

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ

№ 5109 - В 90.

УДК 593.96

Т.В. Стукова, В.С. Левин

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СПИКУЛ ГОЛОТУРИИ
EURENTASTA FRAUDATRIX

Владивосток, 1990

Анализ морфологической изменчивости является основой при решении ряда крупных биологических проблем (Майр, 1971; Шварц, 1980; Егоров, 1983; Мина, 1986; Яблоков, 1987). Сфера применения такого анализа имеет тенденцию к расширению; к направлениям, которые можно считать традиционными, такими как таксономия, популяционная и эволюционная биология, добавляются новые, например, биологический мониторинг (Захаров, 1987).

Иглокожие - группа организмов, обладающих очень высокой степенью изменчивости, как экологической и географической, так и возрастной (Дьяконов, 1946). Это затрудняет систематику данной группы и приводит к многочисленным таксономическим ошибкам. Поэтому исследование изменчивости иглокожих имеет очень большое значение.

Наибольшую сложность представляет анализ изменчивости в группах с непостоянной формой тела, таких как голотурии. У этих животных наиболее перспективным является исследование вариабельности скелетных элементов - спикул. Специально следует выделить ярко выраженную у многих видов голотурий возрастную изменчивость формы спикул.

Изменчивость формы спикул исследована в той или иной степени у очень небольшого числа видов голотурий. Общие аспекты изменчивости некоторых типов спикул прослежены у *Cucumaria lefevrei* (Cherbonnier, 1947), *Leptosynapta galliennei* и *L. inhaerens* (Allain, 1973), *Ilyodaemon ijimai* (Imaoka, 1977), *Cucumaria curata* (Rutherford, 1977), *C. curata* и *C. pseudocurata* (Lambert, 1985), у 4-х видов рода *Parastichopus* (Lambert, 1986). Возрастная изменчивость спикул исследовалась у *Stichopus japonicus* (Mitsucuri, 1897; Левин, 1982), *Cucumaria montagui* (= *Pawsonia saxicola*) (Norman, 1905), *Caudina chilensis* (Hozawa, 1928), *Patinapta ooplax* (Chandrasekhara-Rao, 1973), *Neopentadactyla mixta* (Feral, 1980 a, b); отдельные упоминания о возрастных изменениях спикул имеются в ряде таксономических работ.

Настоящая работа посвящена исследованию возрастной изменчивости формы спикул и представленности отдельных типов спикул у одного из наиболее обычных видов голотурий мелководья Япон-

ского моря - *Eurentacta fraudatrix* (Djakonow et Baranova). Основные сведения по строению спикул этого вида содержатся в двух работах - Дьяконов и др., 1958 и Баранова, 1971). Во второй из упомянутых работ приводятся краткие сведения о возрастных изменениях спикул. Однако информация эта весьма лаконична; каких-либо количественных данных о содержании спикул не приводится. Отсутствует и статистически достоверная информация о размерах спикул.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Взрослых особей и молодь *Eurentacta fraudatrix* собирали летом 1988 г. в нескольких бухтах зал. Петра Великого и бб. Мелководная и Киевка на глубине 1,5–8 м с использованием легководолазного снаряжения. Всего собрано 18 проб. Просмотрены также 6 голотурий в возрасте 3–5 месяцев, полученных от особей, отнерестившихся в аквариуме.* Материал фиксировали 96%-ным этанолом.

В лаборатории животных взвешивали. Затем для каждой особи готовили серию препаратов спикул их различных частей тела – кожи тела, ножек, кожи интроверта и щупалец. Кусочки ткани растворяли в 40%-ном КОН в пробирке на водяной бане, для мелких особей – жавелевой водой на предметном стекле. Спикулы отмывали водой и этиловым спиртом, подсушивали на предметном стекле и заключали в пихтовый бальзам или феноло-формальдегидную смолу (среда Эльяшова).

С 56 препаратов кожи тела изготовили микрофотографии с использованием фотонасадки и микроскопа Ergaval. На каждом препарате фотографировали 3 случайно выбранных поля зрения. На каждой фотографии измеряли все спикулы и подсчитывали количество спикул разного типа. Всего обработано 168 полей зрения.

Для анализа возрастной изменчивости голотурии были подразделены на 6 размерных (весовых) групп: 1 – спиртовая масса тела менее 0,15 г (8 особей), 2 – 0,15–0,25 г (6 особей), 3 – 0,25–0,75 г (10 особей), 4 – 0,75–1,75 г (10 особей), 5 – 1,75 – 3,00 г (12 особей), 6 – более 3,00 г (10 особей). Данные по спикулам каждой особи относили к соответствующему размерному классу.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ набора спикул ~~особей~~ *Eurentacta fraudatrix* разного возраста показал, что спикулы из кожи тела, ножек,

* Авторы признательны И.Ю. Долматову, любезно предоставившему этот материал.

интроверта и щупалец этого вида могут быть подразделены на 13 основных типов и подтипов (рис. I). Для разных частей тела и разных тканей голотурий характерны спикулы разной формы.

В тонком наружном слое кожи тела и ножек рассеяны так называемые корвиночки (рис. I, тип I), состоящие из овальной базальной пластинки с 4-мя отверстиями, от которой отходят тонкие ветвящиеся отростки. Отростки переплетаются, сливаются, образуя как бы клубок; в верхней части ^{они} оканчиваются маленькими шипиками.

Средний слой кожи тела заполняют овальные пластинки с 4-5 отверстиями (рис. I, тип II). В центральной части обычно перекладина в форме "чемоданной ручки", от которой к периметру пластинки отходит различное количество отростков. Перекладины могут отходить и от нижней плоскости пластинки. В наиболее сложных случаях пластинка выглядит заключенной в сетчатый футляр. Реже пластинки гладкие, без выростов.

Во внутреннем слое кожи располагаются плоские массивные пластинки с различным числом отверстий и, следовательно, разного размера: от очень больших, различимых даже невооруженным глазом, с многочисленными отверстиями и буграми на поверхности, до пластинок с 4-6 отверстиями и одним небольшим возвышением в центре (рис. I, тип III). Спикулы этого типа можно подразделить на три довольно хорошо разграничиваемые подтипа. Подтип III-а - наиболее крупные, очень массивные пластинки с многочисленными отверстиями и поверхностью, снабженной буграми. Спикулы подтипа III-б несколько мельче, их очертания менее правильны, отверстий разное количество, но в центральной части всегда различимы 4 крупных отверстия, между которыми поверхность пластины образует небольшое возвышение. У спикул подтипа III-в также имеется возвышение в центральной части, но число отверстий не превышает шести.

Стенки ножек, а также кожа тела непосредственно возле ножек заполнены плоскими или изогнутыми ромбовидными пластинками (рис. I, тип IV), которые можно подразделить на три подтипа. Подтип IV-а представляет собой пластинки с 4-мя отверстиями в центральной части и 1-5 мелкими отверстиями в двух

суженных частях. От центральной части перпендикулярно к поверхности пластины отходят стойки, которые, срастаясь вверху, образуют шиповатую башню. Подтип $\overline{\text{IY}}-б$ представлен пластинками с 4-мя отверстиями в центральной части и 1-2 мелкими отверстиями в суженных частях. Строение центральной части сходно со строением спикул типа $\overline{\text{II}}$ ("чемоданная ручка" в различных модификациях). Спикулы подтипа IYв — односторонне удлиненные пластинки с 4-мя крупными отверстиями и 2-3 мелкими, расположенными в суженной части. Строение широкой части этих пластинок также сходно со строением соответствующего участка спикул типа $\overline{\text{II}}$.


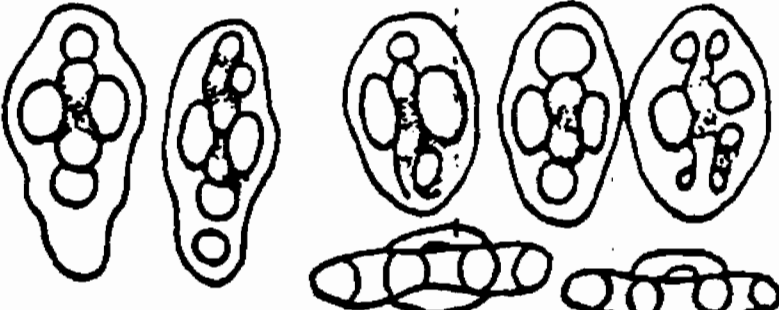

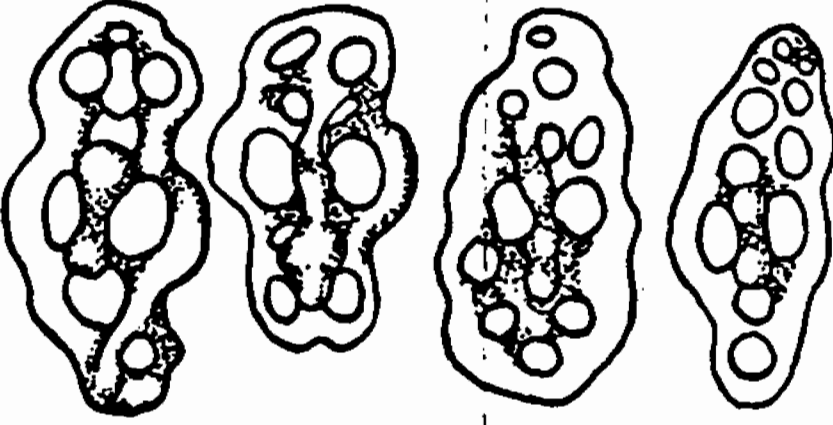

По окружности присоски ножек располагаются решетчатые пластинки характерной асимметричной формы (рис. I, тип $\overline{\text{Y}}$); заканчиваются ножки терминальной решетчатой пластинкой с многочисленными отверстиями (рис. I, тип $\overline{\text{VI}}$).

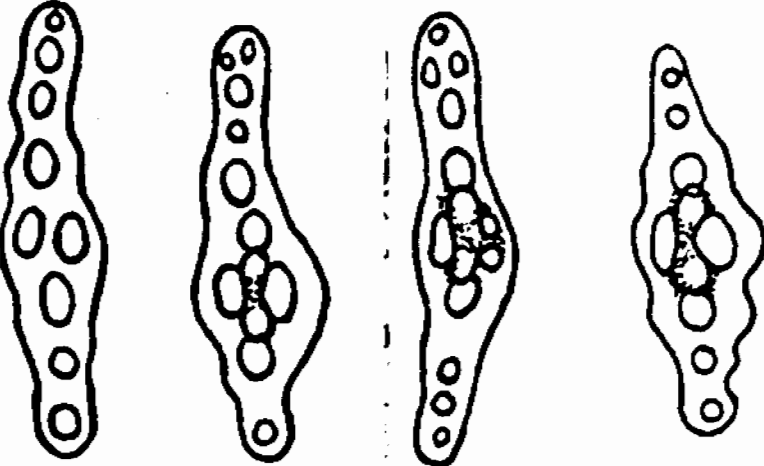
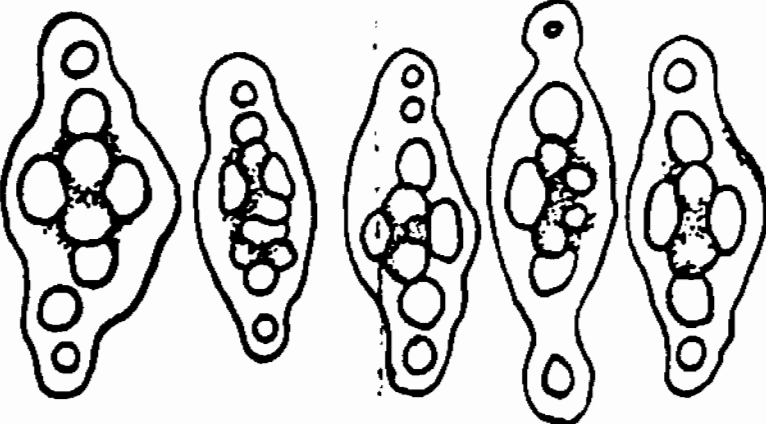
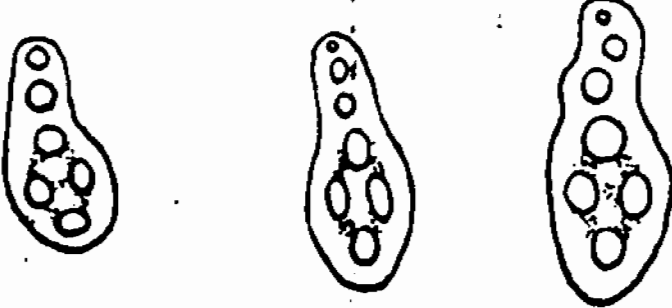
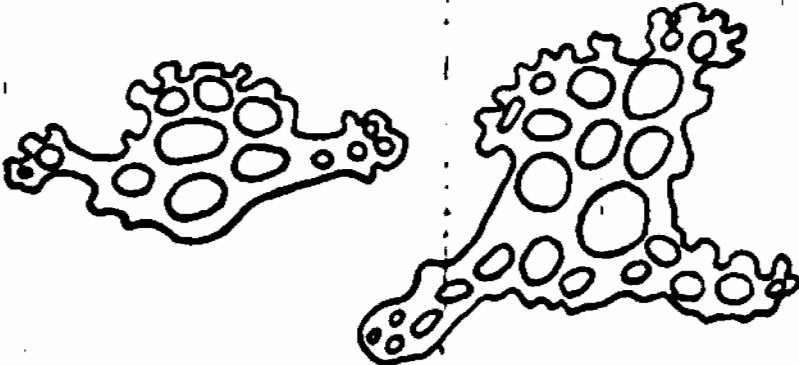
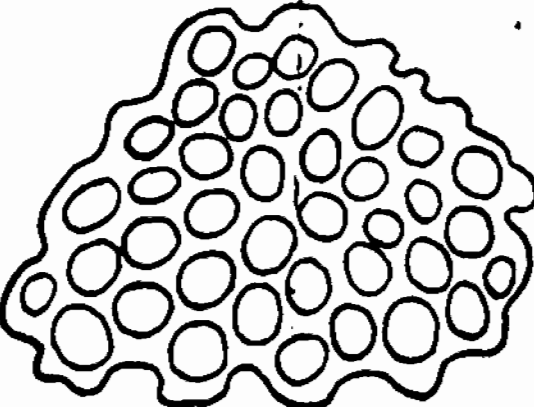
В коже интроверта рассеяны округлые, продолговатые или неправильной формы решетчатые пластинки с зубчатым контуром, в центре с шиповатой возвышающейся коронкой (рис. I, тип $\overline{\text{VII}}$).

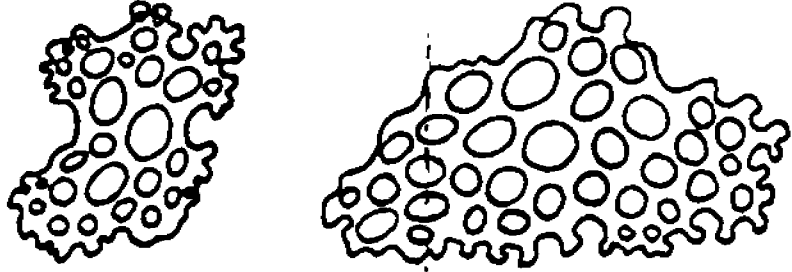
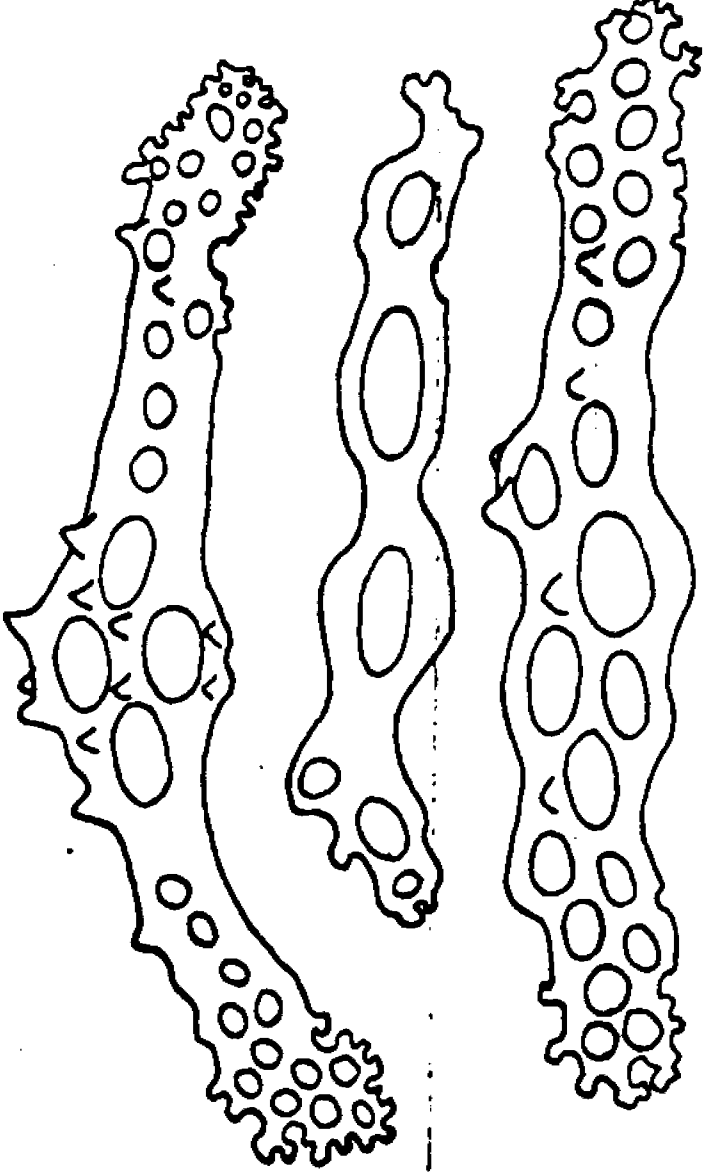
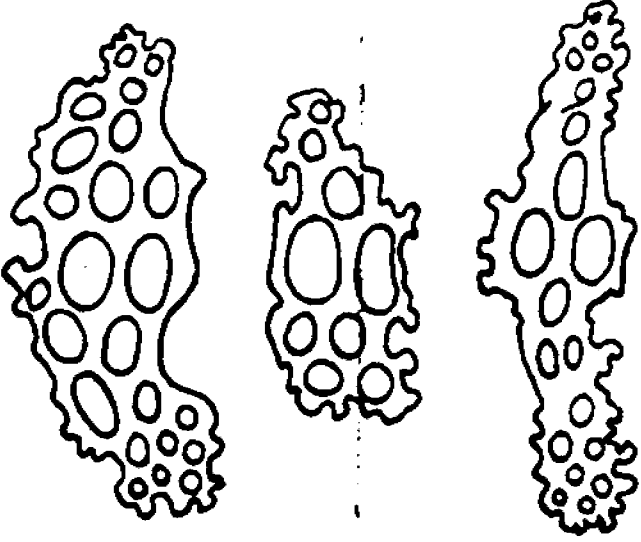
Ствол щупалец заполняют очень массивные удлиненные пластинки, в их центральной части 4 (реже 2-3) крупных отверстия, в удлиненных частях многочисленные мелкие отверстия. В центральной части обычно выrost, образованный соединяющимися вверху стойками; кроме того, на поверхности пластинки часто присутствуют крупные шипы (рис. I, тип $\overline{\text{VIII}}$). По направлению к кончикам щупалец указанные спикулы постепенно заменяются более мелкими удлиненными решетчатыми пластинками без выростов, изогнутыми в плоскости, перпендикулярной продольной оси; число и расположение отверстий варьирует, но в центральной части всегда выделяются 2-4 крупных отверстия (рис. I, тип $\overline{\text{IX}}$).

В процессе роста и развития голотурий происходит изменение общего состава и количества спикул, а также размера и соотношения количества отдельных типов спикул.

Пентактула *Eupentacta fraudatrix* на стадии 2-х ножек обладает хорошо развитым кожным скелетом, состоящим из 25-30 очень крупных (250-350 мкм) спикул, которые однозначно относятся к типу $\overline{\text{III}}-а$. Скелет ножек голотурии этого возраста образуют спикулами типа $\overline{\text{Y}}$, собранными в группы в форме конусов, которые как бы вставлены друг в друга.

Название	Тип	Изображение	Размер, мкм	Локали- зация
Корзиночки	I		60-80	Верхний слой кожи тела
Пластинки с чемодан- ной ручкой	II		64-120	Средний слой кожи тела
Плоские массивные пластинки	IIIa		100-300	Внутрен- ний слой кожи тела
	б		98-255	
	в		105-137	

Название	Тип	Изображение	Размер, мкм	Локали- зация
Ромбо- видные; пластинки	IУа		125-166	Ствол ножек, кожа тела у основа- ния ножек
	б		99-147	
	в		92-126	
Асиммет- ричные решетчатые пластинки	У		100-132	Присос- ка ножек
Терминаль- ные решетчатые пластинки	УІ		200-400	Оконча- ния ножек

Название	Тип	Изображение	Размер, мкм	Локали- зация
Решетчатые пластинки с башней	VII		75-156	Кожа интро- верта
Массивные удлиненные пластинки с башней	VIII		300-715	Ствол щупалец
Изогнутые удлиненные решетчатые пластинки	IX		116-253	Кончики щупалец

У молоди массой 0,09–0,15 г зафиксированы все рассмотренные выше типы спикул.

Динамику изменения относительной представленности спикул разного типа и изменения их формы в процессе роста голотурий прослеживали на наиболее массовых спикулах кожи тела – спикулах типов II, III и IV. Результаты подсчета приведены в таблице.

Относительное количество (%) различных типов спикул кожи тела *Eupentacta fraudatrix* разного размера ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)

Тип спикул*	Масса тела, г					
	< 0,15	0,15–0,25	0,25–0,75	0,75–1,75	1,75–3,00	> 3,0
II	50,9±6,7	75,8±7,2	88,7±2,1	86,3±3,7	91,0±1,2	96,0±0,8
III	35,0±8,7	15,6±7,7	7,4±1,9	9,4±3,5	4,1±0,7	2,6±0,6
IV	14,1±8,2	8,6±7,6	3,9±2,4	4,3±3,7	4,9±0,8	1,4±0,8
	(24)	(18)	(30)	(30)	(36)	(30)

Примечание * Обозначения см. на рис. I

В скобках – количество просмотренных полей зрения.

В коже молоди массой менее 0,15 г зафиксировано большое количество (35% от общего количества) спикул типа III (рис. 2). С увеличением массы тела животных (до 0,75 г) происходит очень быстрое снижение доли таких спикул при одновременном увеличении доли спикул типа II. В дальнейшем вплоть до достижения максимальной зафиксированной нами массы тела продолжается медленное снижение количества спикул типа III до полного исчезновения спикул подтипа III-а (рис. 3). Количество же спикул типа II столь же постепенно возрастает, достигая 91–96% от общего количества.

Изменение размера спикул в процессе роста зафиксировано только для типа III (рис. 3). На стадии пентактулы кожный

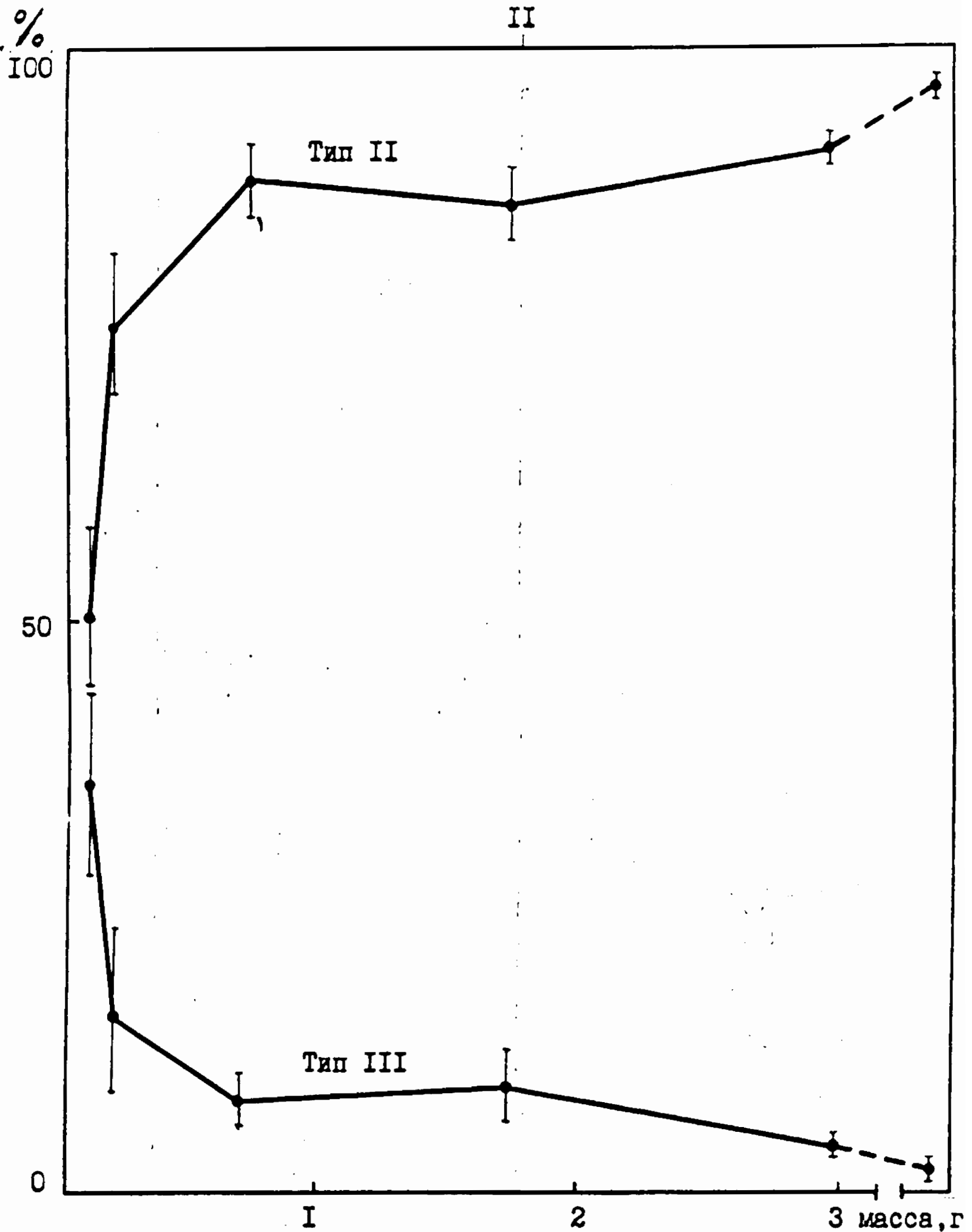


Рис.2 Соотношение представленности двух основных типов спикул кожи тела в процессе роста *Eupentacta fraudatrix* (доля от общего количества спикул, $S \pm S_{\bar{x}}$)

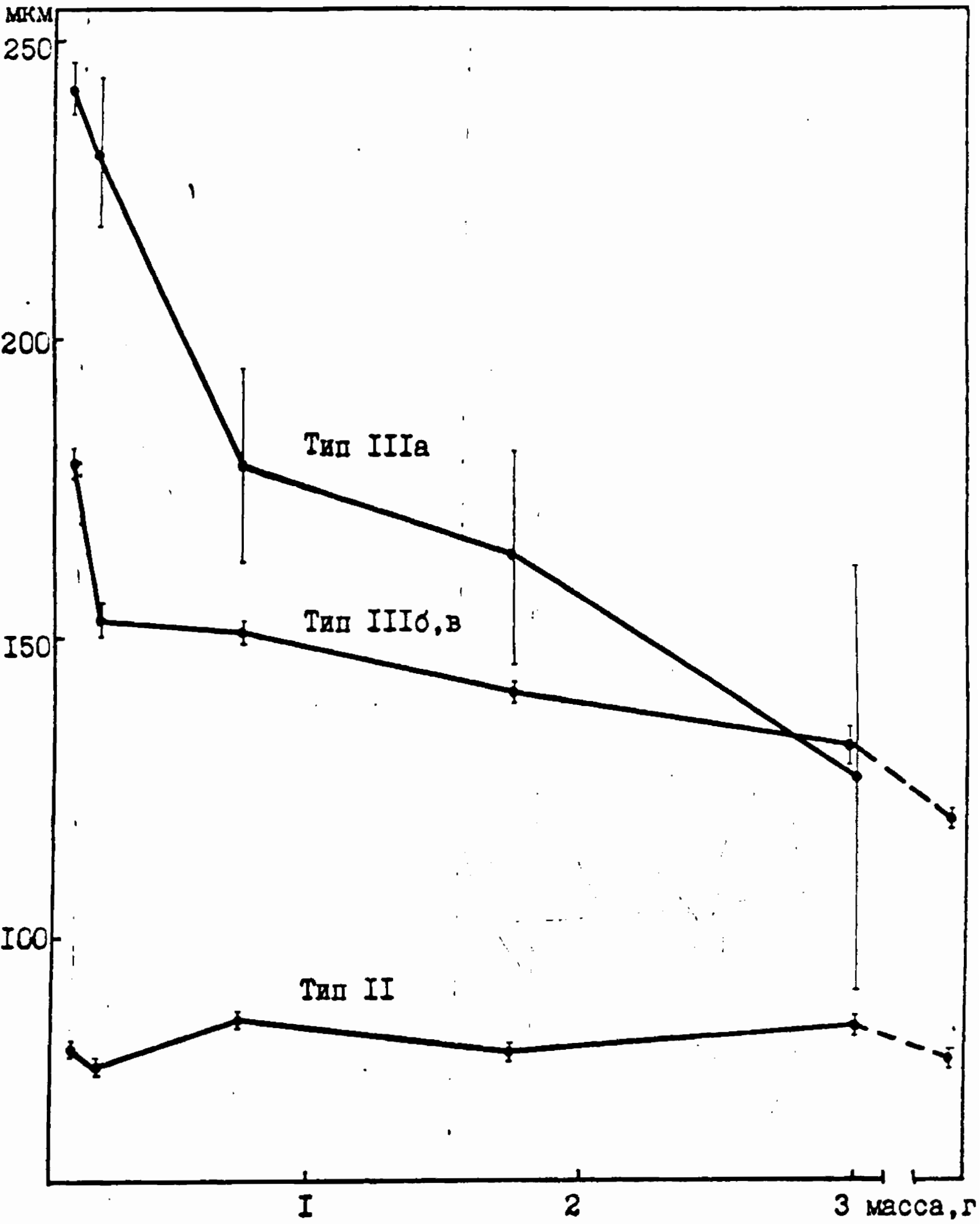


Рис.3 Изменение размера трех основных типов спикул кожи тела *Eupentacta fraudatrix* в процессе роста ($S_{\pm} S_{\bar{x}}$)

скелет состоит только из больших плоских пластинок с многочисленными отверстиями и гладким краем. У молодежи присутствуют все четыре возможные типа спикул. В дальнейшем, до достижения максимальной массы тела, происходит постепенное снижение количества этих массивных пластинок вплоть до полного их исчезновения (рис.4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Настоящая работа показывает, что разнообразие типов спикул *Eurentacta fraudatrix* шире, чем отмечено в литературе (Дьяконов и др., 1958; Баранова, 1971). В указанных публикациях упоминаются следующие формы спикул кожи тела: корзиночки (тип \bar{I} по принятой нами классификации), пластинки с "чемоданной ручкой" (тип \bar{II}), крупные пластинки с массивными буграми (подтип \bar{IIIa}), вытянутые на одном конце пластинки (подтип \bar{IV} -в). Не упоминаются спикулы подтипов \bar{III} -б, в и \bar{IVa} , б. В первоописании вида (Дьяконов и др., 1958) указано, что правильные бисквитообразные спикулы с 4-мя отверстиями и переключиной в виде "чемоданной ручки" (тип \bar{II}) составляют большинство спикул внутреннего слоя кожи. Приведенные выше данные показывают, что это справедливо только для крупных особей (свыше 0,25 г); у более мелких голотурий доля спикул типа \bar{II} значительно ниже и у особей менее 0,15 г составляет не более 50% всех спикул кожи тела.

З.И.Баранова (1971) сообщает, что "у молодых экземпляров пластинки ... часто вытянуты на одном конце и не имеют "ручки". Значительно чаще, чем у взрослых, встречаются крупные пластинки с массивными буграми" (с.246). В общем это описание верно, но действительная картина возрастных изменений спикул *Eurentacta fraudatrix*, как было показано выше, значительно сложнее.

Полученные данные не позволяют судить о "родственных связях" спикул разного типа. По-видимому, спикулы всех выделенных типов являются самостоятельными по генезису образованиями. В то же время имеется определенная взаимосвязь между количеством спикул разного типа. Так, нами показана обратная зависимость между содержанием спикул типов \bar{III} и \bar{II} (см.рис.2).

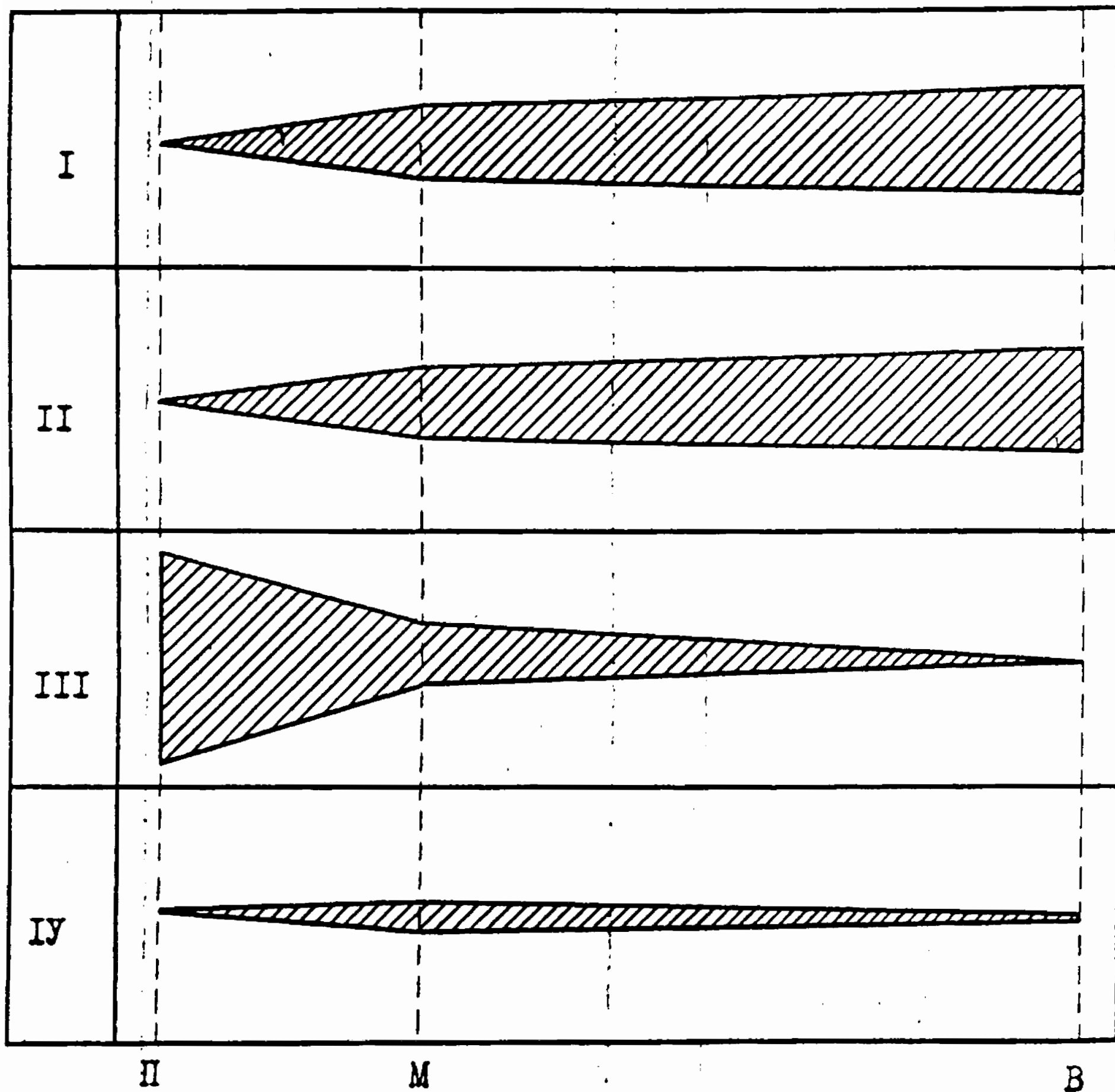


Рис.4 Концептуальная схема изменения набора спикул кожи тела в процессе роста *Eupentacta fraudatrix*

I–IV – типы спикул по рис.1

Ширина полос соответствует количеству спикул данного типа в коже тела пентактулы (П), молодежи (М), взрослых особей (В)

Указанная зависимость выражена столь четко, что ее интерпретирование возможно только при принятии условия о существовании верхнего предела суммарного количества спикул у животного данного размера.

Существование такого ограничения у *Eurentacta fraudatrix* представляется достаточно правдоподобным. Тело наиболее молодых особей *Eurentacta fraudatrix*, начиная со стадии 2-х ножек, полностью покрыто крупными пластинками - это характерно и для других кукумариид, например, *Siscumaria japonica* (Найденко, Левин, 1983) и *Eurentacta quinquesemita* (Striker, 1986). Несомненно, что в этом случае количество спикул должно быть ограничено размерами животного. Микроскопическое исследование крупных особей показывает, что спикулы типов II и III плотно заполняют весь объем глубоких слоев кожи животных, и их количество, по-видимому, ограничено этим объемом.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова З.И. Иголкожие залива Посьета Японского моря // Фауна и флора зал.Посьета. -Л.: Наука. 1971. -С.242-264.
- Дьяконов А.М. Индивидуальная изменчивость и возрастные изменения у некоторых групп иглокожих // Тр. зоол. ин-та. - 1946. -Т.8, вып.1. - С.145-193.
- Дьяконов А.М., Баранова З.И., Савельева Т.С. Заметка о голотуриях (Holothurioidea) района южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. - 1958. - Вып.5. - С.358-380.
- Егоров Ю.Е. Механизмы дивергации. -М.: Наука, 1983.-176с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. -М.: Наука, 1987.-216с.
- Левин В.С. Дальневосточный трепанг.-Владивосток: Дальневост.кн.изд-во, 1982. -191 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. -М.: Мир, 1971. -456 с.
- Мина М.В. Микроэволюция рыб: Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. -М.: Наука, 1986. - 207 с.
- Найденко В.П., Левин В.С. Опыт выращивания голотурии *Siscumaria japonica* в лабораторных условиях // Биология мо-

ря. - 1983. - №4. - С. 61-65.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. - М.: Наука, 1980. - 278 с.

Яблоков А.В. Популяционная биология. - М.: Высшая школа, 1987. - 303с.

Allain J.Y. Les echinoderms de Bretagne. V. Variations de la plaque anchorale chez *Leptosynapta galliennei* (Harapath) et *L. inhaerens* (O.F. Müller), du golfe Normanno-Breton // Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris. 1973. 3^e ser., N 180. P.1225-1232.

Chandrasekhara-Rao G. Occurrence of some juvenile stages referable to the apodous holothurian *Patinapta ooplax* (Marenzeller) in the intertidal sands of Andaman Islands // Proc. Indian Acad. Sc. 1973. V.77(B). P.225-233.

Cherbonnier G. Etude de la couronne calcaire peripharingienne, des differents organes et de la spiculation chez une Holothurie dendrochirote: *Cucumaria lefevrei* Barrois // Bull. Lab. Dinard. 1947. F.29. P.13-23.

Feral J.P. *Neopentadactyla mixta* (Holothurioidea: Phyllophoridae) spiculation et croissance // Echinoderms: Present and Past / Ed. M. Tanguis. Rotterdam: A.A. Balkema. 1980. P.437-443.

Feral J.P. Variation de la spiculation au cours de la croissance chez *Neopentadactyla mixta* (Östergren) 1898. (Holothurioidea, Phyllophoridae) // Cah. Biol. Mar. 1980. T.21. P.41-49.

Hôzawa S. On the change occurring with advancing age in the calcareous deposits of *Caudina chilensis* (I. Müller) // Sci. Rep. Tohoku Univ. 1928. V. (4)3. P.361-378.

Imaoka T. A brief observation of ossicle in a sea cucumber, *Ilyodaemon ijimai* Mitsukuri // Pub. Seto Mar. Biol. Lab. 1977. V.23, N 6. P.387-391.

Lambert P. Geographic variation of calcareous ossicle and the identification of three species of sea cucumbers (Echinodermata: Holothurioidea) from the eastern Pacific Ocean // Echinodermata. Proceed. 5th intern echinoderm. conf. / Eds. B.F. Keegan, P.D.S. O'Connor. Rotterdam. A.A.

Balkema. 1985. P.437-443.

Lambert P. Northeast Pacific holothurians of the genus *Parastichopus* with a description of a new species, *Parastichopus leukothele* (Echinodermata) // Can. J. Zool. 1986. V.64. P.2266-2272.

Mitsukuri K. On changes which are found with advancing age in the calcareous deposits of *Stichopus japonicus*, Selenka // Sci. Col. Imp. Univ., Tokyo. 1897. P.31-42.

Norman C.A.M. On *Cucumaria montagui* Fleming // Ann. Mag. nat. hist. (ser.7). 1905. V.16. P.352-359.

Rutherford J.C. Geographical variation in morphological and electrophoretic characters in the Holothurian *Cucumaria curata* // Mar. Biol. 1977. V.43. P.165-174.

Striker S. A. The fine structure and development of calcified skeletal elements in the body wall of holothurian echinoderms // F. Morphol. 1986. V.188. P.188-273.