюлы из тканей разных частей тела дальневосточного трепанга. 1 — палочки из щупалец; 2 — палочки из стенки гонады; 3 — пряжки из папилл; 4 — фрагмент опорной пластинки амбулакальной ножки; 5 — пластинка из стенки клоаки; 6 — пластинка из стенки водного легкого; 7 — иглы и крючки из разных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

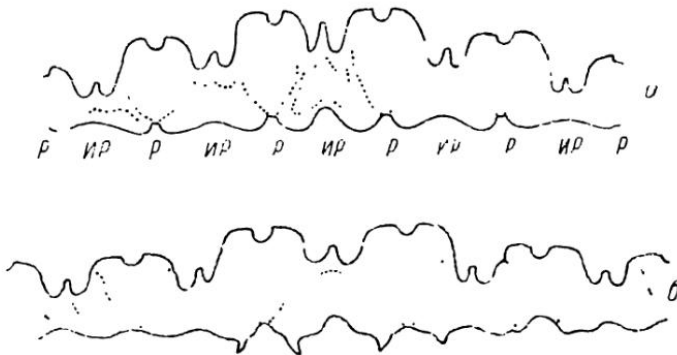


Рис. 13. Окологлоточное скелетное кольцо дальневосточного трепанга. P — радиальные пластинки, IP — интеррадиальные. Разрез выполнен вдоль срединной брюшной радиальной пластинки

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

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

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

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

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

**Целом и целоциты.** Для дальневосточного трепанга, как и для других иглокожих, характерно расчленение целома на обширную полость тела и несколько сложных систем каналов — амбулакральную, кровеносную (гемальную) и систему каналов, сопровождающих гипоневральные стволы нервной системы. Последнее чаще всего именуют перигемальной или псевдогемальной<sup>4</sup>. Строение амбулакральной и гемальной систем будет рассмотрено в специальных разделах.

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

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

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

между этими каналами перифарингеальный отдел целома сообщается с перивисцеральным.

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

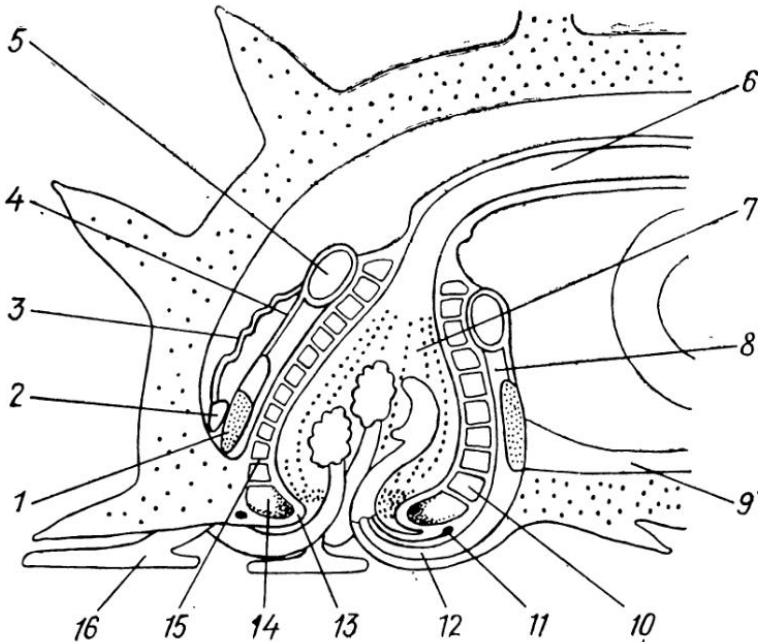


Рис. 14. Внутреннее строение передней части тела дальневосточного трепанга. 1 — околوجلоточное скелетное кольцо; 2 — madreporит; 3 — каменный канал; 4 — аквафарингеальный комплекс; 5 — кольцевой канал амбулакральной системы; 6 — пищевод; 7 — глотка; 8 — радиальный канал амбулакральной системы; 9 — продольная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

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

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

Амебоциты — наиболее многочисленная форма целомочитов. Это

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

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

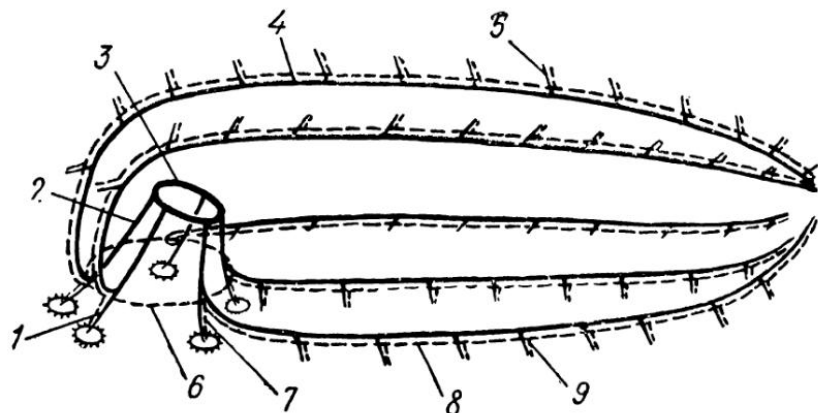


Рис. 15. Схема амбулакральной (сплошная) и нервной (штриховая линия) систем дальневосточного трепанга.

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

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

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



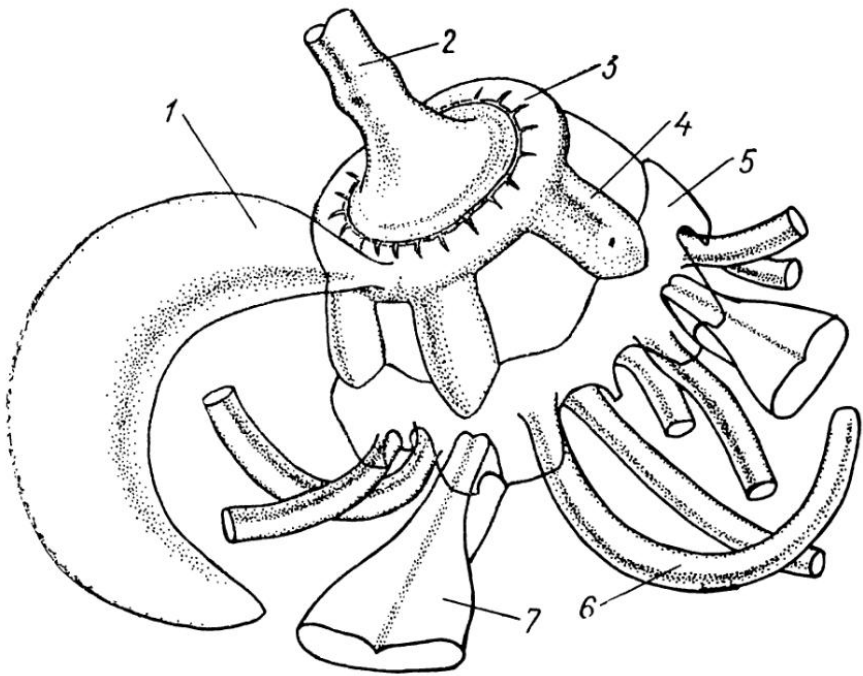


Рис. 16. Аквафарингеальный комплекс дальневосточного трепанга.

1 — полость пузыря; 2 — пищевод; 3 — кольцевой канал амбулакальной системы; 4 — окологлоточный участок радиального канала амбулакальной системы; 5 — пластинки окологлоточного скелетного кольца; 6 — ампулы шупалец; 7 — продольные мышечные ленты

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

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

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

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

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

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

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

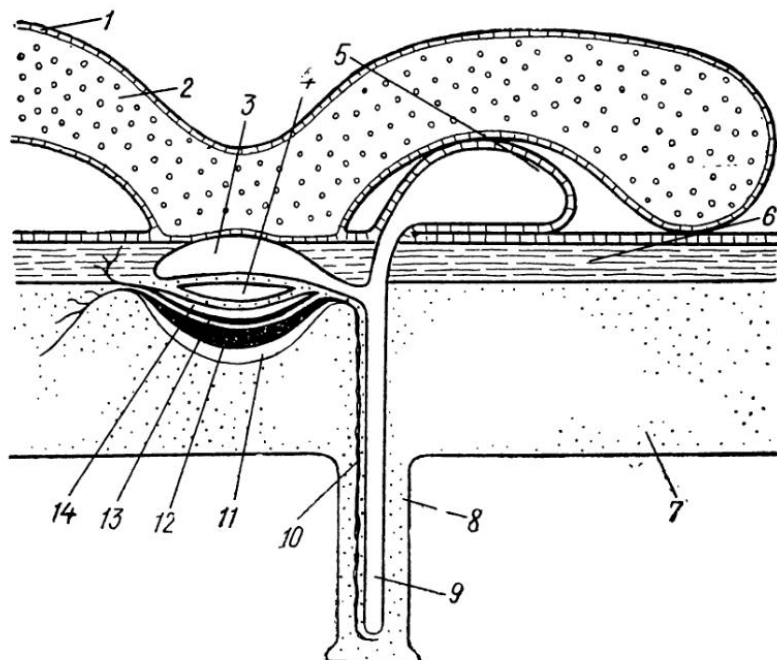


Рис. 17. Поперечный разрез через амбулакру дальневосточного трепанга. 1 — целомический эпителий; 2 — продольная мышечная лента; 3 — радиальный амбулакральный канал; 4 — радиальный кровеносный сосуд; 5 — ампула амбулакральной ножки; 6 — слой кольцевых мышц; 7 — стенка тела; 8 — амбулакральная ножка; 9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

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

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

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

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

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

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

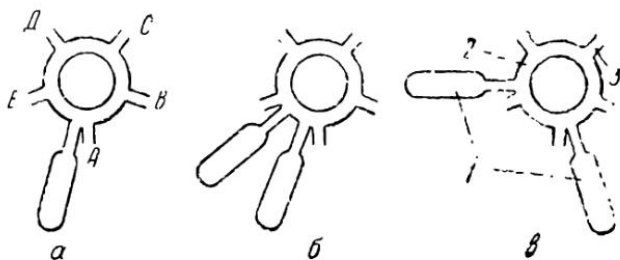


Рис. 18. Расположение полиевого пузыря дальневосточного трепанга в норме (а) и варианты расположения двух полиевых пузырей (б, в). 1 — полиев пузырь; 2 — кольцевой канал амбулакральной системы; 3 — радиальный канал. А — радиусы

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

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

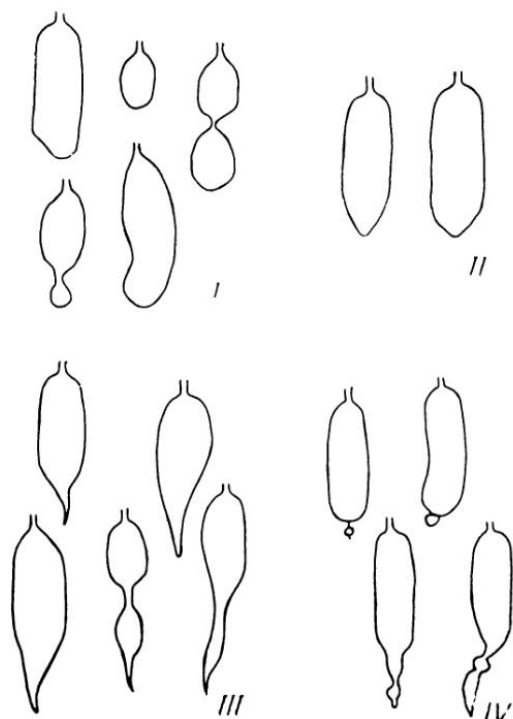


Рис. 19. Типы формы полиевого пузыря дальневосточного трепанга

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

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

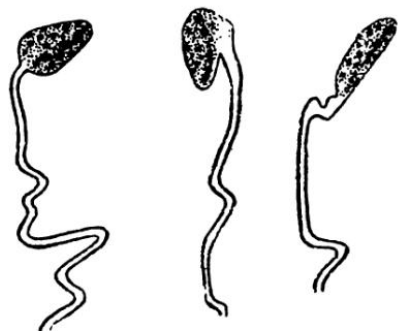


Рис. 20. Каменный канал и мадрепорит дальневосточного трепанга

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

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

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

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

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

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

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

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

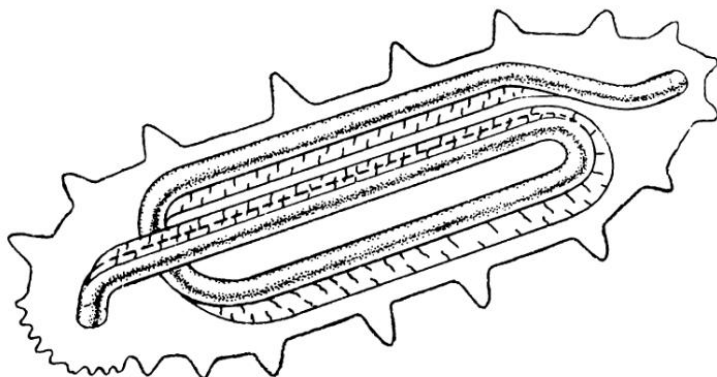


Рис. 21. Схема расположения кишечника и мезентерия дальневосточного трепанга. Трубка направлена назад (заднее нисходящее колено). Дистальная часть кишечника, называемая задней кишкой, открывается в клоаку.

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

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

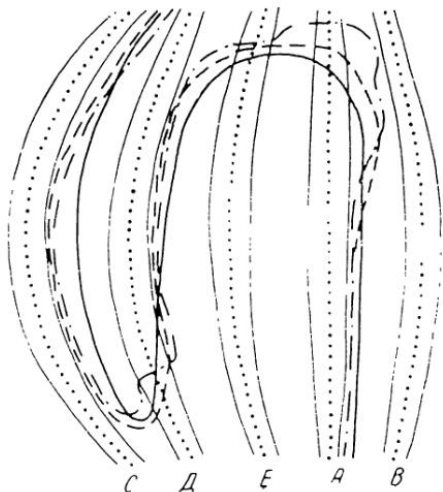


Рис. 22. Линия прикрепления мезентерия к стенке тела у *Stichopus japonicus* (сплошная линия), *S. tremulus* (штриховая) и *S. regalis* (штрих-пунктирная). Буквами обозначены амбулакры. Ротовой конец тела вверх

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

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

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

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

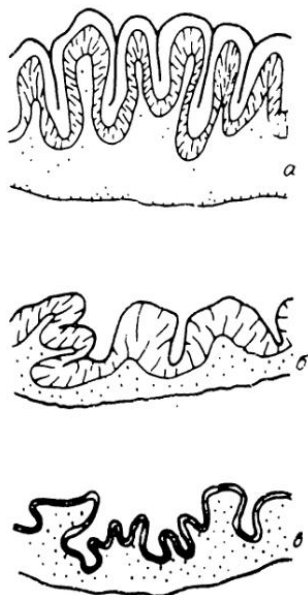


Рис. 23. Схематический разрез через стенку пищеварительной трубки дальневосточного трепанга. а — пищевод; б — среднее восходящее колено; в — задняя кишка

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

**Кровеносная система.** Кровеносная, или гемальная, система дальневосточного трепанга представляет собой сложную совокупность сосудов<sup>5</sup>, лежащих внутри полости тела и проникающих в некоторые органы (рис. 7). Наиболее развита часть системы, связанная с пищеварительным трактом. Она представлена двумя мощными кровеносными сосудами, сопровождающими на значительном протяжении пищеварительную трубку, — мезентериальным и антимезентериальным<sup>6</sup>.

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

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

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

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

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

Второй крупный сосуд кишечника располагается вдоль пищеварительной трубки со стороны, противоположной мезентерию, и соответственно называется антимезентериальным. Этот сосуд тесно связан со стенкой кишечника и покрыт совместно с ней перитонеальным эпителием. Поперечник сосуда по ходу кишечника вначале постепенно увеличивается, а затем так же постепенно уменьшается; в проксимальном отделе заднего нисходящего колена кишки сосуд заканчивается. На уровне средней части переднего нисходящего и среднего восходящего колена кишечника антимезентериальный сосуд связан поперечным соединительным сосудом, свободно лежащим в полости тела<sup>7</sup>.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Водные легкие представляют собой тонкостенные выросты стен

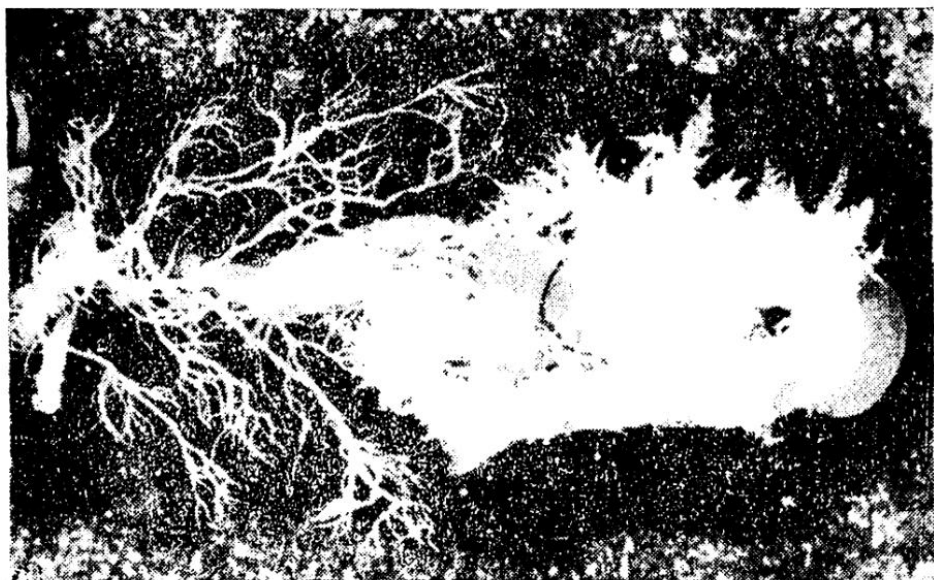


Рис. 24. Половая железа, кишечник и водные легкие дальневосточного трепанга

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

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

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

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

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

Гипоневральный отдел нервной системы представлен у дальневосточного трепанга радиальными стволами, которые залегают вдоль амбулакров несколько глубже эктоневральных стволов и отделяются от последних узким промежутком. Гипоневральный нервный ствол сопровождается по всей длине гипоневральный синусом<sup>8</sup>, отделяющим нервные стволы от лежащих глубже кровеносных и амбулакральных каналов (рис. 17). Гипоневральные стволы как в переднем, так и в заднем концах тела заканчиваются слепо. По длине гипоневрального тяжа от него отходят многочисленные нервные волокна, которые принимают участие в образовании субэпидермального и субэпителиального нервных сплетений и непосредственно иннервируют кольцевые и продольные мышцы тела.

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

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

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

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

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

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

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

### Изменчивость

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

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

У особей из популяций с побережья Приморья форма палочек

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

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

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

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

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

Разница еще более очевидна, если обратиться к приводимым Чои и Осимэ изображениям диска башенок (Choe, Ohshima, 1961, Fig. 2). Оба изображенных на рисунке диска, характеризующих, по Чои и Осимэ, разные «коммерческие» формы, могут быть отнесены к одному типу (а именно  $A_1a$  по нашей номенклатуре). Таким образом, полиморфизм спикул изученных нами особей трепанга выражен в значительно большей степени, чем у голотуррий с побережья Японии.

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Мышечный аппарат

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

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

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

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

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

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

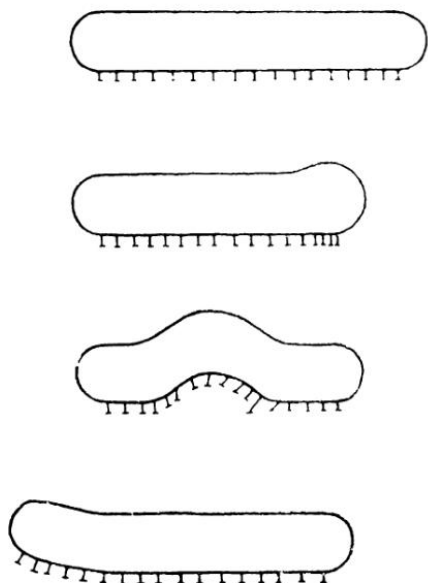


Рис. 25. Последовательные фазы передвижения дальневосточного трепанга. Вертикальный изгиб тела преувеличен

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

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

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

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

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

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

Сократительные свойства продольных мышц дальневосточного трепанга исследовал М. Такахаши (Takahashi, 1974). В эксперименте использовали препараты из полосок мышц около 1 мм в поперечнике и 40 мм в длину. Мышцы медленно сокращались под действием ацетилхолина и KCl. Максимальное напряжение под действием KCl (7,6 кг/см<sup>2</sup>) достигалось при концентрации 0,4 М. Максимальное напряжение под действием ацетилхолина установить не удалось, так как мышца дезагрегировалась при концентрациях ацетилхолина выше  $1 \times 10^{-4}$  М. Кофенин не вызывал сокращения мышц.

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

Некоторые свойства сократительного белка миозина **В** из продольных мышц дальневосточного трепанга исследовал Т. Фурукори (Furukohri, 1971a). АТФ-азная активность миозина **В** оказалась очень низкой, она значительно усиливалась в присутствии  $\text{CaCl}_2$  в широком диапазоне концентраций  $\text{KCl}$ .  $\text{Mg}^{++}$  ингибировал АТФ-азную активность при высокой и низкой концентрациях  $\text{KCl}$ . Зависимость АТФ-азной активности миозина **В** из гладких мышц дальневосточного трепанга от концентрации  $\text{KCl}$ , величины рН и концентрации ЭДТА оказалась сходной с подобными характеристиками, полученными для миозина **В** из поперечнополосатых мышц кролика.

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

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

### Целомическая жидкость и целоциты

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

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

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

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

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

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

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

### Амбулакральная система

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

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

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

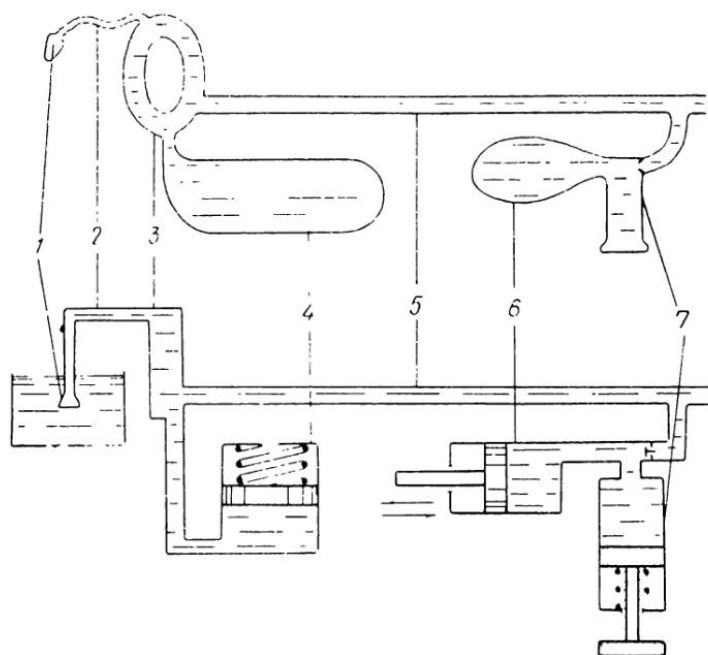


Рис. 26. Принципиальная гидравлическая схема амбулакральной системы дальневосточного трепанга.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Пищеварение

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

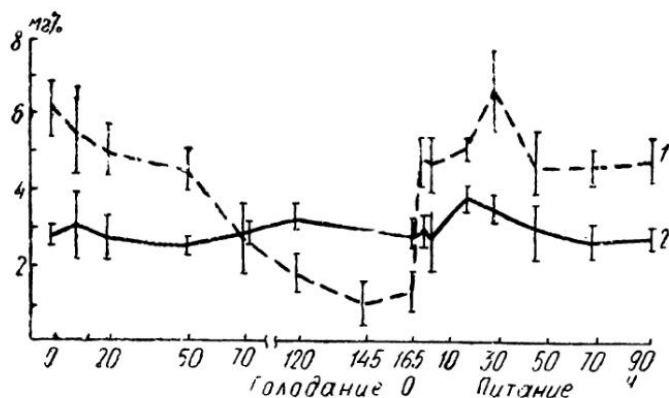


Рис. 27. Изменение содержания сахара (1) и небелкового азота (2) в полости жидкости дальневосточного трепанга. (По: Тапака, 1958а)

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

### Кровеносная система

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

Движение крови по кровеносным сосудам вызывается медленны-

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

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

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

### Дыхание

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

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

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

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

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

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

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

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

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

В процессе дыхания голотурий очень важную роль играет око-

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

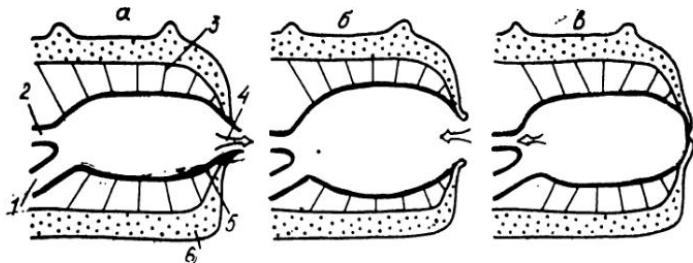


Рис. 28. Схема дыхательных движений дальневосточного трепанга. а — «выдох»; б, в — фазы «вдоха». 1 — задняя кишка; 2 — основание водных легких; 3 — подвесочные тяжи клоаки; 4 — околоанальная мембрана; 5 — клоака; 6 — стенка тела

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

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

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

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

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

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

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

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

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

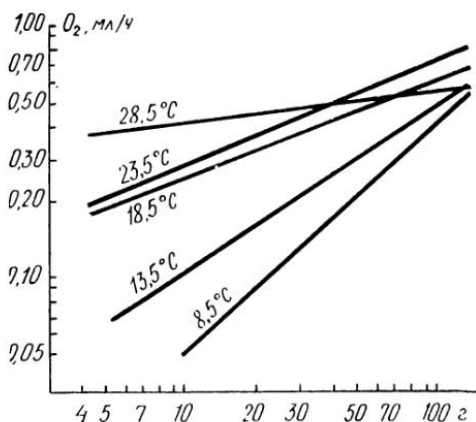


Рис. 29. Зависимость интенсивности потребления кислорода дальневосточным трепангом с различной массой кожного-мышечного мешка от температуры. Шкалы по осям логарифмические (По: Чоэ, 1963)

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

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

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

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

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

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

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

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

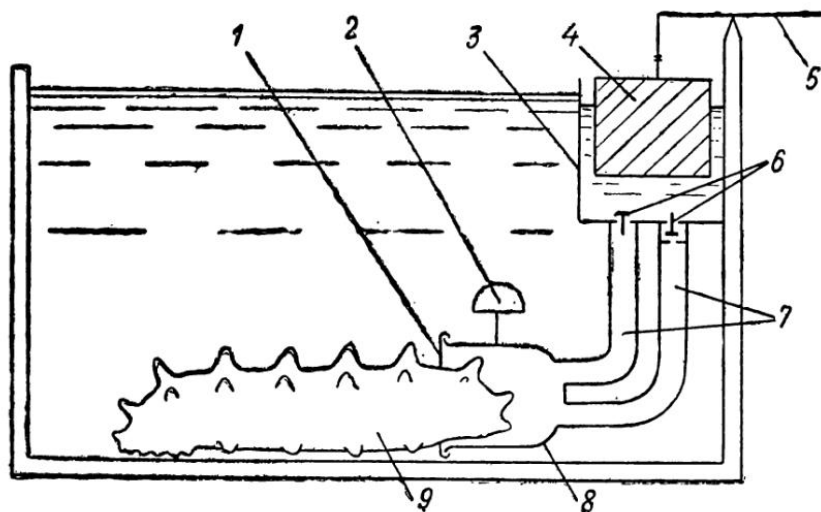


Рис. 30. Устройство для регистрации интенсивности дыхания голотурий.  
 1 — мембрана с отверстием; 2 — компенсирующий поплавок; 3 — поплавковая камера;  
 4 — регистрирующий поплавок; 5 — указатель; 6 — клапаны; 7 — гибкие трубки; 8 —  
 колпачок; 9 — экспериментальное животное

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

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

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

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



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

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

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

### Нервная система

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Общий химический состав

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

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

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

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

Целомическая жидкость дальневосточного трепанга, как уже от-

мечалось, по своему составу близка к морской воде. Она содержит небольшое количество липидов, белкового и небелкового азота и сахаров. Ионный состав жидкости амбулакральной системы отличается от состава морской воды содержанием ионов калия, концентрация которых в первой значительно выше. Содержание  $\text{CO}_2$  в целомической жидкости всегда выше, чем в окружающей морской воде, поэтому она имеет более кислую по сравнению с ней реакцию (рН ниже на 0,5—1,5 ед.). Эта жидкость обладает сильными буферными свойствами в диапазоне рН 7,5—6,0 (карбонат-бикарбонатная буферная система).

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

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

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

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

\* К — крупные, М — мелкие.

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

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

### Минеральные вещества

И. Таникава и Т. Вакаса (Tanikawa, Wakasa, 1955) определили в кожно-мышечном мешке дальневосточного трепанга следующие минеральные вещества (мг% к сырому веществу): нерастворимый в азотной кислоте материал — 31,0;  $\text{SO}_3$  — 298,0;  $\text{P}_2\text{O}_5$  — 179,0; Cl — 87,0; Ca — 3,0; Mg — 0,36; K — 23,0; Fe — 8,2; Cu — 2,8; зола — 820,0. В тканях трепанга обнаружены следы ванадия, а у других исследованных видов голотурий он отсутствовал (Ciereszko et al., 1962). Дальневосточный трепанг содержит довольно значительное количество соединений йода (0,01—0,07% в пересчете на йод) (Кизеветтер, 1962).

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

Скелетные элементы дальневосточного трепанга, как и других иглокожих, состоят из углекислого кальция в форме минерала кальцита ( $\text{MgCO}_3$  в твердом растворе с  $\text{CaCO}_3$ ). При анализе содержания кальция и магния в скелетных элементах трепанга из зал. Петра Великого были получены величины 31,01 и 2,76% соответственно (Краснов и др., 1976). Величина кальций-магниевого индекса у дальневосточного трепанга (11,23) оказалась значительно выше этого показателя у тропических стихоподид (*Stichopus chloronotus* — 8,25, *Thelepotia ananas* — 8,31). Эти данные хорошо согласуются с общей тенденцией к снижению магнезиальности карбонатных скелетных частей морских организмов, обитающих в более высоких широтах.

### Белки, аминокислоты и другие азотсодержащие вещества

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

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

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

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

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

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

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

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

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