

*Фотографии*

*В. Даркина, А. Голубева, С. Глущенко, Е. Шендерова*

**Левин В. С.**

Л34 Дальневосточный трепанг. Биология, промысел, воспроизводство. — СПб.: Голанд, 2000. — 200 с.: 50 ил.

Монография представляет собой расширенное и дополненное переиздание первой в мировой литературе сводки по биологии представителя иглокожих животных, опубликованной почти 20 лет назад. Книга посвящена описанию различных сторон биологии и практическому использованию важнейшей промысловой голотурии — дальневосточного трепанга. Рассматриваются систематика, морфология, распределение, особенности образа жизни и продукционные показатели этого вида. Затрагиваются вопросы использования дальневосточного трепанга как источника получения пищевых продуктов, ценных химических соединений и фармакологических препаратов. Большое внимание уделено искусственному культивированию этого ценнейшего вида.

Книга адресована гидробиологам, зоологам, физиологам, биохимикам, специалистам по добыче и обработке морского биологического сырья, а также студентам биологических факультетов и всем интересующимся природой моря.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение . . . . .	8
--------------------	---

## **Часть I. БИОЛОГИЯ**

<i>Глава 1. Систематика.</i> . . . . .	11
Понимание объема вида . . . . .	12
Положение в системе . . . . .	12
Название . . . . .	13
Описание . . . . .	13
Внутривидовая систематика . . . . .	14
<i>Глава 2. Морфология.</i> . . . . .	17
Общий план строения, симметрия . . . . .	17
Форма тела . . . . .	18
Строение тела . . . . .	19
Окраска . . . . .	35
<i>Глава 3. Распространение и среда обитания</i> . . . . .	39
Распространение . . . . .	39
Среда обитания . . . . .	42
<i>Глава 4. Питание.</i> . . . . .	47
Состав пищи и выделение фекалий . . . . .	48
Размер и механизм захвата частиц . . . . .	49
Пищевые перемещения . . . . .	51
Интенсивность питания . . . . .	54
Использование кормовой площади . . . . .	58
<i>Глава 5. Поведение, ритмы активности.</i> . . . . .	65
Формы поведения . . . . .	65
Сезонная активность . . . . .	67
Эвисцерация . . . . .	71
<i>Глава 6. Враги, паразиты.</i> . . . . .	75
Враги . . . . .	75
Паразиты и симбионты . . . . .	76

## Часть II. РАЗМНОЖЕНИЕ, РАЗВИТИЕ И РОСТ

<i>Глава 7. Размножение</i> . . . . .	79
Плодовитость . . . . .	79
Репродуктивный цикл . . . . .	80
Нерест . . . . .	86
<i>Глава 8. Развитие и рост</i> . . . . .	93
Эмбриональное и постэмбриональное развитие . . . . .	93
Физиология и условия обитания личинок . . . . .	99
Идентификация пелагических личинок . . . . .	102
Морфология и биология молоди . . . . .	103
Темпы роста . . . . .	105
Возраст и продолжительность жизни . . . . .	110
Регенерация . . . . .	110

## Часть III. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

<i>Глава 9. Численность, биомасса</i> . . . . .	113
Определение плотности поселения . . . . .	113
Общая численность и биомасса . . . . .	115
<i>Глава 10. Промысел</i> . . . . .	119
Размер вылова . . . . .	119
Состояние промысла трепанга . . . . .	122
Орудия и методы промысла . . . . .	124
История организации промысла в Приморье . . . . .	128
Цены и рынок . . . . .	132
<i>Глава 11. Использование</i> . . . . .	135
Общие принципы . . . . .	135
Методы обработки . . . . .	136
<i>Глава 12. Фармакология</i> . . . . .	141
Тритерпеновые гликозиды . . . . .	142
Липиды . . . . .	145
Гексоамины . . . . .	146
<i>Глава 13. Искусственное воспроизводство</i> . . . . .	149
Сбор личинок в естественных условиях . . . . .	150
Технология выращивания . . . . .	152
Выращивание полностью в море . . . . .	160
Искусственные водоемы для выращивания . . . . .	161
Перспективы искусственного выращивания . . . . .	162
Увеличение численности . . . . .	164
Оценка кормовой емкости донных участков . . . . .	166
<i>Глава 14. Охрана запасов</i> . . . . .	169
Регламентация промысла . . . . .	170
Улучшение условий обитания и естественного воспроизводства . . . . .	171

## Приложение. КУЛЬТИВИРОВАНИЕ ТАМБЛИ ВОСХОДИЩЕГО ПРЕПАТА В КИТАЕ

1. Биология . . . . .	174
2. Искусственное выращивание . . . . .	176
3. Выращивание постличинок . . . . .	180
4. Выращивание молоди . . . . .	182
5. Хищничество и его контроль. . . . .	184
Литература	185



## Введение

Голотурии относятся к числу морских организмов, мало известных широкой публике — в этом отношении они сильно уступают, например, своим ближайшим родственникам — морским звездам. Действительно, их внешний вид: невыразительная форма тела, обычно невзрачная окраска, мягкие слизистые покровы, медлительные движения — все это не вызывает у человека эмоционального отклика. И в то же время голотурии хорошо известны гурманам и людям с проблемами со здоровьем, поскольку содержат уникальные биологически активные вещества. Производимый из голотурий пищевой полуфабрикат — трепанг — издревле высоко ценится на мировом рынке.

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 — дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* (Selenka), добыча которого соизмерима с суммарным выловом всех остальных видов голотурий. 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*, *Actinopyga miliaris*, *Holothuria nobilis*, наиболее высоко ценится продукт, получаемый именно из дальневосточного трепанга.

Ранее отмечалось (Левин, 1982), что русское название этого вида — «трепанг» — крайне неудачно. 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 это название 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».

Исследованию дальневосточного трепанга посвящены сотни публикаций. Это один из наиболее хорошо изученных видов морских беспозвоночных вообще и, безусловно, наиболее полно изученный или иглокожих. В трех странах, на шельфе которых обитает этот вид голотурий, опубликованы посвященные ему монографии: в России — В. С. Левин «Дальневосточный трепанг» (1982), в Японии — С. Чои «Биология дальневосточного трепанга *Stichopus japonicus* Senkenka (Choe, 1963) и И. Аракава «Руководство по биологии, разведению и использованию дальневосточного трепанга» (Arakawa, 1990), в Китае — коллективный труд «Разведение дальневосточного трепанга» (1990).

Однако несмотря на значительный интерес, который проявляли к этому животному исследователи различных специальностей, наши знания о дальневосточном трепанге все еще ограничены. За последние десятилетия произошли очень существенные изменения в численности и распределении запасов этого вида, пересмотрен его таксономический статус, появились новые сведения по его биологии, достигнуты значительные успехи в разработке методик искусственного культивирования.

В настоящей работе предпринята попытка обобщить современные сведения о биологии, практическом использовании и способах воспроизводства дальневосточного трепанга. К сожалению, в силу указанных выше 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 интереснейшего вида.



Дальневосточный трепанг. Характерный вид взрослых особей

# Часть I. БИОЛОГИЯ

## Глава I. Систематика

### Понимание объема вида

В 1867 г. Э. Селенка (*Selenka*) описал два новых вида голотурий — *Stichopus japonicus* и *Holothuria armata*. У первого вида он, основываясь на исследовании особи 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* Э. Селенка нашел только перфорированные пластинки с отверстиями.

Э. Маренцеллер (*Margenzeller*, 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 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. У двух животных длиной по 220 мм он описал башенки с низким или деформированным выростом и диском, имеющим неровный или зазубренный 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 Selenka* и *S. japonicus var. typicus Théel* в синонимы *S. japonicus Selenka* 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) *S. roseus* (*Ohshima*, 1918, цит. по: *Choe, Ohshima*, 1961; *Clark*, 1922; *Chang, Chao*, 1951).

Ляо Ю-линь (*Liao*, 1980) выделял *Stichopus japonicus* во вновь установленный им род *Apostichopus*. К сожалению, при этом китайский исследователь выполнил сравнение *S. japonicus* только с

типовым видом рода *S. chloronotus*, не рассмотрев статуса других «сомнительных» представителей семейства, в первую очередь — *S. californicus* и *S. parvimensis*, обитающих у тихоокеанского побережья США. Э. Дейхманн (Deichmann, 1937) отнесла указанные виды к роду *Parastichopus*, установленному Х. Кларком в 1922 г. для *S. tremulus* (северная Атлантика) и *S. nigripunctatus* (Япония).

Установленное нами (Левин и др., 1985, 1986; Калинин и др., 1994) значительное морфологическое и химическое сходство *S. japonicus* и *S. californicus* и существенное отличие их от типового вида подтверждают необходимость выделения этих видов из рода *Stichopus*. Поэтому, несмотря на отмеченные выше погрешности, допущенные Ляо при установлении рода *Apostichopus*, следует считать более правильным рассматривать *Stichopus japonicus* (и, возможно, *S. californicus*) в составе рода *Apostichopus* (Левин, 1998).

### Положение в системе

Дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* (Selenka) относится к типу Иголкожие — *Echinodermata*, классу Голотурии — *Holothurioidea*, отряду Щитовиднощупальцевые — *Aspidochirotida*, семейству Стихоподида — *Stichopodidae*, роду Апостихопус — *Apostichopus*.

#### *Apostichopus japonicus* (Selenka)

*Apostichopus japonicus* Liao, 1980: p. 116, fig. 1; 1984: 221—248, fig. 21; Левин, 1998: с. 65.

*Stichopus japonicus* Selenka, 1867: 318, Taf. XVIII, Fig. 33—36; Semper, 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.; 1912: 163—171, pl. IV, Fig. 32—44, textfig. 29; Sluiter, 1901; Clark, 1902: 563—564; 1922: 61; Бриттен, 1906: 9—11 (131—133); Ohshima, 1915: 247—248; Савельева, 1933: 38; 1941: 74; 1955: 216—217, табл. XIV, рис. 4; Chang, 1934: 4—7, fig. 1, pl. 1, fig. 1—2; Panning, 1944: 33—35, Abb. 5—6; Ушаков, 1953: 298; Левин, 1982a: 8—11.

*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 roseus* Augustin, 1908: 13—14, textfig. 10.

*Stichopus japonicus* var. *armatus* Дьяконов, 1949: 68; Баранова, 1957: 237; 1971: 247—249; 1976: 115, цв. фото 46.; Дьяконов и др., 1958: 366.

## Название

Научное название образовано от греческих слов: приставки *сло* — *из, от*, существительных *ζτιχοζ* — *ряд* и *πουζ* — *нога*, и латинского прилагательного *japonicus*, указывающего на географическую принадлежность.

В русском языке данный вид голотурий ранее называли «трепангом»; в последние годы в употребление вошло уточненное название «дальневосточный трепанг», которого и рекомендуется придерживаться.

В японском языке наиболее широко распространено название «намако», в некоторых 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\** [японская голотурия]; во французском — *beche-de-mer japonaise* [японский морской червь]; в испанском — *cohombro de mar japonés* [японский морской огурец].

## Описание

Крупная голотурия, длина тела до 43 см, ширина до 9 см. Тело вытянутое, в сечении почти трапециевидное, брюшная сторона уплощена в отчетливую ползательную подошву. Покровы довольно плотные. Щупалец 20. Многочисленные амбулакральные ножки с присасывательными дисками расположены тремя более или менее отчетливыми полосами вдоль брюшных радиусов; у крупных особей часто сплошь покрывают брюшную поверхность. На спинной стороне обычно четыре ряда крупных конусообразных выростов, несущих папиллы. Между крупными выростами папиллы располагаются на небольших возвышениях или непосредственно на теле. Размер, количество и расположение спинных выростов очень изменчивы. 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 нож-

\* Название используется в официальном издании Yearbook of fishery statistics, Rome, FAO

ки и щупальца темно-зеленые, красные или черные. Папиллы белые или коричневатые.

Каменистый канал изогнутый, прикреплен к спинному мезентерию. Мадрепорит грушевидный, располагается в миддорсальном интэрадиусе. 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. Спикулы 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 башенок с разным числом отверстий (до 150), в поперечнике до 125 мкм, край гладкий, ровный или дугообразный, реже неправильно зубчатый. Вырост башенок 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.

### 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 (Mitsukuri, 1912, с. 169) вместо термина «вариетет» употребляет

более нейтральный термин «форма» (в связи с чем меняется и написание — *armata* вместо *armatus*). При этом достаточно определено высказана точка зрения на причину такой замены: «Это не вариететы в том смысле, что они отличаются от типичной формы шила, а скорее две крайности [extremities] большой группы форм, связанных промежуточными формами».

Рассмотрев характер географического распространения «вариететов» дальневосточного трепанга и приняв во внимание приведенное указывание Мицукури, вряд ли можно сомневаться, что формы *armata* и *australis* — географические клины по признаку «размер и количество спинных выростов» (японский исследователь не мог использовать термин «клина», так как он появился только четверть века спустя).

Учитывая несомненный клинальный характер изменчивости таких морфологических признаков, как размер и количество спинных выростов, и руководствуясь указанием статьи 45e «Международного кодекса зоологической номенклатуры», следует отказаться от использования при видовом названии рассматриваемой голотурии обозначения «var. *armatus*», иногда еще встречающегося в отечественной литературе.





Ротовой отдел тела дальневосточного трески

### Общий план строения, симметрия

Имеется значительное число публикаций, в которых описано строение дальневосточного трепанга; наиболее общие вопросы изложены в руководстве А. В. Иванова и А. А. Стрелкова (1949).

Тело дальневосточного трепанга 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. К субстрату обращен тривиум (радиус А, лежащий в madreporовой плоскости вместе с двумя соседними радиусами В и Е), соответствующий функционально брюшной стороне. Радиусы С и D составляют бивиум — функционально спинную сторону тела (рис. 2.1).

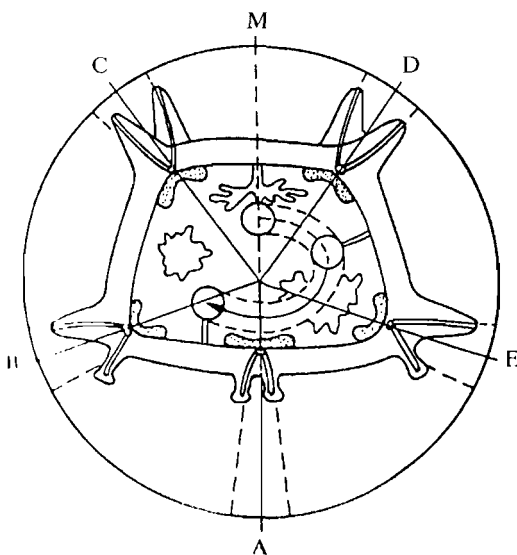


Рис. 2.1. Симметрия тела дальневосточного трепанга. Вид сверху. А, В, С, D, Е — радиусы

## Форма тела

Тело удлинненное, 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. Выросты в норме образуют четыре ряда — два сдвоенных по спинным радиусам и два боковых вдоль брюшных радиусов. В спинных рядах выросты располагаются зигзагообразно, а в боковых обычно вытянуты в одну линию. Между рядами крупных выростов располагаются небольшие выросты — папиллы. Тело таких особей в поперечном сечении имеет характерную трапецевидную форму.

Часто встречаются голотурии с измененным расположением спинных выростов. Промежутки между сдвоенными радиальными рядами увеличиваются, в интеррадиусах появляются дополнительные выросты, и у наиболее сильно уклонившихся особей в их расположении бывает трудно установить какую-либо систему. Поперечное сечение тела голотурий в этих случаях приближается к полукругу.

Значительно варьируют также размеры и форма выростов — 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 около 15 см может варьировать от 10 до 30, высота от 5 до 20 мм. У мелких особей относительная высота выростов больше, а их общее количество значительно меньше, чем у крупных.

Брюшные амбулакральные ножки у молодых животных располагаются тремя резко отграниченными 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 ножки чаще покрывают всю брюшную сторону. Впечатление о расположении ножек рядами в значительной степени создается (либо усиливается) распространенной характерной окраской брюшной стороны с темной полосой по срединному радиусу. Число ножек у крупных особей может достигать 800—1000, хотя в отдельных случаях у животных таких же размеров имеется всего 100—200 ножек.

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

Щупальца состоят из цилиндрического ствола и овального щитка, образованного разветвленными выростами, отходящими в од-

ной плоскости от вершины ствола. Размеры щупалец зависят от степени их наполнения амбулакральной жидкостью. Щиток щупальца асимметричен: ветви, идущие 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 (Human, 1955), лист настурции. Размеры щитков по большой оси в полностью расправленном состоянии могут достигать 15 мм.

Ротовое отверстие со щупальцами находится в глубине околоротовой воронки, край и наружная стенка которой образованы венчиком из многочисленных плотно сросшихся друг с другом выростов, несущих крупные папиллы. У молодых животных венчик развит относительно сильнее, чем у взрослых.

### Строение тела

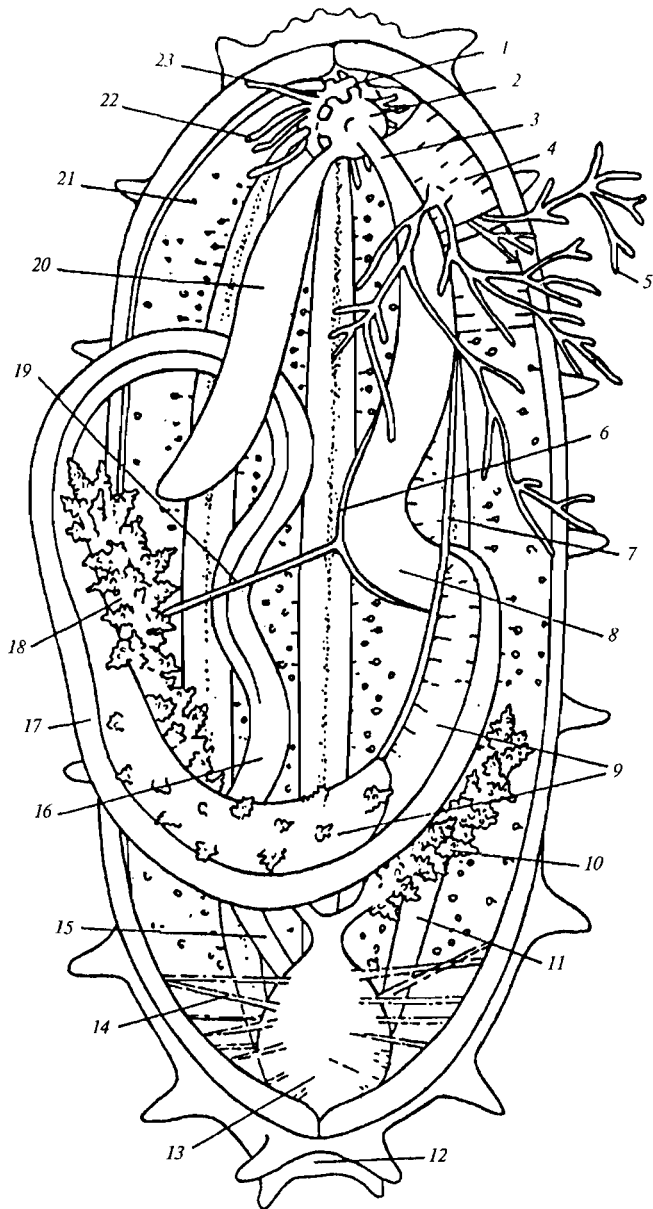
Стенка тела очень толстая, эластичная и образует хорошо развитый кожно-мышечный мешок. Она состоит из наружного эпидермиса, толстого слоя соединительной ткани, слоя кольцевых мышц и внутреннего целомического эпителия.

Пять продольных мышечных лент располагаются по радиусам, вдаваясь в полость тела (рис. 2.2). Каждая лента разделяется соединительнотканной перегородкой на две полосы. Мышечные ленты 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 светящего кольца. В анальном сфинктере мышечные ленты заменяются небольшими радиальными мышцами-дилататорами, участвующими в раскрытии анального отверстия.

Над поверхностью тела выдаются амбулакральные придатки — ножки и ротовые щупальца, представляющие собой трубчатые выросты стенки тела. Амбулакральные ножки делятся на две группы — локомоторные ножки и папиллы, утратившие локомоторную и сохранившие только чувствительную функцию. Папиллы отличаются от локомоторных ножек отсутствием концевой диска и более мощным развитием эпителия вершины.

Скелет представлен микроскопическими известковыми телами — спикулами, располагающимися в коже, и массивным окологлоточным кольцом.

**Спикулы** располагаются в эпидермисе стенки тела и стенках ряда внутренних органов. В зависимости от типа они лежат на разной



**Рис. 2.2.** Внутреннее строение дальневосточного трепанга

1 — каменный канал; 2 — кольцевой канал амбулакральной системы; 3 — пищевод; 4 — мезентерий кишечника; 5 — половая железа; 6 — антимагентеральный кровеносный сосуд; 7 — мезентериальный кровеносный сосуд; 8 — переднее нисходящее колено кишки; 9 — «чудесная сеть»; 10 — правое водное легкое; 11 — продольные мышечные ленты; 12 — анальное отверстие; 13 — клоака; 14 — подсосочные впадины клоаки; 15 — задняя кишка; 16 — заднее нисходящее колено кишки; 17 — среднее нисходящее колено кишки; 18 — левое водное легкое; 19 — соединительный кровеносный сосуд; 20 — полиев пузырь; 21 — ампулы амбулакральных пожек; 22 — ампулы шипов; 23 — окололопастное скелетное кольцо

глубине и либо беспорядочно разбросаны, либо ориентированы определенным образом.

Основной тип спикул кожи тела -- башенки (*англ.* table, *нем.* Tisch, *франц.* tourelle). Они 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. Башенки располагаются выростом к наружной поверхности тела (рис. 2.3, б). У самых молодых особей диски башенок почти соприкасаются, а выросты пронизывают покровы и выступают наружу (рис. 2.3, а). Эти выросты видны невооруженным глазом и придают малькам характерный «щетиновый» вид. По мере роста голотурий выросты башенок погружаются в толщу эпидермиса.

Наиболее полно характерные особенности строения башенок проявляются у молодых животных. Общая их конфигурация правильная, с плоским диском и конусообразным выростом, высота которого равна поперечнику диска или превышает его (рис. 2.4). Максимальная высота спикул около 125 мкм.

Диск башенки представляет собой почти круглую в плане пластинку с отверстиями. Общее количество отверстий от 4 до 150 и более. Поперечник диска 40—125 мкм. Относительные размеры отверстий, число их рядов, ширина и конфигурация края диска значительно варьируют (рис. 2.5).

Башенки в процессе роста подвергаются сильной деформации и редуцируются. Деформация башенок, прогрессивно увеличивающаяся с возрастом животных, наблюдается уже у самых молодых особей. Она выражается в неодинаковом количестве шипов на стойках, наклоне перекладин, общей асимметрии, отклонении формы диска от круга, нарушении порядка закладки отверстий, слиянии отверстий, неравномерности ширины края диска (рис. 2.6).

Развитие башенок начинается с закладки известковой палочки, на концах которой появляются дихотомические разветвления, в результате чего формируется крестообразный элемент. Разветвления, встречаясь друг с другом, срастаются, и возникает ажурно перфорированная пластинка. На ранних этапах развития на четырех перекладинах крестообразного элемента образуются направленные перпендикулярно вверх выросты. Полностью сформированная пластинка имеет в центре четыре идущих вверх стержня, связанных горизонтальными перемычками и имеющих характерную зазубренность.

К 18 м суткам все тело молодой особи оказывается одетым сплошным покровом из соприкасающихся друг с другом известковых пластинок, залегających в толще кожи (рис. 2.7).

Сопоставим полученные нами данные о строении спикул у голотурий, обитающих у берегов Приморья, и у особей с японского по-

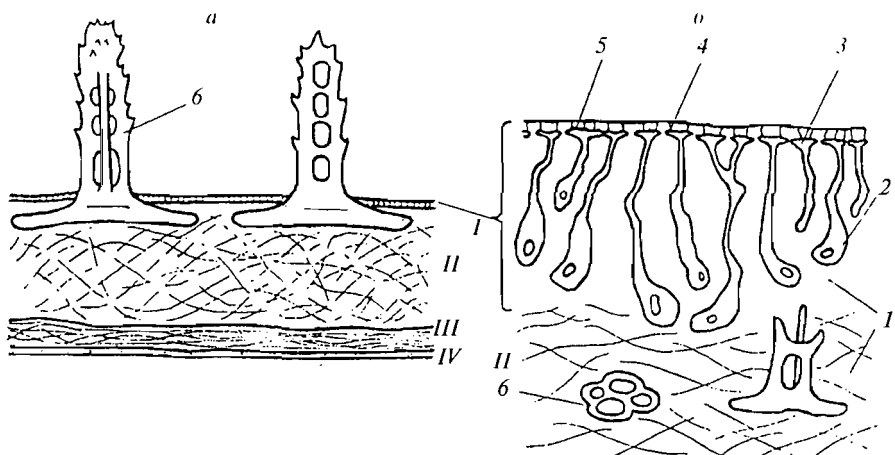


Рис. 2.3. Схематический разрез через стенку тела молодого (а) и взрослого (б) дальневосточного трепанга

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

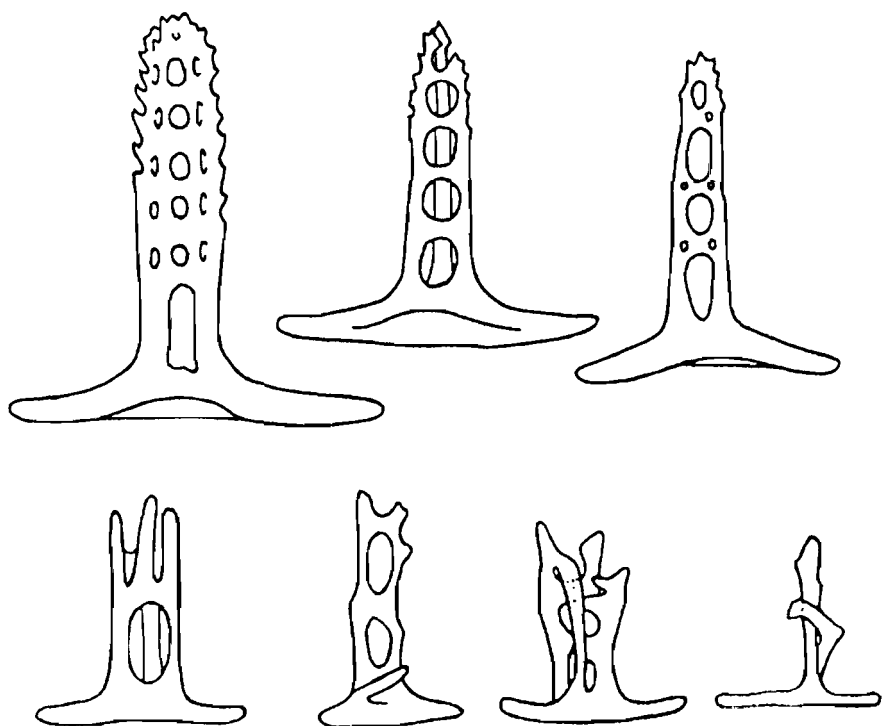


Рис. 2.4. Башенки из кожи тела дальневосточного трепанга

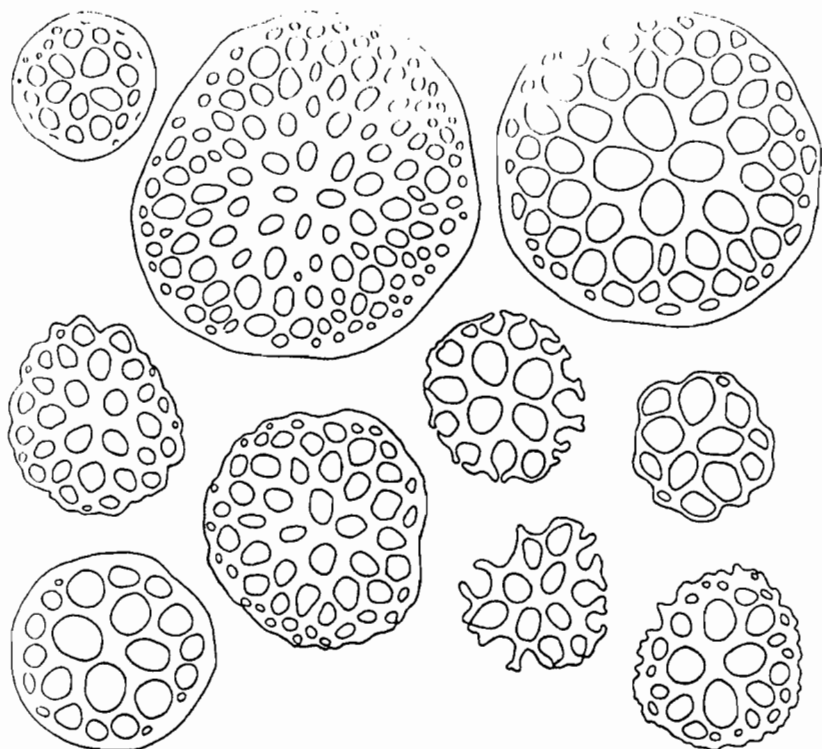


Рис. 2.5. Основные формы диска башенок из кожи тела дальневосточного трепанга

бережья. С. Чои и Х. Осима (Choe, Ohshima, 1961) 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 — Левин, 1982а). 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, встречается в нашем материале не только у одной особи, но даже в одной спикуле.

Разница еще более очевидна, если обратиться к приводимым Чои и Осима изображениям диска башенок. Оба диска, характеризующих, по мнению этих исследователей, разные «коммерческие» формы, могут быть отнесены к одному типу. Таким образом, полиморфизм спикул изученных нами особей трепанга выражен в значительно большей степени, чем у гологурий с побережья Японии.



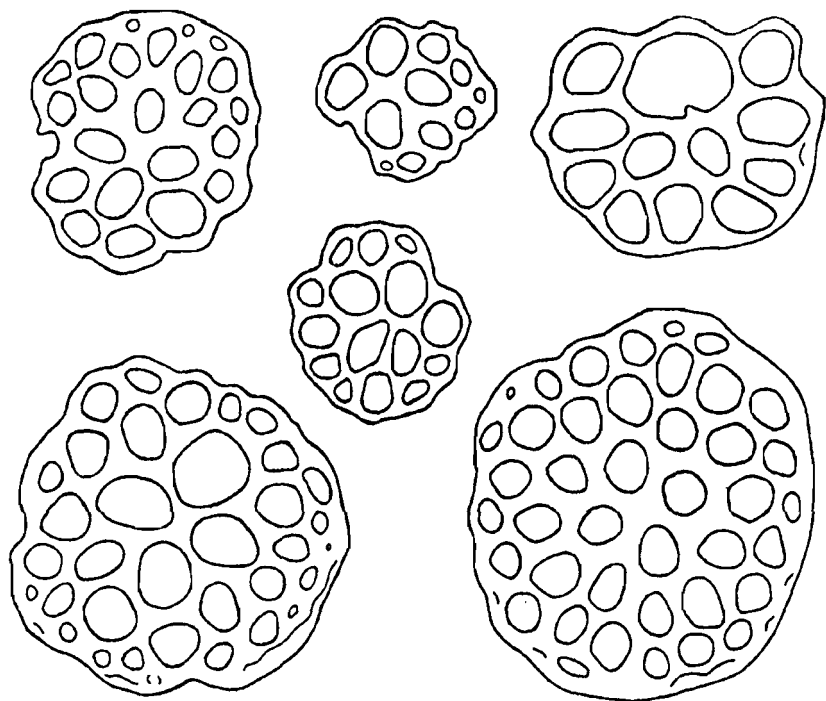


Рис. 2.6. Диски башенок с нарушенным строением

Наряду с башенками распространены круглые, овальные или неправильной формы пластинки с тремя—шестью отверстиями (рис. 2.8) — спикулы, которые в первоописании вида (Selenka, 1867) были крайне неудачно обозначены «Hemmungsbildungen». Из-за трудности интерпретирования этого термина последующие авторы (например, Mitsukuri, 1897) употребляли его в оригинальном написании, без перевода. Для облегчения использования указанного типа спикул мною (Левин, 1982а) предложено именовать их, по имени автора названия вида, «пластинками Селенки». Хотя в первоописании вида изображена пластинка с шестью отверстиями (Selenka, 1867, Fig. 36), наиболее обычное число отверстий в спикулах этого типа — четыре.

В различных частях тела встречаются спикулы и других типов (рис. 2.9).

Наиболее развитым скелетным образованием является околوجلочное кольцо. Оно состоит из десяти известковых пластинок — пяти радиальных и пяти интеррадиальных, связанных соединительной тканью (рис. 2.10).

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

кровеносной систем, а также нервные стволы, длинный край вогнут. Передний край интэрадиальных пластинок почти прямой и несет по середине высокий треугольный вырост, образующий углубления для пропуска ампул щупалец; задний край округло вогнут. По заднему краю кольца в месте контакта радиальных и интэрадиальных пластинок располагается округлый выступ, иногда снабженный направленным назад треугольным отростком. Высота пластинок кольца уменьшается по направлению от спинной стороны к брюшной.

Окологлоточное кольцо очень гибко, что обеспечивается как подвижным сочленением пластинок друг с другом, так и их собственной эластичностью. Из-за этого форма пластинок кольца может

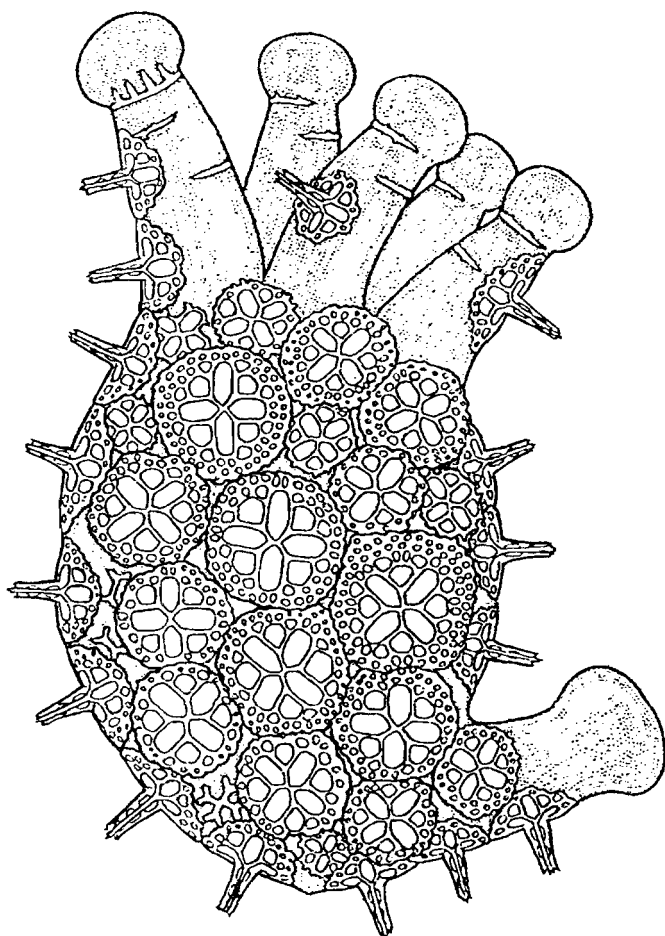


Рис. 2.7. Скелетные элементы молодой особи через 18 сут после оплодотворения (по: Малахов, Черкасова, 1992)

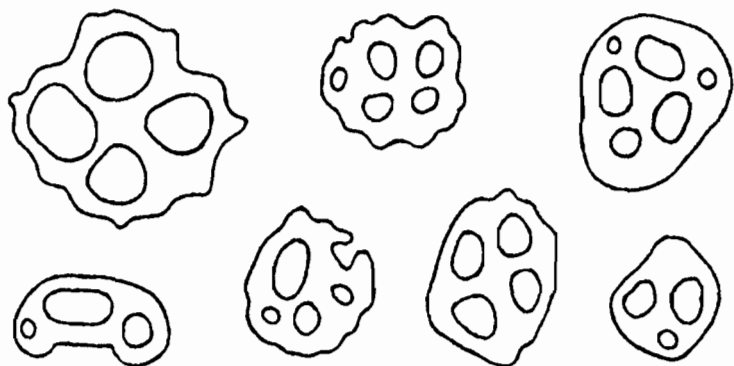


Рис. 2.8. Пластинки Селенки

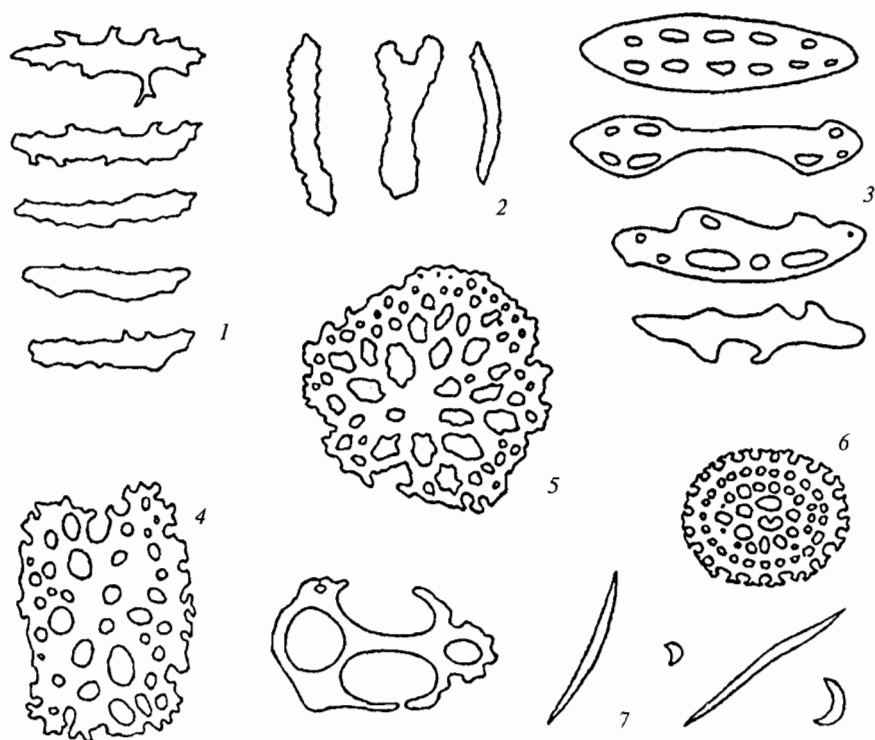


Рис. 2.9. Спикулы из тканей разных частей тела дальневосточного трезанга  
 1 — палочки из шупалец; 2 — палочки из стенки гонады; 3 — прижки из пластинок; 4 —  
 фрагмент опорной пластинки амбулакральной ножки; 5 — пластинка из стенки класки;  
 6 — пластинка из стенки водного легкого; 7 — иглы и крючки из разных тканей

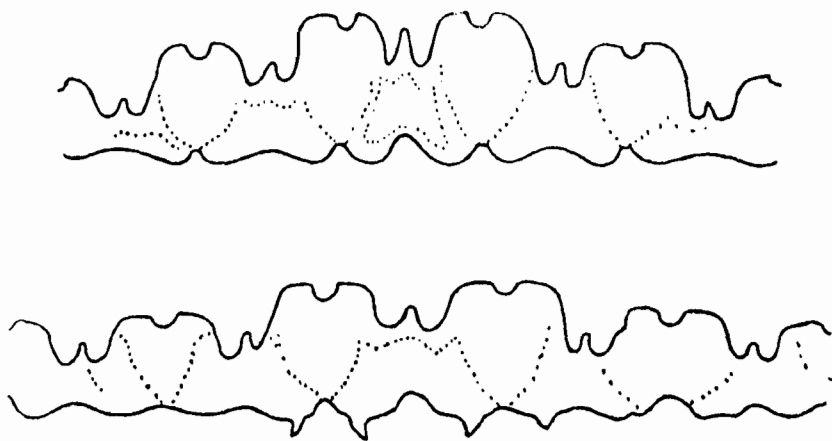


Рис. 2.10. Окологлоточное скелетное кольцо дальневосточного трепанга  
Разрез выполнен вдоль срединной брюшной радиальной пластинки

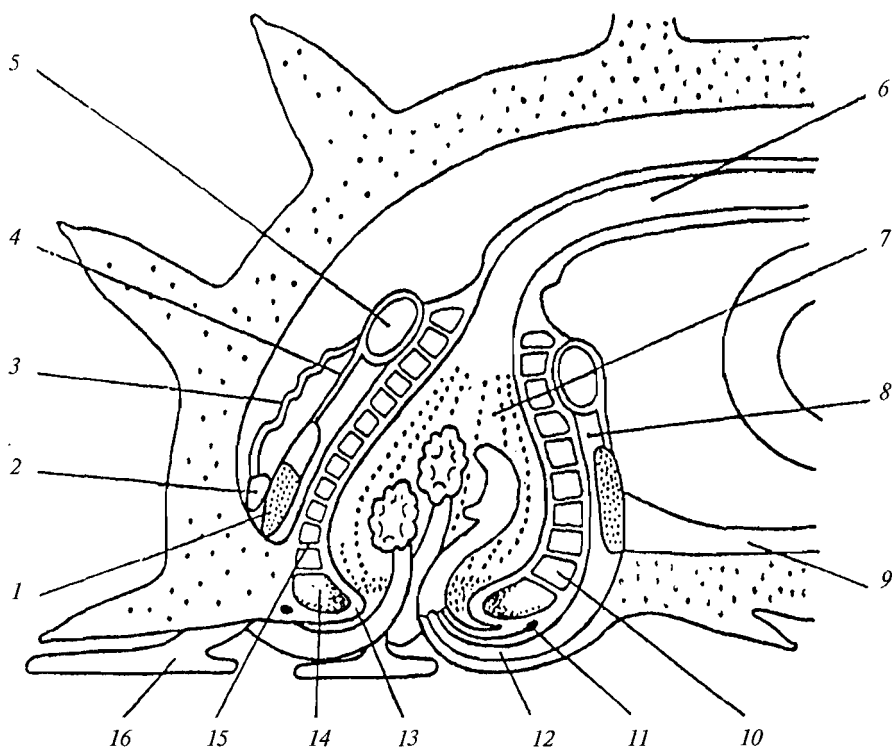
довольно сильно различаться в зависимости от состояния животного перед препарированием.

**Целом** расчленяется на обширную полость тела и несколько сложных систем каналов — амбулакральную, кровеносную (гемальную) и нервную. Полость тела также подразделяется на несколько отделов. Наиболее крупный из них — собственно полость тела (перивисцеральная); в передней части тела вокруг глотки располагается перифарингеальный синус (рис. 2.11), который граничит с третьим отделом целома — залегающим в основания околоротовой (буккальной) мембраны перибуккальным синусом; наконец, небольшая полость — перианальный синус — залегает в стенке тела вокруг анального отверстия.

Целомические пространства содержат жидкость, в которой распределены многочисленные различные по строению клетки. Эти клетки носят общее название целомоцитов, хотя кроме целомической жидкости встречаются в тканях тела, в амбулакральной и гемальной системах.

**Нервная система** подразделяется на два отдела — эктоневральный и гипоневральный. Эктоневральная нервная система состоит из нервного кольца, радиальных нервных стволов и их ответвлений. Окологлоточное нервное кольцо залегает под кожей по периферии буккальной мембраны у основания щупалец, снару́жи от перибуккального синуса. От кольца отходят крупные щупальцевые нервы, волокна, иннервирующие перибуккальную мембрану и стенки глотки, и пять радиальных нервных стволов.

**Амбулакральная (или воднососудистая) система** представляет собой совокупность целомических полостей или сосудов, заходящих



*Рис. 2.11.* Внутреннее строение передней части тела дальневосточного трепанга. 1 — окологлоточное скелетное кольцо; 2 — madreporит; 3 — каменный канал; 4 — аквафарингеальный комплекс; 5 — кольцевой канал амбулакальной системы; 6 — пищевод; 7 — глотка; 8 — радиальный канал амбулакальной системы; 9 — продольная мышечная лента; 10 — перифарингеальный синус; 11 — окологлоточное нервное кольцо; 12 — канал щупальца; 13 — буккальная мембрана; 14 — перибуккальный синус; 15 — подвесочные тяжи глотки; 16 — щупальце

своими ответвлениями в амбулакральные ножки и щупальца. Система построена по пятилучевому плану (рис. 2.12). Ее основу составляет окологлоточное амбулакральное кольцо, от которого отходят пять радиальных сосудов, связанных с сосудами, ведущими к ножкам, ампулам и щупальцам. Непосредственно от окологлоточного кольца в интеррадиусах отходят полиев пузырь и каменный канал.

Компактную систему органов, ограниченную кольцевым амбулакральным сосудом, окологлоточными участками радиальных сосудов, известковым кольцом и объединяющей их мембраной, иногда называют аквафарингеальным комплексом (рис. 2.13).

Кольцевой амбулакральный сосуд располагается вокруг дистального отдела глотки на расстоянии 5—8 мм от окологлоточного известкового кольца. Его поперечник достигает 3—5 мм и более. Оральная и боковые стороны кольца бесцветны и полупрозрачны.

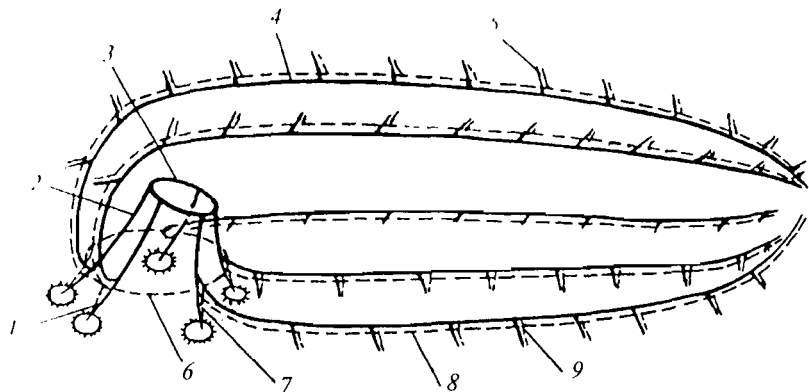


Рис. 112. Схема амбулакальной (сплошная) и нервной (штриховая линия) систем дальневосточного трепанга

Схема амбулакальной системы: 1 — щупальцевый; 2 — окологлоточный участок радиального сосуда; 3 — кольцевой; 4 — радиальный; 5 — сосуд ножки. Нервные стволы: 6 — нерв окологлоточного кольца; 7 — нерв щупальца; 8 — радиальный; 9 — нерв ножки

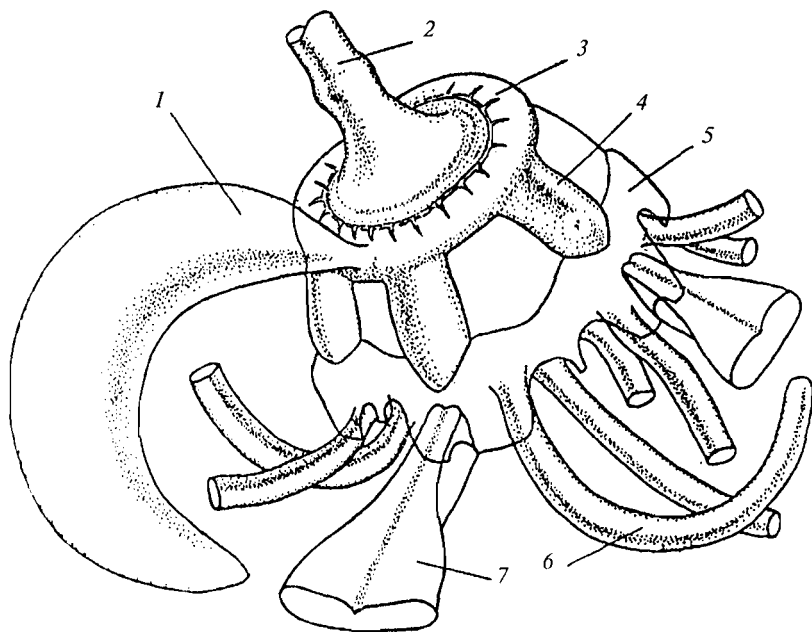


Рис. 113. Аквафарингеальный комплекс дальневосточного трепанга

1 — пищевод; 2 — пищевод; 3 — кольцевой сосуд амбулакальной системы; 4 — окологлоточный участок радиального сосуда амбулакальной системы; 5 — пластинки окологлоточного скелетного кольца; 6 — ампулы щупалец; 7 — продольные мышечные волокна

В аборальной части стенки заметно широкое пигментированное желтоватое кольцо с отходящими от него ответвлениями, которое, по-видимому, представляет собой кольцевой сосуд кровеносной системы.

Радиальные сосуды у внутренней стороны радиальных пластинок известкового кольца делятся 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.

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, свободно свисающие в полость тела. 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. Ампулы амбулакральных ножек представляют собой небольшие (примерно 2×1 мм) пузырьки, плохо различимые из-за очень тонких прозрачных стенок.

**Полиев пузырь** представляет собой мышечный мешок, отходящий от кольцевого амбулакрального канала. Обычно его длина составляет 50—100 мм, поперечник 10—20 мм. В норме полиев пузырь один, хотя могут присутствовать два и даже три. Форма полиевого пузыря, особенно его слепого конца, очень изменчива (рис. 2.14).

В миддорсальном интеррадиусе от амбулакрального кольца отходит каменистый канал, оканчивающийся мадрепоровой пластинкой (мадрепоритом). Каменистый канал залегает между листками мезентерия и у вскрытой голотурии вытянут вдоль наружной поверхности известкового глоточного кольца. Он беловатого цвета, его поперечник около 0,5 мм, длина 15—20 мм. Мадрепоровая пластинка обычно имеет грушевидную форму (рис. 2.15), ее длина около 3 мм, поперечник в широкой части 15 мм; цвет беловатый. Поры на поверхности мадрепорита сгруппированы в извилистые бороздки. Мадрепорит удерживается дорсальным мезентерием вплотную к стенке тела в месте ее соприкосновения со стенкой аквафарингеального комплекса.

**Пищеварительная система.** В пищеварительной трубке выделяют следующие отделы: глотка, пищевод, переднее нисходящее, среднее восходящее и заднее нисходящее колена кишки, задняя кишка и клоака.

Начальный отдел пищеварительной трубки — глотка. При переходе в пищевод суженный участок глотки образует небольшое вздутие, имеющее жесткие стенки. Граница между этими участками

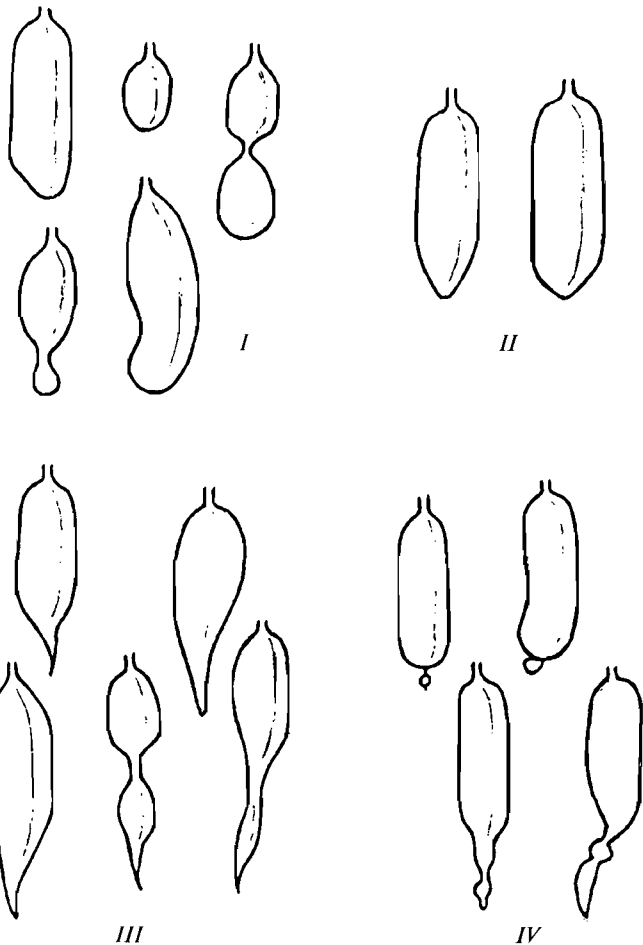


Рис. 2.14. Типы формы поlieвого пузыря дальневосточного трепанга

пищеварительного тракта хорошо заметна и по изменению окраски: до сальникй конец глотки желтого цвета, а пищевод темно-коричневого.

Пищевод, имеющий длину 25—30 мм, переходит в очень длинный кишечник, образующий в полости тела объемную петлю (рис. 2.16). Он направляется от переднего конца тела к заднему полюсу спинного срединного интeррадиуса (переднее нисходящее колено), не доходя до клоаки, загибается на 180° и идет к переднему полюсу тела вдоль левого спинного интeррадиуса (среднее восходящее колено), где образует вторую петлю, и вдоль брюшного радиуса направляется назад (заднее нисходящее колено). Дистальная часть кишечника, называемая задней кишкой, открывается в клоаку.



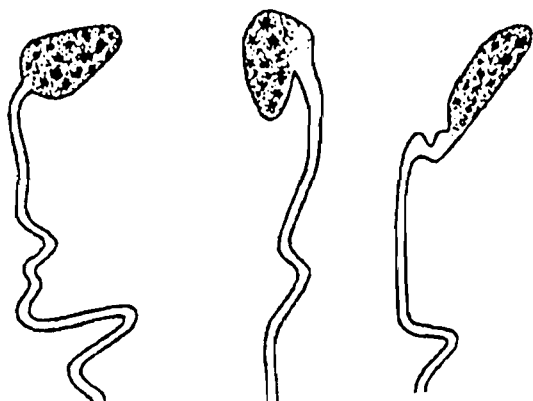


Рис. 2.15. Каменистый канал и мадрепорит дальневосточного треманга

По всей длине кишечник фиксируется к стенке тела мезентерием. Часть его, поддерживающую переднее нисходящее колено кишки (а также основание гонады и каменный канал), называют дорсальным мезентерием, поддерживающую среднее восходящее колено — левым, заднее нисходящее и заднюю кишку — вентральным мезентерием.

Конечный отдел пищеварительной трубки — клоака (поскольку в клоаку открываются водные легкие, ее можно рассматривать также и как часть дыхательной системы). Кольцевые мышцы дистальной части клоаки совместно с кольцевыми мышцами стенки тела образуют мощный анальный сфинктер.

**Кровеносная система.** Кровеносная, или гемальная, система представляет собой сложную совокупность сосудов, лежащих внутри

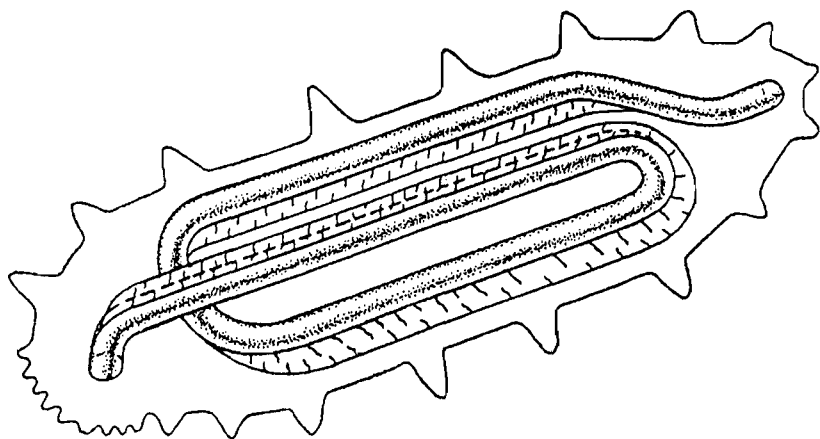


Рис. 2.16. Схема расположения кишечника и мезентерии дальневосточного треманга

полости тела и проникающих в некоторые органы. Наиболее развита часть системы, связанная с пищеварительным трактом. Она представлена двумя мощными кровеносными сосудами, сопровождающими на значительном протяжении пищеварительную трубку.

Мезентериальный сосуд отходит от пищевода в его средней части и, расширяясь и давая многочисленные ответвления (см. ниже), переходит на среднее колено кишки. В начальной части заднего нисходящего участка кишки мезентериальный сосуд вплотную прилепляется 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» образована многочисленными довольно крупными сосудами и огромным количеством 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 шарообразного тела длиной около 100 мм и в поперечнике (в наиболее широком месте) около 10 мм.

К этому участку «чудесной сети» вплотную примыкает левое водное легкое. Его ветви как бы прорастают в массу легочного сплетения, отдельные наиболее длинные ветви выступают с его противоположной стороны. Хотя стенки сосудов «чудесной сети» и ответвлений водного легкого не срастаются, они переплетаются друг с другом очень прочно. 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 мезентерии, и соответственно называется антимезентериальным. На уровне средней части переднего нисходящего и среднего восходящего колен кишечника антимезентериальный сосуд связан с мезентериальным поперечным соединительным сосудом, свободно лежащим в полости тела.

Кольцевой кровеносный сосуд, залегающий в аборальной стенке пищевого канала амбулакральной системы, развит очень слабо. От него отходят пять продольных сосудов; достигнув переднего конца тела, они 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 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.

**Органы дыхания.** Дальневосточный трепанг обладает специализированными органами дыхания — парными водными легкими. Форма водных легких хорошо отражается в их английском названии *respiratory tree* — «респираторное дерево».

Правое легкое имеет относительно небольшие размеры и свободно лежит в полости тела. Левое почти вдвое крупнее и в расправленном состоянии может достигать  $3/4$  длины тела; оно проходит снизу под первой петлей кишечника и далее следует вдоль восходящего колена последнего, тесно примыкая к легочному кровеносному сплетению «чудесной сети». Строение этих образований рассмотрено И. С. Спириной (1999).

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.

**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) одна, располагается в передней части полости тела в спинном интеррадиусе над кишечником. Гонада состоит из двух пучков разветвленных трубочек (10—30 и более), лежащих с двух сторон дорсального мезентерия. Размеры гонады зависят 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.

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

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

## 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. Реальная расцветка животных значительно сложнее. Весьма заметную роль при этом играет окраска папилл. Наиболее обычны белые папиллы с черным ободком, но встречаются, напротив, темные с более светлым ободком (в последнем случае тело трепанга имеет характерную «мраморную» окраску). Сочетания разных типов окраски тела, выростов и папилл дают большое разнообразие цветов. Поэтому особи 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. Брюшные амбулакральные ножки зеленовато-зеленого цвета либо имеют вокруг присапхиального 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.)

В настоящее время выделяют три морфологические цветовые, или «коммерческие», формы дальневосточного трепанга — «зеленую»\* (или донамако) с полосками темного сине-зеленого до черного цвета, «красную» (аканамако) каштанового цвета с крапчатым темно-синим узором, и «черную» (куронамако). Первые две населяют песчаное дно заливов и имеют высокое коммерческое значение, третья может быть найдена в открытом море и на каменистых берегах. Эти формы значительно различаются своими экологическими особенностями — распределением, составом поселений и темпами роста.

Сведения о цветовых формах дальневосточного трепанга поступают преимущественно от промысловиков, и научной информации по этому вопросу очень мало. Данные о распространении «зеленой» и «красной» форм у побережья о-ва Хонсю приводят Чои и Осима (С. Чои, Ohshima, 1961). В целом ряде работ имеется информация о распределении и особенностях биологии трех цветовых форм дальневосточного трепанга в Японии и Китае.

Информация о цветовых вариациях, встречающихся в других участках ареала вида, отрывочны. Нам известна единственная ра-

\* В переводе (Akakawa, 1990) форма «Донамако» ошибочно обозначена как «голубая», тогда как правильное название — «зеленая».

бота, в которой рассматриваются распределение и рост дальневосточного трепанга «зеленой» и «красной» форм у западного побережья Японского моря — Н. И. Селин и М. Ж. Черняев (1994). Яркие красные особи найдены в зал. Сагами о-ва Хонсю (Augustin, 1908; описан он как *Stichopus roseus*) и в Желтом море (Chang, Chao, 1951). По-видимому, численность голотурий с таким типом окраски очень невелика.

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

Несмотря на все разнообразие окраски голотурий, обитающих у берегов Приморья, у взрослых особей здесь редко встречаются ее варианты, свойственные трем основным «коммерческим» формам с побережья Японии и Китая. 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. Редко встречаются в Приморье и голотурии с наиболее распространенной в Японии голубовато-зеленой окраской спинной стороны тела («зеленая» форма). Нами не отмечены и животные, полностью окрашенные в черный цвет («черная» форма).

Наиболее типичная окраска трепанга из зал. Петра Великого 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 темная коричнево-красная, а брюшная и амбулакральные ножки — темно-зеленые, что отмечается и у приморского трепанга. В то же время голотурии, 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).

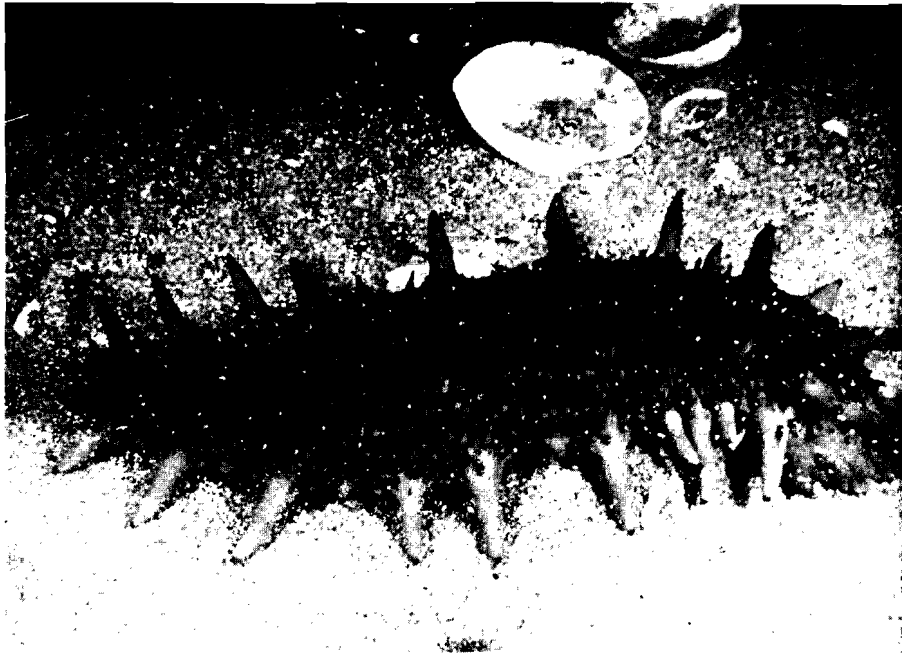
Внимательное рассмотрение больших объемов материала показывает, что и у дальневосточного трепанга из Приморья (по крайней мере, на некоторых участках) могут быть выделены цветовые формы (Селин, Черняев, 1994). По данным этих авторов, в зал. Восток масса тела голотурий «красной» формы у немногочисленных наи-

более крупных особей не превышала 200 г, тогда как у представителей «зеленой» формы масса кожного мышечного мешка достигала 250 г.

При достижении ювенильными особями длины 4—5 мм пигментируется только их дорсальная поверхность, а при достижении размеров 10 мм голотурии уже полностью окрашены. В Приморье средние молодые трепанга длиной 5—50 мм, даже собранной с одного мешка, обычно встречаются особи красно-коричневого и равномерно зеленого цветов. Данные о соответствии окраски ювенильных и взрослых особей отсутствуют. В непосредственной близости мест сбора ювенильных разноокрашенных голотурий обитают взрослые животные с обычной окраской.

Встречается у дальневосточного трепанга и такое отклонение от нормальной окраски, как альбинизм. Особи-альбиносы встречены на побережья Японии (Mitsukuri, 1912; Ohshima, 1932), в Желтом море (Chang, Chao, 1951; Чжан Фын-ин, У Бао-линь, 1954), у побережья Приморья (Левин, 1982а). Лишенных пигмента особей иногда принимали за другие виды, и требовались специальные исследования, чтобы подтвердить их таксономическую принадлежность. Интересно, что почти повсюду, где встречаются трепанги-альбиносы, среди промысловиков распространено мнение об их особой астрономической и фармакологической ценности.

Изученные альбиносы имели разные размеры, среди них отмечены и довольно крупные. Депигментация тела может быть как частичной, так и полной. В первом случае окраска обычно сохраняется в виде пятен и колец на спинных выростах. 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»).



Взрослая особь дальневосточного трепанга  
на ракушечно-илстом грунте

## Распространение и среда обитания

### Распространение

Сведения о распространении дальневосточного трепанга очень неоднородны. Для районов, в которых ведется промысел этой голотурии, данных много как в научной литературе, так и промысловых отчетах; о встречаемости трепанга в других районах приходится судить лишь по отрывочным, иногда недостоверным сообщениям рыбаков и различным косвенным сведениям.

Данные о распределении вида в пределах территориальных вод России содержатся в работах С. Масленникова (1894), М. Алексина (1912), И. Закса, (1930). Большую роль в выяснении распространения этого вида сыграли экспедиции Зоологического института АН СССР (Савельева, 1933, 1955; Дьяконов, 1949; Баранова, 1957, 1971, 1976; Дьяконов и др., 1958; Скарлато и др., 1967; и мн. др.). В 70-е годы интересные данные получены экспедициями Института биологии моря ДВ РАН. Отдельные сведения о распространении этого вида за пределами нашей страны содержатся в ряде работ по систематике и биологии голотурий и в региональных фаунистических обзорах.

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

Ареал дальневосточного трепанга очень обширен (рис. 3.1). В пределах России этот вид распространен у берегов Приморья и островов Сахалин, Монерон, Кунашир. По материковому побережью он встречается от границы с Кореей, по всему зал. Петра Великого, включая расположенные на его акватории острова (Будин, 1971; Погребов, Кащенко, 1976; Климова и др., 1987) и к северо-востоку за м. Поворотный.



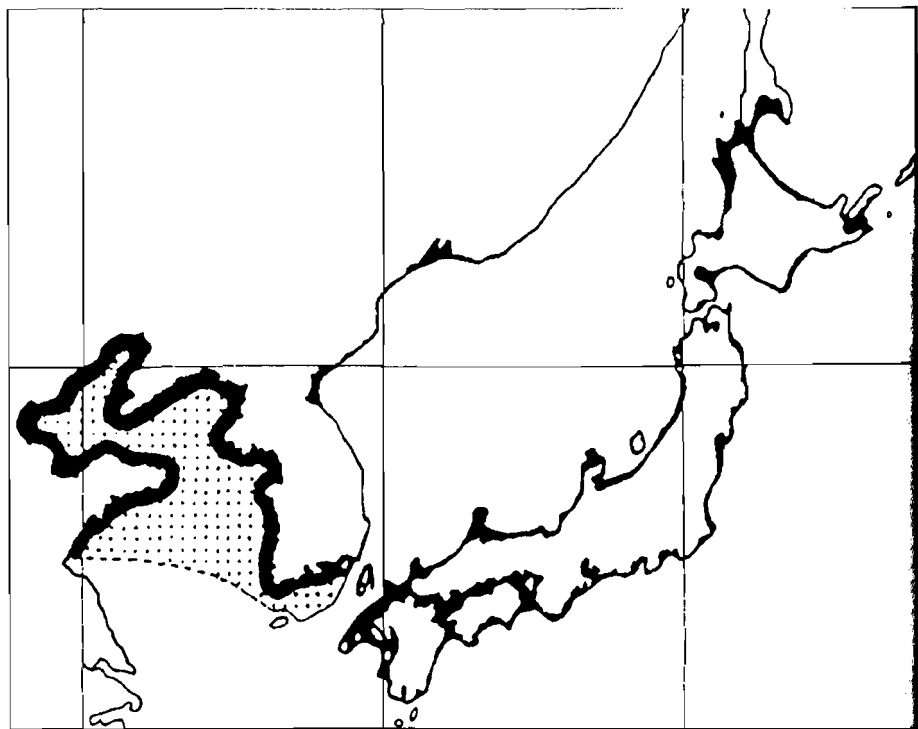


Рис. 3.1. Ареал дальневосточного трепанга. Нижняя вертикальная граница ареала условно ограничена изобатой 100 м

Северная граница распространения вида по азиатскому побережью точно не установлена. По данным И. Г. Закса (1930), он продвигается до м. Овсеенко и, возможно, до б. Терней. Закс считал возможным обитание трепанга в Тауйской губе Охотского моря и на Камчатке, однако какие-либо достоверные сведения об этом отсутствуют.

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

Распространение дальневосточного трепанга на Курильских островах ограничивается, по-видимому, самым южным островом Кунашир. На обитание рассматриваемого вида у этого острова

первое указал К. Мицукури (Mitsukuri, 1912) — О. Г. Кусакин обнаружил дальневосточного трепанга в зал. Ивемэ на юге острова. И. А. Сергеевко и В. С. Огородников (1994) сообщили о промысловом скоплении дальневосточного трепанга с охотоморской стороны южной оконечности о. Кунашир, где максимальная биомасса составила 60,4 г/м<sup>2</sup>, плотность — 0,48 экз./м<sup>2</sup>. Численность трепанга в пределах обследованного участка определена в 1,3 млн. Как сотрудник Института биологии моря ДВО РАН В. И. Лукин недавно подал крупную (длина тела 25—30 см) особь трепанга на северной оконечности острова на глубине около 10 м. Это, по-видимому, наиболее северная документально отмеченная здесь точка нахождения этого вида.

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

У берегов Китая вид встречается в провинциях Шаньдун, Хэбэй и Циюин северо-восточного Китая (Chang, 1934; Чжан Фын-ин, У Бао-линь, 1954, 1958). Он отмечен в таких пунктах побережья Желтого моря, как Инкоу, Пейтайхо, Циньвандао, Чифу, Янгматао, Пинхай, Цангоу, Циндао. Х. Тиль (Théel, 1886) указывал на присутствие рассматриваемого вида у Сянгана (Гонконга), но, по мнению таких видных специалистов, как К. Мицукури, Х. Кларк и Чжан Фын-ин, достоверность этих данных сомнительна. Таким образом, наиболее южная достоверно установленная точка присутствия вида по азиатскому материковому побережью — Циндао.

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

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

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

### Среда обитания

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

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

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

**Температура.** Дальневосточный трепанг — весьма эвритермный вид и способен переносить как относительно высокие, так и низкие температуры. В экспериментальных условиях эти голотурии легко переносят повышение температуры до 25—28,5° С. Способности адаптироваться к высоким температурам подтверждается и высоким уровнем клеточной теплоустойчивости ( $t_{10} = 37,8^{\circ}\text{C}$ ) у этого вида (Жирмунский и др., 1979). Вместе с тем в экспериментальных условиях было показано, что некоторые особи остаются живыми даже после полного вмораживания в лед с последующим постепенным оттаиванием (Микулич, Козак, 1975).

**Соленость.** Дальневосточный трепанг, как и другие иглокожие, очень чувствителен к изменению солености. М. В. Поганкин (1952) указывает для него диапазон солености 5,9—34,1‰, однако как наблюдения в природе, так и эксперименты эвригалинности вида не подтверждают. Наиболее благоприятна для этого вида нормальная океаническая соленость; нижняя граница значений солености вод,

пригодных для обитания этой голодурии, около 20%. Трепанг отсутствует в районах побережья, опресняемых впадающими реками, и межководных участках полузакрытых и закрытых бухт, соленость которых надолго понижается в период сильных дождей. Молодые особи более устойчивы к понижению солености (Бирюлина, 1972).

Особь из разных популяций могут различаться по своему отношению к солености (табл. 3.1). По данным японских исследователей (Схоэ, Ohshima, 1961), у открытых участков побережья в условиях океанической солености встречаются преимущественно голодурии «красной» формы, тогда как в заливах и бухтах, находящихся под влиянием материкового стока, преобладает «зеленая» форма.

Таблица 3.1. Продолжительность выживания (50%-ная смертность) двух форм дальневосточного трепанга в воде пониженной солености

Соленость, ‰	Температура 2,4—7,6 °С		Соленость, ‰	Температура 15,6—21,7 °С	
	«Зеленая»	«Красная»		«Зеленая»	«Красная»
2,60	10,5	9,0 ч	1,73	11,5	12,0
3,07	12,0	9,0 ч	3,43	11,5	12,0
3,26	72,0	26,8 ч	4,99	17,0	17,0
9,43	11,5 сут.	6,4 сут.	6,72	27,0	30,0
11,41	—	14 сут.	8,33	51,0	34,0
12,88	—	30 сут.	9,94	*	156,0
			11,0	**	***

Примечание. За 19,5 сут. погибли: \* 33,5%, \*\* 6,7%, \*\*\* 25,0%.

Минимальная переносимая величина солености для «красных» трепангов составила 14,1‰, а для «зеленых» 12,6‰.

**Грунт.** Диапазон типов грунтов, на которых обитает вид, чрезвычайно широк. Наиболее часто он встречается на твердых скалистых грунтах, каменистых россыпях, зарослях зостеры с чередованием свободных песчаных и песчано-илистых площадок. По наблюдениям А. П. Савилова (1939), массовые скопления этого вида («трепанговые поля») образуются на скальных грунтах или в зарослях зостеры. Трепанговые поля обычно располагаются вдоль побережья цепочкой в зависимости от конфигурации берега.

В разных районах дальневосточный трепанг может встречаться и в различающихся по условиям местообитаниях. Так, в лагуне Сарома он обитает преимущественно на устричных рифах со средним поперечником 16 м и высотой 2 м на глубине 8—10 м (Goshima et al., 1994).

Дальневосточный трепанг не встречается на отмытых подвижных песках, что можно объяснить как недостатком в них питательных

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

Приводимые иногда в отечественной литературе утверждения, что трепанг не встречается в местах с сильным заилением, лишены основания. Плотные поселения этой голотурии неоднократно отмечались нами в кутовых частях бухт и в проливах на песчанисто-илистых и чисто илистых грунтах; темпы их роста на таких участках весьма высоки. Таким образом, сам по себе илистый грунт (за исключением жидких илов) не препятствует расселению вида. В то же время необходимо учитывать, что в ряде районов отрицательно сказывается отсутствие неровностей грунта, необходимых в качестве укрытий и накопителей детрита.

Кроме типа грунта, решающее влияние на распределение оказывают профиль дна и рельеф. Как показывает анализ диаграмм плотности поселения рассматриваемого вида, на разрезах, выполненных по нормали к берегу, на пологих выровненных склонах и горизонтальных площадках плотность поселения животных в скоплениях довольно постоянна. Участки резкого повышения обилия («всплески» на диаграммах) соответствуют зонам, в которых придонные потоки меняют свое направление и (или) скорость, что способствует осаждению большого количества взвеси.

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

грунтах, даже если остальные условия весьма благоприятны, дальневосточный трепанг встречается чрезвычайно редко (Li et al., 1994).

Для взрослых особей дальневосточного трепанга обычным местом отдыха является дно на глубине 10–15 м, покрытое галькой или мелким песком, а также большое скопление морской травы *Ulva marina*. Помещение на дно камней дает хороший эффект при размножении. Количество голотурий увеличивается с глубиной морской воды. Одно из наблюдений показало, что животные массой 3 г в большинстве сосредотачиваются на глубине 5 м, 56–125 г — на 7 м, а 126–1225 г — на глубине 7–9 м (Liu et al., 1988).

**Убежища.** С рельефом грунта тесно связана обеспеченность животных убежищами, необходимыми для выживания в период пониженной сезонной активности. Наиболее часто укрытиями служат трещины скал, расщелины между камнями, различные неровности грунта, пустые раковины моллюсков, друзы прикрепленных двустворчатых моллюсков (мидий, модиолусов, устриц, арок) и асцидий, ризоиды и слоевища водорослей, корневища морских трав. В последние годы учащаются случаи использования в качестве убежищ предметов, оказавшихся на дне в результате деятельности человека — различных конструкций, затонувших якорей, цепей, тропов, всевозможного мусора и т. д.

Особенно велика роль убежищ на относительно ровных участках рыхлых грунтов, лишенных выходов камней и скал. А. И. Савилов (1939) провел детальное обследование одного из типов таких убежищ, которые располагались в зарослях зостеры, прерываемых невысокими песчаными промежутками. Штормами и прибором песок на этих «полянах» вымывается, и густые переплетения корневищ зостеры образуют невысокие (около 12 см), но довольно глубокие (до 3/4 м) ниши. В этих нишах и собираются в значительных количествах голотурии, закончившие нерест. Там, где глубоких укрытий нет, трепанги используют разнообразные ямки в грунте.



Формирование  
голотуриями донных  
осадков в процессе  
питания

## Глава 4. Питание

Дальневосточный трепанг по типу питания (собирающий депозитофаг) представляет собой уникальное явление среди промысловых, да и вообще массовых видов животных, обитающих в верхних горизонтах шельфа морей нашей страны.

Процесс питания протекает нормально, если животные имеют возможность пропускать через кишечник кроме органического вещества и определенное количество «балластных» частиц\*. Оптимальное сочетание этих двух основных компонентов пищи создается прежде всего на таких участках, где идет интенсивное осадконакопление — на перегибах склона, выходах камней и скал, массовых поселениях прикрепленных животных и растений.

Благоприятные условия питания складываются вблизи зарослей водорослей и морских трав, «поставляющих» основную массу детрита, и скоплений крупных прикрепленных животных. Фекальные материалы двустворчатых моллюсков и асцидий представляют собой превосходную питательную среду для развития разнообразных макро- и микроорганизмов, потребляемых дальневосточным трепангом.

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

Населены довольно много работ, рассматривающих отдельные аспекты питания дальневосточного трепанга (Жакин 1982; Мартынова и др., 1986; Yamamoto, 1992 и др.).

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



## Состав пищи и выделение фекалий

Трепанг питается, захватывая околоротовыми щупальцами верхний слой рыхлого осадка или частицы осажденной взвеси на поверхности твердых грунтов. Основную часть содержимого кишечника составляют песок, частицы детрита, фрагменты морских растений, обломки раковин моллюсков и скелетных элементов иглокожих, домики баланусов, фораминиферы, мелкие ракообразные и их покровы, трубки полихет, мшанки, различные другие организмы и их остатки, частицы терригенного происхождения. Микроскопические исследования показывают присутствие целого ряда организмов мейобентоса и микроорганизмов — бактерий, диатомовых водорослей, грибов.

Дальневосточный трепанг в пределах своего обширного ареала обитает на участках разного типа; соответственно весьма разнообразен и состав используемых этой голотурией частиц осадка. Трепанг потребляет разнородный по генезису и размеру материал, самые крупные частицы из кишечника имели размер до 12 мм.

В б. Витязь средний медианный диаметр частиц в кишечнике трепанга с валунов составил 0,21 мм, с гальки 0,66 мм и с песка 0,21 мм. Различается и вещественный состав частиц, отбираемых трепангом с грунтов разного типа. Преобладающий тип биогенных частиц на исследованных участках — раковины и фрагменты раковин моллюсков. В более мелких фракциях по сравнению с крупными имеется тенденция к снижению содержания раковин моллюсков и увеличению доли диатомей. В пробах, отобранных на песке, минеральные частицы крупнее 1 мм отсутствуют, а размера 0,4 мм представлены незначительно. Во фракциях мельче 0,2 мм минеральные частицы резко преобладают (80—90%) над биогенными.

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

Усвояемость дальневосточным трепангом органического вещества из грунта (песок) составляет около 15%. Усвояемость отдельных компонентов пищи может быть значительно выше. Е. А. Цихон-Луканина и И. Н. Солдатова (1973) показали, что голотурии с сухой массой тела 20 г усваивают растительную пищу (зостера с илом) с эффек-

тивностью 67,517,3%. У молодых особей (масса тела 3 г) эффективность усвоения того же корма выше и составляет  $76,4 \pm 6,8\%$ .

Усвоение растительного детрита зависит от его зрелости (Жакин, 1977). В экспериментальных условиях было определено потребление искусственного детрита, образующегося при бактериальном разложении бурой водоросли *Sargassum* sp., и естественного корма, полученного вакуумным всасыванием верхнего слоя осадка. Естественный корм потреблялся более интенсивно, чем искусственный, максимальный рацион составил 1,40 и 0,36 г/г·сут. В то же время благодаря более высокому содержанию азота в искусственном детрите животные усваивали его больше — соответственно 78,9 и 52,7% от потребления азота.

Одним из наиболее важных компонентов пищи дальневосточного трепанга являются микроорганизмы, на долю которых может приходиться от 30 до 100% органического углерода в грунте (Tunnicliffe, Risk, 1977). Нами (Левин, Воронова, 1979) были получены данные, прямо показывающие, что трепанг способен усваивать бактериальные клетки. Было установлено, что бактерии покрывают не менее 70% энергетических потребностей этой голотурии. Особенно много бактерий в субстрате, используемом мальками дальневосточного трепанга: до 8800 млн. кл./г.

Фекалии представляют собой более или менее прочные круглые в сечении шнуры с перетяжками (Aragawa, 1971; 1990). Глубина перетяжек, соотношение длины и диаметра отдельных глобул, общая длина выделенных шнуров — устойчивый видоспецифичный признак. Фекалии откладываются на поверхность грунта и обычно имеют подковообразную форму. У дальневосточного трепанга, как и у других видов голотурий с непрерывным питанием, фекалии выбрасываются через приблизительно равные промежутки времени (кратные ритму дыхания: Левин, 1982а) и в зависимости от кормовых условий участка располагаются поодиночке или кучками.

### Размер и механизм захвата частиц

Сравнение состава частиц из кишечника и донного осадка в местах сбора голотурий показало, что их размеры значительно различаются. На валунах и скалах в содержимом кишечника содержание мелких частиц значительно ниже, чем в осадке. На галечных грунтах сравниваемые кривые различаются несколько меньше, особенно в случае заиления поверхностного слоя грунта.

Вещественный состав биогенных частиц в кишечнике по сравнению с составом грунта в параллельных пробах с грунтов всех

типов меняется незакономерно, какого-либо «предпочтения» частиц того или иного типа не зарегистрировано. Присутствие частиц определенного типа в кишечнике четко обусловлено их содержанием в грунте, на котором питаются голотурии, — например, фрагменты домиков баланусов встречаются только в кишечнике трепанга, собранного на валунах.

Размерный состав частиц, отбираемых на грунтах самого разного типа, относительно стабилен. Если в поверхностном слое преобладают крупные зерна, состав захватываемых частиц смещается в сторону более мелких; если же в осадке преобладают мелкие частицы (например, на мелкозернистом песке), в содержимом кишечника их оказывается гораздо меньше, чем в грунте. Таким образом размерный состав частиц, отбираемых голотуриями в процессе питания, определяется не столько размерным распределением наличного состава частиц в данной осадке, сколько функциональными возможностями пищеводобывательных структур — щупальцевого аппарата.

Сходные гранулометрические распределения частиц в разных пробах обеспечиваются частицами разного генезиса. В кишечнике трепанга обнаружены частицы всех типов, присутствующие в поверхностном слое грунта, на котором животное питается. Доля отдельных типов биогенных частиц меняется по сравнению с их представленностью в грунте незакономерно. Частицы больших размеров в кишечнике чаще являются биогенными, и их физические свойства отличаются от таковых минеральных частиц. Поэтому определенную избирательность трепанга в отношении размера частиц можно объяснить различиями в физических свойствах этих частиц (остаточный вес, текстура поверхности и др.), обусловливающими неодинаковые условия их захвата и удержания щупальцами.

К числу проблем, наиболее существенных для понимания закономерностей пищевого поведения дальневосточного трепанга, следует отнести выяснение способа захвата этими животными пищевых частиц. При его описании у разных авторов (Webb et al., 1977; Massin, 1979, 1982; Bouland et al., 1982; Roberts, Bryce, 1982) имеются серьезные разногласия.

На основании результатов экспериментов и наблюдений в природных условиях был предложен (Левин, 1982а) следующий простой механизм захвата частиц. При накладывании на субстрат щитка щупалец нодулы на его поверхности проникают между частицами. При сокращении щупальца частицы, оказавшиеся защемленными между нодулами, отрываются от субстрата, чему способствует сжимание щитка «в кулак». Если площадь пищевого объекта превышает определенную величину, щупальце как бы скользит

по его поверхности и объект не захватывается. Не захватываются также и частицы, остаточный вес которых превышает «грузоподъемность» щупальца.

Относительно недавно (Samson, Fankboner, 1984) на щупальцах голотурий обнаружена клейкая слизь, наличие которой ранее упоминалось. Роль адгезии в удержании захватываемых объектов с определенностью не выяснена; по-видимому, для мелкоразмерных частиц и агрегатов она может быть существенной. Таким образом, способ захвата пищевых частиц щупальцами аспидохитид можно определить как комбинированный механико-адгезионный.

На захват частиц существенно влияют их гидродинамические характеристики. Лабораторные опыты по кормлению трепанга искусственными смесями показали, что при использовании различных частиц одинаковой плотности практически во всех случаях наблюдался избирательный захват частиц определенного размера (конкретный размер «предпочитаемых» частиц в опытах с разными грациями плотности варьировал). В опытах же с «гидродинамически однородными» смесями избирательность частиц не проявлялась.

### Пищевые перемещения

*Траекторию движения* дальневосточного трепанга регистрировали щупом методами: отмечая перемещения животных относительно щупов, натянутых на раму 1×1 м на ножках, располагаемую над животными (Levin et al., 1987), и обозначая траекторию маркированными штырями (на мягком грунте) или бирками (на твердом). Помимо анализа элементов траектории определяли обобщенный показатель ее извилистости, за который принимали коэффициент интенсивности, или «тщательности» [thoroughness] поиска  $T$  (Коевца, 1984). Вычисления проводили по формуле

$$T = 1 - \exp(-4LW/\pi D^2),$$

где  $W$  — ширина полосы выедания,  $L$  — длина траектории движения,  $D$  — диаметр наименьшей окружности, описанной вокруг изображения траектории (все измерения — в одних единицах).

Дальневосточный трепанг относится к числу видов голотурий, питающихся в течение суток непрерывно (Левин, Шипилов, 1982). Сравнение наполнения кишечника в разное время у одной и той же особи выполнить практически невозможно, поэтому приходится использовать данные, относящиеся к разным животным из одной выборки. Тем не менее можно с достаточной уверенностью утверж-

дать, что наполнение кишечника в течение суток остается стабильным; следовательно, интенсивность перемещений трепанга не имеет циркадной изменчивости. Примерно постоянную в течение суток двигательную активность этого вида показали и прямые наблюдения за его перемещением (табл. 4.1).

Таблица 4.1. Расстояние, пройденное пятью особями дальневосточного трепанга в разное время суток, см

Время суток	Масса тела, г					За 1 час
	150	190	140	130	160	
	Объем содержимого кишечника, см <sup>3</sup>					
	8,0	9,0	8,9	5,0	9,6	
12.20—14.00	25	40	40	25	7	16±8
14.00—15.30	20	6	43	33	7	15±11
15.30—17.00	50	5	25	23	0	14±13
17.00—18.30	35	15	25	35	4	15±9
18.30—20.00	20	20	39	20	7	14±8
20.00—21.30	20	18	50	5	9	14±12
21.30—01.00	62	8	66	40	29	12±7
01.00—02.30	35	21	3	35	31	17±9
02.30—04.00	7	40	5	25	5	11±11
04.00—05.30	43	59	13	17	19	20±13
05.30—07.00	31	34	10	31	16	17±7
07.00—08.30	0	2	16	42	2	8±11
08.30—10.00	18	3	40	82	6	20±22
10.00—11.30	35	0	38	32	0	14±13
11.30—13.00	64	0	55	18	0	18±20
Расстояние, см	465	271	468	463	142	

На ровном грунте движения голотурий носят, по-видимому, полностью случайный характер. Попав на вытянутые неровности рельефа — выступающие из песка камни, трещины в скале и др. животные некоторое время движутся вдоль них, но затем, как правило, резко отклоняются в сторону. Из-за извилистости траектории несмотря на довольно значительный путь, проходимый животными, суточный ареал особи относительно невелик и обычно не превышает нескольких десятков квадратных метров.

При питании на относительно ровном субстрате голотурии значительное время остаются на одном месте, изгибая только перед-

ного половину тела. При питании в шельвах, трещинах, а также на ровном грунте с очень небольшой толщиной пищевого слоя, очищенная площадь имеет форму более или менее извилистой полосы, ширина которой примерно равна ширине тела животного.

Многолетние подводные наблюдения показали, что пищевое поведение трепанга мало зависит от плотности его поселения. Группы, или «стада» животных этого вида во многих случаях совершают согласованные перемещения, связанные с добыванием пищи, — кормовые миграции. Мечение голотурий показало, что миграции наиболее выражены в группах, занимающих скальные выходы у открытых мысов, участки песчаного грунта с невысокой степенью илестности и другие районы с ограниченными кормовыми ресурсами. На участках с небольшой толщиной питательного слоя животные передвигаются иногда на очень значительные расстояния, но затем возвращаются; таким образом, район, занимаемый стадом в целом, остается постоянным.

Потребляемый трепангом верхний слой осадка или взвесь, лежащая на поверхности твердых субстратов, через определенное время полностью восстанавливается. Скорость восстановления определяется интенсивностью осадконакопления и биомодификации осевших частиц, а также процессами деструктурирования фекальных шнуров голотурий и реколонизации их микроорганизмами.

Для этого вида характерны «неожиданные» (внешне немотивированные) изменения направления движения и выходы за пределы кормового пятна. Характер движения на «бедных» участках очень неустойчив. Чаше это направленные перемещения с очень высокой скоростью, иногда — активные поисковые действия (изгибание тела, перевороты), резко повышающие  $T$  — до 0,86, во время питания  $T$  составляет 0,08—0,30.

Скорость движения составила (10 экз.)  $583,7 \pm 89,1$  см/ч, а длина суточного пути  $140,1 \pm 21,6$  м. Подводные наблюдения за кормовыми перемещениями вида показали, что на илистых грунтах с хорошо выраженным пищевым слоем скорость движения животных достоверно ниже, чем на песчаных и смешанных, где этот слой тоньше (табл. 4.2).

Вывод о зависимости скорости движения трепанга от кормовых условий участка подтверждается и характером расположения на грунте фекальных комочков. Сам по себе он не позволяет выявить указанную зависимость — нетрудно убедиться, что такая же картина будет наблюдаться и в случае равномерного движения голотурий. Однако измерения показали, что при питании трепанга на разных грунтах часовой объем пропускаемого через кишечник грунта относительно постоянен, а это возможно только при ускорении движе-

ния животного на «бедных» участках с тонким пищевым слоем и замедлении на «богатых».

Таблица 4.2. Интенсивность питания дальневосточного трепанга на грунтах разного типа

№ наблюдения	Тип осадка	Масса, г	Скорость движения, см/ч	Объем содержимого кишечника, см <sup>3</sup>	Фекалии, выделяемые за 1 ч	
					Объем	см <sup>3</sup>
1	Ил	117±2	4,3±1,2	11,5±2,8	2,5±0,3	3,5±0,4
2		128±11	9,6±1,3	7,5±0,1	3,0±0,4	2,3±0,4
В среднем на илу			8,2±1,2	9,9±1,8	2,7±0,2	2,8±0,3
3	Песок	188±17	16,8±3,5	10,7±1,4	3,1±0,4	2,9±0,3
4		150±10	30,3±6,1	8,5±2,0	2,1±0,4	3,0±0,4
В среднем на песке			21,8±3,4	9,8±1,2	2,7±0,3	2,9±0,2
5	Песок с камнями	165±27	3,3±0,3	8,2±1,7	3,2±0,6	3,0±0,3
6		110±19	6,7±1,8	6,7±1,2	2,4±0,6	3,8±0,3
7		143±21	10,1±2,0	6,9±1,4	2,1±0,3	3,1±0,5
8		137±32	5,8±3,7	7,9±2,7	4,2±0,4	3,5±0,3
В среднем на песке с камнями			11,6±1,6	7,0±0,8	3,0±0,2	3,4±0,2
В среднем на трех типах грунта			14,3±1,5	8,3±0,7	2,8±0,2	3,2±0,1

### Интенсивность питания

Параметры, характеризующие интенсивность *перемещения* и питания голотурий на бедном питательными веществами грунте (песок) и на грунтах, имеющих более высокое содержание обогащенной органическим веществом взвеси (ил и смешанный песчано-каменистый грунт), несколько различались. Наиболее сильно это различие выражалось в скорости движения животных, которая на песке почти вдвое выше, чем на других типах грунта. Однако несмотря на увеличение скорости, объем грунта, содержащегося в кишечнике, и часовой объем выделяемого грунта на песке были лишь немного ниже. Фекалии, выделяемые при питании на песке, имели больший поперечник и соответственно относительно меньшую длину.

Для *прямого определения скорости движения* вида на участках с различающимися кормовыми условиями было разработано устройство (Levin, 1999), позволяющее вынудить голотурию повторное

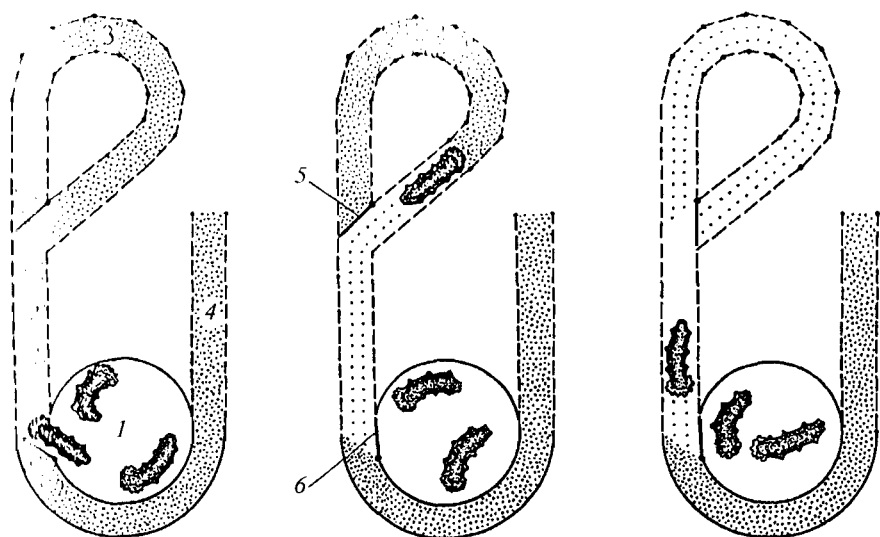


Рис. 4.1. Схема эксперимента по определению скорости повторного прохождения голотуриями участка дна с «выеденным» пищевым слоем  
1 — стартовый манеж, 2 — экспериментальный коридор, 3 — коридор возврата, 4 — контрольный (контрольный) коридор, 5 — дверца коридора возврата, 6 — дверца манежа. Слева направо — последовательные стадии эксперимента. Сплошными линиями показаны глухие стенки, штриховыми — стенки из нитей. Относительная ширина коридора для полноты преувеличена.

пройти участок с «выеденным» кормовым слоем (рис. 4.1). Основой устройства является коридор, стенки которого образованы П-образными рамками с натянутыми на них горизонтально через 10 мм нитями (капроновая леса). Голотурии, даже крупные, легко могут преодолеть щель, равную расстоянию между нитями, но из-за недостатка тактильных раздражителей от нитей животные, по-видимому, не воспринимают нити как препятствие и не пытаются проползти между ними.

Эксперимент показал, что скорость движения трепанга при повторном прохождении экспериментального коридора значительно выше, чем при движении по нетронутому участку (табл. 4.3). Замеры скорости в контрольном коридоре позволяют утверждать, что ее изменение не связано с «привыканием» животных к экспериментальной установке и, таким образом, целиком обусловлено трофическими свойствами субстрата. Различия в скорости прохождения установки при длине коридора 0,3 м выражены сильнее, чем в метровом коридоре. По-видимому, во втором случае из-за значительности времени прохождения длинного коридора (до 15 ч за проход) становится существенным влияние естественного восстановления пищевого слоя.



Таблица 4.3. Скорость движения дальневосточного трепанга в экспериментах с повторным прохождением участка дна, см/ч

Опыт	Длина коридора, м	Температура, °С	Масса, г	1-й проход	2-й проход	Контроль
1	0,3	16,3—18,4	410	11,6	14,6	8,4
2			320	8,9	16,6	8,2
3			305	8,1	15,2	7,2
4			290	10,2	16,8	11,6
5			210	7,4	10,5	6,1
6			320	8,7	12,9	8,8
7			215	9,8	11,9	4,2
				<b>9,21,4</b>	<b>14,1±2,4</b>	<b>7,1±3,5</b>
1	1,0	17,1—18,1	265	6,7	8,4	7,1
2			310	11,8	14,7	12,0
3			320	14,9	16,7	15,1
4			215	8,3	10,3	6,1
5			160	9,2	14,6	7,6
6			170	7,1	9,9	5,7
7			205	9,0	11,2	10,9
8			310	9,6	11,3	6,4
				<b>9,6±2,7</b>	<b>12,1±2,9</b>	<b>8,9±3,4</b>

Количество грунта, содержащегося в кишечнике, подвержено чрезвычайно сильным сезонным колебаниям, связанным с годовым циклом активности; в период сезонного гипобиоза, когда голотурии прекращают питание, этот показатель у отдельных особей снижается до нуля. В течение года интенсивность питания значительно меняется, причем эта изменчивость прослеживается у животных разных размеров (рис. 4.2).

Динамика сезонного изменения количества заглатываемого грунта зависит от условий обитания трепанга и различается в разных участках его ареала. В зал. Петра Великого максимальный индекс наполнения кишечника (выраженное в процентах отношение сырой массы содержимого кишечника к массе кожно-мышечного мешка) отмечен в апреле — начале марта и составляет 20—45%. По мере повышения температуры воды наполнение кишечника снижается (в мае — 15—30, в июне — 5—20%. Минимальное наполнение кишечника (0—10%) отмечено в августе.

По данным И. Танаки (Танака, 1958а), исследовавшего питание дальневосточного трепанга в зал. Ису на о-ве Хоккайдо, в декабре

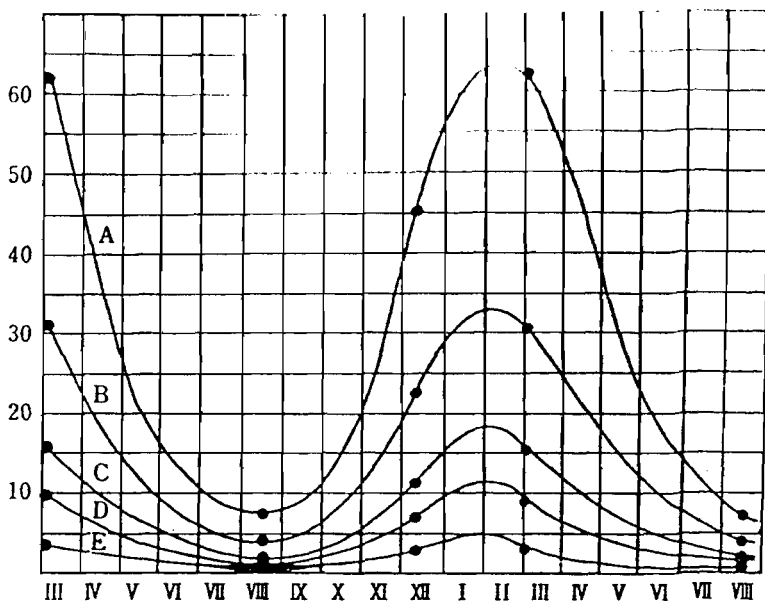


Рис. 4.2. Ежемесячные вариации количества пищи, потребляемой дальневосточным трепангом (Чое, 1963)  
 По вертикали — масса содержимого кишечника, г. Масса тела животных: A — 200 г, B — 100 г, C — 50 г, D — 30 г, E — 10 г.

при температуре воды около  $2-5^{\circ}\text{C}$  и в июле при  $17-19^{\circ}\text{C}$  у животных наблюдалось одинаковое наполнение кишечника — индекс  $4,4-4,6\%$ , а в октябре при температуре  $16-18^{\circ}\text{C}$  была зарегистрирована минимальная величина индекса наполнения —  $2\%$ . Таким образом, если в зал. Петра Великого минимальное значение индекса наполнения кишечника совпадает с максимальными летними температурами, то у берегов Хоккайдо минимум приходится на период осеннего снижения температуры. Такое существенное различие связано, несомненно, с разным характером годового цикла активности голодурий в этих районах.

Питание трепанга происходит непрерывно, днем и ночью, что впервые отметил Т. Яманути (Yamanouchi, 1929, 1942). Сравнение наполнения кишечника в разное время суток у одной и той же особи по понятным причинам выполнить невозможно. Несмотря на это, можно с достаточной уверенностью утверждать, что наполнение кишечника в течение суток остается неизменным.

Проведенные расчеты показали, что в зал. Петра Великого на расчетной площади  $40\text{ км}^2$  в 1989 г. обилие трепанга составило  $0,011\text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$ , биомасса  $1,590\text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ , количество переработанного

материала  $0,3 \text{ см}^3 \text{ г}^{-1} \text{ м}^{-2}$  или  $0,477 \text{ см}^3 \text{ м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ . Приняв для средней индивидуальной скорости биопереработки минимальную величину  $0,3 \text{ см}^3 \text{ г}^{-1} \text{ сут}^{-1}$ , получим, что эти голотурии перерабатывают в сутки  $0,06-0,08 \cdot 10^6 \text{ м}^3$  осадка. Наблюдаемые очень высокие показатели интенсивности питания эпибентического депозитофага — дальневосточного трепанга — явление для умеренных вод уникальное.

Информация о времени переваривания пищи (т. е. «времени пищеварения») дальневосточным трепангом противоречива. Указывается, что время пребывания в кишечнике трепанга пищи составляет 30 ч (Tanaka, 1958a), 21 ч (Choe, 1963), 12 ч (Isono, 1925), 24 ч (Yamanouchi, 1929). По экспериментальным данным, время пищеварения в зависимости от внешних условий составляет 20—39 ч.

Однако время пребывания пищи в кишечнике после прекращения питания далеко не всегда соответствует времени пищеварения. Более достоверные результаты дает прямое определение скорости прохождения пищи через кишечник, позволяющее оценить время пищеварения. Выполненные мною измерения объема содержимого кишечника голотурии и часового объема выделенных фекалий показали, что продолжительность переваривания пищи у этого вида значительно ниже, чем указано в литературе, и составляет 2—3,5 ч. В тех же условиях прямой метод (по скорости прохождения окрашенного песка) дал величину около 2 ч.

И. Танака (Tanaka, 1958a) показал, что время освобождения кишечника от пищи при голодании было почти одинаково в июле при температуре воды  $16-18^\circ \text{C}$  и в декабре при  $2-5^\circ \text{C}$ . Это позволило сделать вывод об относительно небольшом влиянии температуры на скорость пищеварения у рассматриваемого вида.

### Использование кормовой площади

Толщина слоя осадка, захватываемого эпибентическими голотуриями, для животных одного размера зависит от типа и размера частиц на поверхности субстрата. Разовый объем захватываемого щупальцами осадка относительно стабилен. Общая толщина выедаемого осадка на конкретных участках маршрута определяется толщиной питательного слоя. Если она меньше толщины разового захвата, щупальца снимают только один слой субстрата; если больше — захват повторяется на том же участке и снимается следующий слой.

Величина необходимой для обеспечения нормального питания кормовой площади определяется комплексом факторов, из которых основные — размер тела животного, ширина полосы захватываемого субстрата, скорость переваривания пищи, траектория и скорость

питания, плотность поселения голотурий на участке, характер распределения пищи, скорость восстановления использованного ресурса, общая стратегия питания отдельных особей и группы в целом. Некоторые из этих показателей доступны для прямого измерения, тогда как о других можно получить только косвенную информацию.

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

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

На большинстве участков, где слой обогащенного органическим веществом осадка относительно тонок, щупальца снимают только один слой грунта. Однако в отдельных местах благоприятное сочетание гидродинамических, топографических и геоморфологических факторов приводит к значительному увеличению питательного слоя. Попав на такой участок, голотурии остаются на нем длительное время, последовательно, слой за слоем очищая его в глубину и вырабатывая своеобразный «карьер».

О пищевой ценности для голотурий отдельных участков грунта можно достаточно определенно судить по расположению оставляемых животными фекалий. Фекалии выбрасываются из анального отверстия животного на расстояние 15—20 см через относительно равные промежутки времени. На грунте они чаще располагаются одиночно на некотором расстоянии друг от друга; в местах, где голотурии задерживаются, фекалии скапливаются кучками, величина которых зависит от толщины слоя выбираемого осадка.

Фекалии трепанга довольно нестойки и через 10—20 ч обычно полностью разрушаются. Учитывая это обстоятельство, а также высокую скорость прохождения пищи через кишечник, можно предположить, что полное восстановление их пищевой ценности происходит довольно быстро. В то же время при высокой плотности поселения голотурий скорость полного разрушения и реколониза-

ции фекалий микроорганизмами может явиться лимитирующим фактором.

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

В общем траектория движения очень запутана, и животные по несколько раз пересекают собственную полосу выедания. За сутки они проходят довольно значительный путь, но вследствие извилистости траектории движения участок, в пределах которого особь перемещается в течение суток, относительно невелик и обычно не превышает нескольких десятков квадратных метров. При высокой плотности поселения голотурий (несколько экз./м<sup>2</sup>) площадь участка используется весьма интенсивно.

Приняв, что животное массой тела 250 г пропускает через кишечник 2—5 см<sup>3</sup>/ч грунта, получим, что в год через кишечник одной особи проходит 18—44 кг грунта, собираемого с площади 10—50 м<sup>2</sup> (в зависимости от толщины захватываемого слоя). Таким образом, при высокой плотности поселения голотурий (1—5 экз./м<sup>2</sup>) каждая порция поверхностного осадка проходит через их кишечник несколько десятков, а возможно, и сотен раз в год. Разумеется, такое многократное использование наблюдается при условии, что животные постоянно находятся на одной площадке и не совершают кормовых миграций.

Размах медианного диаметра потребляемых частиц неожиданно мал: 0,09—0,25 мм (Levin, 1999). Медианный диаметр используемых голотуриями частиц осадка очень близок к величине 0,18 мм; зерна же таких размеров обладают своеобразным гидродинамическим качеством — для них пороговая сдвигающая скорость минимальна (Inman, 1949; Sanders, 1958). Таким образом, основная масса используемых частиц относится к размерной категории, наиболее легко перемещающейся придонным потоком.

Наиболее значимые факторы, обуславливающие неравномерность распределения трепанга, — профиль дна и его рельеф. Из диаграмм плотности поселения трепанга на разрезах, выполненных по нормали к берегу (рис. 4.3) следует, что на пологих выровненных склонах и горизонтальных площадках плотность поселения животных довольно стабильна. Участки резкого повышения обилия («всплески» на диаграммах) соответствуют зонам, в которых придонные потоки меняют направление и (или) скорость, что способствует осаждению большого количества взвеси.

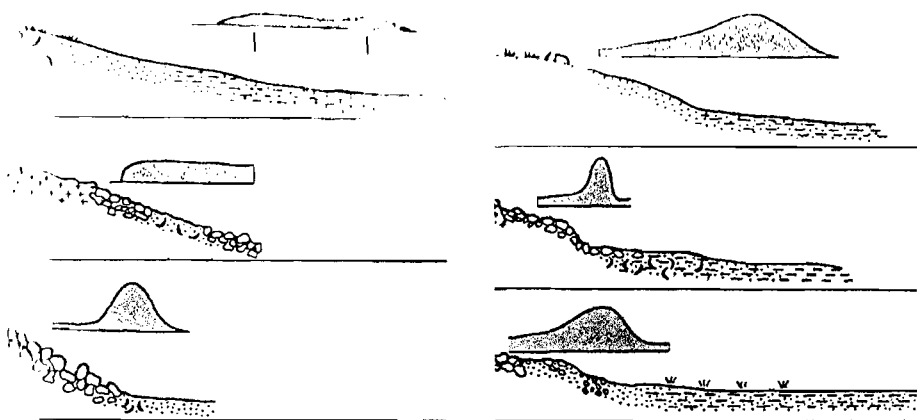


Рис. 4.3. Распределение дальневосточного трепанга на нескольких профилях подводного склона зал. Петра Великого

Наиболее плотные скопления голотурий отмечены в ландшафтах, которые, несмотря на внешние различия, имеют ряд существенных общих признаков. Грунт в них имеет две скелетные фазы, причем для скелета характерна ячеистая структура (Арзамасцев, Мурахвери, 1987). В толще таких грунтов не происходит свободного водообмена; их поверхность осложнена выступами скелетных элементов, являющимися ловушками для детрита (рис. 4.4).

Трепанг не встречается или малочислен на грунтах, имеющих хорошо промываемый водой ячеистый скелет и лишенных заполняющего материала. Отсутствие этого вида в ландшафтах нескольких типов можно объяснить недостаточной закоривающей способностью грунта (очень крупная особь трепанга с массой кожно-мышечного мешка 300 г весит под водой даже с наполненным грунтом вращечником всего 25—30 г). В отдельных случаях может наблюдаться дефицит неровностей грунта, необходимых в качестве убежищ и накопителей детрита.

Обязательное условие нормального питания голотурий-депозитофагов — обеспечение возможности пропускать через кишечник как органическое вещество, так и определенное количество «балластных» частиц. Оптимальное сочетание этих основных компонентов пищевого материала создается прежде всего на участках, где идет интенсивное осадконакопление, а именно в указанных выше гидродинамически активных зонах — перегибах склона, выходах камней и скал, массовых поселениях прикрепленных животных и растений.

Особенно благоприятные условия питания складываются вблизи взрослых макрофитов, поставляющих основную массу детрита, и

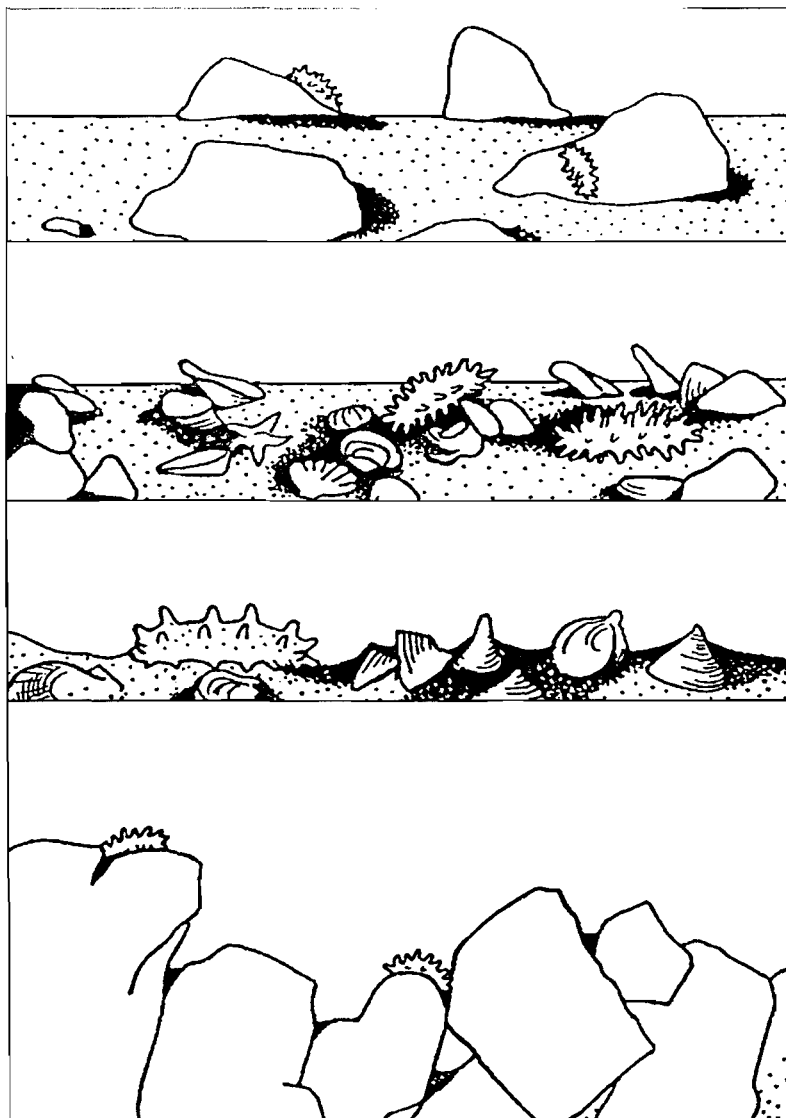


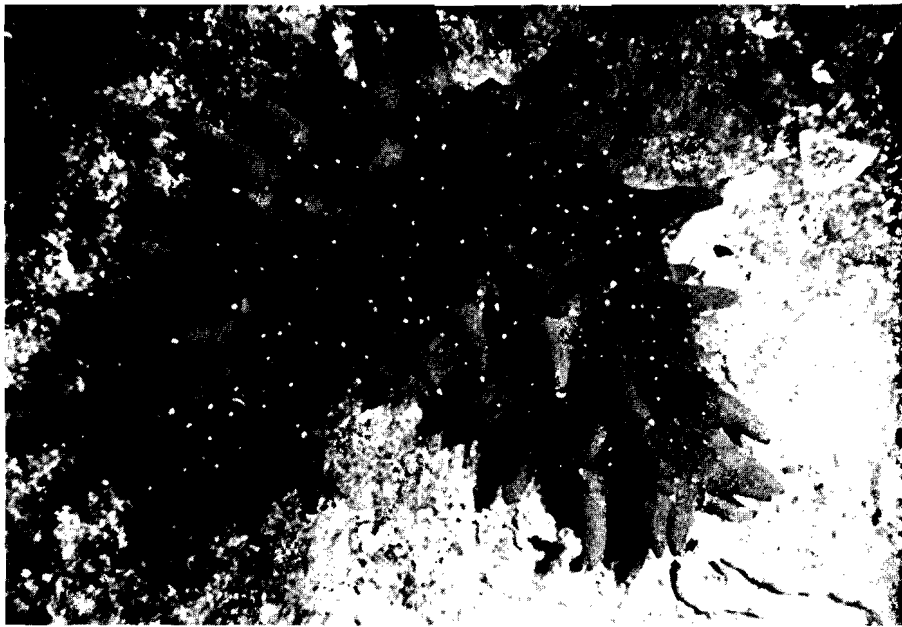
Рис. 4.4. Распределение пищевого материала (на рисунках зачерчен) в донных ландшафтах разного типа

поселений двустворчатых моллюсков и асцидий, фекальные материалы которых представляют собой превосходную питательную среду для развития микроорганизмов, потребляемых голотуриями. Именно мощное развитие биоотложений (представляющих собой результат суммарного действия биологических и гидродинамических процессов) обеспечивает очень высокую плотность в поселениях голотурий на друзьях моллюсков и асцидий.

Для обеспечения оптимальных условий обитания голотурий-депонифагов имеет значение не только характер пространственного распределения запасов пищи, но и скорость их восстановления. Наблюдения на стационарных контрольных площадках в зал. Петра Великого показали, что восстановление «выеденного» голотуриями пищевого слоя происходит в основном за счет латерального перемещения пищевых частиц (включая и фекальные материалы самих голотурий) с локальных участков, где они присутствуют в избытке.

Перераспределение пищевого слоя в умеренных водах осуществляется в основном периодическими штормами низкой и средней интенсивности (Левин, 1999). Именно с таким характером поступления пищевого материала связана преимущественная представленность в кишечнике дальневосточного трепанга частиц наиболее «мобильных» размеров.





Момент кормового поведения трепанга

## Формы поведения

Дальневосточный трепанг — в общем малоподвижное животное с ограниченными двигательными возможностями и довольно примитивными поведенческими реакциями. Тем не менее у него можно выделить несколько форм поведения: кормовое, поисковое, нерестовое, рейтинг, групповое, связанное с сезонным снижением активности и с эвисцерацией.

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

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

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

особей значительно отличается от описанного; для них характерно активное использование щупалец при переворачивании, что не наблюдается у взрослых особей. Неожиданностью явилось постоянство продолжительности стадий рейтинга в разные сезоны, в том числе и у голотурий, выловленных в период летнего гипобиоза.

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

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

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

*Групповое поведение.* Дальневосточный трепанг встречается, как правило, группами, или «стадами». Иногда животные в таких группах рассредоточены, иногда «стадо» имеет очень четкие границы. Члены «стада» совместно кормятся, перемещаются, занимают убе-

шина и выходят из них, поэтому трудно отделить элементы индивидуального поведения от группового. Наиболее ярко групповое поведение проявляется в совместных перемещениях — миграциях.

Миграции наиболее выражены в группах, занимающих скальные выходы у открытых мысов, участки песчаного грунта с невысокой степенью заиления и другие районы с ограниченными кормовыми ресурсами. На участках со значительным количеством органического осадка животные передвигаются иногда на очень большие расстояния, но район, занимаемый «стадом» в целом, остается постоянным. Некоторые групповые действия можно объяснить сходной реакцией отдельных особей на одинаковые раздражители, однако несомненно, что особи в группе располагают и какой-то информацией друг о друге.

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

### Сезонная активность

Активность дальневосточного трепанга может измеряться разными способами. Наличие у голотурий водных легких позволяет использовать для контроля за их активностью методы, неприменимые к большинству групп беспозвоночных. Так, возможно использование метода регистрации объема прокачиваемой через водные легкие воды (Левин, Гочаков, 1979; Левин, 1982а) и бесконтактного метода, основанного на оптической регистрации вызванных дыхательными движениями голотурий колебаний поверхности воды в экспериментальном сосуде (Левин, Хмель, 1988).

Характерная особенность биологии трепанга — значительные колебания активности в течение года. Как уже отмечалось, эта голотурия способна выдерживать как высокие, так и низкие темпера-

туры и деятельна на протяжении большей части года. Многочисленные данные показывают, что у берегов Приморья вид сохраняет активность всю зиму. Однако по наблюдениям А. Н. Голикова (Баранова, 1971), трепанг зимой в зал. Посьета бездеятелен; животные лежат на дне, тесно прижавшись друг к другу, группами по семь—восемь особей. Возможно, что разные популяции различаются по своему отношению к низким температурам. Это подтверждается существованием на о-ве Хоккайдо популяций с разным характером сезонной активности.

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

Наиболее типичным следует считать однократный и не слишком продолжительный период эстивации, отмеченный большинством исследователей. Так, в заливах Нанао и Канадзава (западное побережье о-ва Хонсю) она продолжается около двух недель в середине августа. Для зал. Петра Великого часто указываются сроки конец июля — начало сентября, хотя, как будет показано ниже, они могут значительно варьировать. В бух. Байдайхэ (Желтое море), вблизи южной границы ареала трепанга по азиатскому материковому побережью эстивация начинается в самом начале июля (массовая — в середине июля) и продолжается до октября.

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

Чрезвычайно интересен характер гипобиоза в популяциях из зал. Функа о-ва Хоккайдо (Kinosita, Tanaka, 1939). У трепанга, обитающего в этом заливе, снижение активности и уход в укрытия начинается в середине сентября. В укрытиях голотурии находятс

то января следующего года, когда возобновляет активность (вышедших в январе из укрытий трепангов хоккайдские рыбаки называют «зимними голотуриями»), но постепенно — в феврале они вновь прячутся и находятся в состоянии гипобии до апреля. Таким образом, вид в этом районе ведет активный образ жизни летом и, напротив, неактивен почти всю зиму, т. е. в применении к этим популяциям следует говорить не об эстивации, а о гибернации (от латинского *hibernus* — зимний). Эта особенность годового цикла голотурий привела к тому, что на о-ве Хоккайдо трепанг заготавливают в июле и августе, а в других местах Японии — весной или в начале зимы.

Сроки и продолжительность эстивации могут значительно различаться и у особей из одного района. Наиболее важны при этом условия питания и размер (возраст). Значительные различия наблюдаются в сроках эстивации особей, относящихся к разным «коммерческим» формам (Choe, Ohshima, 1961; Choe, 1963). На разных участках у «зеленой» и «красной» трепангов сроки нереста и последующей эстивации значительно сдвинуты, но в общем у особей «красной» формы эстивация начинается несколько раньше. Указанные формы отличаются не только сроками, но и характером эстивации голотурий разного возраста. По данным японских исследователей, в водах Фудзияма—Икевадзу у особей «красной» коммерческой формы эстивация наблюдается у всех возрастных групп. У голотурий, относящихся к «зеленой» форме, значительное число особей остаются активными в течение всего года. У крупных половозрелых голотурий эстивация наблюдается у 75% особей, у животных с массой кожно-мышечного мешка 6—10 г — у 50%, а молодь в возрасте 1 года (масса кожно-мышечного мешка 3—5 г) не перестает питаться при самых высоких температурах воды.

Различия в сроках и характере эстивации молодых особей отмечали и другие авторы. По мнению К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), молодые голотурии заканчивают эстивацию раньше и, по его выражению, «остаются меньше в тени». А. И. Савилов показал, что в зал. Петра Великого начало и конец эстивации у молодых неполовозрелых особей сдвинуты на более поздние сроки, чем у взрослых. В разных районах ареала может различаться и продолжительность периода перехода голотурий к активной жизнедеятельности (рис. 5.1).

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

	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
зал. Петра Великого	4		1	2	3	4
зал. Канагава	4	1		2	3	4

Рис. 5.1. Соотношение стадий жизненного цикла дальневосточного трепанга в разных районах (по: Савилов, 1939)

Цифрами обозначены периоды: 1 — нормальной активной жизнедеятельности, 2 — нереста, 3 — массового летнего гипобиоза; 4 — переходный

По моим наблюдениям, в прол. Старка зал. Петра Великого периоды начала и окончания массового гипобиоза были чрезвычайно растянуты; активные, нормально питающиеся особи встречались в течение всего лета. К сожалению, осталось невыясненным, находились ли они в активном состоянии в течение всего года или у них наблюдалась только задержка нереста. Растянутость периода эстивации в этом районе связана с неоднородностью грунтов на участке наличием выходов скал и крупных камней, позволяющих голотуриям менять глубину обитания, частой сменой течений в проливе. Все это приводит к значительной индивидуальной гетерогенности физиологического состояния особей в популяции.

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

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

По наблюдению Савилова, начало выхода вида из убежищ не связано с резким понижением температуры воды. 1 сентября (пример

ная дата окончания периода эстивации в средней части побережья (за Петра Великого) температура воды у дна была около 20°С; 8 сентября, в разгар массового выхода голотуррий из убежищ, у дна она снизилась 19,4°С, на поверхности 20,2°С. В тот же день несколько юристей была отмечена температура 16,2°С и при этом найдено несколько особей, находящихся в пассивном состоянии и с полуатрофированным кишечником. По-видимому, эстивация вызывается не изменением температуры воды, а связана с физиологическим состоянием животных после выметывания половых продуктов.

Годовой цикл активности можно разделить на четыре периода: активный, преэстивации, эстивации и восстановительный. Сроки наступления и продолжительность эстивации в популяциях из разных районов значительно варьируют. Сроки и характер эстивации молодых особей этого вида отличаются от таковых взрослых животных. Период начала массового гипобиоза может быть растянут на несколько месяцев; активные, нормально питающиеся особи встречаются в течение всего лета. Зимой двигательная и пищевая активность трепанга снижалась незначительно.

В соответствии с изменением активности варьирует и количество трунги в кишечнике трепанга. В зал. Петра Великого максимальный индекс наполнения кишечника отмечен в апреле — начале марта и составляет 20—45% от массы кожно-мышечного мешка. По мере повышения температуры воды наполнение кишечника снижается (в мае 15—30, в июне 5—20%). Минимальная величина (0—10%) отмечена в августе.

### Эвисцерация

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

Эвисцерацию у дальневосточного трепанга, в отличие от многих других видов голотуррий, практически невозможно вызвать механи-



ческим воздействием, каким бы сильным оно ни было — например, прокалывание и даже разрезание стенки тела. В то же время она легко инициируется повышением температуры воды, в которой содержатся животные, и добавлением различных химических веществ. Для экспериментальных целей наиболее удобны два метода — инъецирование в полость тела пресной воды и пропускание электрического тока.

В ответ на воздействие соответствующего раздражителя трепанг резко сокращает мышцы тела, особенно в его задней части. Из анального отверстия, которое при этом часто направляется несколько вверх, извергается сильная струя полостной жидкости, затем появляются петля кишечника, водные легкие и гонады. При хорошем состоянии животного процесс идет очень энергично и комплекс внутренних органов полностью выходит из анального отверстия; у ослабленных животных для завершения процесса иногда требуется дополнительная стимуляция. При эвисцерации отбрасывается почти вся пищеварительная трубка со связанными с ней водными легкими и гонады (полностью или частично). Отброшенный кишечник имеет довольно постоянную характерную форму. Разрыв пищеварительной трубки в передней части происходит в области пищевода, на расстоянии 10—30 мм от глотки. Разрыв стенки клоаки проходит вокруг мест впадения кишки и главного ствола водных легких; он имеет форму восьмерки, так что между задней частью кишки и основанием водных легких остается перемычка (рис. 5.2).

Было показано, что морфофункциональная перестройка кишечника включает атрофически-деструктивные и восстановительные процессы. У некоторых особей на этом фоне происходит полный выброс (аутономия) кишечной трубки (Лейбсон, 1981; Leibson, 1992).

В популяциях трепанга из бухт Троицы и Витязь в июле—сентябре у большинства животных масса кишечника снижалась, что можно отнести за счет атрофических изменений его стенки. В то же время примерно у трети особей пищеварительная трубка или отсутствовала вовсе, или была представлена молодой регенерирующей кишкой. По-видимому, в период эстивации в популяции присутствуют одновременно как особи с атрофированной пищеварительной трубкой, так и животные, восстанавливающие кишечник удаленный аутономией. Пока не ясно, как сочетаются между собой упомянутые процессы и связано ли их преимущественное развитие с внешними условиями.

Показано (Liu et al., 1996), что не наблюдалось очевидной дегенерации у большинства особей (77,8%) с массой тела менее 25 г: они были способны питаться и не эстивировали. В течение эстивации движения наблюдались во всех возрастных группах, голотургии с более мелким размером тела двигались чаще. Масса тела в течение

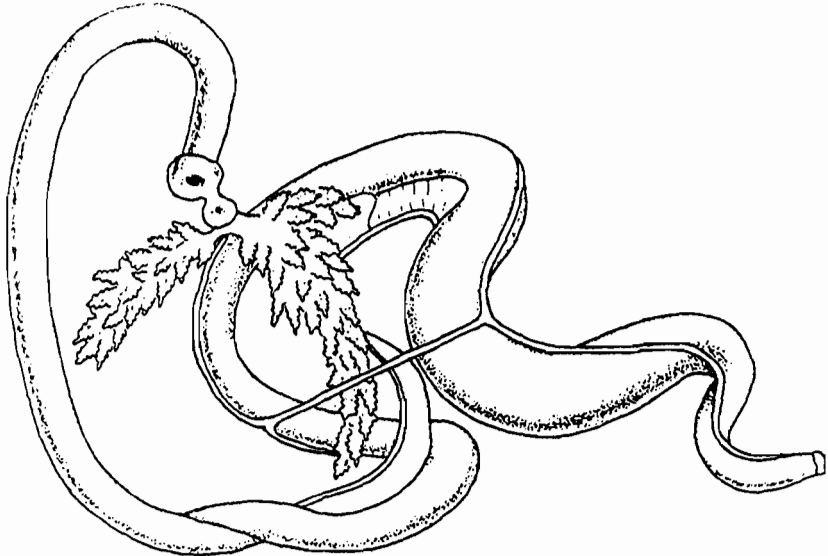


Рис. 5.2. Отброшенные кишечник и водные легкие дальневосточного трепанга

активности снижалась, потери массы для особей 1, 2, 2—3 и старше лет были 52,8, 39,7, 45,5 и 30,4%, соответственно.

Несмотря на довольно обширную информацию, касающуюся эвисцерации у разных видов голотурий, значение этого явления остается невыясненным. Широко распространенное мнение об использовании голотуриями внутренних органов для защиты от хищников лишено оснований (Левин, 1982а). Причиной сезонной эвисцерации у *P. (=S.) tremulus* может быть присутствие в стенке кишечника паразитов. Вполне оправдано мнение (Лейбсон, 1981; Вуте, 1985), что эвисцерация, в том числе сезонная, — своеобразный способ полного или частичного «обновления» органов пищеварительной, кровеносной и дыхательной систем голотурий. Заслуживает внимания и точка зрения Дж. Лоуренса (Lawrence, 1987), полагающего, что атрофия кишечника связана с сезонным снижением обилия пищи и выгодна животному, поскольку энергетические затраты на поддержание кишечника выше, чем на его регенерацию.



Крупная особь дальневосточного трешанга

## Глава 6. Враги, паразиты

### Враги

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

Имеются единичные сообщения о находках крупных особей взрослого трепанга в желудках рыб. Неоднократно наблюдалось поедание этих голотурий крупными морскими звездами *Asterias amurensis* и *Evasterias echinosoma*, однако неизвестно, нападают ли морские звезды на живых или только на мертвых и больных особей. Наиболее часто случаи поедания трепанга звездами наблюдаются осенью, в конце периода эстивации. Его могут употреблять в пищу чайки в прибойной полосе и некоторые другие животные. Таким образом, в естественных условиях врагов у взрослого трепанга не много.

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

Отмечу случаи нахождения трепангов, имеющих характерные повреждения — грубо зарубцевавшиеся сквозные отверстия стенки

тела, которые располагаются всегда на брюшной стороне. В некоторых наблюдаемых мною группировках трепанга такие повреждения имели свыше половины всех особей, что не позволяет считать их случайными. Природа этих повреждений остается не выясненной.

Ювенилы дальневосточного трепанга начинают оседать в период высокой температуры воды, когда хищники, такие как копеподы, достигают пика своей репродукции. В условиях искусственного культивирования харпактикоиды вредны для ювенилов, меньших 0,2—0,5 мм, поскольку они репродуцируют очень быстро в танке для выращивания и конкурируют за пищу с ними. Ранение поверхности тела ювенилов ротовыми частями харпактикоид делают молодь трепанга уязвимой для дальнейшего хищничества.

### Паразиты и симбионты

Информация об эндопаразитах этого вида ограничивается сообщениями (Ozaki, 1932; Westblad, 1953) о нахождении в его кишечнике двух видов паразитических турбеллярий — *Anoplodium medialis* и *Ozametra* (= *Xenometa*) *arbora*.

Описан случай обнаружения на теле трепанга небольшого (около 1,8 мм) морского паука *Ammothea bi-unguiculata* (Ohshima 1927). В условиях Приморья на покровах этой голотурии встречаются обычные комменсалы иглокожих и моллюсков полихеты *Arctonoe vittata*, а также свободноживущие полихеты *Harmothoe imbricata*.

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

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

Харпактикоида *Microsetella* sp. соперничает с молодью за пищу и прямо питается на молодых голотуриях. Соединение диптерекс при эффективной концентрации 0,5—2‰ пригодно для убивания харпактикоид в садках и не дает побочных эффектов (Yu, Li, 1986).



Нерест дальневосточного трепанга (фото А.Голубева)

## РАЗМНОЖЕНИЕ, РАЗВИТИЕ И РОСТ

## Глава 7.

## Размножение

Дальневосточный трепанг — раздельнополое животное; случаи гермафродитизма у этого вида документально не подтверждены. Внешний половой диморфизм не выражен, приводимые в старой литературе сведения о возможности отличать самцов по внешнему виду, по-видимому, неверны.

## Плодовитость

Соотношение полов в популяциях определялось неоднократно и оказалось близким 1:1. Количество яиц, продуцируемое этой голотурией, очень велико. С. Чои (Choe, 1963) сообщает, что в 1 г зрелой гонады может находиться 183—263 тыс. яиц; близкую величину (0,5—77 млн. яиц на гонаду) приводит Н. Д. Мокрецова (1978).

Возраст, в котором особи этого вида достигает половой зрелости, трудно указать точно. Это связано как с общими сложностями определения возраста голотурий, так и со значительным индивидуальным варьированием темпов роста и развития в зависимости от географического района, условий места обитания, сроков оседания личинок и др. В общем считается, что к 2—3 годам особь может приступать к нересту.

По данным К. Мицукури (Mitsukuri, 1903), в условиях средней части о-ва Хонсю трепанг начинает размножаться в трехлетнем возрасте (рис. 7.1). Темпы роста этой голотурии у побережья Приморья значительно ниже, чем у берегов Японии; это, видимо, скажется и на сроках наступления половой зрелости. Несмотря на противоречивость имеющихся по этому вопросу сведений, мы полагаем, что в условиях зал. Петра Великого встречаются как особи, начинающие нереститься в трехлетнем возрасте, так и животные, размножение которых начинается в четыре и, возможно, даже в пять лет.



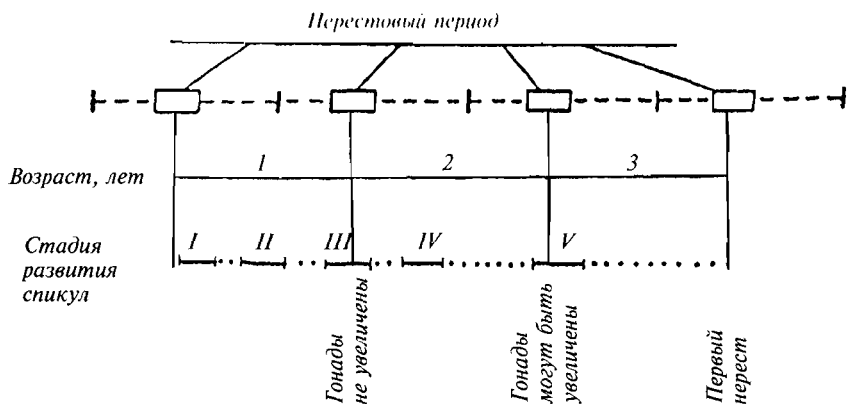


Рис. 7.1. Возрастные изменения спикул и состояние гонад у дальневосточного трепанга (по: Mitsukuri, 1903)

## Репродуктивный цикл

Трепанг имеет ветвистую непарную гонаду с половым протоком, проходящим по спинному мезентерию кпереди и открывающимся у основания щупалец. Система ветвящихся трубочек покрыта целомическим эпителием, под которым расположены поперечные и продольные мышечные волокна. Глубже лежит тонкая соединительнотканная прослойка и, наконец, базальная мембрана, к которой примыкают половые клетки. Летом можно легко установить пол особи по цвету гонады: гонада самцов от белого до бело-зеленого цвета, самок — от розоватого до ярко-оранжевого. Размер половой железы сильно варьирует в зависимости от репродуктивного состояния особи и достигает 21 см длину.

Тонкое строение гонад дальневосточного трепанга и их функционирование изучено довольно хорошо (Kishimoto, Kanatani, 1980; Дроздов и др., 1986).

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

Сезонные изменения состояния гонад трепанга из зал. Петр Великого (о в Путятина) детально исследованы Л. В. Низовской (1971а, б). Она выделяет следующие стадии состояния женских

гонад трепанга: посленерестовую, восстановления, медленного роста, быстрого роста и выделения половых продуктов во внешнюю среду.

В *посленерестовой* стадии (август) стенка гонады истончена, местами образует складки. В просветах половых трубочек сохраняется очень небольшое число клеток, средний объем которых составляет  $118 \cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup>. Ядро находится на стадии зародышевого пузырька и имеет значительные размеры. Посленерестовая стадия у трепанга в исследуемом районе очень непродолжительна. Уже в это время в стенке гонады встречаются резко утолщенные участки с пролиферацией герминативного эпителия, что говорит о возникновении новой волны половых клеток.

В стадии *восстановления* половая трубка из округлой становится неправильной формы с разнообразными выростами. Активная пролиферация зародышевого эпителия приводит к образованию оогониев и фолликулярных клеток. Размеры оогониев  $9 \cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup>, ядра —  $13 \cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup>. Вторичные оогонии постепенно превращаются в ооциты I порядка. Эти клетки вначале располагаются в несколько рядов, а в сентябре заполняют весь просвет половой трубки.

Стадия *медленного роста* ооцитов начинается в ноябре и захватывает зимние и первые весенние месяцы. На поперечных срезах стенка половой железы представляется одновременно растянутой и складчатой. В просвет гонады вырастает базальная мембрана, на выпячиваниях которой располагаются половые клетки. Наиболее мелкие клетки имеют объем  $50 \cdot 10^3$ , крупные —  $167 \cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup>. Ядро, по сравнению с клеткой, увеличивается незначительно.

С окончанием хромосомных преобразований половые клетки вновь увеличиваются в объеме и к январю достигают размеров  $177 \cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup>. В феврале—марте наблюдается резорбция наиболее крупных ооцитов. Уже в первые весенние месяцы в стенке гонады усиливаются процессы пролиферации и железа вновь заполняется клетками, величина которых возрастает от базальной мембраны к центру гонады.

В весенние месяцы стенка гонады значительно утолщается, в ней усиливаются процессы пролиферации и образуются многочисленные островки из оогоний. Образуются складки, которые растут навстречу друг другу и, срастаясь, формируют новые половые трубочки, что хорошо видно в марте. В апреле процесс пролиферации половых клеток стихает. Клетки размером  $280 \cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup> заполняют почти весь просвет железы. Увеличение размеров клетки, ядра и члнышка идет синхронно.

В стадии *быстрого роста* стенка железы максимально растянута. В ооцитах наблюдается крупное ( $164 \cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup>) ядро, находящееся

на стадии зародышевого пузырька. В процессе роста ядро сменяется к одному из полюсов ооцита. В конце периода крупные ооциты ( $870 \times 10^3$  мкм<sup>3</sup>) настолько плотно заполняют просвет гонады, что принимают полигональную форму. Каждая клетка отделена от соседней тонкой оболочкой, образованной фолликулярными элементами.

В июле ооциты достигают максимального размера ( $1266 \times 10^3$  мкм<sup>3</sup>) и выделяются из гонады в воду. В клетках наблюдается заметное уменьшение объема ядрышек и незначительное — ядра. В единичных случаях в клетках образуются веретена первого деления созревания.

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

Состояние гонад дальневосточного трепанга из зал. Восток в нерестовый период изучено наиболее полно (Касьянов и др., 1976; Размножение иглокожих..., 1980).

*Лето.* У самок в первой трети лета половые трубочки заполнены растущими ооцитами различного размера, самые мелкие образуют небольшие группы вдоль стенок половых трубочек. В больших в сечении трубочках имеются крупные ооциты. К середине лета в гонаде присутствуют только зрелые ооциты диаметром 120—180 мкм. Крупные ооциты окружены тонкой оболочкой из фолликулярных клеток. Стенка половой трубочки предельно истончена.

У самцов в первой трети лета видны вставания соединительной ткани в просвет половой трубочки. Наружная стенка трубочек тонкая, хорошо различим один ряд клеток со слабо красящимися ядрами, тонкий слой мышечных волокон и одиночные клетки соединительной ткани с базофильными включениями. Отмечается большое количество сперматогониев и особенно сперматоцитов. Реже встречаются сперматоциты II, сперматиды и спермии. В небольших тонких трубочках весь просвет заполнен гониями и сперматоцитами, в более крупных видны не заполненные клетками пространства. В середине лета вспомогательных клеток почти нет. Сперматогенный слой у большинства трубочек уже отсутствует. Спермии заполняют весь просвет трубочек и примыкают к их стенке.

*Осень.* В начале осени происходит формирование новых половых трубочек, отрастающих от основания гонады, имеющей после нереста размер в несколько миллиметров. К концу сентября гона

на еще малы и тонки. Половые клетки растянуты вдоль внутренней поверхности трубочек. В середине осени начинается процесс гаметогенеза. У самок на поперечных срезах трубочек заметна складчатость их стенок. Вдоль внутренней поверхности лежат оогонии, ооциты и вспомогательные клетки. Размер ооцитов достигает 50 мкм. К концу сентября в трубочках гонад самки идут процессы разрушения растущих ооцитов. Остатки резорбированных клеток полностью заполняют просветы трубочек.

У самцов стенка половой трубочки имеет более разветвленные врастания внутрь просвета. В конце октября в просветах трубочек идут деления созревания сперматоцитов и присутствует незначительное количество спермиев, которые вскоре резорбируются. К концу осени в гонадах накапливается очень много сперматогониев.

*Зима.* Состояние гонад у самок и самцов, описанное для конца осени, в целом характерно для всех зимних и осенних месяцев. Стадия накопления и дифференциации гамет у трепанга продолжительна. За этот период гонада сильно увеличивается в размерах. Гистологические картины гонад трепанга в конце осени сходны с таковыми в конце зимы.

*Весна.* Весной ускоряются процессы, которые происходили зимой. В гонадах самок диаметр большинства ооцитов достигает 80 мкм. Иногда наблюдается разрушение крупных ооцитов. У самцов усиливаются процессы пролиферации гониев и увеличивается складчатость внутренней поверхности половых трубочек. Эти процессы в гонадах самцов и самок продолжаются и в первые летние месяцы.

Авторы считают, что на основании гистологических наблюдений гонад трепанга можно разделить его половой цикл в зал. Восток на три стадии: с конца июля до середины августа — нерест, с середины августа по октябрь — стадия восстановления, с октября по июль — самая длинная стадия накопления и дифференциации гамет.

Детальное исследование сезонных изменений в гонадах дальневосточного трепанга из зал. Функа (южное побережье о-ва Хоккайдо) выполнил И. Танака (Tanaka, 1958b). Этот исследователь выделил на протяжении годового цикла пять стадий: покоя, восстановления, роста, зрелости и нерестовую. Соотношение особей с гонадами, находящимися в определенной стадии, значительно меняется на протяжении года. Меняются и размеры гонад, о которых можно судить по величине гонадного индекса (по Танака — выраженное в процентах отношение массы гонад к общей массе тела). В июне—июле гонады достигают максимальной величины (гонадный индекс 2,1—2,5%). В середине июля встречаются особи

как с крупными, так и с сократившимися после перерыва гонадами. Переступающие особи составляют 70—80% всех собранных в это время.

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

Половой цикл женских и мужских гонад несколько различается по соотношению стадий. Зрелые готовые к оплодотворению яйца встречаются в гонадах в течение короткого периода, тогда как зрелые сперматозоиды присутствуют с февраля до конца сезона нереста и даже позже. Неодинакова и годовая динамика изменения размеров гонад самцов и самок трепанга (рис. 7.2), исследованная С. Чо (Choe, 1963).

Сезонные изменения развития гонад хорошо изучены (Kinosita Sibuya, 1936a,b; Kinosita, 1938 и мн. др.) При сравнении годовых половых циклов дальневосточного трепанга, обитающего в заливе Петра Великого и у южного побережья о-ва Хоккайдо видно, что общая картина развития гонад у голотурий из двух районов сходна, тогда как продолжительность и сезонная приуроченность стадий значительно различаются. Особенно велика разница в продолжительности стадии покоя. По данным Низовской, она занимает менее месяца, тогда как Танака указывает срок до трех месяцев. Не существенные различия в протекании полового цикла у трепанга из разных районов указывает весьма значительное варьирование сроков и продолжительности нереста и динамики изменения гонадного индекса. Например, сезон нереста трепанга в преф. Саппоро (северо-западная часть о-ва Кюсю) лежит в пределах март—май (Ito, Kitamura, 1998).

В гонадах трепанга из разных популяций наблюдаются и морфологические различия. У особей «красной» коммерческой формы зрелые яйца покрыты студенистой оболочкой, у «зеленой» — нет. Различны и сроки нереста двух этих форм (Choe, Ohshima, 1961; Choe, 1963). Таким образом, половой цикл разных популяций дальневосточного трепанга имеет свои существенные особенности.

Существуют разные варианты описания зрелости гонад. Так у дальневосточного трепанга из западного Хоккайдо выделяют

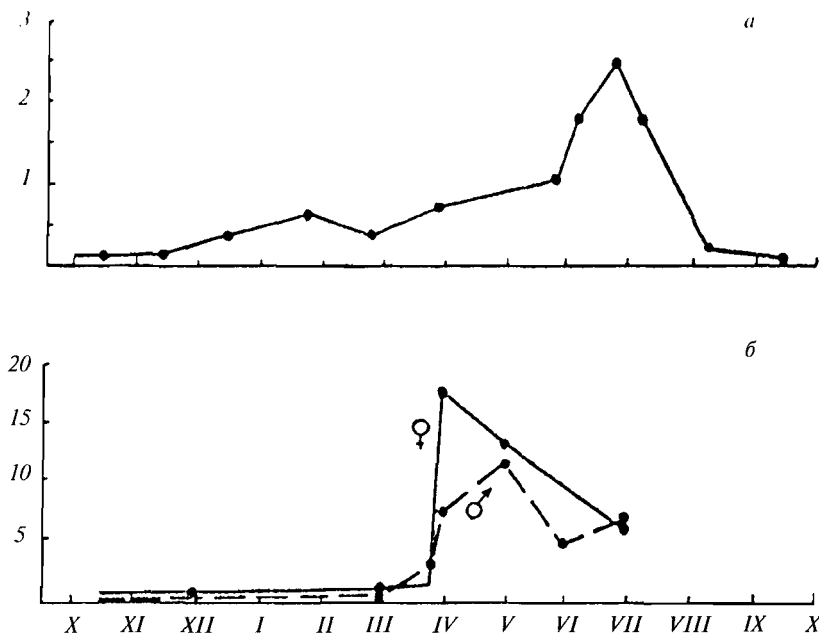


Рис. 7.2. Сезонные изменения гонадного индекса у дальневосточного трепанга (А — по: Tanaka, 1958b; Б — по: Choe, 1963)

5 стадий: незрелые, растущие, развивающиеся, зрелые и освобождающиеся. В качестве единицы измерения зрелости гонад предложен гонадный соматический индекс — отношение сырой массы гонад к массе стенок тела. Этот ручной метод дает надежные результаты при определении сезона икрометания (Takaya, Kawamata, 1996).

Пояснения к терминам (Касьянов и др., 1976; Размножение иглокожих..., 1980).

**Гаметогенез** — процесс развития половых клеток — гамет. Развитие мужских гамет называется **сперматогенезом**, женских — **оогенезом**. Гаметогенез включает периоды размножения, роста, созревания и формирования. В период **размножения** происходят митотические деления оогониев в женских гонадах и сперматогониев — в мужских. После завершения митозов они и переходят в период роста и называются соответственно ооцитами 1 порядка и сперматоцитами 1 порядка. В начале периода **роста** ооциты и сперматоциты находятся в генеративной фазе, для которой характерны незначительный рост ооцита и существенные хромосомные преобразования в

ядре ооцита и сперматоцита — профазы мейоза. В следующей, вегетативной, фазе периода роста, характерной для ооцитов, преобладают процессы роста, включая вителлогенез — процесс образования, накопления и формирования запасных питательных веществ — желтка. В период **созревания** происходит редукционное деление клетки, или деление созревания, или мейоз. В ходе мейоза обычный для всех клеток диплоидный набор хромосом уменьшается вдвое, становится гаплоидным. Мейоз состоит из двух последовательных делений — после первого деления из ооцитов и сперматоцитов I порядка образуются ооциты и сперматоциты II порядка, после второго мейотического деления ооциты и сперматоциты II порядка дают яйцеклетки и сперматиды. Процесс **формирования** спермия, или сперматозоида, из сперматиды называется спермиогенезом.

## Нерест

Сроки и продолжительность нереста дальневосточного трепанга в различных районах ареала варьируют весьма значительно (рис. 7.3).

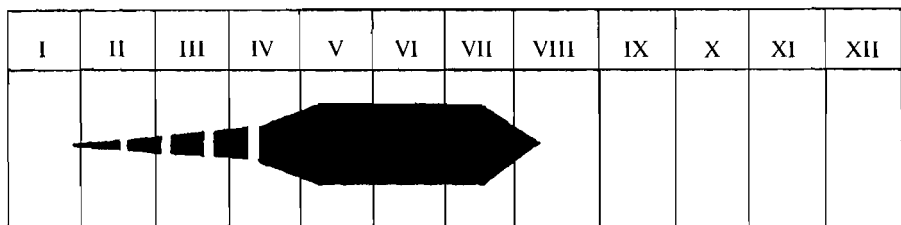


Рис. 7.3. Сроки массового нереста дальневосточного трепанга в разных участках ареала

В зал. Восток нерест трепанга происходит с конца июля до середины августа при температуре воды 18—22° С. С середины августа почти все особи имеют опустошенную от половых клеток и редуцированную гонаду. Трепанги из открытых районов моря, взятые с глубины 30 м, имели преднерестовое состояние гонад даже в конце августа (Размножение иглокожих..., 1980).

Процесс нереста у одной особи занимает 1—3 сут, у всей популяции — не более двух месяцев. В зал. Восток продолжительность нереста около одного месяца, что, очевидно, связано со сходными условиями обитания на одинаковых глубинах. После нереста у трепанга, как и у большинства голотурий, происходит

раствод половых трубочек благодаря активности фагоцитирующих клеток.

На о-ве Хоккайдо голотурии нерестятся, когда температура воды достигает 13—22° С или от марта до сентября. Нерестовый сезон варьирует в зависимости от ареала. Так, в теплых южных водах нерест происходит раньше, чем в прохладных северных водах. Нерест «красной» и «зеленой» формы варьирует: «красная» форма нерестится раньше и ее нерестовый сезон короче; «зеленая» нерестится позднее и имеет более длинный нерестовый сезон. Гонады созревают, когда голотурии весят 40—60 г или более. В течение нереста выпускается 0,5—3 млн. яиц.

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

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

Значительно различаются сроки и продолжительность нереста разных «коммерческих» форм трепанга у побережья Японии. Нерестовый период «зеленой» формы в Эхима—Экивадзу (о-в Хонсю, преф. Айти) продолжается с третьей декады апреля по первую декаду августа, в Момотори (преф. Миэ) — с первой декады апреля по первую декаду июля. «Красная» форма нерестится в Момотори со второй декады марта по третью декаду апреля, в Камидзима



(преф. Миэ) — с первой декады марта по третью декаду апреля. Таким образом, у особей трепанга «красной» формы нерестовый период начинается раньше и в целом короче, чем у «зеленой» формы.

Период массового нереста дальневосточного трепанга значительно короче, чем общая продолжительность нерестового периода. Особенно варьируют сроки начала нереста, что впервые было отмечено еще К. Мицукури (Mitsukuri, 1903). По его наблюдениям, в зал. Канагава при периоде массового нереста трепанга с мая по июль некоторые особи начинали нереститься в феврале и даже январе (рис. 7.4).

*Нерестовое поведение.* Людей, занимающихся промыслом дальневосточного трепанга, естественно, всегда интересовало, как размножается эта голотурия. Большинство сведений о нерестовом поведении трепанга принадлежит водолазам. Одно из первых таких описаний приводит С. Масленников (1894, с. 2): «Во время размно-

Район	Месяц							Источник
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
О-в Хоккайдо								
о-в Окусири						■	■	Kinosita, Sibuya, 1936
Масике					■	■	■	
о-в Ягисири					■	■	■	
Вакканай						■	■	
Муроран				■	■	■	■	
Сикабе					■	■	■	
зал. Функа					■	■	■	Tanaka, 1958
О-в Хонсю								
преф. Мияги					■			Choe, Ohshima, 1961
зал. Онагава						■	■	
Эхима-Экивадзу				■	■	■	■	
Момотори		■	■	■	■	■	■	
Камидзима	■	■	■	■	■	■	■	
зал. Канагава		■	■	■	■	■	■	Mitsukuri, 1903
зал. Нанао			■	■	■	■	■	Tokuhisa, 1915
Желтое море,					■			Чжан Фын-ин, У Бао- линь, 1958
зал. Байдайхэ					■			
Зал. Петра Великого								
зал. Восток						■	■	Касьянов и др., 1976
о-в Путятин						■	■	
цстр. районы					■	■	■	Савилов, 1939
						■	■	Бирюлина, 1972
б. Новгородская,					■	■	■	Мокрцова, 1978
«теплый» год					■	■	■	
«холодный год»						■	■	
б. Миноносук					■	■	■	

Рис. 7.4. Интенсивность нереста дальневосточного трепанга в разные месяцы (по: Mitsukuri, 1903)

жения... все животные, достигшие половой зрелости, выходят наружу на небольшой глубине и выбрасывают половые продукты, подобно тому, как рыбы мечут икру. Продолжительность метания ограничивается несколькими днями, после чего животные уходят на короткое время под защиту камней, ракушника, прочих предметов, лежащих на дне моря, и остаются там как бы для отдыха и восполнения своих сил».

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

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

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

А. Ф. Дмитриев был, несомненно, одним из первых людей, наблюдавших в деталях процесс нереста голотурий; выполненный по его описанию рисунок (рис. 7.5) неоднократно публиковался. Дальнейшие наблюдения (например, Uthicke, 1994) показали, что S-образная поза характерна для нерестящихся голотурий разных видов. Единственное сомнение, возникающее при чтении описания Дмитриева, — судьба выметанных яиц: выполненные в аквариуме эксперименты показывают, что яйца трепанга тяжелее воды и опускаются на дно, а не всплывают.

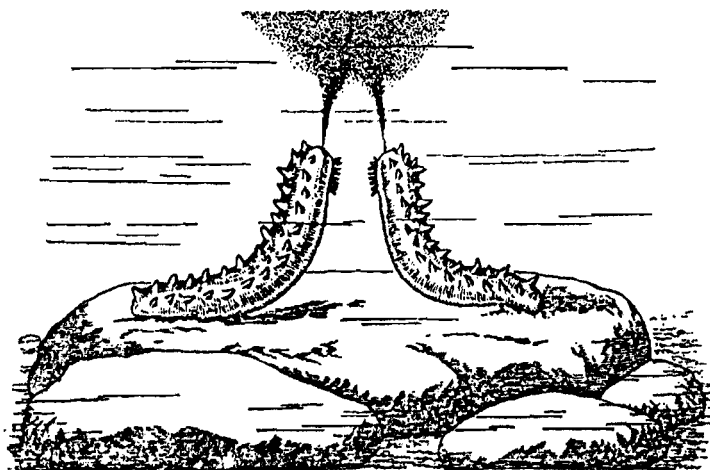


Рис. 7.5. Нерест дальневосточного трепанга по рисунку А. Ф. Дмитриева (1955)

Интересные детали нерестового поведения дальневосточного трепанга выявил А. И. Голубев, который не только наблюдал нерест этой голотурии, но и получил прекрасные фотографии этого процесса (фото на стр. 78). Животные располагались на вершине скального выступа. Они находились в характерной S-образной позе и совершали энергичные движения свободной частью тела — соприкасались, раскачивались из стороны в сторону, перекрещивались. У одного из партнеров (по-видимому, самца) из полового отверстия вытекала струйка белого цвета, которая сохраняла форму на протяжении около 30 см, а затем разрывалась на фрагменты. Процесс прерывался паузами в 3—5 мин.

В конце августа 1991 г. мною непосредственно наблюдался нерест дальневосточного трепанга в лагуне Буссе (о-в Сахалин). Нерестовое поведение трепанга было типичным для щитовидно-щупальцевых голотурий других видов в разных районах Мирового океана.

Таким образом, при пересете дальневосточного трепанга происходит образование пар и тесное сближение переступающих партнеров. Это явление, резко повышающее вероятность встречи яйцеклеток со сперматозоидами, было названо псевдокопуляцией (Беклемишев, 1964). Механизм «узнавания» партнерами друг друга неизвестен. Можно предположить, что роль химических маркеров пола играют содержащиеся в голотуриях тритерпеновые гликозиды; сигнальные функции сходных по строению соединений установлены у морских звезд. Показано (Matsuno et al., 1973), что в зрелых яичниках дальневосточного трепанга содержание гликозидов в 200 раз выше, чем в семенниках, что делает принципиально возможным «опознание» самки при выделении половых продуктов.



**Молодой** полнофункциональный трепанг среди двухстворчатых  
МОЛЛЮСКОВ

# Глава 8.

## Развитие и рост

### Эмбриональное и постэмбриональное развитие

Развитие дальневосточного трепанга исследовано довольно полно. Известно множество работ, посвященных метаморфозу и поведению личинок (напр., Sui et al., 1985; Liao, 1987; Дроздов и др., 1990; Малахов, Черкасова, 1991, 1992 и мн. др.).

После выхода из яйцевой оболочки зародыш превращается в нелагическую личинку. Ее строение в течение периода плавания значительно изменяется, она проходит через несколько личиночных форм, или стадий. У дальневосточного трепанга развитие идет с полным метаморфозом и включает стадии: диплеврула, аурикулярия, долиолярия и пентактула (рис. 8.1).

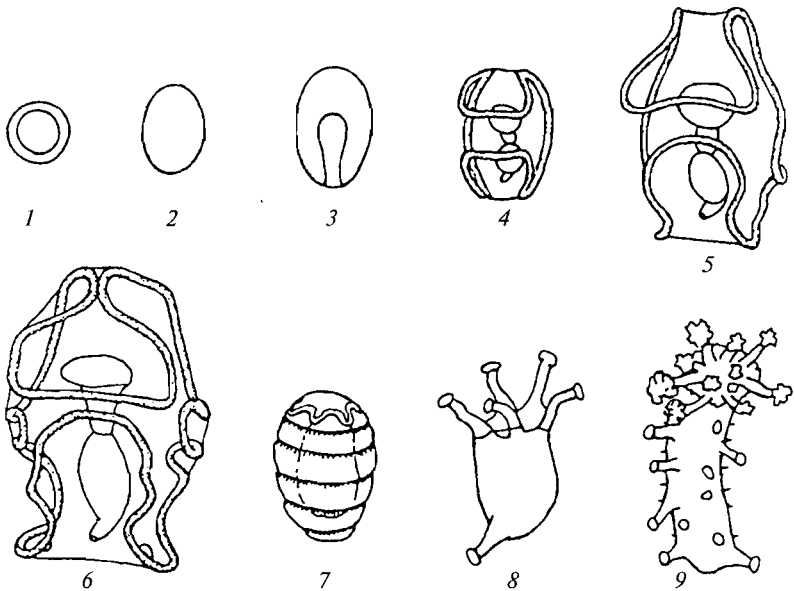


Рис. 8.1. Стадии развития дальневосточного трепанга  
1 — оплодотворенное яйцо; 2 — бластула; 3 — гастрюла; 4 — диплеврула; 5 и 6 — аурикулярия; 7 — долиолярия; 8 — пентактула; 9 — молодая особь

Время наступления отдельных стадий развития по данным разных авторов несколько различается (табл. 8.1). При переходе от одной личиночной стадии к другой наряду с чрезвычайно существенными морфологическими перестройками личинка какое-то, иногда довольно значительное, время сохраняет отдельные признаки предшествующей стадии.

Таблица 8.1. Время наступления стадий развития дальневосточного трепанга

Стадия развития		Время после оплодотворения		
		Чжан Фын-ин, У Бао-линь, 1958	Arakawa, 1990	Sea cucumber..., 1991
Выход 1-го полярного тельца		—	25 мин	20—30 мин (150—180 мкм)
Выход 2-го полярного тельца		—	50 мин	30—35 мин
1-е деление (2 бластомера)		1 ч 10 мин — 1 ч 20 мин	1 ч 40 мин	43—48 мин
2-е деление (4 бластомера)		1 ч 30 мин — 1 ч 40 мин	2 ч 20 мин	48—53 мин
3-е деление (8 бластомеров)		1 ч 50 мин — 2 ч 15 мин	3 ч	1 ч 30 мин — 2 ч 30 мин
4-е деление (16 бластомеров)		2 ч 30 мин — 2 ч 50 мин	—	—
Бластула		10—12 ч	14 ч (200—210 мкм)	3 ч 40 мин — 5 ч 40 мин
Выход зародыша из оболочки		15—16 ч	—	12 ч 00 мин — 14 ч 20 мин
Гастрюла	ранняя	24—26 ч	22 ч (220 мкм)	14 ч 20 мин — 17 ч 40 мин
	поздняя	—	—	17 ч 40 мин — 25 ч 20 мин
	поздняя	7—10 сут.	8 сут. (700 мкм)	8—9 сут.
Диплеврола		46—48 ч	—	—
Аурикулярия	ранняя	—	45 ч (420 мкм)	—
		—	4 сут. (500 мкм)	25 ч 20 мин — 31 ч 30 мин
	средняя	5—7 сут.	6 сут. (620 мкм)	5—6 сут.
		—	10 сут. (750 мкм)	—
Долиолярия		10—13 сут.	12 сут. (460 мкм)	10 сут.
Пентактула		13—17 сут.	13 сут. (320 мкм)	11—12 сут.
Малек		17—23 сут.	22 сут. (<0,4 мм)	—

Эмбриональное и личиночное развитие дальневосточного трепанга детально описаны А. И. Дроздовым с соавт. (1990), В. В. Ма- таховым и И. В. Черкасовой (1991, 1992).

Выметываемые ооциты имеют сферическую форму, диаметр 140—150 мкм, находятся на стадии метафазы первого мейотического деления. Ооциты окружены полупрозрачной студенистой оболочкой толщиной 25—30 мкм, хорошо заметной на ранних этапах дробле- ния, но полностью растворяющейся к стадии бластулы, и фоллику- лярной оболочкой. Студенистая оболочка очень рыхлая, невидима в воде и выявляется после помещения ооцитов в суспензию туши. Желточная оболочка отсутствует (Е. С. Корниенко, перс. сообще- ние). Ооциты выметываются на стадии метафазы первого деления созревания, и яйцеклетками они становятся уже в морской воде.

После осеменения в течение 20—30 мин происходит формиро- вание оболочки оплодотворения. Формируется перивителлиновое пространство шириной около 15 мкм, в это же время отделяются два полярных тельца.

Первое деление дробления наступает через 40 мин — 1,5 ч после оплодотворения. Первые две борозды дробления закладываются в меридиональной плоскости, третье деление дробления эква- торияльное. До стадии 32-х бластомеров расположение клеток под- чиняется закономерностям радиального типа дробления, далее стро- ний порядок расположения борозд частично утрачивается.

На стадии 500—1000 клеток отверстия замыкаются, и зародыши приобретают вид правильной *бластулы*. Реснички появляются через 14—16 ч после оплодотворения. Первоначально ресничная бластула находится еще внутри желточной оболочки.

*Гастрюляция* начинается через 18—20 ч после оплодотворения, клетки утолщенной стенки бластулы на вегетативном полюсе впя- чиваются внутрь, из стенки формирующегося архентерона выселя- ются отдельные мезенхимные клетки. Углубляющийся архентерон достигает примерно 1/3 диаметра зародыша. Через 24—26 ч после оплодотворения на дорсальной стороне архентерона образуется вы- пячивание; одновременно на его вершине происходит пролифера- ция мезенхимных клеток, продолжающаяся и после прорыва вто- ричного рта. На выпячивающемся из архентерона целомическом вы- пячении образуются псевдоподии, которые дотягиваются до эктодер- мы дорсальной стороны; в этом месте образуется гидропор.

Зачатки ресничных шнуров появляются у личинки сразу после прорыва вторичного рта. Полностью ресничный шнур оформляется после прорыва гидропора. Личинка с развитым ресничным шнуром, обладающая явно выраженной двусторонней симметрией, получила название *диплевулы* (латинское *dipleugula* — буквально «маленькая двусторонняя» или «двубокая») (рис. 8.2, А).



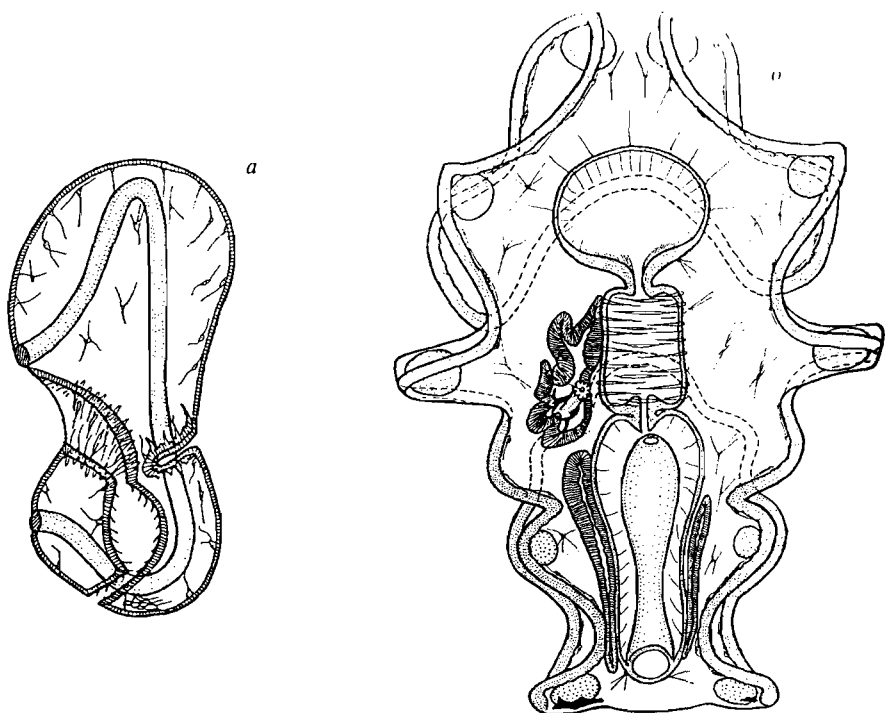


Рис. 8.2. Диплеврула — А и аурикулярия через 10—14 сут. после оплодотворения — Б (по: Малахов, Черкасова, 1991)

Пищеварительный тракт диплеврулы подразделяется на пищевод, окруженный слоем мышечных клеток, желудок и заднюю кишку. На стадии ранней диплеврулы личинка начинает питаться. По мере дальнейшего развития образуется характерная ротовая впадина, окаймленная ресничным шнуром. Конфигурация ресничного шнура усложняется: от переднего края околоротовой впадины он поднимается вверх, его правые и левые части сближаются на анимальном полюсе личинки, образуются две пары петель — задняя и передняя. Этот момент соответствует превращению личинки трепанга в новую личиночную форму — аурикулярию (от латинского *auricula* — ухо).

Анальное отверстие аурикулярии сдвигается далеко вперед. Внутри желудка и задней кишки хорошо видно биение ресничек. Через 48 ч после оплодотворения личинки достигают 500—600 мкм. У ранней аурикулярии с левой стороны личинки, вдоль желудка и примыкая к нему, тянется тонкая полоска целома, от которого отходит поровой канал, открывающийся гидропором. Поздняя аурикулярия формируется на 10—14-е сутки развития (рис. 8.2, Б). Она имеет размеры 700—730 мкм и характеризуется сложной конфигурацией ресничного шнура, образующего пять пар симметричных выростов

По ходу ресничного шнура располагаются пять пар эластических шаров — плотных овальных клеточных образований. Вокруг гидратора и его каменистого канала формируются известковые иглы. На заднем конце средней и поздней аурикулярии хорошо заметны два известковых тельца неправильной формы.

*Долиолярия* (*dolium* — бочонок) формируется на 14—15-е сутки после оплодотворения. Аурикулярия резко уменьшается в размерах до 340—360 мкм, покровы ее сглаживаются, ресничные шнуры дегенерируют. Остатки ресничных шнуров сохраняются в виде пяти пар коротких дуг на боковых сторонах личинки (рис. 8.3, А). Под ресничными дугами залегают эластичные шары, закладывающиеся

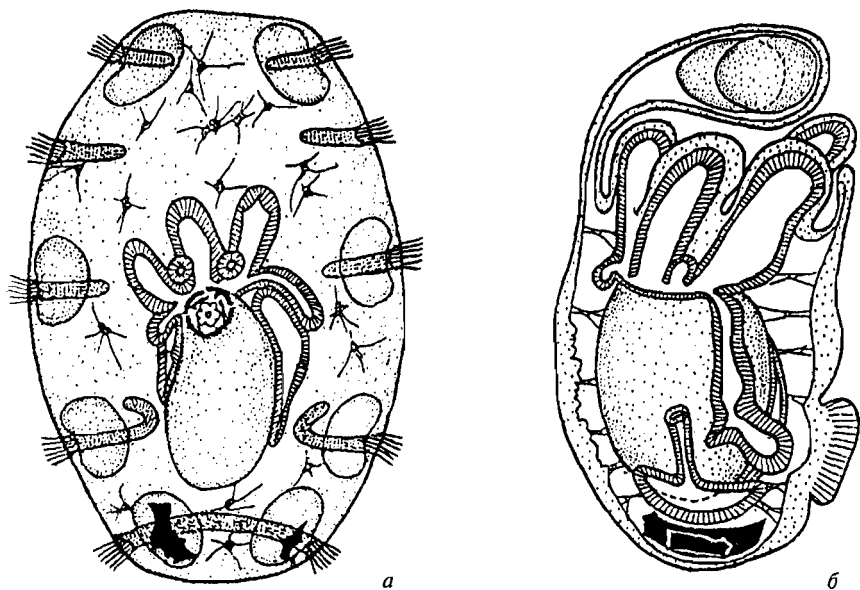


Рис. 8.3. Долиолярия — А и пентакула через 16 сут. после оплодотворения — Б (по: Малахов, Черкасова, 1992)

еще на стадии аурикулярии.

На брюшной стороне личинки располагается отверстие вестибулюма (*vestibulum*), представляющего собой окаймленное толстым валиком эктодермы углубление. На его дне формируются пять эктодермальных выпячиваний — будущие щупальца пентакуты, в которые врастают целомические каналы. Рот открывается на дне вестибулюма, анус заметно сдвинут вправо. На заднем конце личинки сохраняются два крупных известковых тельца.

На 16-е сутки личинка полностью утрачивает ресничные шнуры и большинство эластичных шаров и опускается на дно. На брюшной стороне такой личинки — *пентакуты* — в виде утолщения эктодер-

мы появляется зачаток первой амбулакальной ножки (рис. 8.3, *Б*). Щупальца окружены кольцевой кожной складкой — остатком вестибулюма. Анус закрывается, задняя кишка редуцируется, образуется толстостенный шарообразный желудок.

У ранней пентактулы сквозь покровы хорошо видны 5 первичных щупалец, которые начинают вытягиваться и втягиваться в вестибулярную полость. Форма личинки становится более вытянутой, боковая впадина исчезает. Ресничные шнуры сохраняются. Книзу от окологлоточного кальцитного кольца тянется амбулакральная ножка. У средней пентактулы амбулакральная ножка высунута наружу, и с ее помощью личинка прикрепляется к субстрату. Ресничные шнуры и кальцитные гранулы сохраняются. У поздней пентактулы сохраняются ресничные шнуры, но она может передвигаться и с помощью первичных щупалец, и амбулакальной ножки. Первичные щупальца полностью теряют способность втягиваться в вестибулярную полость. Тело личинки может довольно сильно вытягиваться и сжиматься.

К 18-м суткам остатки вестибулюма полностью редуцируются, околоротовые щупальца удлиняются, дорсальное щупальце заметно

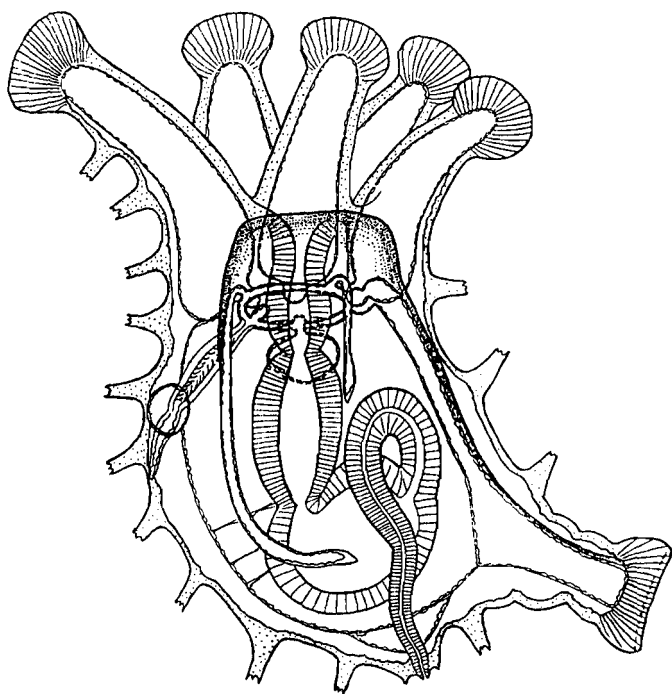


Рис. 8.4. Строение молодой особи через 18 сут. после оплодотворения, после удаления скелетных пластинок (по: Малахов, Черкасова, 1992)

тннее четырех других (рис. 8.4). Единственная вентральная амбулакральная ножка удлинится, на конце ее развивается присоска. Чичинка активно передвигается по дну, поочередно прикрепляясь амбулакральной ножкой и щупальцами.

Гидроцель принимает форму подковы, охватывающей пищевод; после соединения концов подковы образуется околоротовое амбулакральное кольцо. Из выпячиваний наружной стенки кольца развиваются мезодермальные части щупалец, радиальные каналы амбулакральной системы и полиев пузырь. По мнению О. М. Ивановой-Казас (1978), широко распространенное представление о том, что щупальца голотурий представляют собой видоизмененные амбулакральные ножки, не согласуется с данными эмбриологии: мезодермальные части пяти первичных щупалец занимают на амбулакральном кольце интеррадиальное положение и закладываются независимо от радиальных каналов; лишь позднее эти структуры сближаются с радиальными каналами и вступают с ними в непосредственное сообщение.

### Физиология и условия обитания личинок

В нескольких работах (Щеглов и др., 1990, и др.) рассматривается эффект действия различных химических веществ на эмбрионы и личинок дальневосточного трепанга.

Нервная система личинок дальневосточного трепанга содержит катехоламинергические нейроны, локализованные в эпителии ресничного шнура. Гиалиновые сферы аурикулярий состоят из внеклеточного материала, в котором присутствуют одиночные клетки. Они прикрепляются к эпителию и входят в бластоцель. Вероятно, что эти сферы служат для хранения структурных элементов, используемых после метаморфоза (Даутов и др., 1991; Dautov, Kashenko, 1995; Dautov, 1997).

Нижний уровень температуры и солености, необходимый для оседания и метаморфоза, ниже для долиолярий по сравнению с аурикуляриями. Было установлено, что способность долиолярий к метаморфозу может быть обнаружена по размерной шкале: когда длина личинки с максимальной величины 900 мкм снижается до 500 мкм (Ito et al., 1994a).

Эффект акклимации дальневосточного трепанга к опреснению в преднерестовом состоянии проявляется на протяжении всего раннего онтогенетического развития (Кашенко, 1992). Оплодотворение, развитие зародыша и личиночных стадий, оседание у таких трепангов могут происходить при более низких значениях солености морской воды, чем у животных, не прошедших акклимацию.

При значительных понижениях солености морской воды наиболее устойчивой стадией развития оказалась бластула, а самой уязвимой — стадия от оплодотворения до выхода бластулы из яйцевых оболочек. Толерантный соленостный диапазон долиолярии, пентактулы и молоди трепанга — 32—24‰. При солености ниже 28‰ развитие угнетается.

Экстремально высокие и низкие температуры отрицательно влияют на стадии развития, которые проходят у дна в стабильных условиях (развитие зародыша, долиолярия, пентактула, ювенильные особи), усиливая угнетающее действие пониженной солености. Личиночные стадии, развитие которых проходит в толще воды, более устойчивы к резким изменениям факторов среды; при этом повышение температуры и солености увеличивает темпы роста и развитие личинок (Кашенко, 1997, 1998).

Распределение личинок дальневосточного трепанга до момента оседания не связано с характером дна и целиком определяется гидрологическими условиями толщи воды. Как показала обработка планктонных проб, собранных в б. Новгородской зал. Петра Великого (Мокрецова и др., 1975), распределение личинок неравномерно как по срокам, так и по отдельным районам бухты. Личинки начали встречаться в планктоне приблизительно с 10 июля, и до третьей декады августа их количество составляло 1—24 экз./м<sup>3</sup>. Пик численности личинок в бухте (свыше 700 экз./м<sup>3</sup>) был зарегистрирован в конце августа, после чего их количество начало быстро снижаться. В июле в бухте были встречены личинки только ранних стадий, а в августе — всех пелагических стадий. Личинки, особенно на ранних стадиях развития, держатся в поверхностном слое воды (0—0,5 м).

Наибольшее влияние на динамику распределения, скорость развития и выживаемость личинок оказывают температура и соленость воды. В период наибольших атмосферных осадков, сопровождающихся быстрым и значительным опреснением поверхностных вод (в отдельные дни до 18‰), личинки трепанга в планктоне не обнаруживались. Снижение количества личинок (а в некоторые дни они отсутствовали) наблюдалось и при значительном повышении температуры поверхностного слоя воды.

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

Личинки питаются преимущественно фитопланктоном. В экспериментальных условиях аурикулярии трепанга захватывают почти

новые оформленные органические частицы соответствующих размеров. При изучении особенностей питания личинок использовали наблюдения за клетками водорослей нескольких видов и различными искусственными частицами, такими как крупинки кармина и мела.

Основную роль в захвате пищевых частиц играют жгутики ресничных шнуров. Их биение создает ток воды, ориентированный от орального поля под прямым углом к направлению шнура. При отсутствии пищевых частиц движение ресничек осуществляется в одном направлении, при возвращении в исходное положение ресничка сгибается. При питании происходит местная реверсия направления биения ресничек — при контакте с пищевой частицей ресничка на короткое время останавливается и обратным движением отбрасывает частицу к оральному полю.

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

Максимальный размер используемых частиц примерно соответствует диаметру глотки. Играет роль и форма частиц. Клетки водорослей, имеющие сильно удлиненную палочковидную форму, могут задерживаться перед ротовым отверстием и затем отбрасываются. У аурикулярий хорошо выражена способность к селекции, выражающаяся в преимущественном захвате съедобных частиц определенного типа и размера.

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

Усвоение различных видов корма личинками на стадии аурикулярии исследовано с применением радиоуглеродного метода (Мокрецо-

ва, Вышкварцев, 1977). В качестве корма использовали растворенное органическое вещество (РОВ) в виде общемеченного гидролизата белка, выращиваемые на гидролизате бактерии и водоросли *Monochrysis lutheri*, *Dunaliella salina* и *Phaeodactylum tricornutum*. Концентрация водорослей составляла от 50 до 200—400 тыс. кл./мл. Интенсивность питания аурикулярий колебалась от 2,4 до  $4,4 \times 10^{-6}$  мг С $\times$ 100 экз./сут. Было показано, что величина усвоения корма возрастает с увеличением его концентрации, а также с увеличением размеров частиц корма в ряду РОВ — бактерии — монохризис — дуналиелла — феодактилум.

### Идентификация пелагических личинок

В период развития личинки дальневосточного трепанга проходят несколько стадий, отличающихся внешними морфологическими признаками, которые имеют значение при их идентификации. Ниже приводятся идентификационные признаки, позволяющие отличить личинку трепанга от личинок других голотурий (Касьянов и др., 1983).

Видовые признаки на стадии *диплеврулы* выражены крайне слабо и для идентификации применяться не могут. Определение личинок практически возможно только со стадии *аурикулярия*, когда появляются шесть пар боковых выростов. Порядок их расположения следующий: антеродорсальные, медиодорсальные, преоральные, посторальные, постеродорсальные, постеролатеральные. Аурикулярия имеет единый ресничный шнур. Личинки имеют различные спикулы в виде глыбок кальцита.

*Долиолярия* имеет форму бочонка и 4—5 ресничных шнуров, расположенных поперек и не связанных друг с другом. У личинок нет никаких скелетных элементов и эластичных шаров. Количество ресничных шнуров от 2 до 5. *Пентактула* имеет хорошо развитые первичные щупальца, которые могут быть на конце раздвоены или нести множество папилл. На этой стадии появляются иглы — зачатки дефинитивных пластинок и спикул. Ресничные шнуры некоторое время также сохраняются.

Идентификационными признаками для личинок голотурий являются следующие.

1. На стадии *аурикулярии*: а) наличие или отсутствие боковых выростов; б) форма нижнего края личинки; в) наличие, количество и форма глыбок кальцита; г) наличие, количество и расположение эластичных шаров у поздней аурикулярии; д) окраска личинки.

2. На стадии *долиолярии*: а) наличие, количество и форма ресничных шнуров; б) наличие, количество и форма глыбок кальцита; в) окраска личинки.

3) На стадии *пентактулы*: а) наличие, количество и форма глыбок кальцита; б) наличие или отсутствие первых амбулакральных ножек; в) количество амбулакральных ножек; г) форма первичных щупалец.

*Определительная таблица яиц до семейства*

1 (2) Яйца крупные, овальные, плавают у поверхности, красноватые

Cucumariidae

2 (1) Яйца мелкие, сферической формы, покоятся на дне, сероватые

Stichopodidae

*Определительная таблица личинок на стадии долиолярии до семейства*

1 (2) Личинка крупная, плавает у поверхности, имеет апикальный ресничный султанчик и три ресничных шнура. Преоральная лопасть также покрыта ресничками

Cucumariidae

2 (1) У личинки 5 поперечных ресничных шнуров и 5 пар эластичных шаров. В базальной части располагаются глыбки кальцита

Stichopodidae

*Определительная таблица личинок на стадии пентактулы до семейства*

1 (2) Первичные щупальца раздвоены на конце и снабжены мелкими папиллами

Cucumariidae

2 (1) Первичные щупальца простые с крупными присосками

Stichopodidae

### **Морфология и биология молоди**

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

Тело мальков трепанга имеет чрезвычайно характерный «щетиный» или «ворсинчатый» вид, создаваемый различимыми невооруженным глазом конусообразными выростами известковых башенок, выступающими сквозь покровы наружу. Одним из первых отметил эту особенность молоди трепанга С. Масленников (1894), однако



он сделал совершенно неправильный вывод о том, что эти ворсинки ведут начало от ресничек личинки. Первое полное описание молодых особей трепанга выполнил К. Мицукури (Mitsukuri, 1903).

Дальнейший рост молоди сопровождается некоторыми морфологическими изменениями, касающимися прежде всего расположения амбулакральных придатков тела и строения спикул кожи тела. Ю. Э. Брегман (1971б) показал, что с возрастом у трепанга происходит увеличение относительного содержания перивисцеральной жидкости — с 30 до 42%.

Кишечник молодого трепанга подразделен на глотку, пищевод, желудок, среднюю и заднюю кишку. Глотка и пищевод разграничены узким перехватом, окруженным амбулакральным кольцом. В просвете кишечника часто встречается пища — бентосные диатомовые водоросли и детрит.

Молодые и взрослые особи дальневосточного трепанга встречаются, как правило, в разных биотопах. У берегов Приморья и Южного Сахалина наиболее обычное место обитания молодых голотурий — пласты анфельции. Слоевища анфельции имеют огромную относительную поверхность — около 15 м<sup>2</sup>/кг сырой массы (Лавин, Чернышев, 1977). Накапливающаяся на них в значительных количествах осажденная взвесь служит малькам трепанга пищей, а густые переплетения разветвленных слоевищ этой водоросли дают им надежное убежище.

Распределение молоди трепанга на полях анфельции связано с гидрологическими условиями, отражающимися, в частности, на степени обрастания водорослей эпифитами. В б. Троицы трепанг занимает очень небольшие участки скопления анфельции, тогда как в прол. Старка встречается на значительной площади поля при плотности поселения до 2—5 экз./м<sup>2</sup>. На полях анфельции, располагающихся глубже 16 м, молодь трепанга не обнаружена.

Молодь рассматриваемого вида встречена в небольших количествах на каменистых россыпях в мелководных участках закрытых бухт, в основаниях кустов зостеры, на водорослях. Скопления молоди были обнаружены на нескольких участках литорали о-ва Попова (Левин, 1979). Голотурии чаще встречались на галечно-валунной и валунно-глыбовой литорали; несколько особей было найдено на скалистых пробойных мысах (возможно, численность молоди на монолитных скалах довольно высока, но найти ее в подобных местах чрезвычайно сложно).

Для большинства участков литорали о-ва Попова, на которых была найдена молодь трепанга, характерна очень высокая численность полихеты *Dexiospira* sp. (до 100 000 экз./м<sup>2</sup>); на многих камнях трубки дексиоспир располагались в два и даже три слоя. Голотурии встречались на естественных камнях, на различных обломках и

осколках стекла. По-видимому, определяющим фактором для выживания мальков трепанга на литорали является не тип субстрата, а степень его защищенности.

У побережья Японии молодь дальневосточного трепанга обитает в ризоидах водорослей, на стеблях морских трав и стволах горгонарий, обитающих на рифах на небольших глубинах (Mitsukuri, 1903; Чоэ, Ohshima, 1961; Чоэ, 1963; Maesako et al., 1991).

Наибольшая выживаемость (12—13%) отмечена при кормлении личинок бактериями *Pseudomonas fluorescens* и *P. putida*. Был создан и тестирован по пищевым качествам корм, в качестве органической составляющей которого представлены массовые виды бактерий, выделенные из природного детрита и кишечника трепанга (Мокрецова и др., 1989). Осаждение личинок в экспериментальных условиях индуцируется диатомовыми водорослями, собранными на естественных участках дна. Значительно меньший эффект обнаружен при использовании бурых водорослей-макрофитов (Ito et al., 1994b). Пищевые ферменты пептидаза и липаза обнаруживаются уже у молоди трепанга массой 0,004 г (Shimizu et al., 1994).

На всех стадиях онтогенеза трепанг не обладает осмотической лабильностью. Нормальное развитие происходит при солености не ниже 25‰ (Гаврилова, Мокрецова, 1983). Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела молоди трепанга (в диапазоне 0,06—35,0 г) описывается уравнением  $Q = 0,036 W^{0,743}$ . Температурный диапазон 12—20° С является благоприятной зоной роста для молоди трепанга (Гаврилова, 1986).

Специальные проблемы возникают при фиксации длины молодых особей дальневосточного трепанга. Для измерения длины молоди используются анестезирующие вещества. Хорошие результаты получены при применении раствора ментола в воде в концентрации 0,4 г/л (Hatanaka, Tanimura, 1994).

## Темпы роста

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

Темпы роста дальневосточного трепанга в зал. Посыета детально исследовал Ю. Э. Брегман (1971а,б; 1973). Был использован метод

анализа размерной структуры популяции. Он основан на реальном допущении, что линейные размеры или масса тела одновозрастных особей имеют тенденцию к нормальному распределению. Изучив встречаемость размерных классов в массовой пробе, взятой в известный (относительно начала роста осевших личинок) момент времени, можно выделить средние размеры тела особей различных возрастных групп. Непременное условие применения этого метода — наличие у вида однократного и не слишком растянутого периода нереста и очень большой объем исследуемого материала.

Для анализа были использованы данные восьми массовых проб, собранных в бухтах Новгородской, Миноносок и Троицы зал. Посыета. В качестве примера здесь приведена размерно-возрастная структура популяций трепанга из б. Троицы (рис. 8.5).

Суммарные кривые частот теоретических распределений хорошо соответствуют гистограмме распределения частот размерных классов. Отбор проб производился в сентябре—октябре, что по времени в целом соответствует массовому росту молоди данного года.

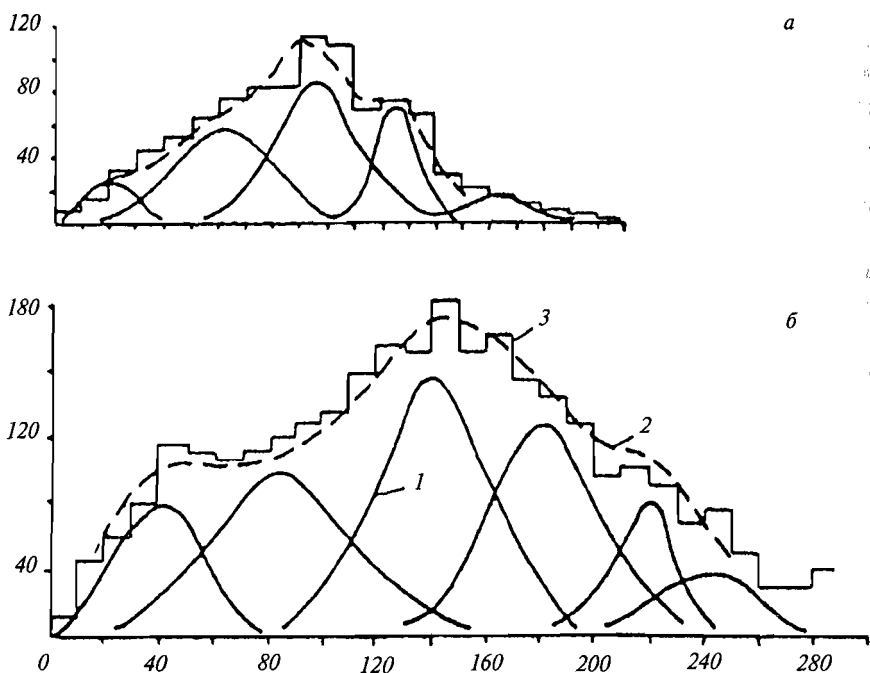


Рис. 8.5. Размерно-возрастная структура субпопуляции дальневосточного трепанга из б. Троицы (по: Брегман, 1971б)

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

поэтому моды, выявленные анализом размерно-возрастной структуры, соответствуют величине исследованного признака в возрасте 1, 2, 3, ..., n лет.

В результате анализа материала по трем бухтам (свыше 20 тыс. особей) получены следующие модальные значения массы тела голотурий разного возраста (табл. 8.2).

Таблица 8.2. Модальные значения массы тела ( $m \pm 2\sigma$ )

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

Несколько отличную методику определения темпов роста дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого использовали М. Г. Бирюлина и В. Ф. Козлов (1971). Животных (1139 экз.) собирали с июля по сентябрь. После взвешивания была построена экспериментальная кривая повторяемости ступеней массы, имеющая полимодальную форму. Поскольку отлов голотурий был осуществлен в период, согласующийся со временем нереста, каждую моду кривой можно считать соответствующей группе животных с одинаковым целым числом лет.

Для обработки экспериментальных данных авторами использована математическая модель, основанная на допущении, что плотность распределения массы и возраста как двумерной случайной величины может быть описана нормальным законом распределения. В результате определения параметров модели была получена теоретическая кривая повторяемости массы, которая с возраста год и более хорошо согласуется с экспериментальной.

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

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

Сравнение данных по весовому росту дальневосточного трепанга из зал. Петра Великого, полученных упомянутыми исследователями, показывает, что они хорошо совпадают, если шкалу масс, приведенную Бирюлиной и Козловым, сдвинуть на один год вправо, т. е. если считать, что данные, полученные этими авторами, харак

теризуют голотурий на год старше, чем указано в их работе. Сдвиг временной шкалы нетрудно объяснить, учитывая, что материал для этого исследования собирали водолазы на промысловых скоплениях трепанга и молодь, обитающая отдельно от взрослых, в сборы не попала (это отмечают и сами авторы). При выполнении же работы Брегманом на сбор молодки было обращено специальное внимание. Эти результаты подтверждаются и данными по массе молодки трепанга, полученными японскими исследователями (Hoshikawa et al., 1995): в октябре масса тела годовиков 10 г, двухлеток 40 г.

В то же время и в работе Брегмана величины, приведенные для массы тела трепанга в возрасте одного года, по-видимому, завышены. На это указывает, в частности, сравнение полученных им данных с имеющимися сведениями о темпах роста дальневосточного трепанга у берегов Японии. Из таблицы 8.3 видно, что, несмотря на значительно более высокие темпы роста, зарегистрированные японскими исследователями, отмеченная ими масса тела годовиков очень невелика — от 0,9 до 15,5 г.

Таблица 8.3. Размер тела дальневосточного трепанга разного возраста

1 год		2 года		3 года		4 года		Автор
Длина, см	Масса, г	Длина, см	Масса, г	Длина, см	Масса, г	Длина, см	Масса, г	
2,5	0,9	9	—	36	—	41	—	Окада, 1932
5	7,4	15	—	37	—	46	—	Фудзимако, 1936—1937
5,9	15,5 (9)	13,3	122,5 (80)	17,6	307,0 (175)	20,8	472,5 (260)	Choe, 1963

Примечание. В скобках — масса тела без внутренностей.

О более низкой скорости роста дальневосточного трепанга в возрасте 1—2 года свидетельствуют и данные, полученные Б. А. Раковым (1982), проводившим в 1970—1971 гг. в зал. Посыета сборы молодки трепанга на коллекторах, на грунте и подводных сооружениях. Масса тела сеголетков трепанга на коллекторах в середине октября не превышала 800 мг. Наиболее обычны в 1970 г. были голотурии массой около 180 мг, а в более холодном 1971 г. 30 мг. Часть сеголетков, собранных с коллекторов осенью 1970 г., а также несколько особей со дна бухты были посажены в садки, которые находились в воде всю зиму и весну. В мае модальная масса тела голотурий этой группы оказалась очень небольшой — 429 мг. В середине августа (через год после оседания личинок) модальная масса тела голотурий составила 708,0 мг.

По мнению Ракова, масса тела дальневосточного трепанга в возрасте 1 год при самых благоприятных условиях не превышает 3 г;

массу тела 20—30 г голотурии могут набрать только к возрасту 2 или даже 3 года. По моим данным (Левин, 1979), на литорали о-ва Цонова модальная масса тела сеголетков в ноябре была в пределах 10—20 мг, максимальная отмеченная величина 280 мг.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что, по-видимому, шкалу массового роста дальневосточного трепанга, полученную Ю. Э. Брегманом, следует сдвинуть вправо не менее чем на один, а М. Г. Бирюлиной и В. Ф. Козловым — на два года. Завышение величины массы тела животных первой возрастной группы можно объяснить «примесью» двухлетних голотурий, обитающих на скоплениях анфельции совместно с годовиками. Сильный разброс величин массы тела наиболее молодых особей (два—три порядка) затрудняет разделение младшей возрастной группы при анализе размерной структуры популяций. По данным японских исследователей (см. табл. 8.1), темпы роста дальневосточного трепанга у берегов Японии значительно выше, чем у побережья Приморья.

Рост дальневосточного трепанга в значительной степени зависит от условий обитания. По данным Н. И. Селина и М. Ж. Черняева (1994), в зал. Восток модальный размер «красного» дальневосточного трепанга на одном участке залива составил 77 г (по численности в поселении преобладали особи массой 45—95 г), а в другом — 104 г (55—115 г).

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

В литературе практически отсутствуют данные о сезонной динамике роста молоди дальневосточного трепанга. Собранный В. А. Раковым материал показывает, что наиболее интенсивный рост особей в возрасте 1—2 года наблюдается со второй половины августа по первую половину октября. Наименьшие темпы роста приходятся на конец осени, зиму и весну при температуре ниже 12°С. На темпы роста молоди дальневосточного трепанга в садках значительное влияние оказывают внешние условия, в частности глубина установки садков. Наибольший прирост наблюдался на небольшой глубине (2 м), наименьший — у дна на глубине 10 м, что, по-видимому, связано с более высокой температурой воды у поверхности.

## Возраст и продолжительность жизни

На ранних возрастных стадиях (до наступления половой зрелости и несколько позже) определение индивидуального возраста дальневосточного трепанга возможно на основании рассмотренных выше изменений строения спикул кожи тела. Схему возрастной «привязки» стадий развития спикул кожи тела предложил К. Мицукури (Mitsukuri, 1903). При обработке материала, собранного в зал. Петра Великого, наблюдались некоторые отличия в динамике развития пластинок Селенки по сравнению с данными, представленными Мицукури.

Поскольку с возрастом у дальневосточного трепанга наблюдается значительная редукция спикул, определение возраста голотурий старше 3—4 лет возможно только на основании анализа размерной структуры популяций. К сожалению, эта методика позволяет установить возраст конкретных особей лишь с весьма значительной погрешностью. Рассмотренные трудности целиком относятся и к установлению максимальной продолжительности жизни дальневосточного трепанга. Мицукури (Mitsukuri, 1903) сообщает, что трепанг достигает возраста 5—6 лет, однако не приводит каких-либо аналитических зависимостей, и его оценка носит ориентировочный характер.

Ю. Э. Брегман (1973), используя экспериментальное уравнение роста, получил величину 9,75 года. Близкую величину — 8 лет — получили М. Г. Бирюлина и В. Ф. Козлов (1971). Если принять обоснованные выше величины сдвига временных шкал, проводимых указанными авторами, для максимального возраста дальневосточного трепанга получим величину 10—11 лет.

## Регенерация

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

После разрезания тела на три поперечные части через 1 мес. поперечные разрезы полностью заросли, через 3 мес. на передней части восстановилось анальное отверстие, через 4 мес. было отмечено выделение фекалий (Чжан Фын-ин, У Бао-Линь, 1958). Медленнее всего происходила регенерация средней части, но через 7 мес. она восстановила щупальца и анальное отверстие. Вновь выросшие участки тела были тоньше и имели более светлую окраску. По данным С. Чои (Choe, 1963), задняя часть тела трепанга регене-

рирует в среднем за 63, передняя — за 79 сут. У голотурий «красной» формы после такой операции выживает 33—92% животных, у «зеленой» процент выживания ниже.

Было отмечено, что регенерация разрезанных голотурий была 80—90% за период около 100 сут. В экспериментах по регенерации в рыбном кооперативе в Хоккайдо с 1984 г. были освобождены около 2000 кусочков 1300 трепангов, разрезанных на секции. Выживание хвостовых и головных частей через три месяца составило 60 и 25%, соответственно. В среднем они вернули около 80% своей массы (Arakawa, 1990).

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

При повреждении или сильном сдавливании покровов дальневосточного трепанга ткани в месте повреждения размягчаются и подвергаются слизистому перерождению. Если действия травмирующего агента не устранить, ткани ослизняются по всей толщине стенки тела. Например, при тугом перевязывании тела трепанга ниткой оно распадается на две части.

Наиболее детально изучены у дальневосточного трепанга процессы регенерации пищеварительной трубки (Марушкина, 1978; Марушкина, Грачева, 1978). В нескольких работах рассмотрена регенерация клеток в других тканях этой голотурии (Блинова и др., 1993; Гинанова, 1999).





Взрослая особь дальневосточного трепанга на границе скального  
и осадочного грунтов

# Часть III. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

## Глава 9. Численность, биомасса

### Определение плотности поселения

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

$$\delta = 1,15N^2 / v^2T^2,$$

где  $\delta$  — плотность распределения, экз./м<sup>2</sup>;  $N$  — количество собранных особей;  $T$  — время сбора, ч;  $v$  — скорость водолаза, м/ч.

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

Метод водолазного учета трепанга по результатам сбора впервые использовал Закс (1930). После многих попыток найти критерий учета он разработал методику определения средней густоты скопления трепанга путем сопоставления детальных опросов водолаза, результатов облова по заранее данному заданию и хронометража работы водолаза. Эту методику, несмотря на кажущуюся ее простоту, с полным основанием можно назвать революционной. Сходные приемы учета начали распространяться только через 60 лет после работ этого исследователя. Закс использовал такой метод для учета промысловых донных организмов впервые в нашей стране и, по-видимому, впервые в мировой практике. С сожалением нужно конста-

---

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

тировать, что в дальнейшем это методическое достижение не было поддержано.

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

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

По данным В. А. Куликовой (1973), в лагуне Буссе в начале 70-х годов на нескольких ограниченных участках дна наблюдалась высокая плотность поселения — 1,2—8,8 экз./м<sup>2</sup>, биомасса 300—1500 г/м<sup>2</sup>. По результатам нашей экспедиции в лагуну в 1991 г. средняя плотность поселения голотурий промыслового размера (длина тела свыше 10 см) определена в 0,11 экз./м<sup>2</sup>. В Амурском заливе Японского моря отмечены агрегации дальневосточного трепанга на глубине 4 м до 18 г/агрегацию, на глубине 8 м — 112 г/агрегацию (Селин и др., 1991). В б. Врангеля плотность поселения трепанга на глубине 4—6 м составила 0,43 экз./м<sup>2</sup>, биомасса 81,4 г/м<sup>2</sup> (Кобякова, 1962). Близкие величины — 0,25—0,5 экз./м<sup>2</sup> — приводятся для зал. Байдайхэ в Желтом море (Чжан Фын-ин, У Бао-линь, 1958).

Средняя плотность скоплений дальневосточного трепанга довольно стабильна не только по площади, но и во времени. С. Масленников (1894) выполнил скрупулезные подсчеты количества голотурий, собранных водолазами на разных участках (всего около 300 тыс. экз.). Эти уникальные данные (табл. 9.1) позволяют установить плотность промысловых скоплений дальневосточного трепанга в конце прошлого века. Конструкция вентилируемого водолазного скафандра за последние 90 лет изменилась очень мало, поэтому можно считать, что производительность водолазного сбора близка к таковой современного водолаза. Приняв, что водолаз за 1 ч может собрать животных с площади 2000 м<sup>2</sup>, и рассчитав по данным Масленникова среднюю величину сбора за 1 ч работы на водолазный аппарат — 232 экз., получим, что средняя плотность поселения трепанга составляла в то время около 0,11 экз./м<sup>2</sup>, а максимальная — 0,3 экз./м<sup>2</sup>. Таким образом, промысловые скопления, на которых работали водолазы почти век назад, имели плотность, близкую к современной.

Таблица 91. Размерный состав улова дальневосточного трепанга

Дата	Температура воды, °С	Число выловлено на 1 водолазный аппарат, экз.	Доля от общего улова, %				Средняя сухая масса 1 экз., г
			1 гр.	2 гр.	3 гр.	4 гр.	
21 июня	17,5	250	5	42	44	9	17,5
4 июля	19,4	150	9	62	26	3	14,8
14 июля	21,2	95	8	62	27	3	14,8
30 августа	17,5	370	11	65	22	2	10,0
4 сентября	16,8	530	8	42	44	6	16,2

В искусственных литоральных ваннах в южном Хоккайдо плотность ювенилов дальневосточного трепанга в возрасте 1+ и 2+ достигала 6,67 экз./0,25 м<sup>2</sup>, что почти в 20 раз превышало их плотность на каменистой сублиторали (Hoshikawa et al., 1995).

Представляет интерес методика оценки вылова близкого вида *Parastichopus californicus* (улов на единицу промыслового усилия составляет около 80—130 кг/(водолаз×ч) — Bradbury, 1994), выполненная американскими исследователями. Для определения максимального устойчивого улова (MSY) парастихопуса у о-вов Сан-Хуан была использована модификация модели Шефера (Walters, Hilborn, 1976). А. Брэдбери с соавт. (Bradbury et al., 1998) провели оценку параметров продукционной модели на основании оценок индексов биомассы по данным съемок. Модельные оценки MSY изменялись в пределах 473—1206 т (12,1—34,9% величины необлавливаемой биомассы). Наилучшая оценка MSY — 518 т, или 13% от необлавливаемой биомассы. Д. Вудби с соавторами (Woodby et al., 1993) применили модификацию продукционной модели Дж. Кадди (Caddy, 1986) для промысла *Parastichopus* у юго-востока Аляски. В качестве консервативной охранной меры авторы предложили снизить вдвое MSY, подсчитанный по формуле Кадди, и рекомендовали годовое изъятие в размере 6,4% от необлавливаемой биомассы.

### Общая численность и биомасса

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

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

В 1959 и 1970 гг. запасы дальневосточного трепанга в заливе были обследованы экспедициями под руководством Л. В. Микулич (Бирюлина, 1972). Учет проводился водолазным способом с использованием рамок в 1 м<sup>2</sup>. Было подробно обследовано распределение трепанга на значительной площади залива (табл. 9.2). В 1959 г. Микулич оценила запасы трепанга в 163 млн. экз. (216 тыс. ц). Приняв во внимание, что метод учетных рамок при небольшом их числе (на каждой станции брали всего 2—5 рамок) приводит, как правило, к завышению результатов, можно считать, что результаты этих авторов хорошо совпадают и численность рассматриваемого вида в 1959 и 1970 гг. была примерно одинакова. К 1970 г. количество трепанга снизилось, по данным М. Г. Бирюлиной, до 40,5 млн. экз. (60,3 тыс. ц).

Таблица 9.2. Промысловые запасы дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого в 1959/1970 г.

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

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

За пределами зал. Петра Великого запасы дальневосточного трепанга оценивались, по-видимому, только в лагуне Буссе. По результатам съемок 1970 г. они составили 17,97 тыс. ц (Куликова, 1973). В 1991 г. в лагуне нами была проведена детальная съемка донного населения. По ее результатам трепанг в лагуне был отмечен на площади 22,4 км<sup>2</sup>, а общая численность определена в 3,02 млн. экз. Принимая в качестве модального значения массы тела 100 г (что,

по видимому, несколько снижено), получаем для общего запаса величину 302 т.

На некоторых участках поселения дальневосточного трепанга достигают очень высокой плотности. Так, в районе о. Рейнике обнаружены три металлических кувалды, обросших мидией Грея, на которых обитало 78 трепангов. В б. Джигит (о. Русский) на глубине 9 м на старой автомобильной крышке абсолютный максимум плотности этого вида — 13,8 экз./м<sup>2</sup>, в то время как на илистом песке вокруг крышки плотность голотурий не превышала 0,3 экз./м<sup>2</sup> (Цукуров, 1989).

Сведения о результатах количественного учета трепанга на остальной площади его ареала отсутствуют. Ориентировочное представление о запасах этого вида можно получить, анализируя данные промысла. Сравнение результатов количественного учета трепанга в зал. Петра Великого за 1930, 1959 и 1970 гг. и вылова за те же годы показывает, что промыслом изымалось около 5% взрослых голотурий. Если принять, что и в других районах промысел ведется с такой же интенсивностью, для общего запаса дальневосточного трепанга у побережья Японии получим величину 180—200 тыс. т, у побережья Кореи 20—60 тыс. т; данные по уловам трепанга в Китае отсутствуют. Таким образом, общая биомасса дальневосточного трепанга по всему ареалу вида весьма высока и составляет 200—260 тыс. т. Приняв массу кожно-мышечного мешка особи 150 г, получим, что общая численность рассматриваемого вида по всему ареалу составляет 1300—1700 млн. экз.



Два представителя промысловых видов иглокожих

# Глава 10. Промысел

## Размер вылова

Промысел дальневосточного трепанга имеет многовековую историю, однако точные данные о размере вылова этой голотурии по всему ареалу имеются лишь с 70-х гг. нашего века (табл. 10.2).

Таблица 10.2. Мировой вылов дальневосточного трепанга, т (Arakawa, 1990)

Район	1973	1975	1977	1978	1980	1981	1983	1985	1987
Япония	10600	9380	9793	10143	8970	8098	8395	7862	7133
Корея	1400	1321	2788	—	—	—	—	—	—

Данные об уловах трепанга у берегов Приморья с начала века отрывочны и противоречивы (табл. 10.3). Наивысшая величина вылова — 1100 т — отмечена в 1919 г. (Липранди, 1923), в дальнейшем вылов неуклонно снижался и к 1937 г. составил 360 т (Бирюлина, 1972).

Таблица 10.3. Вылов дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого, т (Левин, 1982а; Лебедев, в печати)

Год	Сырая масса	Сухая масса	Источник
1870-е	—	до 12,8	Венюков, 1873
1890-е	—	32	Алексеев, 1989
1896	—	119	Пальчевский, 1897
1912	—	4,2 (с арендных участков)	Липранди, 1923
1919	1100	180	—«—
1921	—	24	Целищев, 1925
1922	—	38,4	—«—
?	—	до 48	—«—
1921—1922	—	64	«Советский Дальний Восток», 1923



Продолжение таблицы 10.3.

Год	Сырая масса	Сухая масса	Источники
1925	444	—	«Советское Приморье», 1926
1926		Экспорт на сумму 123,3 тыс. руб.	Гвоздарев, 1928
1927	—	60—70	Закс, 1929
1928	—	77,3	—«—
1929	1000*	50,0	—«—
1931	300	131,5*	Соловьев, 1932
1931	550	—	Бирюлина, 1972
1932	800	—	Разин, 1931
1933	670	—	Бирюлина, 1972**
1934	770	—	—«—
1935	570	—	—«—
1936	440	—	—«—
1937	360	—	—«—
1970	274	—	Левин, 1982а
1971	231	—	—«—
1972	210	—	—«—
1973	234	—	—«—
1974	174	—	—«—
1975	174	—	—«—
1976	145	—	—«—
1977	150	—	—«—
1978	33	—	—«—

Примечание. \* Данные получены расчетным путем.

\*\* В работе приведена масса поротого трепанга.

Необходимо иметь в виду, что приведенные данные отражают только результаты официального промысла трепанга. Вылов голотурий любителями-аквалангистами и браконьерами, так развившийся в последние годы, не учитывается, хотя, по ориентировочным сведениям, его интенсивность соизмерима с государственным.

Общий вылов дальневосточного трепанга по всему ареалу, регистрируемый ФАО с 1973 г., весьма велик. Вылов трепанга в 10—30 раз превосходит вылов всех других видов голотурий, вместе взя-

ных, и составляет 20–25% общего мирового вылова иглокожих. Основную массу мирового вылова дает Япония. Наиболее развит промысел в 10 префектурах, которые дают около 92,4% общего национального продукта (табл. 10.4).

Таблица 10.4. Улов по главным префектурам Японии в 1987 г.

Префектура	Улов, т	Префектура	Улов, т
Хоккайдо	1723	Хиого	413
Аомори	364	Хиросима	442
Миэ	246	Ямагути	717
Нисикава	711	Эхиме	259
Нагасаки	657	Айти	417

Объем добычи дальневосточного трепанга на Хоккайдо, составлявший с 1955 по 1960 г. 166–1336 т, до конца 1970 г. достоверно увеличился, достигнув в последующие годы 1700–2000 т. В 1988 г. прибыль от его продажи составила 92 млн. иен, и в морском промысле он занял высокое положение. Из соседних районов много трепанга промышляется на Сюоку (преф. Румой) и в Сирибэси (преф. Осима). Именно в этих префектурах объем добычи резко вырос и составил в 1988 г. 53% от добычи в целом. В преф. Сага, расположенной в северо-западной части о-ва Кюсю, коммерческий улов трепанга постепенно снижался с 196 т в 1971 г. до 23 т в 1995 г. (сырая масса). В целом в Японии улов также снизился с 10 000 т в 1971 г. до 7000 т в 1995 г. (Ito, Kitamura, 1998).

Если трепанги эвисцерируют свои внутренние органы, свежую оболочку и соленые внутренности продают раздельно. Мелких голотурий возвращают в море на месяц для регенерации и продают только внутренности. Общая поставка и продажа свежего трепанга и его внутренностей на Токийском центральном рынке составили:

Год	Сырье	Поставлено, т	Цена, иен/кг	Общая сумма, тыс. иен
1978	Трепанг	926	636	496 518
	Внутренности трепанга	12,9	6694	86 384
1983	Трепанг	714	817	583 456
	Внутренности трепанга	56,9	2156	122 784
1988	Трепанг	698	850	592 819
	Внутренности трепанга	9,8	11952	116 530

## Состояние промысла трепанга\*

Точные данные по объемам вылова дальневосточного трепанга государственными организациями в Приморье имеются только за период с начала по конец 70 гг. Сведения, относящиеся ко второй половине XIX и первой половине XX веков отрывочны, неполны и зачастую противоречивы, однако собранные вместе, они помогают верно восстановить общую картину изменения интенсивности промысла трепанга в различные периоды его истории (см. табл. 10.2). Выше уже упоминалась цифра 800 пудов вывезенного трепанга в 1867 г. (Матвеев, 1910). Вылов 200 тыс. пудов трепанга согласно отчету 1877 г. представляется очевидным преувеличением. По данным Д. Богданова, только водолазным способом в 1893 г. было выловлено 297 630 шт. Эта цифра, видимо, может иллюстрировать уровень развития водолазного способа добычи на тот момент времени — такое количество трепангов весит около 300 ц (сырого) и при сушке, при использовании среднего 7%-ного коэффициента перехода сырой—сухой (по данным промысловиков, выход сухого трепанга от свежего составляет, в зависимости от сезона, от 6 до 8%), даст около 21 ц готового продукта. Это составляет заметно меньше 10% от всего добываемого тогда трепанга.

Данные промысловой статистики (см. табл. 10.3) убедительно свидетельствуют об устойчивой тенденции снижения уловов, что и привело в итоге к полному запрету промысла трепанга в 1978 г. Запрет промысла совершенно не прекращает его, а только переводит на нелегальное положение, что, в свою очередь, делает если не невозможной, то очень трудной объективную оценку его истинных размеров. Именно в такой форме находится в последние десятилетия промысел дальневосточного трепанга на акватории зал. Петра Великого.

За прошедшее со времени введения запрета промысла время ситуация с запасами дальневосточного трепанга, обитающего в зал. Петра Великого, менялась. В 80-х годах наблюдалось их восстановление, поскольку государственный промысел был прекращен, а «любительская» нелегальная добыча не могла нанести ощутимый урон популяции. Однако в результате резко активизировавшегося с начала 90-х годов браконьерства положение радикально изменилось.

Безусловно, нелегальный промысел дальневосточного трепанга существует очень давно. Строго говоря, годом рождения браконьер-

\* Разделы «Состояние промысла...» и «Цены и рынок» заимствованы у А. М. Лебедева (в печати).

ства трепанга в зал. Петра Великого, видимо, можно считать 1908-й, когда, как уже упоминалось выше, был официально введен запрет на промысел для иностранных подданных.

Сведений о какой-либо регламентации промысла, существовавшей до этого, в литературе не встречено. Логично предположить, что с выдворением в 30-х годах постоянно проживавших на территории края китайцев за пределы России и окончательной ликвидацией многоукладности в экономике края браконьерский вылов дальневосточного трепанга потерял основную мотивировку и если не прекратился, то резко ослабел. Затем в условиях долговременной полной изолированности от соседнего Китая (традиционно одного из крупнейших потребителей трепанга) и других восточно-азиатских рынков браконьерство не могло и отдаленно приблизиться к тем масштабам, которых оно достигло за последнее десятилетие, после того как Россия сняла замки со своих границ.

Никаких данных, касающихся промысла дальневосточного трепанга на акватории зал. Петра Великого за период с 1979 г. по настоящее время, обнаружить невозможно, видимо, их просто не существует. Поэтому для оценки масштабов промысла этой голотурии в Приморском крае в последние годы привлечены косвенные данные.

Расчет вылова трепанга (т) всеми водолазами за промысловый сезон дает следующие цифры:

Год	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998
Зал. Посыета	—	—	186	111	147	135	184
Зал. Амурский	124	122	122	117	48	119	189

По оценкам на 1997 г. ориентировочное число компрессоров, обеспечивающих промысел, составляет 18—20. Средний расчетный вылов с одного аппарата водолазом высокой квалификации составил за этот период около 41 кг, продолжительность промыслового сезона принята в 7,5 мес., эмпирически рассчитанная интенсивность работы за месяц — 10—12 рабочих выходов на промысел. Расчет, проведенный этим способом, дает ориентировочный общий вылов трепанга за период 1992—1998 гг. 2632 т, в среднем 376 т в год.

Общий ежегодный объем вылова всех видов голотурий в конце 80-х годов составлял 90 000 т и в начале 90-х — 120 000 т (Conand, Burne, 1993; Conand, 1997). Столь значительная разница вполне согласуется с отмеченным в 80-х годах резким увеличением торговли трепангом (всех видов). Вылов достиг в этот период уровня 10 000 т сухого трепанга в год (при использовании 10% ного пере-

ходного коэффициента сырой трепанг/сухой продукт Jenkins, Mulliken, 1999 — это те же 100 000 т выловленных голотурий). Таким образом, если оценки вылова трепанга в Приморье верны и мировой уровень вылова голотурий оставался стабильным, то доля приморского трепанга в мировом ежегодном вылове составляет около 0,35%.

## Орудия и методы промысла

Орудия и способы промысла дальневосточного трепанга рассмотрены в целом ряде публикаций (Fishing gear..., 1984; Fishes and marine..., 1991, и мн. др.). Конструкция ручных орудий промысла не менялась столетиями. В России до появления водолазных аппаратов использовали преимущественно китайские орудия лова, и трепанга добывали (Лебедев, в печати):

— шестом с крючками наподобие остроги; этот способ «Ца-уай-шень» (колоть зверя) позволял добыть в день одному человеку до 200 шт.;

— своего рода драгой — металлической рамой, снабженной сетью; этим способом «Ла-хай-шень» (неводить зверя) добывалось одним человеком до 120 трепангов в день.

Способы эти, по убеждению Богданова, безвредны для размножения трепанга, поскольку с их помощью добывались только половозрелые животные «снующие на свободе», тогда как молодые всегда прячутся под камнями, защищающими их от ловцов.

С 1891 г. стал практиковаться третий способ — лов водолазами. Пионерами его явились японцы, «...В короткое время, — как пишет Д. Богданов, относившийся к нововведению резко отрицательно, — уничтожившие весь запас этого животного у себя на родине... — водолаз, опускаясь на дно, не пропускает ни одного животного». Примеру японцев последовали русские. «В 1893 г. на промыслах М. Г. Шевелева 50% из добытых трепангов оказались совсем не развившиеся. Это повлияло на ценность продукта, сделав его или совсем непригодным для рынка, или малоценным. Поэтому в Японии водолазный способ к 1909 г. был совсем запрещен» (там же).

Хотя испытание нового способа лова у нас прошло успешно, водолазные аппараты стали широко использоваться на промысле трепанга лишь с 1918 г. Не так обстоит дело с точки зрения Богданова, который в 1909 г. сетовал на плачевные последствия ведения лова водолазным способом, составлявшим уже тогда серьезную конкуренцию традиционным способам лова: «...уменьшение числа манзовских лодок для промысла ясно свидетельствует, что посред-

ством водолазов постепенно и весьма успешно уничтожаются трепанги».

До того как на промысле получили распространение водолазные аппараты, лов дальневосточного трепанга в Приморье велся «манювским» способом простейшими орудиями — острогами, сачками и драгами (рис. 10.1).

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

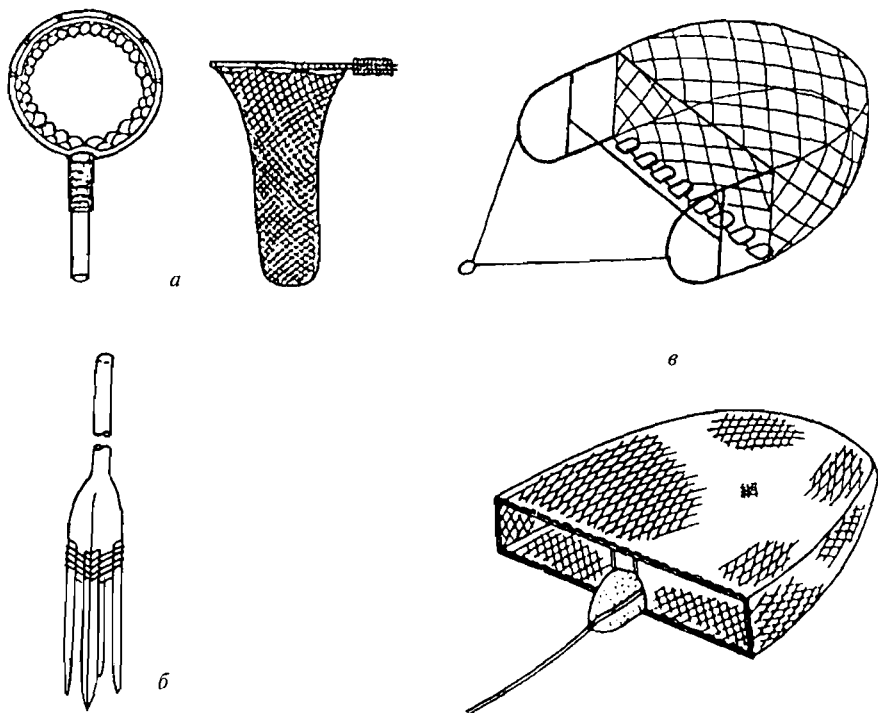


Рис. 10.1. Орудия, применявшиеся при промысле дальневосточного трепанга

а — сачок, б — острога, в — драги

В Японии при лове дальневосточного трепанга использовали отличающиеся по конструкции орудия; основными из них были драга «кета-ами», трал «горота-ами» и сачок «ся-ами». Детальное описание этих орудий приводит М. Алексин (1912). Используемые в настоящее время в Японии рабочие орудия и методы мало отличаются от описанных и включают маленькие лодочные тралы для песчаного грунта, остроги, багры и сачки для рифов и различные водолазные приспособления (табл. 10.1). Эффективность лова трепанговой драгой рассмотрена японскими исследователями (Hatahaka, 1994).

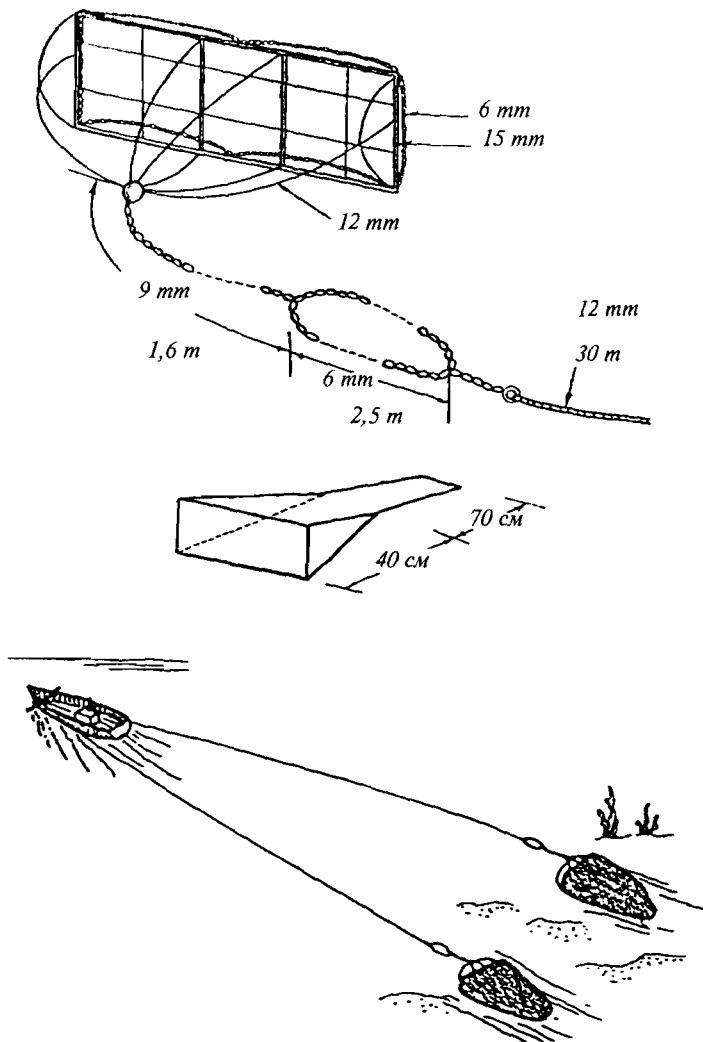
Таблица 10.1. Орудия, используемые на промысле дальневосточного трепанга

Орудие	Префектура
Бимтрал одинарный (кокета-ами итийо-гата)	Кумамото
Бимтрал параллельный (кокета-ами нийо-гата)	Айти
Донный трал (сокобики-ами)	Аомори, Ямагути, Нагасаки
Бимтрал (кетаики-ами или кета-ами)	Хоккайдо, Мияги, Айти, Ишикава и др.
Японская 8-футовая сеть (хассаку, хассаку-ами)	Хоккайдо, Аомори
Трал (хики-ами)	Айти, Мизэ, Шимане, Сага
Трал с катком (роллер-коги)	Окаяма
Другие	Другие

Драги, использующиеся при промысле дальневосточного трепанга в настоящее время, показаны на рис. 10.2.

Водолазное снаряжение, широко используемое в Приморье с 1912 г., по конструкции мало отличалось от современного вентилируемого. Способ ведения водолазного промысла в 20-е годы подробно описал М. В. Павленко (1920, с. 23): «Сначала снаряжается средней величины кунгас... Каждый кунгас обслуживается шестью рабочими, не считая самого водолаза; по специальностям распределяются они так: один сигнальщик и рулевой, двое или трое у насоса для накачивания воздуха, один или двое чистят трепанга. На лов выезжают рано утром и ловят, по возможности, целый день.

Прибыв на место лова, кунгас становится на якорь, затем рабочие одевают водолаза и по лестнице спускают его на дно. Обычно водолаз обходит небольшое пространство (докуда хватает воздушный шланг), добытые трепанги тут же складываются в корзину или мешок... Каждый улов сразу же чистится, промывается и складывается в бочата...».



*Рис. 10.2.* «Близнецовые» драги для промысла дальневосточного трепанга

В 70—80-е годы дальневосточный трепанг добывался со специально оборудованных водолазных мотоботов. Экипаж 6 человек: три водолаза, старшина мотобота, моторист и матрос. Норма выработки составляла 2,42 ц/сут. на мотобот. Использовалось преимущественно вентилируемое водолазное снаряжение; а в дальнейшем успешно



применялось и спаряжение с открытой схемой дыхания (в автономном и планговом вариантах).

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

Схема движения водолаза под водой зависит в основном от характера распределения голотурий. Если животные сосредоточены узкой (1,5—2 м) полосой — например, вдоль камней, края водорослей и др., — водолаз движется вдоль такого скопления прямолинейно. По скоплению, занимающему значительную площадь, водолаз обычно движется зигзагами — «змейкой» шириной 20—30 м. Встреченных трепангов водолаз накалывает жалом багорка и сбрасывает в питомзу. После ее наполнения (в питомзу входит около 100 кг голотурий) по сигналу водолаза ему спускают с мотобота сменную питомзу. После подъема улова на поверхность экипаж мотобота как можно быстрее приступает к его обработке.

В настоящее время для лова дальневосточного трепанга (в нашей стране — преимущественно браконьерского) широко используются водолазные аппараты.

## История организации промысла в Приморье

Промысел дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого имеет очень давнее происхождение. Как пишет А. М. Лебедев (в печати), наиболее ранние упоминания о промысле данного вида встречаются в книге «Путешествия в Уссурийском крае 1867—1869 гг.» И. Пржевальского (1937): «Морское побережье, где у скалистых берегов растет морская капуста, представляет обширное поприще для промысла... Рядом с ловом капусты производится и ловля трепангов, но только в размерах несравненно меньших». У Н. П. Матвеева (1910) читаем: «В навигацию 1871 г. предметы вывоза составляли морская капуста, трепанги и грибы с дубовых стволов» и «1867 г. ...вывезено трепангов (морских червей) 800 пудов...».

В труде полковника артиллерии М. Венюкова «Опыт военного обозрения русских границ в Азии», изданном в С.-Петербурге в 1873 г., указывается, что ежегодный промысел трепанга у наших берегов доходил до 800 пудов. Причем продажа его, наряду с морской капустой, обеспечивала основной доход приморского населе-

ния. Д. Богданов в 1909 г. пишет: «Ловля трепангов производится по берегам залива Петра Великого и прилегающих островов. Очевидно и бухта Золотой Рог когда-то изобиловала трепангом, что доказывает ее прежнее название „Хай-Шень-Вей“, в переводе — бухта трепангов. Сотни китайских джонок, шаланд и шхун являлись сюда (до 1895 г.) и бесконтрольно нагружали их трепангами безданно и беспощинно». Согласно А. И. Алексею (1989), в 1908 г. в Приморской области ловом трепанга занималось 178 человек на 106 лодках. Лишь к 1909 г., после заключения рыболовной конвенции с Японией промысел в зал. Петра Великого для иностранцев был полностью закрыт и сосредоточился в руках исключительно русско-подданных (Дальний Восток, 1911).

В приложении ко «всеподданнейшему» отчету по Приморской области за 1877 г. сообщается о добыче 200 тыс. пудов трепанга (Переч. док. мат. ..., 1977). Сама цифра очень высока и вызывает некоторое сомнение, но, безусловно, промысел в то время уже велся весьма интенсивно.

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

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

Лов трепанга острогами и дрюгами применяли только представители населения, которому использование водолазных аппаратов было запрещено; на арендных участках применялся исключительно водолазный способ промысла, как наиболее производительный. Сначала

на каждом участке разрешалось иметь по два аппарата, в 1920 г. их количество увеличивается до четырех. В аренду сдавались: в 1912—1914 гг. по 3 участка, 1915 г. — 4, 1916 г. — 8, 1917—1919 гг. по 5, 1920 г. — 9, 1921 г. — 3, 1922 г. — 7. Таким образом, к 1920 г. на промысле на арендных участках было занято 356 человек (36 занимались варкой и сушкой, остальные работали на кунгасах).

Применение новой системы организации промысла было вначале неудачно, и в 1912 г. с трех участков получили всего 42 ц трепанга. Постепенно улов стал увеличиваться. В 1920 г. с девяти участков было получено 572 ц сухого продукта. В 1921 и 1922 гг. ввиду создавшейся в Приморье политической обстановки, а также, возможно, начавшегося истощения запасов трепанга число арендных участков снова сократилось. Достоверные данные об уловах за этот период отсутствуют.

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

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

13 ноября 1922 г. Примгубревком принял постановление, которым были аннулированы все договоры на аренду промыслов в водах Приморья. Были выработаны новые правила лова, определяющие, что в границах заливов Петра Великого и Посыета для добычи трепанга необходимо иметь соответствующее разрешение от Дальневосточного управления Рыбохоты. Промысел позволялось проводить исключительно с помощью водолазных аппаратов (Яковлев, 1927).

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

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

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

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

После окончания Великой отечественной войны промысел перешел к образованному тогда на базе Дальгосрыбтреста Главному управлению рыбной промышленности Приморья (Главприморрыбпрому) и был полностью сконцентрирован на рыбокомбинате о-ва Попова. Размеры квот и районы промысла определялись ТИПРО, а контроль над соблюдением правил лова осуществлялся инспекцией управления Приморрыбвода.

В последние годы после официального закрытия промысла дальневосточного трепанга функции надзора и борьбы с резко усилившимся браконьерством стали осуществляться также морской инспекцией, пограничниками и группами, организованными на средства международных природоохранных организаций, таких как WWF.

## Цены и рынок

В конце прошлого века готовый (высушенный по принятой тогда технологии) трепанг поступал в продажу по цене от 35 до 55 коп. за фунт, а в Китае продавался от 27 до 40 руб. за пуд (Богданов, 1909). В 1908 г., согласно А. И. Алексееву (1989) трепанг продавался по цене 12—15 руб. за пуд у нас, и по 20—25 руб. за пуд за границей.

Ниже приведены данные о цене сырого дальневосточного трепанга в зал. Амурский и Посыета, которую платили перекупщики промысловикам в период 1992—1999 гг.:

Год	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999
Цена, US\$/кг	2	2	2,5	2,5—3	2,5—3,7	3—3,7	3,5—4,5	5

Видно, что за этот период цена выросла почти в три раза. Колебание цены на свежего трепанга происходило в зависимости от его качества (так, крупные животные, добытые в заповеднике, ценились заметно выше, чем трепанги, выловленные в кутовой части Амурского залива в то же время), от сезона промысла (ранней весной и со второй половины осени цены, как правило, выше, чем цены на аналогичный товар в летнее время). Наиболее вероятной причиной устойчиво высокой цены на трепанга в 1999 г. является не столько стабильно высокое качество голотурий, сколько попытка скупщиков стимулировать затухающий, по причине истощения запасов, промысел.

Располагая цифрами, характеризующими объемы вылова дальневосточного трепанга в последнее десятилетие и ценами на него при продаже промысловиками перекупщикам, можно оценить общий оборот нелегально добытых голотурий в последние годы:

Год	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998
Вылов, т	122	122	308	228	195	254	373
Цена, US\$/кг	2	2	2,5	2,75	3,1	3,35	4
Оборот, тыс. US\$	244	244	770	627	604,5	851	1492

Без сомнения, дальневосточный трепанг является самым ценным видом голотурий на восточноазиатском рынке. Оптовая цена его на Тайване в ноябре 1997 г. в среднем составляла 260 US\$ за 1 кг сухого продукта (Chen et al., 1998), в Гонконге цена за аналогичный товар равнялась 160 US\$. На любом из рынков стоимость дальневосточного трепанга была приблизительно на 100 US\$ выше следующего за ним наиболее дорогого вида голотурий (Jenkins, Mulliken, 1999).

Принято считать, что весь трепанг, добытый в Приморье, поступает на рынки материкового Китая. Однако Дженкинс и Мулликен указывают на присутствие дальневосточного трепанга российского происхождения и на других восточноазиатских рынках. Можно сделать вывод, что хотя бы часть трепанга, добытого в Приморье, попадая в Китай, впоследствии реэкспортируется.



Элементы поискового поведения дальневосточного трепанга

## Глава II. Использование

### Общие принципы

Химический состав и технологические свойства дальневосточного трепанга хорошо исследованы (Кинтаро-Кимура, 1939; Слуцкая, 1972, 1973, 1976; Технология обработки..., 1976; Сборник..., 1978, и мн. др.). Наиболее известно пищевое использование этого вида. Трепанг является коммерчески важным видом в Японии как сырая нища, в противоположность Китаю, где используется преимущественно вареный продукт.

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



кие, имеющие молочный вид студенистые комки, которые европейцы едят лишь ради их удобоваримости, а сладострастные китайцы — ради приписываемых им возбуждающих свойств».

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

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

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

### Методы обработки

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

В Китае для приготовления дальневосточного трепанга животных вскрывают, извлекают внутренности, затем кипятят в чанах. Варен-

ный трепанг раскладывают в сарае на тростниковых матах на высоте 1—1,5 м от пола и сушат копчением дымом в течение суток.

В большинстве других стран для приготовления сушеного продукта — трепанга — используется только кожно-мышечный мешок голотурии. Хотя съедобную часть тела трепанга часто называют «мясом», это в основном дань традиции. «Мясо» трепанга — не мышечная, а соединительная ткань, представленная скоплением коллагеновых волокон, промежутки между которыми заполнены водянистым содержимым.

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

В нашей стране из дальневосточного трепанга готовили варено-сушеный, варено-солено-сушеный, варено-соленый и варено-мороженный трепанг. Наибольшее распространение получил варено-солено-сушеный (или просто солено-сушеный) трепанг, производство которого основано на корейском способе «сумисей».

Разделку сырца проводят немедленно после вылова непосредственно на водолазном мотоботе. Ровный разрез проводят через анальное отверстие; его длина не должна превышать по брюшку  $1/3$  длины тела, а по спине —  $1/3$  брюшного разреза. Через разрез удаляют внутренности и тушку тщательно промывают в морской воде. После тщательной промывки трепанг направляют на первую варку, которую производят в морской или подсоленной (до 3—4%) воде. Трепанг загружают в кипящую воду, нагрев должен обеспечивать второе закипание не позднее чем через 5 мин после загрузки. Продолжительность варки 30—40 мин.

После варки трепанг в горячем состоянии направляют на посол, проводимый в специальных чанах или бочках, закрытых крышкой, чтобы не допустить выхода пара. Расход соли — 15% к массе вареного трепанга. Продолжительность посола 4—7 сут. После посола проводится вторая варка в профильтрованном тузлуке, оставшемся от посола. Продолжительность варки 10 мин.

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

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

Высушенный трепанг сортируют и упаковывают в ящики вместимостью до 30 кг. Хранение трепанга производится в сухих хорошо проветриваемых помещениях при температуре 10—15° С. Солено-сушеный трепанг по органолептическим, физическим и химическим показателям должен соответствовать следующим требованиям:

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

— для второго сорта допускаются неправильные и более длинные разрезы, ломкие шипы и розовый оттенок мяса на разрезе, у 5% экземпляров — остатки внутренностей, у 20% — поврежденные шипы; для обоих сортов содержание влаги не более 30%, поваренной соли 20—30%. Срок хранения готового продукта 2 года.

Неоднократно предпринимались попытки изготовить из дальневосточного трепанга консервы. Первый такой опыт у нас в стране был проделан в конце 20-х гг. (Закс, 1929). Опытные партии консервов с применением различной технологии изготавливались и позже (Зикеев, 1950; Эртель, 1955). И. Таникава (Tanikawa, 1955a, b)

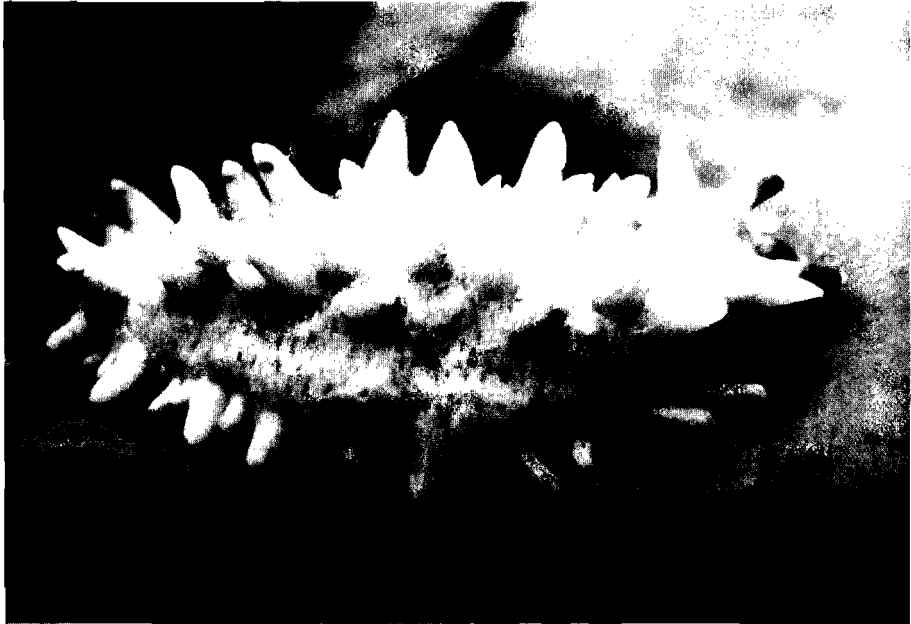
предложил обрабатывать ткани трепанга уксусной кислотой для коагуляции белков, кипятить в воде и затем высушивать. Таким образом удалось устранить деформацию при обработке, ухудшающую внешний вид продукта.

Несмотря на некоторые успехи в консервировании, это направление в обработке дальневосточного трепанга не получило развития, и ассортимент консервов из трепанга очень невелик (Сб. технических инструкций..., 1978). Значительно большее распространение, чем консервы, и в России, и в странах Востока получили кулинарные изделия из трепанга. Отечественные способы приготовления этих изделий значительно более разнообразны, чем в Японии и Китае (Дары моря, 1968; Селюк, Шадрин, 1969).

В Японии используют мякоть мышц и внутренности дальневосточного трепанга; кишечник и гонады употребляют в пищу после вымачивания в уксусе, а затем в соленом растворе. Солено-горькие внутренности, называемые коновата, являются редкостью. Кроме этого, готовится сушеная мышечная ткань — ирико, и сушеные внутренности — кутико (коноко). После того как манاماко приготовлен и приправлен васаби (хреном), блюдо называется кодатами.

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

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



Дальневосточный трепанг — альбинос

## Глава 12.

# Фармакология

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

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

Экстракты из дальневосточного трепанга обладают выраженной биологической активностью. И. И. Брехман с сотрудниками (1968) исследовали влияние метанольного экстракта дальневосточного трепанга на «индекс индивидуальной радиочувствительности» и стиму-

лирующее действие. Сравнение препаратов из трепанга с экстрактами растений семейства аралиевых — женьшенем, заманхой, элеутерококком, аралией маньчжурской — показано, что они обладают сходными антиоксидантными свойствами (Иванов и др., 1965; Брехман, Гоненко, 1969). Водно-метанольный экстракт из тканей кожно-мышечного мешка дальневосточного трепанга оказывает ингибирующее влияние на митотическую активность эпителия рогиовицы крыс (Мовчан и др., 1971).

В Китае трепанга тысячи лет используют для лечения артритов. Современные исследования подтвердили, что они помогают при воспалительных заболеваниях скелетной мускулатуры и остального опорно-двигательного аппарата, включая остеоартроз, артрит, анкилозирующий спондилит. Трепанг улучшает баланс простагландинов, регулирующих воспалительные реакции. Они также содержат мукополисахариды и хондроитины — вещества, дефицит которых часто встречается у пациентов с артритами и заболеваниями соединительной ткани, а также витамины Ф, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>3</sub> и С, и минеральные вещества, включающие кальций, железо, магний и цинк (Рисман, 1998).

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

### Тритерпеновые гликозиды

Обнаруженные в тканях дальневосточного трепанга тритерпеновые гликозиды (Yamanouchi, 1955; Еляков и др., 1968; Elyakov et al., 1973, 1975; Еляков, Стоник, 1986) обладают весьма высокой биологической активностью. Прежде всего была показана токсичность этих соединений. Гликозиды способны разрушать эритроциты крови; гемолиз обусловлен, по-видимому, способностью связывать холестерин цитоплазматической мембраны эритроцитов.

Ихтиотоксическое и гемолитическое действие этих соединений (на уровне экстрактов) впервые исследовал Т. Яманути (Yamanouchi, 1955). Экстракты тканей дальневосточного трепанга были токсичны для рыб, однако степень токсичности оказалась в полтора раза ниже, чем экстрактов из *Stichopus chloronotus* и в два раза ниже, чем из *S. variegatus*.

Этот же автор провел исследование ихтиотоксичности и гемолитической активности сушеного продукта (трепанга), приготовленного из 14 видов промысловых голотурий. В эксперименте использовали водные экстракты, полученные кипячением кусочков тре-

панга в 100 кратном по массе количестве воды в течение 20 мин (т.е. процедура, довольно близкая к используемой при кулинарном приготовлении брод из трепанга — В.Л.). Сухой продукт из дальневосточного трепанга показал среднюю из группы голотурий ихтиотоксичность; гемолитическое действие его было относительно незначительно. В то же время токсичность сушеного продукта значительно выше, чем сырых тканей. То, что продукты из трепанга не приводят к отравлению человека, Т. Яманути объясняет небольшими дозами поступающего в организм токсина и его ослаблением в кислой среде кишечника.

Фракция тритерпеновых гликозидов дальневосточного трепанга содержит два основных компонента — голотоксин А<sub>1</sub> (1) и голотоксин В<sub>1</sub> (2) (Maltsev et al., 1984, рис. 12.1). Структура основных компонентов гликозидной фракции, установленных японскими исследователями (Kitagava et al., 1976, 1978) и названных ими голотоксинами А и В, отличается от голотоксинов А<sub>1</sub> и В<sub>1</sub> по соотношению моносахаридных остатков.

Известно, что структура тритерпеновых гликозидов голотурий таксономически специфична (Левин и др., 1985, 1986; Калинин и др., 1994). Основные компоненты гликозидных фракций из голотурий семейства Stichopodidae содержат в качестве третьего моносахаридного остатка ксилозу, а не глюкозу (Maltsev et al., 1984). Следовательно, наиболее вероятно, что японские авторы ошиблись при определении соотношения моносахаридных остатков и установленные ими структуры нуждаются в исправлении.

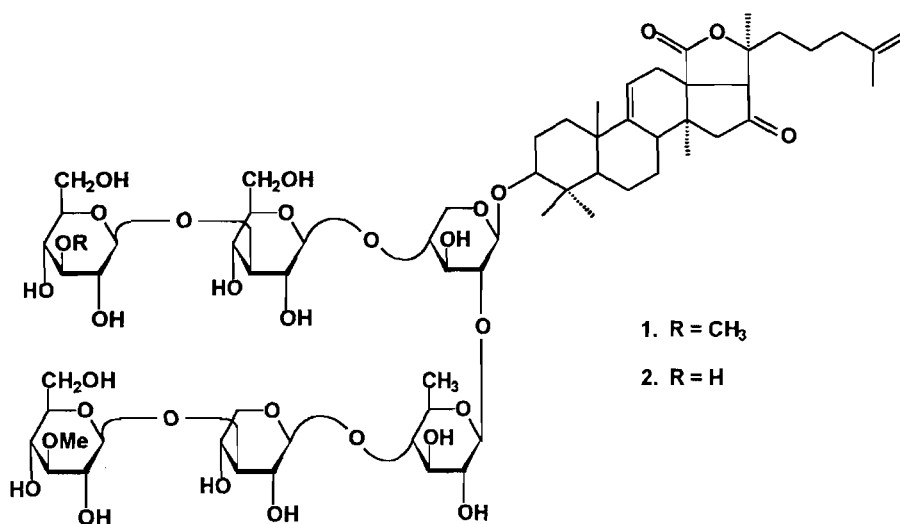


Рис. 12.1. Структура тритерпеновых гликозидов дальневосточного трепанга



Исследование биологической активности тритерпеновых гликозидов дальневосточного трепанга началось с работы А. Шимада (Shimada, 1969), который обнаружил их сильное антигрибковое действие. Антифунгальное действие гликозидов трепанга связано с их взаимодействием со стеринами клеточных мембран грибов. Действительно, добавление стерина в культуральную среду существенно уменьшает антифунгальное действие гликозидов (Анисимов и др., 1974). Голотоксин  $A_1$  вызывает утечку через мембраны клеток дрожжей *Sacharomyces carlsbergensis* ионов  $K^+$  и веществ нуклеотидного пула (Анисимов и др., 1981), аминокислот (Анисимов и др., 1978a) и ортофосфата (Щеглов и др., 1979). Голотоксин  $A_1$  оказывает ингибирующее действие на биосинтез РНК в *S. albicans* и *S. carlsbergensis* (Баранова и др., 1973). Голотоксин  $A_1$  ингибирует также биосинтез сквалена, ланостерина и эргостерина (Анисимов и др., 1978б). Было показано, что тритерпеновые и стероидные гликозиды влияют на ооциты, яйца и эмбрионы дальневосточного трепанга (Аминин и др., 1986).

Сотрудниками ТИБОХ ДВО РАН была изучена антигрибковая активность серии гликозидов, выделенных из дальневосточного трепанга (Мальцев и др., 1985). Было показано, что сульфатированный агликон, близкий по полярности к голотоксинам, не имел, в отличие от голотоксина, антифунгального действия, что свидетельствует о важном вкладе углеводной цепи гликозида в его антигрибковую активность. И. Китагава (Kitagava, 1988) показал, что химическая трансформация голотоксинов, ведущая к раскрытию 18(20)-лактонного цикла в агликоне, ведет к потере ими антифунгального действия, что свидетельствует о важной роли этого структурного фрагмента в обеспечении биологической активности.

Тритерпеновые гликозиды дальневосточного трепанга действуют на ранний эмбриогенез морских ежей. Голотоксин  $A_1$  (Anisimov et al., 1972, 1973; Анисимов и др., 1983) вызывает аномалии в развитии эмбрионов морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*, остановку дробления или лизис blastomeres. С помощью радиоактивных предшественников было показано, что голотоксин  $A_1$  ингибирует биосинтез ДНК, РНК и белков, причем ингибирование не носит характера прямого воздействия на соответствующие ферментные системы (Анисимов и др., 1977, Anisimov et al., 1978).

Исследовалось также противоопухолевое действие голотоксина  $A_1$  и других гликозидов из дальневосточного трепанга (Анисимов и др., 1983; Прокофьева и др., 1988). Было показано, что голотоксин  $A_1$  в дозах 1,25 и 2,50 мг/кг при внутрибрюшинном введении мышам ингибирует рост опухоли Эрлиха и саркомы-37 на 37—65 и 13—53% соответственно. А. М. Попов и соавторы (1981) добились увеличения чувствительности опухолевых клеток к голотоксину  $A_1$ , обрабатывая

их липосомами, содержащими холестерин. В низких концентрациях голотоксин  $A_1$  индуцировал утечку из опухолевых клеток ионов калия, а в более высоких — ионов калия, веществ нуклеотидного пула и белков (Прокофьева и др., 1988).

Для выявления механизма цитостатического действия гликозидов голотурий изучали ингибирование биосинтеза нуклеиновых кислот и белка в культуре костного мозга крыс (Анисимов и др., 1971). Введение голотоксина  $A_1$  в инкубационную среду (2,5—5 мкг/мл) ингибирует включение в кислотонерастворимую фракцию клеток  $^{14}\text{C}$ -аланина в большей степени, чем  $^{14}\text{C}$ -тимидина и  $^{14}\text{C}$ -уридина (Elyakov et al., 1972). Было показано (Прокофьева и др., 1981) отсутствие ингибирования включения  $^{14}\text{C}$ -аланина и аминоксил-т-РНК. Наиболее выраженное снижение радиоактивности при действии голотоксина  $A_1$  отмечено в интрацеллюлярном аминокислотном пуле, что указывает на значительное ингибирование поступления аминокислот из среды в клетку.

Было также показано что голотоксины  $A_1$  и  $B_1$  ингибировали АТФ-азу из мозга крыс на 40—60% (Gorshkova et al., 1989). По мнению авторов этой работы, такое действие гликозидов связано с образованием ими комплексов со стеринами мембранных препаратов АТФ-азы. Было также показано контрацептивное действие крыс гликозидной суммы из дальневосточного трепанга (Мац и др., 1990).

## Липиды

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

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

Установлено значительное увеличение под действием липидов трепанга времени свертывания крови. Эти наблюдения открывают

возможности «неспецифического» благоприятного воздействия на коагуляционные свойства крови, что имеет большое значение для лечения и профилактики атеросклероза. Было показано, что введение животным липидов трепанга приводит к благоприятному изменению белкового спектра крови. Морфологическое и гистохимическое исследования органов и тканей кроликов, которым перорально вводили липиды трепанга, показали значительное уменьшение количества липидных включений и изменение картины их распределения в стенке аорты и печени.

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

## Гексозамины

В начале 50-х гг. И. Таникава (Tanikawa, 1955a) обратил внимание на высокое содержание в тканях трепанга мукополисахарида хондроитинсульфата, имеющего высокую биологическую активность. Это соединение нашло применение в клинике при лечении атеросклероза и сопутствующих заболеваний. В опытах на животных установлено, что пищеварительный тракт содержит ферменты, способные разрушать хондроитинсульфат, входящий в состав гликопротеинов, с высвобождением свободных аминсахаров, которые вовлекаются затем в процесс обмена веществ. Это позволило Т. Н. Слуцкой (1972) высказать предположение, что действующим началом биологически активных углеводных комплексов типа хондроитинсульфата являются входящие в их состав аминсахара — галактозамин и глюкозамин. Установлено, что глюкозамин усиливает действие антибиотиков, задерживает рост некоторых злокачественных образований, применяется при лечении сердечно-сосудистых заболеваний (Николаева, 1969).

Общее количество гексозаминов в тканях дальневосточного трепанга (0,11—0,12% от сырого вещества) почти на порядок превышает их содержание в мясе рыб (не выше 0,017%). По мнению Т. Н. Слуцкой, именно высокое содержание в тканях трепанга хонд-

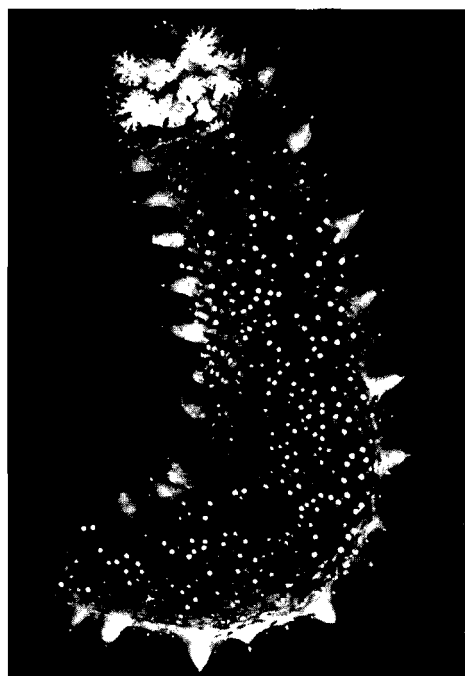
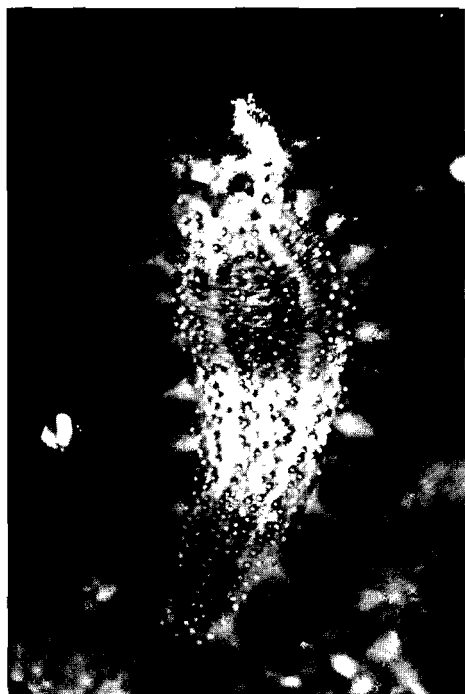
роштинисульфата определяет онкологическую ценность этого продукта. Разработанные в ИППРО технологические приемы позволяют значительно уменьшить потери этого соединения в процессе обработки трепанга (Слущкая, Леванидов, 1977).

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

Оральная жидкость из трепанга была изучена согласно пищевой теории и традиционной китайской медицинской науки (Li, Wang, 1992). Гидролизат из трепанга был гидролизован ферментами, очищен, обесцвечен и концентрирован. Оральная жидкость производилась смешиванием гидролизата с другими материалами. В жидкости содержатся пищевые и лечебные компоненты, более 4% свободных аминокислот, минералов и полисахаридов. Оральная жидкость может содействовать росту экспериментальных животных и увеличивать их физическую силу.

Экстракты из дальневосточного трепанга показывают и другие виды активности (Li et al., 1985; Мигас, Клеменченко, 1990).

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



Дальневосточный трепанг  
с брюшной стороны

## Искусственное воспроизводство

В последнее время биотехнология выращивания дальневосточного трепанга стремительно развивается. Трепанг растет очень медленно, и требуются значительные усилия для создания условий для его воспроизводства. Сейчас технология культивирования дальневосточного трепанга сильно продвинулась и имеется множество публикаций, посвященных этой теме (Kawai, 1981, 1982, 1983; Hota, Kawamura, 1983; Nomura, 1983; Study of the development... 1983; On the factors... 1984; Yanagibashi et al., 1984; Yanagisawa et al., 1984; Гаврилова, 1987; Мокрецова, 1987; Жирмунский, Левин, 1988; Мокрецова и др., 1988; Brief introduction to mariculture..., 1990; Sea cucumber culture... 1991; Liu et al., 1992; Ito, 1994; Брегман, 1994; James, 1996; Zulfigar et al., 1998, и мн. др.). Проект по культивированию близкого к дальневосточному трепангу вида *Parastichopus californicus* выполняются в США (I. Sutherland, перс. сообщ.) с 1996 г. Сид массой 5—9 г был выращен до массы в среднем 380 г (наиболее крупный — 713 г).

Исследования в области разведения трепанга начались несколько десятилетий тому назад. Япония начала заниматься воспроизводством в 30-х годах и добилась неплохих результатов. В 70-х годах в зал. Омура под Ниигатой хорошие результаты дало использование способа создания рифов для разведения трепанга. В последнее время в Японии создаются акватории для сохранения мальков и молоди трепанга, в которых делаются искусственные рифы для рыб, разводится морская трава, производится очистка воды и др.

В КНР в начале 50-х годов НИИ океана Академии наук и экспериментальная база водного хозяйства пров. Хэбэй проводили опыты по разведению дальневосточного трепанга. В зал. Машань пров. Шаньдун были выпущены производители трепанга общей массой в 250 кг. Залив очень богат морской травой *Zostera marina*, что создает прекрасные условия для роста мальков и молоди, поэтому в 60-х годах этот район превратился в базу для производства трепанга. В последнее время по мере развития технологии искусственного вы-

ранцивания мальков дальневосточного трепанга Китай в состоянии производить ежегодно до нескольких миллионов особей. В НИИ водного хозяйства «Хуан хай» Академии водного хозяйства КНР, в НИИ по разведению гидробионтов пров. Шаньдун и в НИИ морских ресурсов пров. Ляонин добились очевидных результатов в воспроизводстве трепанга (Разведение дальневосточного трепанга, 1988).

В 50-х гг. предпринимались попытки использовать для воспроизводства трепанга высокую регенеративную способность этой голотурии: тело трепанга разрезали на части и помещали их на дно на небольшую глубину (Чжан Фын-ин, У Бао-линь, 1958; Сное, 1963). Недостающие части тела через 6—8 мес. восстанавливались, но очень небольшие темпы роста делают этот способ бесперспективным для производственных целей. Таким образом, основным способом воспроизводства трепанга является выращивание его молоди из личинок.

### **Сбор личинок в естественных условиях**

Сбор личинок дальневосточного трепанга непосредственно в море в ряде зарубежных стран, особенно в Японии, получил большое развитие. Особенности технологии являются простота оборудования, небольшие инвестиции, низкая себестоимость. Обзор результатов таких работ приведен в работе китайских специалистов (Разведение дальневосточного трепанга, 1988).

В процессе создания фермы мальков важно количество и качество производителей. Однако в некоторых морских акваториях это не является решающим фактором — период, когда личинки плавают, составляет около 10 сут., из-за влияния течения могут образоваться места, где при наличии трепангов-производителей отсутствуют мальки, а там, где производителей нет либо их количество незначительное, мальки присутствуют. Район окончательного оседания личинок в значительной степени определяется закономерностями движения воды в этом месте.

Период прикрепления мальков в различных районах в основном стабилен, но время наиболее активного прикрепления зависит от конкретной обстановки. Если вода богата кормом и температура рано повышается, то половые продукты трепанга созревают быстро, икрометание происходит также сравнительно рано. Вымет икры наступает при температуре воды 16—17°С и может продолжаться до 1 мес. При температуре воды выше 20—22°С вымет икры в основном завершается и трепанги впадают в летний гипобиоз.

Участки сбора личинок делятся на два типа: а) имеющие большое количество производителей, что соответствует условиям внутреннего

залива, и б) вновь образованное место вывода мальков, когда большое количество производителей пришло из других районов.

Сдвиг районов концентрации мальков в прибрежной полосе  $S$  связан с движением воды при приливах и отливах и с продолжительностью периода плавания личинок:

$$S = T V,$$

где  $T$  — период плавания,  $V$  — скорость перемещения личинок.

Количественные характеристики собранных личинок  $S_{\text{собр}}$  определяются формулой

$$S_{\text{собр}} = S_0 - (S_{\text{сн}} + S_{\text{пог}}),$$

где  $S_0$  — количество особей, появившихся в результате размножения,  $S_{\text{сн}}$  — количество снесенных,  $S_{\text{пог}}$  — количество погибших.

Соотношение  $S$  с количеством трепангов-производителей в акватории в расчетном году  $N_0$ , количеством самок и самцов  $f$ , плодовитостью каждой особи  $P$ , коэффициентом выхода из икринок  $h$  выражаются формулой

$$S_0 = N_0 f P h.$$

Хорошие условия при сборе личинок во многом зависят от правильного выбора морской акватории. Изменения приливных течений не должны быть значительными, время приливов и отливов примерно одинаково, их скорость не более 40 см/сек. Обычно в заливах самая большая скорость воды отмечается в середине времени наступления прилива либо отлива, самая малая — при наступлении полного прилива либо в момент наибольшего спада воды. В таких районах влияние морского течения незначительно. Район миграции плавающих личинок невелик, поэтому район концентрации молодых особей также сравнительно устойчив.

В последнее время в таких районах Японии, как зал. Омура в Нагасаки и побережье Оура о-ва Сакусима, развертываются экспериментальные работы и осуществляется сбор личинок в естественных условиях в промышленном масштабе.

Зал. Омура — закрытая акватория общей площадью 311 км<sup>2</sup> — исторически весьма благоприятен для выращивания трепанга. В последнее время здесь наметилась тенденция снижения годового производства трепанга. В общем количестве «зеленый» трепанг составляет 90%, «красный» — 10%. Период полового созревания трепанга в заливе начинается в начале марта, в конце апреля достигает своего пика, а в мае заканчивается. Обычно в конце апреля — середине мая температура воды составляет 15—20° С. В это время для получения половых продуктов используют способ температурной стимуляции.



В качестве орудий сбора мальков используют крупные садки диаметром 45 см и ячейками 3 см. В каждый садок кладут 5 кг створок устриц (120—130 шт.). Садки помещают на глубине 1—4 м, на одну веревку по 2 клетки. Тросы с укрепленными на них садками закрепляют с помощью якоря.

Период полового созревания «зеленых» трепангов наступает в начале марта и продолжается до конца мая, пик приходится на апрель. Лучшие результаты наблюдались на глубине свыше 2 м при длине каната 24 м, с расстоянием между отвесами 0,75 м. На каждую корзину приходится от 10 до 131 особей. Оседание личинок происходит в начале июня. В начале августа средняя масса трепанга составила 0,11—0,61 г, в конце октября 0,78—3,33 г.

На побережье о-ва Сакусима у г. Аити половое созревание «зеленого» трепанга наблюдается с апреля по июнь, «красного» — с марта по апрель. Использовались коллекторы из сетки, установленные на глубине 3—4 м на песчаном дне в марте—апреле. В нижней части помещали субстрат для мальков — волокна кокоса, старую сетку, створки устриц и др. На одну веревку подвешивали две корзины. Двадцать таких веревок составляли одну группу, которые по пять штук (т. е. 100 веревок) подвешивались на поплавков. Расстояние между поплавками составляло 5 м. На коллекторах было обнаружено 13,4—19,7 особей трепанга.

Для определения возможного влияния размеров ячейки сетки на продуктивность сбора мальков использовали нитяные клетки с ячейками 21, 12 и 5 мм, а в качестве субстрата старые сетки и створки устриц. Оказалось, что в клетках со створками устриц чем крупнее ячейки, тем больше мальков, а там, где использовали старые сетки, — наоборот.

### **Технология выращивания**

Молодь трепанга принципиально можно получать двумя путями: а) сбором ее с коллекторов, выставленных в море в период естественного нереста голотурий; б) выращиванием из личинок, полученных в результате нереста производителей в искусственных условиях. В некоторых районах с одного стандартного коллектора для сбора личинок гребешка собирают 300—700 экз. молоди трепанга. На специальных коллекторах, в которых в качестве наполнителя используется анфельция, численность трепанга еще выше.

При получении личинок в искусственных условиях одной из важнейших операций является искусственное оплодотворение. Впервые успешные эксперименты по искусственному оплодотворению яиц трепанга были проведены в Японии в 1937 г., а в 50-х гг. японские ученые вырастили в лабораторных условиях молодь трепанга (Imai

et al., 1950). В 1954 г. искусственное оплодотворение яиц дальневосточного трепанга было освоено на экспериментальной базе в Китае.

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

Основные приемы проведения искусственного оплодотворения яиц дальневосточного трепанга *in vitro* следующие: 1) голотурий помещают в сосуд с морской водой на 3—4 сут., температура воды должна быть на 12° С выше, чем в море; 2) на спинной стороне животных делают разрез и извлекают половые железы, которые помещают (раздельно мужские и женские) в стаканы с профильтрованной водой; 3) пинцетом разрывают женские половые железы, высвобождая яйцеклетки; 4) яйцеклетки отфильтровывают через грубую марлю или газ и проводят оплодотворение. Сперму добавляют пипеткой в количестве 2—3 капель, затем содержимое сосуда перемешивают стеклянной палочкой.

Для стимуляции созревания половых продуктов производителей помещают в сосуды, температура в которых равна температуре воды в море. После адаптации в течение 1—2 сут. температура воды постепенно (на 1—2° С в сутки) повышается до 25° С; более высокая температура (27—29° С) отрицательно сказывается на состоянии половых продуктов. Оптимальная плотность посадки производителей — 1 экз. на 5 л воды при условии хорошего аэрирования воды и полной ежесуточной ее смены. В один сосуд для большей вероятности попадания в него особей обоих полов следует помещать не менее 8—10 животных. При соблюдении условий содержания производителей обеспечивается почти 100%-ное оплодотворение яиц. Температурная стимуляция позволяет вызывать нерест на 1,5—2 мес. раньше, чем в естественных условиях.

Яйца дальневосточного трепанга несколько тяжелее воды и оседают на дно сосуда, поэтому при инкубировании в производственных масштабах могут потребоваться устройства для поддержания их во взвешенном состоянии. Наилучшие результаты культивирования были достигнуты при плотности посадки яиц в инкубационный сосуд около 1,5 тыс. на 1 л воды. При значительном повышении плотности посадки снижается выход нормально развитых личинок и увеличивается неравномерность их развития. При температуре воды 21—23° С наиболее быстро развивающиеся личинки заканчивают метаморфоз на 10—12-е сут. с момента оплодотворения, а основная масса превращается в молодь на 12—16-е сут.

В ТИНРО-центре (г. Владивосток) была разработана принципиальная схема культивирования дальневосточного трепанга (Мокрецо-

ва, 1973, 1977, 1978, 1987, 1996; Мокрецова и др., 1988). В 1978 г. в Приморье был введен запрет на все виды промысла трепанга (кроме контрольного лова), однако он не дал до настоящего времени положительных результатов. Основными причинами является нарушение биологического потенциала вида, что подтверждается низкой численностью личинок в планктоне (которые, как правило, встречаются в течение 2—6 сут. за весь период), наблюдающийся в настоящее время цикл неблагоприятных для воспроизводства лет и загрязнение вод залива. В настоящее время подобрано 24 участка, пригодных для создания трепанговых плантаций, на которых можно разместить около 70 млн. экз. трепанга. Потенциально в зал. Петра Великого можно разместить 100—150 млн. экз. трепанга (Мокрецова, 1989).

При выращивании дальневосточного трепанга очень важна технология разведения кормовых организмов. Согласно данным С. Ито и Х. Китамуры (Ito, Kitamura, 1998) имеются три важных шага в разведении перифитонных диатомовых на рифленых пластинах (40×32 см), проверенных в 15-тонных танках:

1) добавление пищевых солей (аммонийный сульфат, суперфосфат, Clewat 32 и силикат натрия) при контролируемой интенсивности света;

2) отмывание морской водой под высоким давлением и переворачивание пластин один—два раза в неделю;

3) устранение копепод, которые питаются диатомеями, применяя пестицид трихлорфон (0,5—1,0 ppm); в результате можно культивировать мелких перифитонных диатомовых, таких как *Navicula*, *Amphora*, *Achnanthes* и *Nitzschia* при плотности более миллиона клеток/см<sup>2</sup> на пластинах в течение двух месяцев.

При культивировании при низкой температуре дневной пищевой рацион дальневосточного трепанга составлял в одном из опытов 0,184 г для взрослых, 0,165 г для 1-леток, 0,317 для 2-леток, 0,315 для 2—3-леток, 0,412 для 3-летних и более старших животных. Состояние их пищеварительной трубки было нормальное. Средний дневной прирост массы тела составил 0,543 г для 1-леток, 0,410 для 2-леток, 0,87 для 2—3-леток и 0,06 г для более старших животных (Li et al., 1996).

Освобождающиеся личинки искусственного нереста должны размещаться в местах с медленным течением, камнями и большим количеством *Zostera marina* на глубине 2—4 м. Масса мальков в пределах 16—85 г, через два года — в основном 56—125 г (Liu et al., 1988).

По данным, приведенным К. Аракавой (Arakawa, 1990), после отлова родителей в сезон икрометания по меньшей мере одна неделя необходима для прекращения питания животных и индуцирования нереста, для чего используют комбинацию воздействия высоких и низких температур. Когда аурикулярия достигает длины 600 мкм, необходимо ежедневно менять две трети воды в емкости.

Личинок кормят отдельными видами или смесью диатомовых водорослей *Chaetoceros gracilis*, *Isochrysis galbana* и *Monochrysis lutheri*. Некоторые данные приведены в табл. 13.1.

Таблица 13.1. Результаты экспериментов по выращиванию двух коммерческих форм дальневосточного трепанга

Параметр	1983 г.		1986 г.	
	«Зеленая»	«Красная»	«Зеленая»	«Красная»
Индукцированный нерест				
Дата нереста	30,05	6,05	14,05	3,06
Температура воды, °С	20	18—22	15—19	17—19
Количество яиц ( $\times 10^4$ )	400	400	800	200
Масса тела производителей, г	60—390	200—750	95—265	240—630
Выращивание				
Период	31,05—10,06	17,05—5,06	22,04—3,06	6,05—3,06
Температура воды, °С	20—21	20—22	21—22	21—22
Количество личинок ( $\times 10^4$ )	29	160	500	100
Выжило аурикулярий 500 мкм ( $\times 10^4$ )	27	70	210	0
аурикулярий 700 мкм ( $\times 10^4$ )	26	52	25	—
долиолярий ( $\times 10^4$ )	22	26	15	—
долиолярий, %	75,9	16,3	3,0	—

Для искусственного сбора сида наиболее удобны пластины из винилхлорида или поликарбоната. Аурикулярий переносят из личиночного танка в ювенильный для подращивания. На рифленых пластинах выращивают прикрепленных диатомей ( $1000\text{--}3000$  кл./мм<sup>2</sup>). Дальнейший рост диатомей контролируется интенсивностью света, в емкости также необходимо добавлять *Chaetoceros gracilis* или замороженных диатомей.

Коллекторы сида (рис. 13.1) устанавливают, когда выживаемость долиолярий превышает 70%. Рифленые пластины размещают горизонтально. В ходе оседания критическим моментом является аэрация. Воду осушают через полдня после установки коллектора сида, процеживая через сетку. В ходе сбора сида постоянно добавляют пищу — *Chaetoceros gracilis*. В первые двое суток их количество составляет  $5000$  кл./см<sup>3</sup>, в третьи  $10000$  кл./см<sup>3</sup>, затем количество увеличивают.

При подращивании молоди она требует значительного внимания из-за очень небольших размеров (длина тела  $0,3\text{--}0,4$  мм), малой подвижности и повышенной чувствительности. Для кормления ис-

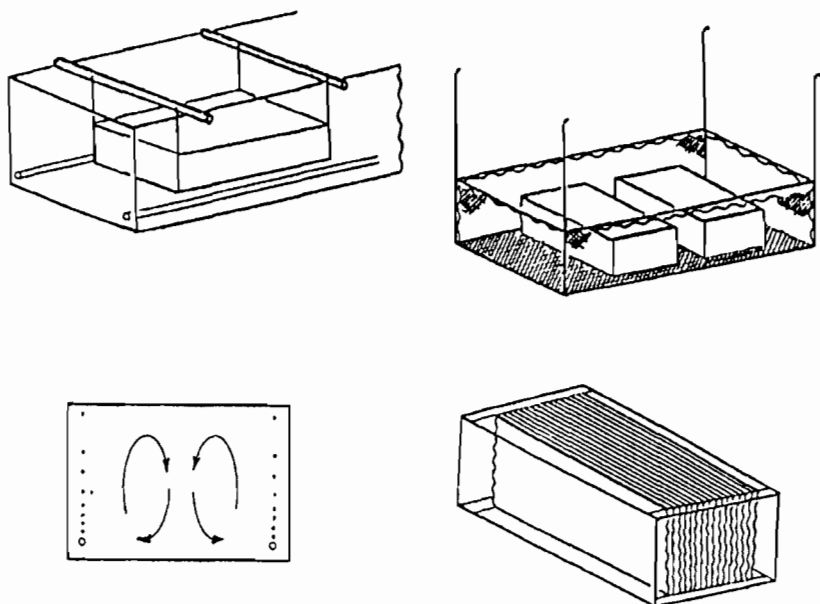


Рис. 13.1. Устройство коллекторов для подращивания сита

пользуются: при длине тела молоди до 1 мм — только *Chaetoceros gracilis*, 1—2 мм — *Ch. gracilis* и мороженые диатомеи, >2 мм — только мороженые диатомеи, >10 мм — порошок из *Eusenia bicyclis*. Для получения 0,1-граммового сита необходимо 1200 л (2 млн. кл./см<sup>3</sup>) стартовой пищи — *Ch. gracilis* или *Melosira sp.* По достижении массы 0,1 г крупных особей удаляют. Мороженых диатомей дефростируют и перемешивают, для чего необходима хорошая аэрация. Сид помещают по 1—2 тыс. в полиэтиленовые мешки с 6—7 л морской воды и отправляют на рынок. В табл. 13.2 показан сбор сита и уровень выживания ювенилов.

Таблица 13.2. Показатели оседания и выживания двух форм молоди

Количество ( $\pm 10^4$ )	1983 г.		1986 г.	
	«Зеленая»	«Красная»	«Зеленая»	«Красная»
Долиолярии	22	26	56	15
Молодь 0,3—0,4 мм	18	10	46	6
0,75 мм	7	8,1	30,9	—
1,0 мм	3,8	6,9	16	4
2,0 мм	2,3	4,4	9	3,2
4,0 мм	2,1	2,7	7,5	2,6
Сбор сита*, %	81,8	38,5	82,1	40,0
Примечание. * Отношение числа ювенилов (0,3—0,4 мм) к числу долиолярий				

Для промежуточной культуры пластиковый садок с 1-миллиметровой сеткой погружают в море или в танк (табл. 13.3).

Таблица 13.3. План выращивания в промежуточной культуре

Период	Вид корма	Количество сеида	Масса, г	Размер, мм
Июль	Нет	500—350	0,05—0,1	—
Сентябрь	Сухая <i>Eusemia bicyclis</i>	—	1,0	20
Октябрь—ноябрь	—	250—300	1,0	30—40

Результаты выращивания на 14-ти экспериментальных участках (16 000 особей) были следующие:

Выживание, %	Общая масса, г	Масса одной особи, г	Прирост массы
46,2±20,8	10 601	1,43±0,48	794±267

В 1972—75 гг. методом увеличения температуры для стимулированного освобождения спермы и продукции яиц было получено около 170 000 голотурий. Ювенилы искусственно выращивались в бетонных прудах, питаясь сухой пудрой из различных водорослей (*Enteromorpha*, *Sargassum thunbergi*, *Rhodomela confervoides* и др.) и местной пищей «Фу-ни» — соскребаемый с камней зеленовато-коричневый ил, богатый диатомовыми водорослями и органическими остатками. Голотурии достигали половой зрелости за два года (A study..., 1976).

В одном из экспериментов плотность постличинок на пластинах оседания была около 1,0 экз./см<sup>2</sup> (Sui et al., 1986). Уровень выживания был 25—30% после выращивания в течение месяца в текущей воде. Постличинки в поздний период (3—5 мм в длину) выращивались в садках с проточной водой, в качестве корма использовали водоросли *Sargassum thunbergi* и искусственный корм. В общем продуцировалось 4335 экз./м<sup>2</sup> молоди со средней длиной тела 23,7 мм.

Эксперименты, связанные с перевозкой голотурий на север Китайского моря, выполнялись на трансплантатах из южного Китая. В бетонном танке взрослые и молодь развиваются очень хорошо при температуре 27—29° С. Через 4 мес. взрослые достигли половозрелости. Нерест происходил дважды в апреле 1978 г. Оплодотворенные яйца развились в более чем 20 000 ювенилов, которые в августе имели около 2 см в длину. Пища личинок состояла главным образом из *Dicrateris shanjiangensis*, *Platymonas*, *Nitzschia*, *Bunaliella*, *Dicrateria* (Xiao, Gu, 1981).

Хорошие результаты по выращиванию дальневосточного трепанга были получены в экспериментах, описанных японскими исследователями Э. Икедой и К. Катаямой (Ikeda, Katayama, 1982, 1988). Для оседания применяли полиэтиленовый танк емкостью 1000 л

(1 т) с дном, затянутым планктонной сетью. В танк помещали 529—1300 экз. молоди дальневосточного трепанга длиной тела 0,3 мм. По второму методу осевшую молодь содержали в танках с уложенной на дно галькой. Применяли танки 2,4×5,3 м (9-т танк) и 0,8×1,1 м (0,4-т танк). В танк помещали 31 000 и 1500 осевшей молоди, соответственно. В качестве корма использовали диатомеи, прикреплявшиеся к гальке для питания.

В качестве производителей использовали «зеленый» дальневосточный трепанг массой 440—1125 г, собранный у берегов Ушимато. Голотурий помещали в бетонный бассейн, питались они диатомеями до раннего апреля, когда были перенесены в танк с температурой на 5°С выше и стимулированы для индукции отложения яиц. Через 50 мин начали реагировать самцы, через 60 мин — самки. После 2,5 ч 5 самцов выпустили сперму и 5 самок начали нереститься. В апреле  $100 \times 10^4$  аурикулярий были перенесены в танк и через 12—13 сут. они метаморфизировались в долиолярий. Через 26—27 сут. было собрано  $24,4—40,7 \times 10^4$  молоди трепанга длиной тела 0,2—0,3 мм. Через 90 сут. было выращено 6000 особей со средней длиной тела 3,4 мм.

Рост до 1 мес. был сравнительно хорошим, но затем он почти не наблюдался. Сетка на дне быстро засорялась пищей и экскрементами, поэтому ее заменяли на более крупную. В экспериментах по выращиванию много особей погибли вначале и количество после 19 сут. уменьшилось наполовину. Через 75 сут. длина тела животных была 3,0 мм, выход — 9,5%. Задержка роста наблюдалась из-за недостатка пищи, вызванного конкуренцией за пищу с копеподами, которая увеличилась в течение периода выращивания.

В мае молодь трепанга поместили в 9 и 0,4-т танки (табл. 13.4). Через 126 сут. выращивания 114 экз. молоди длиной тела 16,5 мм были получены из 9-т танка и 46 экз. длиной тела 30,8 мм — из 0,4-т танка. Выход был 0,4 и 3,1%, тогда как в предыдущий год он составлял 1,5%.

Таблица 13.4. Результаты выращивания осевшей молоди голотурий

Размер танка, т	Посаженные особи		Собранные особи				Температура, °С
	Количество	Длина, мм	Количество	Выход, %	Длина, мм	Масса, г	
9	31 000	0,3	114	0,4	16,5	0,16	16,3—29,7
0,4	1500	«	46	3,1	30,8	0,86	16,8—29,6

Результаты опытов по получению и выращиванию личинок дальневосточного трепанга приводят С. Ито и Х. Китакура (Ito, Kitamura, 1998). Взрослых голотурий отлавливали в море в январе, а затем выращивали около трех месяцев. Размножение перифитонных диатомей на волнистых пластинах начинали в феврале, их выращи-

квали до плотности более 1 млн. кл./см<sup>2</sup> в течение двух месяцев. В апреле индуцировали нерест производителей и личинок подращивали до жизнеспособной стадии около двух недель. После метаморфоза на пластинках ювенилы питаются перифитонными диатомеями и растут до 10—20 мм в течение трех месяцев. Этих животных транспортировали и освобождали в море с июля по август.

Около 100 взрослых трепангов (по 300 г каждый) выращивались в 2 т танке с водорослью *Undaria pinnatifida* при температуре 12—18° С. В апреле проводили исследование гонад. Когда гонадный индекс и диаметр ооцитов превышали 20 и 149 мкм соответственно, нерест индуцировали нагревом воды до +5° С. Было найдено, что оптимальная плотность сперматозоидов для оплодотворения 5—10×10<sup>4</sup> кл./мл, или 1—2×10<sup>3</sup> кл. на яйцо.

Личинки трепанга превращаются в долиолярий при 20° С, питаюсь планктонными диатомовыми *Chaetoceros gracilis* около двух недель. На 11-е сут. размер тела аурикулярии достигает максимума — 900 мкм, после чего он падает до 500 мкм и наступает стадия долиолярии. Метаморфоз долиолярии в молодого трепанга ускоряется при высокой плотности перифитонных диатомовых, которая для индуцирования более чем 50% личиночного метаморфоза должна превышать 200 000 кл./см<sup>2</sup>.

После проведения метаморфоза на пластинах в апреле ювенилы питаются на перифитонных диатомеях около 3 мес., вырастая до 10—20 мм в 15-тонных танках при 18—26° С. Важно уменьшать плотность ювенилов добавлением в танк других пластин. В июле и августе животных вывозят и освобождают в море. Некоторое количество ювенилов переносят в отделенный дамбой пруд с песчано-илистым дном, где они растут до 80—150 мм в год.

Чтобы подготовить значительное количество мальков трепанга для выпуска в море, необходимо их длину довести с 1 до 3 см, что является целью промежуточной стадии выращивания трепанга. Ниже представлено, как это делается в г. Сидзукава преф. Мияги. Здесь были проведены опыты по выращиванию с использованием трех типов кормления — морскими водорослями, комбинированными кормами и без дополнительных кормов. Использовали видоизмененные корзины, предназначенные для выращивания халиотиса, размером 60×60×30 см. В каждой корзине, где были помещено 30 молодых особей трепанга, за счет естественного поступления органики и диатомовых водорослей через три месяца мальки достигли длины 3 см при начальной в 1 см.

По достижении мальками длины 10 мм их поместили для дальнейшего выращивания в корзины с плотностью 100, 250, 500, 750 и 1000 особей в каждой. В октябре 1985 г. начали выращивание до промежуточной стадии; кроме того, мальков с плотностью 500 осо-



бей в корзине (всего 3 корзины) поместили в зал Хосоура. Результаты показали неодинаковый период выращивания до промежуточной стадии при разной плотности (табл. 13.5).

Таблица 13.5. Время выращивания при разной плотности

День проверки	Рост, мм	Плотность, экз.				
		100	250	500	750	1000
14.10.1985	Средняя длина Рост	11,6 6—25	11,0 5—25	11,8 6—24	11,6 5—25	10,9 4—25
11.12.1985	Средняя длина Рост	25,4 15—48	25,7 12—50	23,7 13—43	23,2 11—35	21,7 14—38
10.01.1086	Средняя длина Рост	32,5 17—56	30,9 15—46	25,6 17—46	24,9 14—32	22,3 12—40
29.01.1986	Средняя длина Рост	34,3 24—61	32,8 22—50	27,4 18—43	25,2 18—33	23,0 15—41
	Доля живых, %	100	81,2	95,4	100	91,7

После двух месяцев в каждой экспериментальной корзине особи выросли на 21,7—25,7 мм, т. е. по мере увеличения плотности их способность к росту убывает. При увеличении плотности свыше 500 особей скорость роста заметно падает. Результаты выращивания трепанга до промежуточной стадии (30 мм) в течение 3—3,5 мес. показали, что после 3 мес. достигнуть длины в 30 мм можно при плотности примерно в 300 особей в корзине, а после 3,5 мес. — максимально в 400 особей. Кроме того, 1500 особей трепанга, выпущенных в море, к концу января достигли длины 26—29 мм.

Часть мальков с плотностью 30 особей в корзинах выращивались до промежуточной стадии без дополнительного питания. После года они в среднем достигли длины в 8,4 см, самые крупные были длиной 13 см. В Японии трепанг длиной 15 см является товарным, поэтому через два года можно осуществлять их промышленный вылов.

Необходимость выращивания трепанга до промежуточной стадии определяется по результатам выпуска в море. Положительным моментом выпуска в море является то, что степень выживаемости мальков заметно повышается и выживаемость молодых особей (еще не поменявших цвет) в сравнении с особями массой около 1 г (3—4 см длиной) намного увеличивается.

### Выращивание полностью в море

Выращивание трепанга является особым производством. До 20-х годов в зал. Микава (Япония) добывалось большое количество трепанга, но в последние годы объем производства стал спадать. Для

восполнения запасов была развернута большая экспериментальная программа. Для выращивания используются пластмассовые круглые корзины. Снаружи корзины с двух сторон подвешивается 8 камней по 800 г каждый для утяжеления и сохранения устойчивости на дне; используется 12 корзин.

Из 3000 искусственно выращенных мальков, привезенных в декабре 1984 г., 1300 непосредственно было выпущено в море, а 1700 оставшихся поместили в корзины для выращивания. В качестве корма использовали сухие водоросли саргасс и ульва. Каждый месяц животных осматривали и измеряли. Средний рост за три месяца увеличился в 2,3—4,7 раз. Выживаемость повышалась по мере роста. В корзинах со значительным количеством маленьких трепангов выживаемость была низкой. Самая крупная особь достигла длины 14 см, но большинство росло очень медленно.

Два типа коллекторов сита (Aragawa, 1990) показаны на рис. 13.2. Пластины из винилхлорида или поликарбоната показали себя как лучший тип коллектора, несмотря на высокую цену.

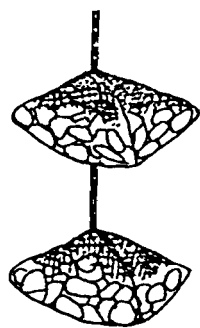
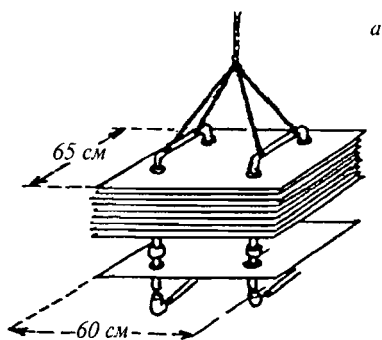


Рис. 13.2. Конструкции коллекторов для сбора личинок  
 А — пакет из 10 рифленых пластин из винилхлорида или поликарбонатных пластин; Б — коллектор с устричными створками

## Искусственные водоемы для выращивания

В 1-м морском НИИ при Океаническом управлении КИР в 1986 г. на ферме г. Вэйхая в зал. Шуаньдао начали выращивание трепанга. В бассейн глубиной свыше 3 м с естественным трепанговым рифом было выпущено 10 тыс. мальков. Наблюдать их подращивание далее не удалось, что, видимо, было связано с отсутствием

рифа для отдыха. В связи с этим в экспериментальном бассейне было создано 74 ряда трепанговых рифов двух типов из черепиц. Каждый ряд имел три этажа черепичных пластин, расстояние между рядами 50 см, каждые три ряда разделялись расстоянием до 1 м. Высота трепанговых рифов доходила примерно до 30 см.

Мальки трепанга длиной примерно 1 см были помещены в пластмассовые ящики многоразового пользования. Ящики покрыли полиэтиленовой пленкой для защиты от ветра, в январе сверху был добавлен теплоизоляционный пенопласт. В мае 1986 г. 1300 мальков трепанга длиной 5—6 см были выпущены в водоем. Плотность выпуска составила: 5—7 шт./м<sup>2</sup> (площадь 50 м<sup>2</sup>), 3—4 шт./м<sup>2</sup> (200 м<sup>2</sup>), 1 шт./м<sup>2</sup> (400 м<sup>2</sup>) и свободный район (1000 м<sup>2</sup>).

В ноябре 1987 г. водоем был осушен. Всего было собрано 1200 шт. трепанга, выживаемость составила 35%. В их числе 150 особей в среднем имели массу 179,6 г; масса 600 особей составила 50—120 г; оставшиеся 440 имели массу 21—50 г. Самые крупные имели длину 25 см, массу до 410 г. Первые опыты показали, что оптимальной длиной тела мальков трепанга для выпуска является свыше 1 см, лучшее время выпуска — сентябрь того же года. Мальков длиной около 1 см лучше всего помещать в сеточные мешки или корзины для выращивания, а длиной 4—5 см просто выпускать в море.

### **Перспективы искусственного выращивания**

В КНР ежедневно выращивается до несколько миллионов мальков дальневосточного трепанга. НИИ морских ресурсов пров. Ляонин, используя в 1984 г. метод выращивания с помощью промываемых корзин, в начале ноября на каждом квадратном метре в среднем вырастил до 4300 мальков средней длиной 2,37 см. В последние 2—3 года при проведении широкомасштабных опытов по искусственному разведению мальков в бетонных бассейнах здесь добились выращивания 15 000—25 000 шт./м<sup>2</sup> мальков длиной свыше 1 см.

Мальков трепанга, выращенных в лабораторных условиях до примерно 1 см, можно предварительно поместить в море для выращивания до промежуточной стадии. В качестве корзин для выращивания можно использовать сетчатые коробки или круглые пластмассовые ведра. В начальный период используется полипропиленовая сетка с ячейками 0,5—0,6 мм, в дальнейшем по мере роста животных сетку можно менять. Для лучшего вентилирования и обмена воды в дощечках просверливаются небольшие отверстия.

В настоящее время НИИ морских ресурсов пров. Ляонин уже производит искусственные комбикорма для мальков трепанга. Их себестоимость довольно низкая, а результаты роста удовлетвори-

гельные. Сейчас можно использовать водоросли и искусственные комбикорма. Внесение водорослей позволяет смягчить влияние течения, увеличивает количество планктона в корзине и является хорошей дополнительной подпиткой для трепанга; внесение же комбикормов позволяет полностью удовлетворить потребности в пище.

В связи с тем что на севере КНР период выращивания до промежуточной стадии приходится на зиму, корзины необходимо погружать на глубину 3—4 м либо ставить на морское дно. Весной усиливают контроль за корзинами и их своевременно чистят, чтобы избежать забивания ячеек сетки; одновременно корзины снаружи очищают от планктона и грязи. В зависимости от размеров особей следует менять сетки. В каждую корзину можно помещать 400—500 или более (но не свыше 1000) мальков в зависимости от размеров. После выращивания до промежуточной стадии обычно проводят отбор трепанга длиной примерно 3 см и помещают их в море для дальнейшего выращивания.

*Выращивание на море с помощью плотов.* Мальков, выращенных до промежуточной стадии, можно использовать для размножения или для выращивания в море с помощью плотов. Корзины для выращивания подвешивают к низу плота. В каждую корзину можно помещать до 100 особей, по мере их роста требуется делать отбор, при достижении товарных размеров в каждой корзине можно выращивать 30—50 особей. За 1,5 года вполне возможно выращивание трепанга до размеров 15—20 см.

*Выращивание в бассейне.* Выращивание в бассейне более удобно с точки зрения регулирования, предполагает меньше капиталовложений и дает более быстрый эффект. Можно сочетать с выращиванием креветок.

*Выращивание в проточной воде на берегу.* Так как трепанг впадает летом в анабиоз, в этот период примерно в течение 100 сут. он не двигается и не принимает пищу, поэтому его рост несколько замедляется. Выращивая трепанг на берегу, можно летом снизить температуру воды до 15—17° С, что позволит избежать впадения его в анабиоз. Это даст возможность не только увеличить на 100 сут. период его кормления, но и за время чуть больше года может позволить вырастить его до товарных размеров.

В России разработаны несколько вариантов технологии выращивания дальневосточного трепанга (Масленников, перс. сообщ.).

1. Подращивание до одного года в подвесных коллекторах или коллектор-садках. Метод предусматривает сбор личинок и подращивание мальков до одного года без предварительного пересаживания в садки. Оседающие личинки развиваются до стадии мальков, в дальнейшем их выпускают на дно на естественные или специально подготовленные донные участки.

2. Подращивание в подвесных садках до 2—3 лет. Может осуществляться как с пересадкой, так и без пересадки мальков. Метод позволяет получать наиболее жизнестойкую молодь трепанга для пополнения естественных популяций.

3. Подращивание на искусственных донных сооружениях. Осуществляется сбором личинок на коллекторных установках и выпуск их в контролируемые условия на искусственные донные сооружения.

4. Подращивание на донных коллекторах. Предусматривает сбор личинок и подращивание на донных сооружениях без пересадок.

5. Подращивание на искусственных донных сооружениях — рифах.

## Увеличение численности

### Особенности выбора и условия участка размножения

Залог успешного разведения — правильный выбор участка. Обычно выбирают закрытые от ветра и глубоко врезанные заливы. Вода должна быть чистой, течение медленное, хорошо, если имеются места с водоворотами. Глубина должна быть 3—15 м, обычно на уровне 10 м. Если мальки очень мелкие, их следует вносить рядом с берегом или в местах с богатой растительностью (*Zostera marina*).

Взрослые особи трепанга в большинстве встречаются на скалистом, каменистом и илисто-песчаном дне. Камни и скалы особенно необходимы трепангу при смене погоды или когда он впадает в анабиоз. Для образования больших скоплений также необходимо, чтобы вода была богата планктоном. Прекрасными условиями для жизнедеятельности трепанга обладают районы, имеющие в большом количестве морскую растительность, такую как *Zostera marina*, саргассы.

Размеры «зеленого» трепанга и его местонахождение тесно связаны с глубиной. Особи общей массой тела менее 50 г в большинстве случаев обосновываются на мелководье в прибрежной полосе; 50—100 г — на глубине 5 м; 100—150 г — на 5—10 м; 150—200 г — на 10—15 м; свыше 200 г — на глубине 15 м. По мере своего роста трепанг передвигается в районы с большими глубинами.

### Пути и способы совершенствования размножения

Обычно выделяют два направления: первое — внесение взрослых особей, второе — внесение мальков. Исследования, проведенные в НИИ марикультуры пров. Шаньдун показали, что из выпущенных в море 3,15 млн. мальков длиной 0,5 см выживание до длины 9,95 см составило 0,4—0,6%; из 100 тыс. шт. мальков длиной 1 см до 9,5 см доросли 12,8—18,5%. В лабораторных условиях можно в течение года вырастить молодь трепанга длиной 1,5—2 см при непрерывном увеличении их количества. Например, НИИ водного хозяйства «Хуан-

хай» выростил в 1984 г. 16 800 шт./м<sup>2</sup> трепанга, самым высоким был показатель 24 000 шт./м<sup>2</sup> (при средней их длине 1,2 см); НИИ морских ресурсов пров. Ляонин в 1985 г. выростил 17 700 шт./м<sup>2</sup> (при средней длине более 1 см). Применением стимулирования созревания производителей можно добиться того, чтобы длина мальков превышала 1,5 см на тот же год.

В Японии количество выращиваемых в лабораторных условиях особей относительно небольшое. Обычно японцы в качестве материала для размножения используют мальков, собранных в естественных условиях. Такие мальки в большинстве достигают длины свыше 2 см на ноябрь того же года.

Хорошие результаты дает отсадка трепанга на дно водолазами. Если количество мальков значительно, то их можно поместить по 2000—3000 особей в сумки размером 30×40 см, изготовленные из сетки с ячейей 0,5 мм. При транспортировке на длительные расстояния для удобства их можно размещать в стеклянных корытах или брезентовых ведрах. В районе выпуска для погружения можно использовать сеточные корзины из проволоки диаметром 10 мм; размеры крышки 60, дна 50 см, высота 30 или 20 см. После помещения в корзину мальков (50—70 тыс. в каждую) водолазы доставляют их на дно, открывают нижнюю крышку и выпускают.

Изучая рост, миграцию и выживаемость мальков трепанга после выпуска, важно выработать способы их мечения. Так как тело трепанга мягкое и легко меняет форму, можно прокалывать его металлической проволокой и прикреплять стандартную пластину. Надрез на спине трепанга после примерно 8 мес. еще различим, что и использовалось в качестве метки. По второму методу используется хромо-никелевая нить диаметром 0,5 мм, которой после нагрева электричеством клеймится одна из сторон трепанга. Для получения более четкого отпечатка можно менять диаметр нитей, но для животных массой 0,3—10 г диаметр в 0,5 мм вполне достаточен. Этот способ очень прост, при работе двух людей за час они могут обработать до 500 особей. Клейменные таким способом мальки трепанга массой 1 г хорошо заметны после 3 мес. роста. Рана заживает в течение 3 сут.

Базу по разведению лучше всего выбирать в подходящих морских районах, однако по различным причинам такие районы трудно подобрать. В морских акваториях с песчано-илистым дном, даже если подходит дно, зачастую отсутствуют скальные образования или заросли водорослей. Донные районы можно обустроить или усовершенствовать.

Ранее уже говорилось об эффекте камней. Этот способ в 30-е годы широко применялся в Японии и давал хорошие результаты. Масса камней должна превышать 25 кг, их следует помещать на сравнительно твердое дно. Их следует покрывать тонким слоем ила, развалось несколько куч, которые, с одной стороны,

илу и песку распространяться, а с другой, создают расщелины, в которых трепанг прячется. Если в акватории, где набросаны камни, отсутствуют скопления морских водорослей, дно можно засеять подходящими для данного района водорослями.

В 1976 г. на участке площадью около 30 000 м<sup>2</sup> вдоль берегов Гандонга в воду были помещены около 600 м<sup>3</sup> камней и 1100 связок прутьев. 14 000 взрослых трепангов были пойманы в другом районе и перевезены. Среднее число трепангов составляло 0,5 экз./мин в районе разведения и 0,3 поблизости. В конце 1980 г. среднее число голотурий увеличилось до 8 экз./мин в районе разведения и 3 в соседстве с этим районом. В январе 1981 г. был получен хороший улов — 59 кг/час голотурий (Zhang et al., 1982).

Определенные успехи по воспроизводству трепанга достигнуты в Японии. Так, в зал. Омура под Ниигатой была организована база, площадь которой составила 9,4 га. Были установлены большие рифы из бетона массой 8,1 т каждый (4,15×5,45×1,75 м). Всего было создано 50 рифов общим объемом 2000 м<sup>3</sup>. На каждом рифе было прикреплено 37 корзин для лова мальков. В общей сложности было использовано 1850 корзин, в каждую поместили 10 кг раковин устриц. Они были подвешены на глубину 1,5 м. Через 3 года было выловлено 34 т трепанга. Зал. Нанао префектуры Исигава издавна считали главной базой по производству трепанга и промысел голотурий в том районе считался основным занятием. Однако в последнее время условия здесь изменились в худшую сторону. Поэтому в 1977—1978 гг. для расширения производства была создана база по охране трепанга.

### **Оценка кормовой емкости донных участков**

Задача оценки кормовых возможностей донных участков особенно важна при организации искусственного воспроизводства дальневосточного трепанга. Способ оценки кормовых возможностей участка (Левин, 1983, а.с. 984422) является прямым — участок «оценивается» самим расселяемым животным, чем исключается необходимость вводить при расчете произвольные допущения. Способ основан на использовании закономерности питания голотурий — независимости объема пропускаемого через кишечник в единицу времени грунта от толщины пищевого слоя. Он предусматривает сравнение скоростей движения особей трепанга на двух типах участков: эталонном и предназначенном для расселения.

В качестве эталонного выбирают участок дна с заведомо оптимальный для трепанга кормовыми условиями (Левин, Скалецкая, 1981). Показателем таких условий является наличие значительных (не менее 500—1000 особей) постоянных группировок взрослых относительно

одноразмерных голотурий с плотностью поселения не ниже 1—5 экз./м<sup>2</sup>. На эталонном участке определяют среднюю плотность поселения трепанга. Общее количество подсчитанных животных для обеспечения точности не должно быть ниже 60 (Левин, Шендеров, 1975).

Под «участком расселения» следует понимать часть морского дна с относительно однородными условиями, ограниченную естественными преградами для расселения трепанга. Размеры участков расселения могут быть весьма различными — от площадок в сотни квадратных метров до вытянутых вдоль берега полос в десятки квадратных километров. Выбор расчетного размера трепанга для расселения представляет собой довольно сложную проблему. Наиболее правильно компромиссное решение — выполнение расчета исходя из некоторого промежуточного размера. Наиболее приемлемым является размер, который трепанг достигает к возрасту 3 года.

Модель питания голотурий, принятая при расчете, следующая. При движении по участку трепанг захватывает слой грунта на полосе, длина которой пропорциональна скорости животных  $V$ . При изменении размера голотурий пропорции тела не меняются, поэтому линейные параметры снижаются соответственно. Так, с уменьшением длины тела вдвое толщина захваченного слоя снижается вдвое, ширина — также вдвое, а относительная скорость движения не меняется. Для нескольких донных участков одинаковые для обитающих на них голотурий трофические условия соблюдаются, если

$$N_1 V_1 P_1 = N_2 V_2 P_2 = \dots = N_i V_i P_i,$$

где  $N_i$ ,  $V_i$ ,  $P_i$  — соответственно плотность поселения, скорость движения и средняя масса тела животных на участке.

Поскольку принято, что на эталонном участке условия питания голотурий оптимальны, для обеспечения оптимальности питания и на исследуемом участке должно выполняться соотношение

$$N_{\text{эт}} V_{\text{эт}} P_{\text{эт}} = N_{\text{наб}} V_{\text{наб}} P_{\text{наб}},$$

где  $N_{\text{эт}}$ ,  $V_{\text{эт}}$ ,  $P_{\text{эт}}$ ,  $N_{\text{наб}}$ ,  $V_{\text{наб}}$ ,  $P$  — плотность поселения, скорость движения и масса тела животных на эталонном и исследуемом участке, соответственно. Если  $P$  — масса тела голотурий, предназначенных для расселения, то оптимальная плотность расселения  $N$  в общем случае вычисляется из соотношения

$$N_{\text{рас}} = \frac{N_{\text{эт}} V_{\text{эт}} (P_{\text{эт}})^{1/3}}{V_{\text{наб}} (P_{\text{наб}})^{1/3}} \cdot \frac{P_{\text{наб}}}{P_{\text{рас}}}.$$

Если трепанг на участке расселения отсутствует, наблюдения проводят за особями, отловленными в близлежащих районах и отсаженными на исследуемый участок.





Особи дальневосточного трепанга в различных подводных ландшафтах

## Глава 14.

### Охрана запасов

Запасы дальневосточного трепанга повсеместно сокращаются, и для их восстановления необходимо осуществление комплекса специальных мероприятий (Левин, 1984). К ним относятся соблюдение режима промысла (квоты вылова, установленных сроков промысла, минимального промыслового размера животных и др.), мелиорация участков обитания трепанга, улучшение его естественного воспроизводства, организация искусственного культивирования. Большинство из этих вопросов еще не разработаны, и по ним могут быть высказаны лишь самые общие соображения.

Сколько-нибудь объективно и полно оценить состояние запасов дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого в настоящее время невозможно, поскольку никаких полевых исследований начиная с 1994 г. в этом районе не проводилось (Лебедев, в печати). На большинстве участков Амурского залива и зал. Посыета в тех местах, где он встречен, трепанг был представлен мелкими молодыми формами. Плотность поселений была очень невысока и не превышала 0,01—0,02 экз./м. На мелководье, где сосредоточены основные репродуктивные скопления, их плотность стала значительно ниже и, вероятно, ситуация будет и далее ухудшаться. Поводом для подобных опасений служит то, что по одному и тому же участку дна прокатываются по несколько последовательных волн браконьеров с небольшими промежутками времени между ними. В таком случае последовательно выбираются сначала крупные, потом средние животные и, наконец, район окончательно «зачищается», полностью освобождаясь от последних трепангов многочисленными «непрофессиональными» добытчиками.

По информации Н. И. Селина и М. Ж. Черняева (1994), численность дальневосточного трепанга в зал. Восток снизилась в результате массового вылова голотурии многочисленными туристами почти в 6 раз. Существенно изменилось не только обилие трепанга, но и состав поселений — мода животных снизилась со 104 до 98 граммов

Эффективность борьбы с браконьерством государственной рыбоохраны и прочими организациями, как пока выдает практика, крайне невелика. В связи с этим полный запрет на промысел трепанга, введенный свыше 20 лет назад и в течение первого десятилетия после этого дававший положительные результаты, сейчас представляется совершенно неэффективным для восстановления и сохранения запасов голотурий и перспектив организации устойчивого развитого лова.

Хорошие примеры воспроизводства дальневосточного трепанга дает Япония. Примером эффективного запретного района рыболовства является зал. Оура, префектура Кюсю. Там были выпущены 1700 ювенилов и промысел был запрещен на два года. В конце запретного периода 90 лодок выловили около 1600 кг — примерно в 30 раз больше, чем до запрета. Другой пример — преф. Мияги, где промысел взрослого трепанга был закрыт на три года на участке 1938 м<sup>2</sup>. После снятия запрета улов увеличился в 2,5—3,7 раза.

Большинство местных законов устанавливают закрытие промыслового сезона между мартом и ноябрем, поскольку период нереста трепанга длится от марта до июля, а период высокой температуры воды — от августа до сентября. Общие запретные сезоны промысла показаны на рис. 14.1.

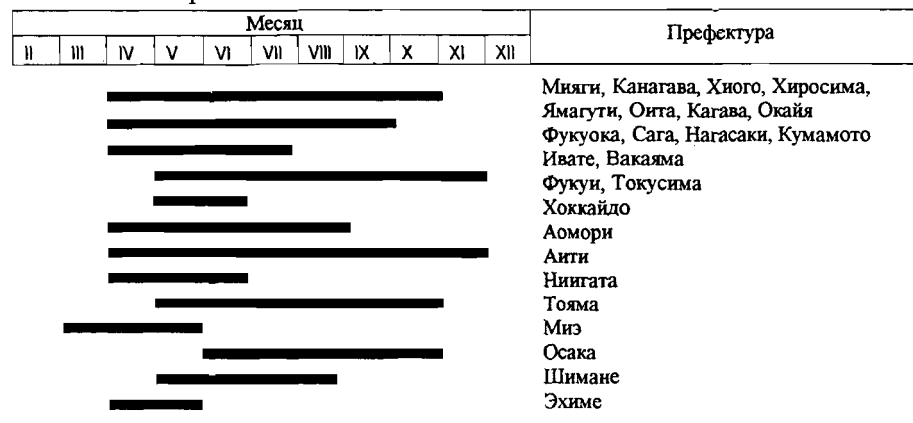


Рис. 14.1. Запрещенные сезоны промысла трепанга в Японии (Arakawa, 1990)

## Регламентация промысла

Первые попытки как-то регламентировать промысел дальневосточного трепанга относятся еще к концу прошлого века. Тралы и драги, которые применялись в те годы, позволяли проводить лов только на небольших глубинах и не могли нанести существенного ущерба запасам. Ситуация резко изменилась, когда на промысле начали применяться гораздо более производительные водолазные аппараты; это вызвало серьезное беспокойство у ряда специалистов.

Так, С. Масленников писал, что ловля водолазными аппаратами как промысел вредна и должна быть допускаема с большими предосторожностями. Свое мнение он основывал на сравнительном анализе результатов уловов с помощью водолазных аппаратов и ручных орудий лова. В улове водолазов было в среднем на 30% больше мелких неполовозрелых особей, чем при добыче острогами и драгами. Таким образом, Масленников возражал не против применения водолазных аппаратов как таковых, а против хищнических методов промысла, возможность которых давало использование водолазной техники.

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

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

Современные данные о темпах роста дальневосточного трепанга показывают, что два года — недостаточный срок для «отдыха» промыслового участка, и этот срок необходимо увеличить в 3—4 раза. По мнению опытных водолазов-трепангоголов, на полное восстановление истощенного промыслом участка трепангового поля необходимо 6—10 лет.

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

### **Улучшение условий обитания и естественного воспроизводства**

Как у большинства других видов морских организмов с пелагической личинкой, наиболее уязвимые стадии развития дальневосточного трепанга — период оседания личинок и роста молоди. Взрослые животные наиболее чувствительны к неблагоприятным внешним

воздействиям в период сезонного гибернации. Характерная особенность биология трепанга — потребность в укрытиях, необходимых для выживания как молоди, так и взрослых ослабленных после нереста особей. Отсутствие или недостаток укрытий лимитирует распределение трепанга на значительных участках побережья, гидрологические условия которых вполне благоприятны для обитания рассматриваемого вида. Поэтому создание искусственных убежищ может явиться одним из действенных средств увеличения численности этой голотурии.

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

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

Эффективность создания искусственных убежищ для трепанга была экспериментально проверена в Китае. В б. Байдайхэ Желтого моря на нескольких участках дна на глубине 3—4 м производили набрасывание куч камней тремя рядами; расстояние между рядами было около 20 м, между кучами в рядах — 10 м. Так как камни под действием собственной тяжести и штормов оседали в песок, в дальнейшем они набрасывались сплошной грядой на фундамент из коротких свай, что позволило предотвратить оседание. Периодические проверки показали, что в кучах камней происходит оседание личинок и подрастание молоди трепанга.

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

Мною (Левин, 1982б, в, г) предложено несколько типов устройств, предназначенных для мелиорации естественных мест обитания дальневосточного трепанга (рис. 14.2).

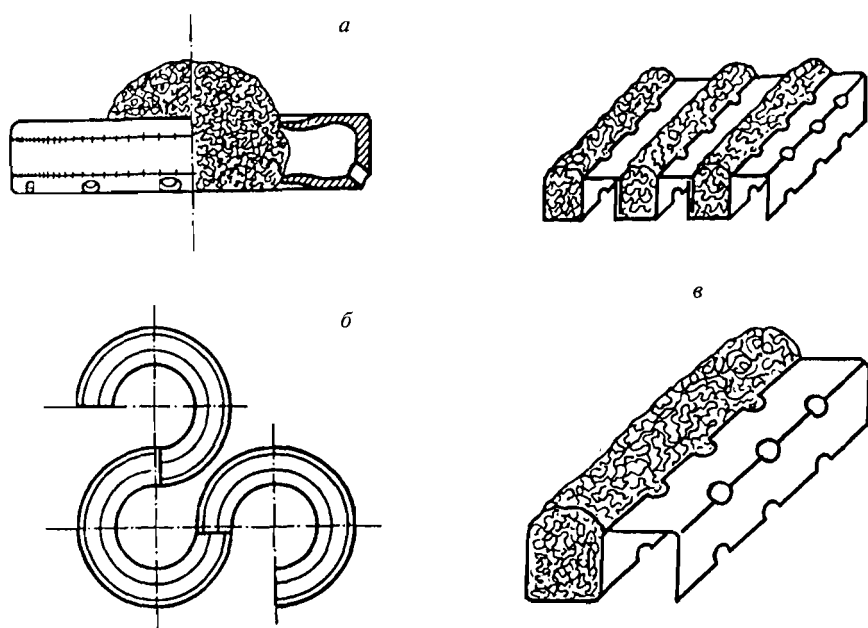


Рис. 14.2. Искусственные биотопы для дальневосточного трепанга по авторским свидетельствам 967437 (А), 967438 (Б) и 980666 (В)

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

# Приложение КУЛЬТИВИРОВАНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ТРЕПАНГА В КИТАЕ\*

## 1. Биология

### 1.1. Пищевая и медицинская ценность

Китай — одна из первых стран, в которой начали использовать дальневосточного трепанга в пищу. Пищевую ценность трепанга обеспечивает высокое содержание белка и отсутствие холестерина. Он также рассматривается как тонизирующая пища. Стенка тела сырого трепанга содержит (%): воды 75, белка 21,5, жиров 0,3, углеводов 1,0, золы 1,1, кальция 0,12, фосфора 0,02 и железа 0,001; внутренние органы: воды 72,5, белка 8,8, жиров 2,7 и золы 16,0. Сухой трепанг содержит 6 мг иода на 1 кг массы тела.

В Китае голотурий применяют как лекарство со времен династии Минг. Стенка тела трепанга используется для лечения болезней почек, запоров, туберкулеза легких, анемии, диабета и др. Его внутренности считаются полезными при эпилепсии, а кишечник — при язве желудка и двенадцатиперстной кишки. Соединительная ткань стенки тела, мембрана полости тела и покровы внутренних органов дальневосточного трепанга содержат набор кислых мукополисахаридов, которые влияют на рост, восстановление от болезней, противовоспалительные процессы, образование костной ткани и предотвращение старения тканей и атеросклероза. Мукополисахариды являются также эффективными антиопухолевыми агентами.

### 1.2. Экология

*Распространение.* В Китае распространен в провинциях Ляонин, Хэбэй, Шаньдун, южная граница распространения — о. Далянь в провинции Цзянсу (34° с.ш.). Южная точка ареала — о. Танегасима в Японии (31° с.ш.).

*Соленость.* На рифах и камнях цвет тела красно-коричневый или коричнево-красный (красный трепанг). Легко адаптируется к высокой солености и распространен в районах с океанической водой. На песке и илистом грунте с водорослями цвет тела зеленовато-желтый или зеленовато-коричневый (почему и называется зеленым трепангом). Он легко адаптируется к низкой солености и распространен в опресненных районах. Нормально может жить только при солености выше 14,1‰.

*Питание.* Количество пищи, потребляемой в ночное и дневное время, различается. В дневное время трепанг менее активен, а ночью потребляется почти вдвое больше пищевого материала, чем днем. Годовое количество потребляемого пищевого материала голотуриями массой тела 10, 30, 50 и 100 г составляет 0,8, 2,1, 3,5 и 6,8 кг соответственно.

\* Sea cucumber (*Stichopus japonicus*) culture in China. — Bangkok, 1991. — P. 45—79.

*Дыхание.* При нормальной температуре взрослые потребляют 0,4–0,8 мл кислорода в час. При удалении водного легкого дыхание через покровы тела зависит от температуры. Оно растет с ростом температуры и может достигать 60–90% общего дыхания.

*Движение.* Может проходить 1 м за 10 минут. Максимальная дневная дистанция 170–180 м (в среднем 140 м). При избытке пищи продвигается на 5 м/сут. При недостатке пищи и плохих внешних условиях может увеличивать расстояние и даже расслаблять тело и всплывать. При искусственном воспроизводстве также взрослые и молодь могут плавать. Чаще это случается ночью или на рассвете.

*Хищники.* Чайки на литорали. Был найден в желудках лососей. Мелкие особи (около 3 г) были найдены в желудках и других рыб, например, сомиков. Молодь меньше 3 см могут поедать морские звезды.

### 1.3. Экологические характеристики

*Выбрасывание внутренностей и регенерация.* Когда отрезается часть тела, выпуклость появляется через 5–7 сут. и вырастает до 1–2 мм за 30 сут. Мезентерий кишечника образуется в течение 5–7 сут., вытянутый кишечник и первое водное легкое появляются на 14 сут., водные легкие и петли кишечника окончательно формируются через 25 сут. В это время животное начинает питаться и на 33-и сутки водные легкие начинают функционировать. Скорость регенерации варьирует на разных стадиях жизни. На стадии восстановления после эстивации регенерация протекает очень энергично, пищеварительный тракт и водные легкие начинают функционировать на 25–33 сут. На других стадиях такая регенерация занимает около 2 мес.

*Эстивация.* В общем период эстивации с июня до конца сентября. При температуре ниже 3°С нормальная активность снижается, при подъеме температуры до 8–10°С голотурии наиболее активны. При 17–19°С их движения замедляются, кишечник начинает дегенерировать, при 20–25°С прекращают питание, укрываются под камнями и в трещинах. При понижении температуры до 17–20°С они покидают убежища и начинают питаться. Эстивация есть экологическая адаптация к повышению температуры.

### 1.5. Эмбриология и развитие

*Репродукция.* Согласно состоянию гонад выделяют 5 стадий: истощения, пролиферации, активности, зрелости и нереста. Размножение зависит главным образом от температуры. Нерест происходит при 15–23°С, обычно при 18–20°С. Нерест обычно происходит в 21–24 ч, редко после полудня или в полдень. Первыми выбрасывают половые продукты самцы. Сперма имеет в воде молочно-белый цвет, яйца оранжево-желтые. Самки нерестятся 1–3 раза с интервалом 5–15 мин или более. Плодовитость 400–500 тыс. яиц.

*Развитие.* Зрелая сперма не движется в гонадах, она активно движется только после попадания в морскую воду. Яйца демеридальны и имеют яйцевую мембрану, которая формируется питательной массой. Яйца оплодотворяются в морской воде. Поскольку они индикаторны, развитие полное.



## 2. Искусственное выращивание

### 2.1. Техника искусственного выращивания

Японские специалисты начали изучать технику искусственного развития дальневосточного трепанга в начале 30-х годов. Так, в 1937 г. И. Денсапуро успешно осуществил развитие от оплодотворенного яйца до стадии аурикулярия. До 50-х годов японские биологи получили много полезной информации по экологии и развитию гонад трепанга. В 1950 г. были получены 570 молодых трепангов в танке 1,9 м<sup>3</sup>. В 1977 г. было сообщено о получении трех тысяч аурикулярий в результате индуцированного нереста с применением термального шока на экспериментальной станции в преф. Фукуока.

В Китае изучение дальневосточного трепанга фокусировалось на искусственном разведении с конца 1970 гг. Изучение питания на разных стадиях развития личинок, подбор кормовых организмов и другие аспекты обеспечили полезное научное основание для коммерческого искусственного культивирования. С 1973 по 1985 гг. Институт рыбного хозяйства Желтого моря проводил исследования по улучшению техники искусственного бридинга дальневосточного трепанга, включая сбор производителей, нерест, оплодотворение, подращивание личинок и молоди, подбор кормовых организмов и методов их культивирования, контроль за естественными врагами и другие аспекты.

### 2.2. Основные средства для искусственного нереста

*Выводковая и кормовая комнаты.* Помещение должно располагаться на берегу, где вода спокойная, нет загрязнения и опреснения. Желательно, чтобы оно было обращено на юго-восток, иметь хорошую вентиляцию и равномерное освещение. Оптимальное освещение в помещении 1000—20 000 люкс. Отношение площадей бассейнов для личинок и одноклеточных водорослей должно быть 1:4. Однако при высокой плотности культивирования водорослей площадь может быть сокращена.

*Бассейны для производителей и выращивания личинок.* Выростные бассейны — главный компонент помещения. Бассейны делают из кирпича и железобетона. Они должны быть прямоугольными с закругленными внутренними углами и оборудованы для протока. Объем предпочтителен 5—10 м<sup>3</sup>. Высота бассейна не должна превышать 1 м. Объем бассейна для производителей относительно небольшой, около 1,5—2,0 м<sup>3</sup>. Подводящие и отводящие трубы должны быть объединены для удобства обслуживания.

*Бассейн для осаждения.* Взвешенные в воде твердые частицы, такие как ил, кусочки органики и планктон, должны быть осажены, этот процесс обычно занимает более 24 ч. Бассейн должен быть закрыт для затемнения и ускорения оседания планктона и иметь термоизоляция для предотвращения нагревания воды солнцем. Его необходимо регулярно чистить для предотвращения накопления вредных веществ. Дно бассейна необходимо очищать раз в 4—5 дней. Общая емкость бассейна должна в 2—3 раза превышать суточный объем воды. Он может быть разделен на отсеки, в которых осажение и очистка чередуются.

**Фильтрационный бассейн.** Вода из осадительного бассейна может использоваться непосредственно или предварительно фильтроваться через тканевый или песчаный фильтр.

1. Песчаный фильтр. Вода проходит через слой фильтрующего материала под действием силы тяжести. Фильтрующий материал состоит из слоя песка и камней различного размера. Булыжники, гравий, тонкий песок размещают слоями по 10—15 см; толщина песчаного слоя соответственно увеличивается. Общая толщина фильтра 40—60 см.

2. Фильтр высокого давления. Это закрытая система, в которой вода подается в фильтр насосом или из высоко поднятого осадительного бассейна. Он строится из железобетона или стали с ситовой пластиной в центре, на которой размещают камни и песок. Иногда на ситовую пластину натягивают рыболовную сеть, на которую помещают ситовую ткань и затем тонкий песок.

### 2.3. Стадии развития гонад

**Стадия покоя.** У самцов от последней декады июня до ноября. Гонады небольшого размера. Эпителий состоит из трех слоев сперматогониев или сперматоцитов. Масса гонад в общем меньше 0,2 г. У самок гонады небольшого размера, эпителий стенки трубочки без выпуклостей и отверстий; состоят из 2-х слоев ооцитов диаметром около 10 мкм.

**Стадия восстановления.** Обычно с декабря по март. Масса гонад обычно 0,2—2 г, гонадный индекс ниже 1%. Гонады развиваются медленно, бесцветные или светло-желтые, можно различить мужские и женские. Диаметр ооцитов 30—50 мкм, ядрышко в ядре заметно. Сперма не формируется.

**Стадия развития.** Может быть подразделена на  $CP_1$  и  $CP_2$ . В общем,  $CP_1$  продолжается с марта по первую декаду мая. Гонада постепенно утолщается и ветвится. Масса обычно 2—5 г, цвет абрикосовый или мандариновый. Мужские и женские отчетливо различимы. Гонадный индекс в общем 1—3%.  $CP_2$  занимает вторую и третью декады мая. На этой стадии гонады развиваются очень быстро, достигая массы 3—13 г. Гонады массой более 7 г составляют 70% от общего числа. Диаметр ооцитов 60—90 мкм, сперма формируется.

**Стадия созревания.** Обычно от последней декады мая до первой декады июня. Гонады утолщаются, цвет становится темнее. Диаметр ооцитов 100—130 мкм, яичники наполнены спермиями.

**Стадия нереста.** Вымет яиц и спермы начинается с первой декады июня. Гонады крупных особей развиваются раньше. Обычно нерест проходит при общей массе тела 110 г и массе стенок тела 60 г. Количество яиц на 1 г гонады 220—290 тыс. Особи массой 200—350 г обычно имеют плодовитость 2,5—3,6 млн. яиц.

### 2.4. Сбор производителей

**Время сбора и температура воды.** Ключевым моментом успешного сбора хорошо развитых производителей является выбор времени и подходящей температуры воды. Оптимальная температура 15—16° С, но необходимо учитывать местные условия. Перед сбором производителей отбирают и вскрывают несколько особей. Следует избегать слишком раннего сбора, однако при задержке со сбором гонады может произойти естественный нерест.

**Стандарты сбора.** Следует руководствоваться следующей информацией: когда масса стенок тела дальневосточного трепанга (т. е. его кожно-мышечного мешка (КММ)), составляющая обычно около половины общей массы тела, достигает 255 г, гонады должны весить не менее 98 г; при массе КММ 130—255 г масса гонад 34,7 г (т. е. средний гонадный индекс 16,6%); при массе КММ 80—110 г масса гонад 5,6 г. Приведенные данные показывают, что размер дальневосточного трепанга для сбора должен превышать 20 см, общая масса тела — 250 г (масса КММ 130 г).

**Методы сбора.** Качество производителей очень важно для разведения. Следует соблюдать следующие требования:

1. Собирать только крупных особей длиной не менее 20 см с толстой стенкой тела и неповрежденными покровами.

2. Не допускать соприкосновения с масляными и жирными предметами.

3. Собранных производителей поместить в чистую часто сменяемую морскую воду и избегать прямого воздействия солнечного света.

**Транспортирование.** После сбора нерестовиков перевозят сухопутным путем или морем. Перевозка морем предпочтительнее из-за отсутствия тряски, которая может повредить животным. При перевозке по суше их размещают в пластиковые мешки с морской водой, которые укладывают в брезентовые емкости также с водой. Мешки покрывают водорослями для предотвращения разбрызгивания и защиты от света. Лучшее время для перевозки — раннее утро или вечер.

## 2.5. Содержание производителей

**Плотность.** Если плотность размещения производителей слишком высока, результатом будет быстрое истощение растворенного кислорода. Среда с низким содержанием растворенного кислорода вызывает ненормальное поведение производителей, выражающееся в том, что они непрерывно ползают по стенкам танка. Это также отрицательно сказывается на развитии гонад. Когда плотность нерестовиков превышает 40 экз./м<sup>3</sup>, 70% из них падают на дно танка и подвергаются параличу, потому что уровень растворенного кислорода падает до 0,6 мг/л. Когда плотность составляет 30 экз./м<sup>3</sup>, уровень растворенного кислорода обычно ниже 5—6 мг/л, поэтому желательно поддерживать родительский запас 20—30 экз./м<sup>3</sup>.

**Уход за производителями.**

1. Для того чтобы вода в танках оставалась свежей и имела нормальное содержание растворенного кислорода, половину или треть воды меняют утром и вновь ночью.

2. Эскреты и грязь из танков необходимо удалять немедленно.

3. За поведением индивидуальных нерестовиков необходимо постоянно следить.

Освобождение спермы некоторыми самцами и частые выходы самок на стенки танка показывает, что нерестовики готовы к икрометанию.

## 2.6. Нерест и содержание яиц

**Нерест**

1. Естественный нерест.

Когда гонады полностью созреют, самки и самцы освобождают гаметы естественно, без возбуждителей. Сперва самцы выбрасывают сперму, которая

вынуждает самок освобождать яйца спустя полчаса час. Яйца обычно освобождаются около 20.00—21.00 ч. Некоторые самки способны освобождать яйца более чем 45 мин. Одна самка может выбросить более 1 млн яиц за раз и 4—5 млн яиц в течение одной фазы нереста.

## 2. Стрипинг.

Этот метод использовали японские специалисты в 1930-е и китайские — в 1950-е годы. Интенсивность оплодотворения не превышает 20% и число деформированных особей велико. По этому методу спинную сторону нерестовиков вскрывают ножницами. Женские и мужские гонады извлекают и подсушивают в тени. Яичники помещают в контейнер с морской водой и двигают пинцетом или ножницами для освобождения яиц. Мужские гонады помещают в другой контейнер с морской водой и режут на куски, чтобы сперма попала в морскую воду. Воду с яйцами сливают со спермой для оплодотворения. Этим методом трудно получить высокий уровень оплодотворения, и поэтому он ограничен только экспериментами.

## 3. Термальный шок.

Метод часто используют, чтобы вызвать икрометание у морских беспозвоночных, таких как моллюски и иглокожие. Температура фильтруемой воды может быть поднята воздействием интенсивного солнечного света, или электрическими нагревателями, или добавлением горячей воды с температурой на 3-5° выше, чем фильтруемая морская вода. Этот термальный шок стимулирует нерестовиков к выметыванию половых продуктов. Метод широко используется.

## 4. Стимулирование высушиванием и потоком воды.

Метод может применяться после выдерживания производителей 7—10 сут. Стимулирование нереста в общем выполняется в сумерки. Вначале танк освобождают от воды и производителей оставляют лежать в тени некоторое время. Затем они подвергаются действию воды несколько минут. После этого танк должен быть очищен и наполнен фильтрованной морской водой. После того как нерестовики были стимулированы 1,5—2 ч, они начинают двигаться к стенке танка. Самцы освобождают сперму около полчаса, после чего самки начинают освобождать яйца. Этот метод обычно обеспечивает 95—100% оплодотворение.

## Оплодотворение

Важно обеспечить высокую степень выживания при искусственном оплодотворении для получения яиц высокого качества. Поэтому необходимо обходиться с яйцами заботливо после их освобождения.

1. После освобождения яиц или спермы производителей удаляют из танка. Яйца промывают несколько раз, обычно рано утром дня после икрометания. Однако большое количество спермы, освобождающейся в тот же танк, может загрязнить воду, вызывая снижение оплодотворения и большое число деформированных эмбрионов.

2. Когда наблюдается освобождение спермы самцами, осмотр танков необходимо выполнять чаще. Когда самки начинают освобождать яйца в большом количестве, их необходимо осторожно перенести в специально подготовленную «яйцевую камеру» с фильтрованной морской водой для продолжения нереста. Поскольку яйца трепанга имеют тенденцию тонуть, воду необходимо помешивать стеклянной палочкой, чтобы увеличить уровень оплодотворения. После того как освобождение яиц закончилось, нерестовиков следует сразу удалить и воду окончательно перемешивать. Следует брать пробы воды, чтобы оценить число яиц и статус оплодотворения. В общем, зрелые яйца высокого качества сферические и симметрично сферически деформированные. Их диаметр в общем около 140—170 мкм, а длина 100—130 мкм.

спермия 6 мкм. После оплодотворения зиготы должны быть перенесены резиновой пипеткой в выростной танк, который хорошо промыт и содержит фильтрованную морскую воду. Плотность яиц, помещенных в постличиный выростной танк, 10 млн/м<sup>3</sup>. Фильтрованную воду необходимо постепенно добавлять, чтобы яйца распределялись однообразно. Это помогает увеличить степень оплодотворения, которая должна достигать 95—100%.

### **3. Выращивание постличинок**

#### **3.1. Подготовка выростного танка**

Выростной и другие танки, применяемые при выращивании, особенно новые, должны быть очищены и держаться наполненными водой 25—30 сут.; в течение этого периода воду заменяют повторно, чтобы снизить рН до менее чем 8,5. Перед применением танков их очищают и заполняют водой, содержащей 40% отбеливателя и затем отмывают фильтрованной морской водой.

#### **3.2. Плотность выращивания**

Требуется строгий контроль за плотностью выращивания личинок. В настоящее время известны два метода выращивания личинок: в стоячей и в подвижной воде. Аурикулярии в ранней и средней стадии концентрируются на поверхности воды. Если плотность личинок слишком высокая, они будут сцепляться в шары и тонуть, в результате погибая. Поэтому контролирование выростной плотности обеспечивает лучший уровень выживания. Рыболовный исследовательский институт Желтого моря, Морской рыболовный исследовательский институт провинции Шандонг выполнили несколько экспериментов по плотности выращивания. Результаты эксперимента показали, что желаемая плотность составляет 300—700 постличинок/л.

#### **3.3. Селекция и подсчет личинок**

После оплодотворения и переноса в выростной танк яйца развиваются в стадию ранняя аурикулярия около 30 час. Дно танка для выращивания должно быть полностью очищено. Здоровые личинки занимают поверхностный слой воды, а деформированные личинки и мертвые эмбрионы обычно находятся в нижних слоях водной колонны или у дна танка. Все мертвые особи, деформированные личинки и осадок должны быть удалены. После очистки танка выростную воду перемешивают, чтобы личинки были равномерно распределены. Образцы берутся отдельно с двух концов и в середине танка 250-миллилитровой мензуркой; затем отбирают три образца маленьким цилиндром или пипеткой. Среднее из трех подсчетов берут как индикатор плотности личинок. Аурикулярий на ранней стадии выращивают при уровне плотности 500 шт./л. Период развития аурикулярий можно разделить на три стадии: ранняя, средняя и поздняя. Когда они развиваются от одной стадии к следующей, дно танка полностью очищают или личинок переносят в другой танк. Осадок необходимо удалить, чтобы поддерживать воду свежей.

### 3.4. Контроль за качеством воды

В ходе выращивания личинки постоянно выделяют фекалии и потребляют растворенный кислород. Некоторые личинки погибают. Плохое качество воды прямо влияет на нормальное развитие личинок. Необходимы очистка танка и замена воды. Существует несколько методов замены воды. При методе выращивания в неподвижной воде танк постепенно наполняют водой в ходе ранних стадий выращивания. Грязь и деформированных личинок со дна танка удаляют сифоном ежедневно. Необходимо обращать внимание на размер сетки шелкового покрытия садков; размер сетки должен быть меньше ширины тела личинок, в противном случае они будут вымываться наружу. Это предотвращает потерю личинок при замене воды, поскольку сифонирование будет вынуждать личинок приклеиваться к стенкам садка. Осадок со дна танка должен удаляться сифоном каждые три-четыре дня.

С 1982 г. в Рыболовном исследовательском институте Желтого моря применяли метод выращивания в текущей воде, который обеспечивает лучшее качество воды и позволяет избежать повреждение личинок. Поток воды в танке объемом 7 м<sup>3</sup> должен поддерживаться на уровне 6 л/мин. 8—10 ч. Поток воды необходимо останавливать на один час, когда вносят корм.

### 3.5. Корм и скорость питания

Соответствующая пища и высокое качество кормовых видов — залог успешного выращивания.

Когда личинка дальневосточного трепанга развивается в стадию ранней аурикулярии, ее пищевой механизм состоит в передаче организмов и одноклеточных водорослей в пищеварительный канал биением перистомиальных клеток. *Platymonas*, хотя легко культивируется, не может потребляться личинками из-за своего крупного размера и мощной двигательной способности. Кроме того, личинки не могут легко переваривать толстые клеточные стенки *Platymonas*. Поэтому личинки, питающиеся этим видом, развиваются медленно и имеют низкий уровень выживания. *Dunaliella sp.* эффективна, поскольку она не имеет клеточных стенок и может легко перевариваться. Поэтому личинки развиваются быстро и показывают высокий уровень выживания. *Phaeodactylum tricornerutum* мал по размерам, слабо движется и может легко разводиться. Его пищевая эффективность также очень хорошая. Оптимальная температура для его воспроизводства и роста есть 14—18°С, что идентично температуре, требуемой для ранней стадии личиночного развития. *Dicratetaria sp.*, требующая для репродукции и роста температуру 18—28°С, может удовлетворять пищевые требования поздней части личинок. Также используются *Chaetoceros sp.* и *Isochrysis sp.*

Личинкам требуется различное количество корма в течение различных стадий развития. Одноклеточные водоросли питаются дважды в день, но количество пищи, даваемое каждый раз, зависит от конкретной стадии личинки. В общем, они составляют 19 000—30 000 кл./мл воды в выростном танке. Диета варьирует в зависимости от количества пищи в желудках голотурий, которое проверяется ежедневно. Одноклеточные водоросли в течение периода их репродукции — самая предпочтительная пища для личинок. Комбинация нескольких водорослей эффективнее, чем любая одна диета.

### 3.6. Факторы среды

**Температура.** Оптимальная температура для выращивания личинок трепанга — 18—22° С. Температуру воды необходимо измерять дважды в день — утром и вечером.

**Растворенный кислород.** Уровень растворенного кислорода варьирует с температурой воды. Применяются две единицы, а именно мл/л и мг/г, их конверсионные соотношения следующие:

1 мг/л = 0,7 мл/л или 1 мл/л = 1,43 мг/л.

**pH.** Вода для выращивания обычно имеет pH 7,5—8,6. Тесты показывают, что личинки и ювенилы трепанга адаптированы к довольно широкому рангу pH. Однако когда pH превышает 6,0 или падает ниже 6,0, двигательная способность личинок слабеет и рост прекращается.

**Соленость.** Нормальная соленость 32—34‰. Если температура выростной воды 18—22° С и соленость 1,5—12,9‰, все личинки погибают за 1—2 сут. Личинки, выращиваемые при солености 19‰ в течение 4 сут., останавливают дальнейшее развитие. При солености 26,2—32,7‰ они развиваются нормально, но при 39,3‰ развиваются медленно и их размер остается маленьким. Летальная критическая соленость есть 12,9‰. Оптимальная соленость для личиночного развития 26,2—32,7‰. Как слишком высокая, так и слишком низкая соленость отрицательно влияют на нормальное развитие эмбрионов и личинок, приводя к большому числу деформированных особей или даже к гибели. Измерения солености поэтому важны в течение всего периода выращивания. Для измерения солености обычно используют соленостный рефрактометр. Если используют специальный измеритель плотности, измеренные величины можно конвертировать в величину солености, используя следующую формулу.

а) При температуре воды выше 17,5° С

$$S (\text{‰}) = 1305 (\text{плотность} - 1) + (t - 17,5) \times 0,3.$$

б) При температуре воды ниже 17,5° С

$$S (\text{‰}) = 1305 (\text{плотность} - 1) - (17,5 - t) \times 0,2.$$

**Аммонийный азот.** Содержание аммонийного азота в морской воде очень низкое. Его источник в выростном танке — главным образом метаболиты личинок, непотребленный корм и разлагающиеся организмы. Слишком высокая аккумуляция  $\text{NH}_4^+$  может быть вредна для личинок. Личинки могут развиваться нормально при содержании аммонийного азота 70—430 мг/м. Когда его содержание превышает 500 мг/м, он оказывает вредный эффект на развитие и рост личинок.

## 4. Выращивание молоди

### 4.1. Типы оснований для оседания

Когда личинки разовьются в стадию поздней аурикулярии, их длина сокращается до половины начальной длины. Когда они начинают развиваться в долиолярию, необходимо вовремя размещать основания для оседания. Различные подразделения и институты применяют различные типы сетчатых пластинчатых оснований. Например, Рыбный исследовательский институт Желтого моря применяет 60×60×80 см рамы, объединяющие 0,6 см трубы из тяжелого пластика. Другие применяемые типы: 1) шелковая ткань и прозрачная пластиковая пленка, связанные с рамой под углом

45° друг с другом; 2) оцинкованная железная проволока № 8, покрытая пластиковой трубкой, два конца которой объединены в раму; 3) деревянная рама, в которую вставлены пластины поли этилена или какого-либо другого материала; 4) черепичное покрытие в танках и 5) камни различного размера, помещенные на дно танка.

Основания для оседания должны иметь следующие характеристики:

1. Молодь трепанга, которая оседает на них, может быть наблюдаема и удобно управляема,

2. Быть не токсичной для ювенилов и не портить качество воды,

3. Обеспечивать максимальное оседание ювенилов на единицу района,

4. Быть доступной и недорогой.

Размер оснований для оседания зависит от специфической ситуации в каждом районе и не может быть твердо установлен. Кроме того, основания для оседания должны быть покрыты слоем диатомовых водорослей, чтобы осевшие ювенилы могли иметь готовую пищу.

## 4.2. Питание ювенилов

Сразу после окончания метаморфоза ювенилы имеют слабую двигательную способность и короткие щупальца. При недостатке пищи они могут погибнуть. Был изучен состав диеты для ювенилов. Водоросли, выбиравшиеся для этой цели, включали *Sargassum thumbergii*, *S. kjellmanianum*, *Pelvetia siliquosa*, *Laminaria japonica*, *Undaria pinnatifida* и *Ulva lactuca*. Водоросли смешивали с морской водой и фильтровали через шелк, затем смешивали с жидкостью от фильтрации и кормили ювенилов. Из всех испытанных диет *S. thumbergii* показал наиболее высокий уровень выживания молоди и быстрый рост. Ювенилы с длиной тела меньше 2 мм использовали главным образом донных диатомовых. Одноклеточные водоросли и фильтрованная жидкость от *S. thumbergii* также использовалась в пищу ежедневно. Когда длина тела ювенилов достигает 2—5 мм, их диета должна состоять главным образом из *S. thumbergii*, подаваемой дважды в день. Величина диеты увеличивается ежедневно, поскольку ювенилы растут.

## 4.3. Плотность осевших ювенилов

Когда личинки развиваются в ювенильную стадию, они начинают ползать. Через 15 сут. после оседания их можно видеть невооруженным глазом и подсчитать. Случайные образцы берутся из 5 или 10 см<sup>2</sup> учетных рамок. Для увеличения уровня выживания необходимо контролировать плотность на основании для поддержания оптимального уровня. Тесты показали, что слишком высокая плотность оседания и недостаток корма отрицательно сказываются на росте и выживании. Следовательно, после подсчета их плотность должна соответствовать оптимуму, который составляет 200—500 особей/м<sup>2</sup>.

## 4.4. Выращивание ювенилов в проточной воде

Метод проточной воды при выращивании ювенилов применяется по двум причинам: вода остается свежей и повышается уровень донных диатомов



на основании для оседания. Поток воды должен быть установлен около 8–10 м/мин. Выращивание требует сметы большого объема воды, особенно при выращивании ювенилов. Нужно поддерживать хорошее качество воды. Адекватная диета и оптимальная температура — другое важное требование. Период выращивания ювенилов совпадает с периодом высокой температуры воды.

Ювенилы начинают достигать разных размеров. Поскольку крупные особи будут монополизировать пищу, ювенилов необходимо разделить по размерам. Крупных особей необходимо отбирать и помещать в отдельный танк. Когда ювенилы вырастут до определенного размера, их переносят в море для дальнейшего роста.

## **5. Хищничество и его контроль**

### **5.1. Хищничество**

Ювенилы начинают оседать от последних десяти дней июня до июля. Это период высокой температуры воды, когда хищники, такие как харпактикоиды и другие копеподы, достигают пика своей репродукции. Это очень вредно для ювенилов меньших чем 0,2–0,5 мм. Харпактикоиды вредны для ювенилов поскольку:

1. Репродуцируют очень быстро в танке для выращивания и конкурируют за пищу с ювенилами.
2. Ранение поверхности тела ювенилов ротовыми частями харпактикоид делают их уязвимыми для дальнейшего хищничества.

### **5.2. Контроль за хищниками**

На харпактикоидах и других копеподах испытывались различные химикаты. Так, были испытаны диптерекс, когор и другие химикаты, содержащие органофосфаты. Результаты показали, что все харпактикоиды могут быть убиты 2% диптерекса за два часа, не оказывая вредного действия на ювенилов. Однако необходимо уделить внимание приготовлению раствора диптерекса соответствующей концентрации. Раствор равномерно разбрызгивается в танке; воду в танке необходимо сменить после двух часов.

# Литература

Алексеев А. И. Освоение Русского Дальнего Востока. Конец XIX века — 1917 г. — М.: Наука, 1989.

Алексин М. Трепанг (*Stichopus japonicus* Selenka) и его промышленное значение. — СПб., 1912. — 63 с. (Рыбные промыслы Дальнего Востока; Вып. 6).

Аминин Д. Л., Анисимов М. М., Левина Э. В. и др. Влияние тритерпеновых и стероидных гликозидов на овоциты, яйца и эмбрионы голотурии *Stichopus japonicus* и морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. — 1986. — № 3. — С. 49—52.

Анисимов М. М., Аминин Д. Л., Киселева М. И. и др. Изучение цитостатической активности тритерпеновых гликозидов из тропической голотурии *Stichopus chloronotus* II Проблемы научных исследований и освоения Мирового океана: Тез. докл. // IV Всесоюз. конф. — Владивосток, 1983. — С. 155—156.

Анисимов М. М., Гафуров Н. Н., Баранова С. И. и др. Влияние тритерпеновых гликозидов на активность некоторых ферментов субклеточных фракций печени крыс и эмбрионов морских ежей // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1977. — № 2. — С. 301—303.

Анисимов М. М., Прокофьева Н. Г., Кузнецова Т. А., Перетолчин Н. В. Влияние некоторых тритерпеновых гликозидов на синтез белка в культуре клеток костного мозга крыс // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1971. — № 1. — С. 137.

Анисимов М. М., Щеглов В. В., Дзизенко С. Н. и др. Влияние некоторых стероидов на антимикробную активность тритерпеновых гликозидов растительного и животного происхождения // Антибиотики. — 1974. — № 7. — С. 625—629.

Анисимов М. М., Щеглов В. В., Киселева М. И. Влияние некоторых тритерпеновых гликозидов на проницаемость плазматических мембран для аминокислот в дрожжевых клетках *Sacharomyces carlsbergensis* // Антибиотики. — 1978а. — № 1. — С. 66—69.

Анисимов М. М., Щеглов В. В., Дзизенко С. Н. Влияние некоторых тритерпеновых гликозидов на биосинтез стероидов и жирных кислот у дрожжей *Sacharomyces carlsbergensis* // Прикл. биохимия и микробиология. — 1978б. — Т. 14, № 4. — С. 573—582.

Арзамасцев И. С., Мурахвери А. М. Типология мелководных ландшафтов Японского моря на примере бухты риасового типа // Донные ландшафты Японского моря. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. — С. 129—145.

Баранова З. И. Иголкожье Берингова моря // Исследования дальневосточных морей СССР. — 1957. — Вып. 4. — С. 149—266.

Баранова З. И. Иголкожье залива Посьета Японского моря // Фауна и флора залива Посьета Японского моря. — 1971. — С. 242—264. (Исслед. фауны морей; Вып. 8(16)).

Баранова З. И. Тип Иголкожье (Echinodermata). Животные и растения залива Петра Великого. — Л.: Наука, 1976. — С. 114—120.

Баранова С. И., Кульга А. Л., Анисимов М. М. и др. Сравнительное исследование влияния гликозидных фракций тихоокеанских голотурий на биосинтез

РНК в культуре дрожжевых клеток // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1973. № 2. — С. 284—286.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд. — М.: Наука, 1964. — Т. 1. Проморфология, 432 с.; Т. 2. Органология, 446 с.

Бирюлина М. Г. Запасы трепанга в заливе Петра Великого // Вопросы гидро-биологии некоторых районов Тихого океана. — Владивосток, 1972. — С. 22—32.

Бирюлина М. Г., Козлов В. Ф. К методике определения возраста трепанга по весу // Зоол. ж. — 1971. — Т. 50, вып. 10. — С. 1564—1568.

Блинова М. И., Горюнова Л. Б., Лейбсон Н. Л. Культивирование клеток регенерирующих тканей дальневосточного трепанга // Биол. моря. — 1993. — № 2. — С. 84—92.

Богданов Д. Путеводитель по Владивостоку. Промыслы Приморской области, Камчатки и Сахалина. 1909 г. — Владивосток, 1909. — 135 с.

Брегман Ю. Э. Рост голотурии *Stichopus japonicus* в бухте Троицы залива Петра Великого // Научные сообщения Института биологии моря, вып. 2. — Владивосток, 1971а. — С. 31—33.

Брегман Ю. Э. Рост трепанга (*Stichopus japonicus*) в заливе Петра Великого // Зоол. ж. — 1971б. — Т. 50, вып. 6. — С. 839—845.

Брегман Ю. Э. Взаимосвязь роста и энергетического обмена у некоторых донных беспозвоночных залива Посыета (Японское море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. — 20 с.

Брегман Ю. Э. Биоэнергетика трофической цепи «моллюск—фильтратор—голотурия—депозитофаг» в условиях бикультуры. Биотехнологические основы аквакультуры на Дальнем Востоке России // Известия ТИНРО. — 1994. — Т. 113. — С. 5—12.

Брехман И. И., Гоненко В. А. Антирадиомиметическое действие некоторых природных соединений // Биол. науки. — 1969. — Вып. 7. — С. 51—53.

Брехман И. И., Климашевская А. В., Гоненко В. А. Влияние некоторых биологически активных веществ на «индекс индивидуальной радиочувствительности». — Владивосток, 1968. — 9 с. — Рукопись деп. в ВИНТИ 27.11.69, № 1220—69 Деп.

Бриттен М. (Britten M.) *Holothurien aus dem japanischen und Ochotskischen Meer* // Изв. импер. акад. наук. — 1906, сер. 5. — Т. 25, № 1 и 2. — С. 1—35 (123—157).

Брэм А. Жизнь животных / Под ред. К. К. Сент-Илера. — СПб., 1892. — Т. 10. Низшие животные. — 767 с.

Будин И. Распределение некоторых видов донных беспозвоночных в прибрежной полосе залива Петра Великого // Научные сообщения Института биологии моря. — Владивосток, 1971. — Вып. 2. — С. 34—37.

Венюков М. Опыт военного обозрения русских границ в Азии. — С.-Петербург, 1873.

Гаврилова Г. С. Интенсивность обмена у дальневосточного трепанга в условиях искусственного разведения // Марикультура на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО, 1986. — С. 86—88.

Гаврилова Г. С. Абиотические факторы среды и трофические потребности дальневосточного трепанга при разведении в искусственных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ИО АН СССР, 1987. — 20 с.

Гаврилова Г. С., Мокрецова Н. Д. Влияние солености на развитие личинок и молоди трепанга // Океанология. — 1983. — Т. 23. — С. 873—875.

Гвоздарев А. А. Второстепенный экспорт ДВК // Эконом. жизнь Дальнего Востока. — 1928. — № 9. — С. 60—65.

Гинанова Т. Т. Пролиферативная активность регенерирующих мышц дальневосточного трепанга // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов. — Владивосток: ТИНРО-центр, 1999. — С. 24—25.

- Голдовский А. М. Основы учения о состояниях организма. — Л.: Наука, 1977. — 116 с.
- Дальний Восток. Военно-статистический обзор. 1) Население 2) Средства. Т. 3. Под ред. полковника Болховитинова. Главное Управление генерального штаба. Издание генерала-квартирмейстера. — С.-Петербург, 1911.
- Дары моря / Л. Зенкевич, Г. Коробкина, С. Михайлов, Р. Штейман. М.: Экономика, 1968. — 215 с.
- Даутов С. Ш., Кашенко С. Д., Корниенко Е. С. Изменение топографии катехоламинсодержащих нейронов у личинки трепанга *Stichopus japonicus* в ходе развития // Докл. Академии наук СССР. — 1991. — Т. 320, № 3. — С. 723—725.
- Дмитриев А. Ф. Подводные наблюдения над поведением трепангов // Природа. — 1955. — № 6. — С. 96.
- Дроздов А. Л., Касьянов В. Л., Реунов В. А. Инфраструктура гонады голотурии *Stichopus japonicus* // Цитология. — 1986. — Т. 28, № 11. — С. 1256—1258.
- Дроздов А. Л., Корниенко Е. С., Крючкова Г. А. Созревание ооцитов, развитие и метаморфоз дальневосточного трепанга // Биол. моря. — 1990. — № 6. — С. 43—50.
- Дьяконов А. М. Определитель иглокожих дальневосточных морей. — Владивосток, 1949. — 130 с. (Изв. ТИНРО. Т. 30).
- Дьяконов А. М., Баранова З. И., Савельева Т. С. Заметка о голотуриях (Holothurioidea) района Южного Сахалина и Южных Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. — 1958. — Вып. 5. — С. 358—380.
- Еляков Г. Б., Кузнецова Т. А., Васьковский В. Е. Состав гликозидной фракции из *Stichopus japonicus* // Хим. природных соедин. — 1968. — № 4. — С. 253—254.
- Еляков Г. Б., Стоник В. А. Терпеноиды морских организмов. — М.: Наука, 1986. — 271 с.
- Жакин А. В. Кормовая ценность искусственного детрита и естественного корма для трепанга *Stichopus japonicus* var. *argmatatus* Selenka // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. — Владивосток, 1977. — Вып. 8. — С. 51—53.
- Жакин А. В. Сезонные изменения интенсивности обмена у дальневосточного трепанга *Stichopus japonicus* в заливе Посыета (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 146—147.
- Жирмунский А. В., Сергеева Э. П., Васильева В. С. Температурные адаптации некоторых массовых видов иглокожих залива Петра Великого // Материалы IV Всесоюзного коллоквиума по иглокожим. — Тбилиси, 1979. — С. 80—85.
- Жирмунский А. В., Левин В. С. Марикультура в Приморье: состояние и перспективы развития // III Всесоюз. конф. по мор. биологии: Тез. докл. — Киев: ИнБЮМ АН УССР. — 1988. — Ч. 2. — С. 239—240.
- Закс И. Г. Опыты по изготовлению жестяночных консервов из трепанга // Рыбн. хоз-во Дальнего Востока. — 1929. — № 1. — С. 39—41.
- Закс И. Г. Сырьевые запасы трепанга в дальневосточных морях // Рыбн. хоз-во Дальнего Востока. — 1930. — № 2. — С. 37—40.
- Зикеев В. В. Переработка водного нерыбного сырья. — М.: Пищепромиздат, 1950. — 350 с.
- Иванов А. В., Стрелков А. А. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Описание строения и атлас анатомии. — Владивосток, 1949. — 102 с.
- Иванов И. И., Козлов Ю. П., Тхор Л. Ф. Антиокислительные свойства растений семейства аралиевых и трепанга // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. — 1965. — Т. 70, вып. 1. — С. 167—168.
- Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. — М.: Наука, 1978. — 166 с.

- Калинин В. И., Левин В. С., Столик В. А. Химия и структура морфологии. Тригер-пептидные гликозиды голотурий (Holothuroidea, Echinodermata) — Владивосток: Дальнаука, 1994. — 284 с.
- Касьянов В. Л., Кукин А. Ф., Медведева Л. А., Яковлев Ю. М. Сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у массовых видов двустворчатых моллюсков и иглокожих залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. — Владивосток, 1976. — С. 157—167.
- Касьянов В. Л., Крючкова Г. А., Куликова В. А., Медведева Л. А. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. — М.: Наука, 1983. — 215 с.
- Кашенко С. Д. Влияние опреснения на развитие дальневосточного трепанга // Биол. моря. — 1992. — № 3—4. — С. 43—52.
- Кашенко С. Д. Влияние соленостной акклимации трепанга *Stichopus japonicus* на адаптивные способности разных стадий его развития // Биол. моря. 1997. Т. 23, № 2. — С. 93—100.
- Кашенко С. Д. Влияние температуры и солености на раннее развитие трепанга *Stichopus japonicus* // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 2. — С. 103—107.
- Кизеветтер И. В. Лов и обработка промысловых беспозвоночных дальневосточных морей. — Владивосток: Приморское кн. изд-во, 1962. — 224 с.
- Кизеветтер И. В., Калетина Е. И. Технохимическая характеристика нерыбных объектов Приморья // Изв. ТИНРО. — 1939. — Т. 17. — С. 63—70.
- Кинтаро-Кимура. Обработка рыбы и других водных промысловых. Часть 1. М.—Л.: Пищепромиздат, 1939. — 252 с.
- Климова В. Л., Левин В. С., Маркова И. В. Видовой состав и распределение голотурий залива Петра Великого Японского моря // Исследования иглокожих дальневосточных морей. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. — С. 21—30.
- Кобякова З. И. Об изменениях фауны в заливе Петра Великого // Вестн. МГУ Сер. биол. — 1962. — № 21, вып. 4. — С. 63—71.
- Крючкова Г. А. Краткий определитель личинок морских ежей, офиур и голотурий залива Петра Великого Японского моря: Препринт № 22. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. — 65 с.
- Куликова В. А. Трепанг лагуны Буссе // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 91. — С. 84—85.
- Лавин П. И., Чернышев В. Д. Расчеты скорости фотосинтеза морской промысловой водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis* // Оперативные информационные материалы. — Иркутск, 1977. — С. 28—29.
- Лебедев А. М. Состояние промысла и запасов дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* в Приморье // Биол. моря. В печати.
- Левин В. С. Обнаружение дальневосточного трепанга на литорали и некоторые особенности его экологии // Биол. моря. — 1979. — № 3. — С. 90—91.
- Левин В. С. Сравнительное изучение степени развития щупалец и спикул щитовиднощупальцевых голотурий верхней sublitorali Индоветспацифики // Биол. моря. — 1980. — № 3. — С. 50—55.
- Левин В. С. Дальневосточный трепанг. — Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1982а. — 192 с.
- Левин В. С. Искусственный биотоп. А.с. 967437 // Открытия. Изобретения. — 1982б. — № 39.
- Левин В. С. Биотоп для водных организмов. А.с. 967438 // Открытия. Изобретения. — 1982в. — № 39.
- Левин В. С. Искусственный биотоп для охраны и воспроизводства трепангов. А.с. 980666 // Открытия. Изобретения. — 1982г. — № 46.
- Левин В. С. Способ определения плотности расселения голотурий на исследуемом участке при искусственном воспроизводстве. А.с. 984422 // Открытия. Изобретения. — 1983. — № 48.
- Левин В. С. Перспективы охраны и воспроизводства дальневосточного трепанга *Stichopus japonicus* в Дальневосточном государственном морском заповед-

нике // Животный мир Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. — С. 58—65.

Левин В. С. О латинском названии дальневосточного трепанга. Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 1. — С. 65.

Левин В. С., Воронова Е. И. Усвоение бактериальной пищи дальневосточным трепангом // Материалы IV Всесоюз. коллоквиума по иглокожим. — Тбилиси, 1979. — С. 121—123.

Левин В. С., Гочаков В. М. Устройство для регистрации частоты дыхания водных животных. А.с. 643137 // Открытия. Изобретения. — 1979. — № 3.

Левин В. С., Калинин В. И., Мальцев И. И., Стоник В. А. Строение тритерпеновых гликозидов и систематика щитовиднощупальцевых голотурий // Биол. моря. — 1985. — № 2. — С. 3—11.

Левин В. С., Калинин В. И., Федоров С. Н., Смаيلي С. Структура тритерпеновых гликозидов и систематическое положение двух видов голотурий семейства Stichopodidae // Биол. моря. — 1986. — № 4. — С. 72—77.

Левин В. С., Скалецкая Е. И. Метод определения рациона дальневосточных трепангов на подводной плантации // Динамические модели и экология популяций. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 3—21.

Левин В. С., Хмель А. В. Новый метод регистрации дыхательных движений голотурий // Биол. моря. — 1988. — № 2. — С. 72—74.

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

Левин В. С., Шипилов А. В. Подводные исследования динамики питания дальневосточного трепанга // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 105—107.

Лейбсон Н. Л. Об источниках регенерации кишечного эпителия при его сезонном обновлении у дальневосточного трепанга. Препр. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. — 28 с.

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

Малахов В. В., Черкасова И. В. Эмбриональное и раннее личиночное развитие голотурии *Stichopus japonicus* var. *armatus* (Aspidochirota, Stichopodidae) // Зоол. журн. — 1991. — Т. 70, вып. 4. — С. 55—67.

Малахов В. В., Черкасова И. В. Метаморфоз голотурии *Stichopus japonicus* (Aspidochirota, Stichopodidae) // Зоол. журн. — 1992. — Т. 71, вып. 9. — С. 11—21.

Мальцев И. И., Стехова С. И., Шенцова Е. Б. и др. Противомикробная активность гликозидов из голотурий семейства Stichopodidae // Хим.-фармацевт. журн. — 1985. — № 1. — С. 54—56.

Манасова П. А. Морепродукты и атеросклероз. Особенности фосфолипидного состава трепанга, рекомендуемого в качестве антисклеротического продукта // Научные основы питания здорового и больного человека. Алма-Ата. — 1974. — Т. 1. — С. 78—79.

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

Манасова П. А. Некоторые морфологические и гистохимические данные по изучению гиполипидемического действия липидов дальневосточного трепанга // Морфологический контроль биомедицинских экспериментов на животных: Тез. докл. — М., 1978б. — С. 50—51.

Мартынова М. Г., Блинова М. И., Горюнова Л. Б. Морфологическое изучение целомацитов трепанга *Stichopus japonicus* // Биол. моря. — 1986. — № 1. — С. 41—43.

- Марушкина Н. Б. Изучение кинетики эпителии пищеварительной трубки трепанга в нормальных условиях и при регенерации после аутомии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л.; АН СССР, Ин-т цитологии, 1978. — 24 с.
- Марушкина Н. Б., Грачева Н. Д. Авторадиографическое изучение пролиферативной активности в эпителии кишки трепанга *Stichopus japonicus* в нормальных условиях и после аутомии // Цитология. — 1978. — Т. 20, № 4. — С. 426—431.
- Масленников С. О трепанговом промысле в водах Уссурийского залива. Записки Общества изучения Амурского края. — Владивосток. 1894. — Т. 4. — С. 1—13.
- Матвеев Н. П. Краткий исторический очерк г. Владивостока 1860—1910 гг. — Владивосток. 1910. — 192 с.
- Мац М. Н., Корхов В. В., Степанов В. Р., Кулера Е. В. и др. Контрацептивная активность тритерпеновых гликозидов — суммы голотоксинов А<sub>1</sub> и В<sub>1</sub> и голотурина А в эксперименте // Фармакология и токсикология. — 1990. — Т. 53, № 2. — С. 45—47.
- Мигас Е. А., Клеменченко Е. Г. Фармакологический эффект экстракта *Stichopus japonicus* // Биол. моря. — 1990. — № 5. — С. 72—76.
- Микулич Л. В., Козак Л. П. Некоторые биолого-экологические особенности трепанга (*Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka) // Гидробиологические исследования в Японском море и Тихом океане. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. — С. 119—127.
- Мовчан О. Т., Мигас Э. А., Попова М. А. Влияние экстракта трепанга *Stichopus japonicus* на митотическую активность эпителия рога матки крыс // Научные сообщения Института биологии моря. — Владивосток, 1971. — Вып. 2. — С. 158—161.
- Мокрецова Н. Д. Искусственное разведение трепанга в заливе Петра Великого // Рыбн. хоз-во. — 1973. — № 11. — С. 7—8.
- Мокрецова Н. Д. Стадии раннего онтогенеза *Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka (Aspidochirota, Stichopodidae) при культивировании в искусственных условиях // Зоол. ж. — 1977. — Т. 56, № 1. — С. 79—85.
- Мокрецова Н. Д. Биология размножения трепанга *Stichopus japonicus* Selenka как основа биотехники его разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. — 24 с.
- Мокрецова Н. Д. Культивирование трепанга // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. — М.: Агропромиздат, 1987. — С. 116—135.
- Мокрецова Н. Д. Состояние воспроизводства трепанга в заливе Петра Великого и перспективы его культивирования // Научно-технические проблемы мариккультуры в стране. — Владивосток: ТИНРО, 1989. — С. 107—108.
- Мокрецова Н. Д. Состояние мариккультуры и перспективы ее развития в морях Дальнего Востока // Состояние и перспективы научно-практических разработок в области мариккультуры России. — М.: ВНИРО, 1996. — С. 203—209.
- Мокрецова Н. Д., Вышкварцев Д. М. Усвоение различных видов корма личинками трепанга *Stichopus japonicus* Selenka на стадии аурикулярия // Изв. ТИНРО, 1977. — Т. 101. — С. 48—50.
- Мокрецова Н. Д., Кучерявенко А. В., Кошкарева Л. Н. Распределение и колебания численности личинок трепанга в бухте Новгородской (залив Посыета) // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 96. — С. 296—301.
- Мокрецова Н. Д., Гаврилова Г. С., Авраменко С. Ф. Временная инструкция по биотехнологии заводского способа получения и выращивания личинок трепанга до стадии оседания. — Владивосток: ТИНРО, 1988. — 47 с.
- Мокрецова Н. Д., Шульгина Л. В., Авраменко С. Ф. Роль бактерий в питании трепанга // Научно-технические проблемы мариккультуры в стране. — Владивосток: ТИНРО, 1989. — С. 108—109.

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

Низовская Л. В. Рост овоцитов и ядерно-плазменные отношения у трепанга // Научные сообщения Института биологии моря. — Владивосток, 1971а. — Вып. 2. — С. 168—171.

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

Николаева Н. Е. Глюкозамин — лекарственное вещество из панцирей ракообразных // Мировое рыболовство. — М.: ЦНИИТЭИРХ, 1969. — № 1. — С. 43—45.

Окада. Трепанг. Энциклопедия рыбного хозяйства Японии. — 1932. — Т. 4. (Пер. с японск.).

Павленко М. Н. Рыболовство в заливе Петра Великого. Материалы по изучению рыболовства и пушного промысла на Дальнем Востоке. — Токио: Типогр. японо-русского клуба. — 1920. — Вып. 1. — С. 1—47.

Пальчевский Н. А. Личные наблюдения водных промыслов острова Хоккайдо. Сочинение японца Такао (Метинори) Хоккен. Записки Общества изучения Амурского края. — Владивосток, 1897. — Т. 6, вып. 1. — С. 1—97.

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

Поганкин Ж. В. Материалы по экологии иглокожих залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 175—200.

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

Попов А. М., Лоенко Ю. Н., Анисимов М. М. Изменение чувствительности опухолевых клеток к действию тритерпеновых гликозидов липосомами // Антибиотики. — 1981. — Т. 26, № 3. — С. 127—129.

Пржевальский И. Путешествия в Уссурийском крае 1867—1869 гг. Государственная социальная-экономическое издательство. — Москва, 1937. — С. 318.

Прокофьева Н. Г., Агафонова И. Г., Киселева М. И. и др. Противоопухолевые свойства голотоксина А<sub>1</sub>, выделенного из дальневосточной голотурии // Медико-социальные аспекты проблемы «человек—океан»: Тез. докл. науч.-практ. конф. — Владивосток, 1988. — С. 272—273.

Прокофьева Н. Г., Лоенко Ю. Н., Анисимов М. М. Влияние некоторых тритерпеновых гликозидов на включение <sup>14</sup>C-аланина в клетки костного мозга крыс // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1981. — № 5. — С. 794—797.

Разведение дальневосточного трепанга. Под ред. Суй Силиня, при участии Яо Юйлиня. Изд-во «Сельское хозяйство». — Далянь, 1988. — 288 с. (Китайский)

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

Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков / В. Л. Касьянов, Л. А. Медведева, С. Н. Яковлев, Ю. М. Яковлев. — М.: Наука, 1980. — 207 с.

Раков В. А. Темпы роста и продолжительность жизни дальневосточного трепанга в заливе Посыета // Биол. моря. — 1982. — № 4. — С. 52—54.

Раков В. А., Кучерявенко А. В. Влияние тайфуна «Фрэн» на донную фауну залива Посыета (Японское море) // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. — Владивосток, 1977. — Вып. 8. — С. 22—25

Рисман М. Биологически активные пищевые добавки неизвестного или малоизвестного происхождения // М.: Арт-Бизнес Центр, 1998. — 489 с.

Рутенберг Е. Возможность и ценность применения водорослей и грибов для гидробиологических работ // Науч. тр. Ленинградск. о-ва естествоисп. — 1930. — Вып. 1. — С. 87—92.



- Савельева Т. С. К фауне голотурий Японского и Охотского морей // Исследование морей СССР. — М., 1933. — Вып. 19. — С. 31—38.
- Савельева Т. С. К фауне голотурий дальневосточных морей СССР // Исследования дальневосточных морей СССР. — М., 1941. — Вып. 1. — С. 73—103.
- Савельева Т. С. Класс Голотурии — Holothurioidea. Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — С. 215—219.
- Савилов А. И. Материалы по биологии трепанга в заливе Петра Великого // Сб. науч. студенческих работ. — М.: Изд-во МГУ. 1939. — Вып. 10, Зоология. — С. 41—52.
- Сборник технических инструкций по производству рыбных консервов и пресервов. — М.: Пищевая промышленность, 1978. — 362 с.
- Свешников В. А., Крючкова Г. А. Динамика численности пелагических личинок беспозвоночных в бухте Троицы Японского моря // Научные сообщения Института биологии моря. — Владивосток. 1971. — Вып. 2. — С. 200—202.
- Сергеенко В. А., Огородников В. С. Некоторые результаты исследований трепанга о. Кунашир // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. — Южно-Сахалинск, 1994. — С. 95—97.
- Селин Н. И., Черняев М. Ж. Особенности распределения, состав поселений и рост дальневосточного трепанга в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. — 1994. — Т. 20, № 1. — С. 73—81.
- Селин Н. И., Жирмунский А. В., Левин В. С. и др. Состав и распределение макроэпибентоса в Амурском заливе Японского моря // Биол. моря. — 1991. — № 6. — С. 61—69.
- Селюк О. Д., Шадрин М. Г. 200 блюд из морепродуктов. — Владивосток.: Дальневост. кн. изд-во, 1969. — 150 с.
- Скарлато О. А., Голиков А. Н., Василенко С. В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посъета (Японское море). Биоценозы залива Посъета Японского моря. — Л.: Наука, 1967. — С. 5—61.
- Слуцкая Т. Н. Сравнительная характеристика сушеных трепанга и кукумари // Исследования по технологии рыбных продуктов. — Владивосток, 1972. — Вып. 3. — С. 139—146.
- Слуцкая Т. Н. Особенности химического состава мяса иглокожих // Рыбн. хоз-во. — 1973. — № 7. — С. 81—82.
- Слуцкая Т. Н. Влияние химического состава коллагена иглокожих на их технологические свойства // Изв. ТИНРО. — 1976. — С. 99. С. 11—15.
- Слуцкая Т. Н., Леванидов И. П. Гексозаминсодержащие вещества голотурий и количественные изменения их в процессе производства пищевых продуктов // Исследования по технологии рыбных продуктов. — Владивосток, 1977. — С. 32—36.
- Советский Дальний Восток. Чита; Владивосток: Книжное дело, 1923. — 160 с.
- Соловьев Н. Об эксплуатации нерыбных морепродуктов // За социалистич. рыбн. хоз-во. — 1932, № 4. — С. 33—36.
- Спирина И. С. Строение водных легких у голотурии *Stichopus japonicus* // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов. — Владивосток: ТИНРО-центр, 1999. — С. 92—93.
- Таникава И. Продукты морского промысла Японии. — М.: Пищевая промышленность, 1975. — 352 с.
- Технология обработки водного сырья / И. В. Кизеветтер, Т. И. Макарова, В. П. Зайцев и др. — М.: Пищевая промышленность, 1976. — 696 с.
- Ушаков П. В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. — М.: Изд-во АН СССР, 1953. — 459 с.
- Фудзимако. Исследование мест распределения и периода размножения *Stichopus japonicus* и *Holothuria monocaria* // Бюл. Центр, науч.-исслед. станции. — Ю. Сахалин, 1936—1937. (Пер. с японск.)

Целищев М. И. Экономические очерки Дальнего Востока // АО «Книжно-дело». Владивосток, 1925. — С. 131.

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

Сукуров И. А. Изучение влияния экологических факторов на формирование поля численности *Stichopus japonicus* в заливе Петра Великого с применением прямых водолазных наблюдений. Подводные исследования в биоокеанологических и рыбохозяйственных целях. — М.: ВНИРО, 1989. — С. 83—94.

Чжан Фын-ин, У Бао-линь. Иголкожие Дайрена и прилежащих вод // Зоология Китая. — 1954. — Т. 4. — С. 123—146. (Кит.)

Чжан Фын-ин, У Бао-линь. Предварительные данные по искусственному разведению и выращиванию *Stichopus japonicus* Selenka // Зоология Китая. — 1958. — Т. 2. — С. 65—73. (Кит.)

Щеглов В. В., Анисимов М. М., Шенцова Е. Б. Распределение аккумулярованных из среды тритерпеновых гликозидов в дрожжевой клетке и влияние их на выход из клеток ортофосфата и аминного азота // Приклад. биохимия и микробиология. — 1979. — Т. 40, № 3. — С. 375—382.

Щеглов В. В., Моисейченко Г. В., Ковековдова Л. Т. Эффект меди и цинка на эмбрионы, личинок и взрослых особей морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* и голотурии *Stichopus japonicus* // Биол. моря. — 1990. — № 3. — С. 55—58.

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

Эртель Л. Я. Консервы из нерыбных объектов // Изв. ТИНРО. — 1955. — Т. 43. — С. 181—184.

Яковлев И. Трепанг. Хабаровск. Владивосток: Книжное дело, 1927. — 48 с.  
Adithiya L. A. Beche-de-mer in Ceylon // Spol. Zeylan. — 1969. — V. 31, pt II. — P. 405—412.

Anisimov M. M., Kuznetsova T. A., Shirokov V. P. et al. The toxic effect of stichoposide A<sub>1</sub> from *Stichopus japonicus* Selenka on early embryogenesis of the sea urchin // Toxicon. — 1972. — V. 10. — P. 187—188.

Anisimov M. M., Fronert E. B., Kuznetsova T. A., Elyakov G. B. The toxic effect of triterpene glycosides from *Stichopus japonicus* Selenka on early embryogenesis of the sea urchin // Toxicon. — 1973. — V. 11. — P. 109—111.

Anisimov M. M., Shentsova E. B., Scheglov V. V. et al. Mechanism of cytotoxic action of some triterpene glycosides // Toxicon. — 1978. — V. 16. — P. 207—218.

Arakawa K. T. Studies on the faecal pellets of marine invertebrates (excluding molluscs) // Publ. Seto. Mar. Biol. Lab. — 1971. — V. 19, N 4. — P. 231—241.

Arakawa K. Y. A handbook on the Japanese sea cucumber. Its biology, propagation and utilization. — Tokyo, 1990. — 118 p.

A study on the artificial breeding and cultivation of *Stichopus japonicus* Selenka // Studia marina Sinica. — 1976. — N 11. — P. 173—182. (Houkou Production Team.) (Китайский)

Augustin E. Über japanische Seewalzen // Abh. d. k. Acad. d. Wiss., Kl. 2, suppl. — 1908. — B. 2, Abh. 1. — S. 1—44.

Boulard C., Massin C., Jangoux M. The fine structure of the buccal tentacles of *Holothuria forskali* (Echinodermata, Holothuroidea) // Zoomorphology. — 1982. — V. 36. — P. 133—149.

Bradbury A. Sea cucumber dive fishery in Washington State: an update // Beche-de-mer Inform. Bull. — 1994. — N 6. — P. 15—16.

Bradbury A., Palsson W. A., Pacunski R. E. Stock assessment of the sea cucumber *Parastichopus californicus* in Washington // Echinoderms: — San Francisco. Eds R. Mooi, M. Telford. — Rotterdam: A. A. Balkema, 1998. — P. 441—446

Brief introduction to mariculture of five selected species in China FAO/UNDP Reg. Seafarming Development and Demonstration Proj., Bangkok, 1990 46 p

- Byrne M. Evisceration behavior and the seasonal incidence of evisceration in the holothurian *Eupentacta quinquesemita* (Selenka) // *Ophelia* — 1985. — N 24. — P. 75—90.
- Caddy J. F. Stock assessment in data-limited situations: the experience in tropical fisheries and its possible relevance to evaluation of invertebrate resources // *Can. Spec. Publ. Fish and Aquat. Sci.* — 1986. — N 92. — P. 379—392.
- Cameron J. L., Fankboner P. V. Tentacle structure and feeding processes in life stages of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Smitson) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* — 1984. — N 81. — P. 193—209.
- Chang F. Y. Report on holothurians collected from the coast of China // *Contr. Inst. zool. Nat. acad. Peiping.* — 1934. — V. 2, N 1. — P. 4—52.
- Chang F. Y., Chao P. Notes on the white holothurian, red holothurian and white sea-urchins // *Sinensia, N.S.* — 1951. — V. 11, N 1—2. — P. 37—47.
- Chen V., Chen J., Chou J. Taiwan's sea cucumber market and trade. — TRAFFIC East Asia Taipei Field Report, 1998. — 14 p.
- Choe S. Japanese common sea cucumber — behavior, biology and propagation of *Stichopus japonicus* Selenka. — Tokyo: Kaibundo, 1963. — 226 p.
- Choe S., Ohshima Y. On the morphological and ecological differences between two commercial forms, «Green» and «Red», of the Japanese common sea cucumber, *Stichopus japonicus* Selenka // *Bull. jap. Soc. Sci. Fish.* — 1961. — V. 27, N 2. — P. 97—106.
- Clark H. L. Notes on some North-Pacific holothurians // *Zool. Anz.* — 1902. — Bd. 25, N 677. — P. 562—564.
- Clark H. L. Holothurians of the genus *Stichopus* // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* — 1922. — V. 65. — P. 39—74.
- Conand C. Are holothurian fisheries for export sustainable? // *Proceed. 8 Intern. Coral Reef Symp.* 2. — 1997. — P. 2021—2026.
- Conand C., Byrne M. A review of recent developments in the world sea cucumber fisheries // *Mar. Fish. Rev.* — 1993. — N 55. — P. 1—13.
- Dautov S. Sh. Structure and properties of hyaline spheres in holothuroid larvae // *Invertebr. Reprod. Dev.* — 1997. — V. 32, N 2. — P. 155—161.
- Dautov S. Sh., Kashenko S. D. Hyaline spheres in auricularia of *Stichopus japonicus* // *Invertebr. Reprod. Dev.* — 199. — V. 27, N 1. — P. 61—64.
- Deichmann E. Holothurians from the Gulf of California. The Templeton Crocker Expedition, 9. // *Zoologica, New York Zool. Soc.* — 1937. — V. 22. — P. 161—176.
- Elyakov G. B., Anisimov M. M., Prokofieva N. G. et al. Sensitivity of rat marrow cells in culture to the toxic effect of stichoposide A<sub>1</sub> from *Stichopus japonicus* Selenka // *Toxicon.* — 1972. — V. 10. — P. 229—300.
- Elyakov G. B., Stonik V. A., Levina E. V. et al. Glycosides of marine invertebrates — I. A comparative study of the glycoside fractions of Pacific sea cucumber // *Comp. Biochem. and Physiol.* — 1973. — V. 44B. — P. 325—336.
- Elyakov G. B., Stonik V. A., Levina E. V., Levin V. S. Glycosides of marine invertebrates. III. Biosynthesis of stichoposides from acetate // *Comp. Biochem. and Physiol.* — 1975. — V. 52B. — P. 321—323.
- Fishes and marine invertebrates of Hokkaido: biology and fisheries. / Eds. Nagasawa K., Torisawa M. Sapporo: Kita-nihon Kaiyo Center Co. — 1991. — 415 p. (Японский)
- Fishing gear and methods of Japan. — Taiyo Gyogyo Kabushiki Kaisha. 1984. — 217 p. (Японский)
- Glynn P. W. Active movements and other aspects of the biology *Astichopus* and *Leptosynapta* (Holothuroidea) // *Biol. Bull.* — 1965. — V. 119. — P. 80—86.
- Gorshkova I. A., Kalinovskiy A. I., Ilyin S. G. et al. Physicochemical characteristics of interaction of toxic triterpene glycosides from Holothurians with rat brain Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-ATPase // *Toxicon.* — 1989. — V. 27, N 8. — P. 937—945.

- Goshima S., Fujiyoshi Y., Ide N., Gamboa R. U., Nakao S. Distribution of Japanese common sea cucumber, *Stichopus japonicus* in Lagoon Saroma // Suisan Zoshoku. — 1994. — V. 42, N 2. — P. 261—266. (Японский)
- Hatanaka H. Estimation of the catch efficiency of a sea-cucumber drag // Suisan Zoshoku. — 1994. — V. 42, N 2. — P. 227—230. (Японский)
- Hatanaka H., Tanimura K. Application of menthol as an anesthetic for body size measuring of sea-cucumber juveniles // Suisan Zoshoku. — 1994. — V. 42, N 2. — P. 221—225 (Японский)
- Hoshikawa H., Takashi K., Konno Y., Miyagawa T. Growth estimates by the size distribution of sea cucumber, *Stichopus japonicus* Selenka, in the artificial pools in Toyasaki, Minamikayabe-cho u, Southern Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Sta. — 1995. — N 46. — P. 7—14. (Японский)
- Hota M., Kawamura K. Experiment on the artificial seedling of the sea cucumber *Stichopus japonicus* // Bull. Fish. Exp. Stn. Aomori Pref. — 1983. — N 12. — P. 200—204. (Японский)
- Hyman L. H. The invertebrates. V. Echinodermata. — McGraw-Hill, New York, 1955. — 763 p.
- Ikeda Z., Katayama K. On the artificial seedling of the sea cucumber *Stichopus japonicus* // Bull. Okayama Fish Exp. Stn. — 1982. — P. 84—89. (Японский)
- Ikeda Z., Katayama K. On the artificial seeding and rearing experiments of settled juvenile of the sea cucumber (*Stichopus japonicus*) // Okayama Suishi Jihou. 1984. N 58. — P. 37—42 (Японский). Перевод на англ.: Can. Transl. Fish. Aquat. Sci., N 5356. 1988. — 20 p.
- Imai T., Inaba D., Sato R., Hatanaka M. On the artificial breeding of Japanese sea cucumber, *Stichopus japonicus* // Bull. Inst. Agricul. Res. Tohoku University. 1950. — V. 2, N 2. — P. 269—277.
- Isono T. The regeneration of *Stichopus japonicus* // Suisan Kenkyushi. — 1925. — V. 24. N 9. — P. 202—203. (Японский)
- Ito S. Studies on the technological development of the mass production for sea cucumber juvenile, *Stichopus japonicus* // Bull. Saga Pref. Sea Farming Center. — 1994 (1995). — N 4. — P. 1—87. (Японский)
- Ito S., Kawahara I., Aoto I., Hirayama K. Several inducers initiated settlement and metamorphosis of doliolaria larvae of sea cucumber, *Stichopus japonicus* // Suisan Zoshoku. — 1994a. — V. 42, N 2. — P. 299—306. (Японский)
- Ito S., Kawahara I., Hirayama K. Larval stage of sea cucumber, *Stichopus japonicus* suitable for inducement to settlement and metamorphosis // Suisan Zoshoku. — 1994b. — V. 42, N 2. — P. 287—297. (Японский)
- Ito S., Kitamura H. Technical development in seed production of the Japan sea cucumber, *Stichopus japonicus* // Beche-de-mer Inform. Bulletin. — 1998. — N 10. — P. 24—28.
- James D. B. Culture of sea-cucumber // Bull. Cent. Mar. Fish. Res. Inst. — 1996. — V. 48. — P. 120—126.
- Jenkins M., Mulliken T. A. Evolution of exploitation in the Galapagos Islands: Ecuador's sea cucumber trade // Traffic Bull. — 1999. — V. 17, N 3. — 107—117 p.
- Jespersen A., Lützen J. On the ecology of the aspidochirote sea cucumber *Stichopus tremulus* (Gunnerus) // Norv. J. Zool. — 1971. — V. 19, N 2. — P. 117—132.
- Kawai H. On the artificial seedling of the sea cucumber *Stichopus japonicus*. II. 1981 Annual Report Hamajima Fish. Exp. Stn. Mie Pref., 1981. — P. 95—98. (Японский)
- Kawai H. On the artificial seedling of the sea cucumber *Stichopus japonicus*. III. 1982 Annual Report Hamajima Fish. Exp. Stn. Mie Pref., 1982. — P. 70—73. (Японский)
- Kawai H. On the artificial seedling of the sea cucumber *Stichopus japonicus*. IV. 1983 Annual Report Hamajima Fish. Exp. Stn. Mie Pref., 1983. — P. 7—11. (Японский)

- Kinosita T., Sibuya S. Investigation on the spawning season of *Stichopus japonicus*, L. // Hokkaido Suisan Shikenjyo Junpo. 1936a. — V. 311. — P. 11—12. (Японский)
- Kinosita T., Sibuya S. Investigation on the spawning season of *Stichopus japonicus*, 2. // Hokkaido Suisan Shikenjyo Junpo. 1936b. — V. 312. — P. 4—5. (Японский)
- Kinosita T. A study on the spawning season of *Stichopus japonicus* // Hokkaido Suisan Shikenjyo Junpo. 1938. — V. 373. — P. 1—7.
- Kinosita T., Tanaka S. The food of *Stichopus japonicus* in Hokkaido // Suisan Kenkyushi. — 1939. — V. 34, N 1. — P. 32—35. (Японский)
- Kishimoto T., Kanatani H. Induction of oocyte maturation by disulfide-reducing agent in the sea-cucumber, *Stichopus japonicus* // Develop. Growth Different. — 1980. — V. 22, Iss 2. — P. 163—167.
- Kitagawa I. Research of biologically active marine natural products // Yakugaku Zasshi. — 1988. — V. 108, N 5. — P. 398—416.
- Kitagawa I., Sugawara T., Yosioka I. Saponin and sapogenol XV. Antifungal glycosides from the sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. (2) Structure of holotoxin A and holotoxin B // Chem. Pharm. Bull. — 1976. — V. 24, N 2. — P. 275—284.
- Kitagawa I., Yamanaka H., Kobayashi M. et al. Saponin and sapogenol XXVII. Revised structures of holotoxin A and holotoxin B, two antifungal oligoglycosides from the sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka // Chem. Pharm. Bull. — 1978. — V. 26, N 12. — P. 3722—3731.
- Koehler S. L. Search mechanism of a stream grazer in patchy environments: the role of food abundance // Oecologia (Berlin). — 1984. — N 62. — P. 209—218.
- Lampert K. Die Seewalzen, Holothurioidea // Semper C. Reisen im Archipel der Philippinen. II Teil, Bd IV, 3 Abt. — Wiesbaden. 1885. — 310 p.
- Lawrence J. A functional biology of Echinoderms. — John Hopkins Univ. Press, Baltimore, 1987. — 340 p.
- Leibson N. L. Regeneration of digestive tube in holothurians *Stichopus japonicus* and *Eupentacta fraudatrix* // Keys for regeneration, Karger Basel. 1992. — P. 51—61.
- Levin V. S., Ivin V. V., Fadeev V. I. Ecology of the starfish *Patiria pectinifera* (Miller et Troschel) in Possiet Bay, Sea of Japan // Asian J. Mar. Biol. — 1987. — V. 4. — P. 49—60.
- Levin V. S. Feeding by shallow water holothuroids (Echinodermata) and its effect on the environment. — Saint-Petersburg: Politechnica, 1999. — С. 1—131. Левин В. С. Питание мелководных голотурий и его влияние на донные осадки. — Санкт-Петербург: Политехника, 1999. — С. 133—254.
- Li B., Wang Ch. Studies on the oral liquid from *Stichopus japonicus* Selenka // Chin. J. Mar. Drugs. — 1992. — V. 11, N 4. — P. 41—44. (Китайский)
- Li J. Z., Bao C. X., Chen G. Z., Zhang G. Z., Fan H. Z., Chen J. D. Antithrombin activity and platelet aggregation by acid-mucopolysaccharides isolated from *Stichopus japonicus* Selenka // Acta Pharmacologica sinica. — 1985. — N 6. — P. 107—110.
- Li F., Liu Y., Song B., Sun H., Gu B., Zhang X. Study on aestivating habit of sea cucumber *Apostichopus japonicus* Selenka. 2. The factors relating to aestivation // J. Fish. Sci. China. — 1996. — V. 3, N 2. — P. 49—57. (Китайский)
- Li Y., Wang Y., Wang P. Studies on the living environment and the selection of sea area for *Stichopus japonicus* // Trans. Oceanol. Limnol. — 1994. — N 4. — P. 42—47. (Китайский)
- Liao Y. The aspidochirote holothurians of China with erection of a new genus. In: M. Jangoux (ed.). Echinoderms: Present and past. — A. A. Balkema: Rotterdam. 1980. — P. 115—120.
- Liao Y. The aspidochirote holothurians of China // Studia Marina Sinica. — 1984. — N 23. — P. 221—248.
- Liao Ch. Metamorphosis and living habit of the larvae of the sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka // J. Shandong College of Oceanology. — 1987. — V. 17, N 1. — P. 86—95. (Китайский)

Liu Y., Li F., Song B. Study on propagation techniques of releasing to artificial breeding larvae of *Apostichopus japonicus*. 1. Choice of releasing on the sea // Chin. J. Mar. Drugs. — 1988. — V. 7, N 3. — P. 36—40. (Китайский)

Liu Y., Song B., Jiang W., Yue M., Yang Y. Study on artificial breeding of sea cucumber in commercial scale // Mar. Fisher. Res. (Shandong). — N 13. 1992. — P. 95—102.

Liu Y., Li F., Song B., Sun H., Zhang X., Gu B. Study on aestivating habit of sea cucumber *Apostichopus japonicus* Selenka 1. Ecological characteristic of aestivation // J. Fish. Sci. China. — 1996. — V. 3, N 2, P. 41—48. (Китайский)

Ludwig H. Drei Mittheilungen über alte und neue Holothuriarten // Sitzb. Berlin Akad. — 1887, N 54. — P. 1—28 (1217—1244).

Lützen J. Biology and structure of *Cystobia stichopi*, N. Sp., (Eugregarina, Family Urosporidae), a parasite of the holothurian *Stichopus tremulus* (Gunnerus) // Nytt. Mag. Zool. — 1968. — V. 16, N 1. — P. 14—19.

Lützen J. Studies on the life history of *Enteroxenos bonnevie*, a gastropod endoparasitic in aspidochirote holothurians // Ophelia. — 1979. — V. 18, N 1. — P. 1—51.

Maesako N., Mogami Y., Hirano S., Yotsui T. Habitat of juvenile sea cucumber, *Stichopus japonicus* // Bull. Nagasaki Pref. Inst. Fish. — 1991. — N 17. — P. 31—34. (Японский)

Maltsev I. I., Stonik V. A., Kalinovskiy A. I., Elyakov G. B. Triterpene glycosides from sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka // Comp. Biochem. Physiol. — 1984. — V. 78B, N 2. — P. 421—426.

Marenzeller E. Neue Holothurien von Japan und China // Verh. Zool.-botan. Ges. Wien. — 1881. — P. 3—22 (121—140).

Margolin A. S. Swimming of the sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) in response to sea stars // Ophelia. — 1976. — V. 15, N 2. — P. 105—114.

Massin C. The sediment ingested by *Holothuria tubulosa* Gmel. (Holothuroidea: Echinodermata) // M. Jangoux (ed.). Echinoderms: Present and past. Rotterdam: A. A. Balkema, 1979. — P. 205—208.

Massin C. Food and feeding mechanisms: Holothuroidea. In: M. Jangoux, J. M. Lawrence (eds.). Echinoderm nutrition. — A. A. Balkema: Rotterdam, 1982. P. 43—55.

Matsuno T., Sakushirna A., Ishida T. Seasonal variations of saponin and its distribution in the body of sea cucumber, *Stichopus japonicus* // Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 1973. — V. 39, N 3. — P. 307—310.

Mitsukuri K. A list of Holothurians known to occur in Japan // Zool. Magaz. Zool. Soc. Tokyo. — 1896. — V. 8, N 97. — P. 408. (Японский)

Mitsukuri K. On changes which are found with advancing age in the calcareous deposits of *Stichopus japonicus* Selenka // Ann. Zool. Japon. — 1897. — V. 1, parts 1—2. — P. 31—42. (Японский)

Mitsukuri K. Notes on the habits and life history of *Stichopus japonicus* Selenka // Annot. Zool. Japon. — 1903. — V. 5. — P. 1—21. (Японский)

Mitsukuri K. Studies on the actinopodous Holothuroidea // J. Coll. Sci. Univ. Tokyo. — 1912. — V. 29, part. 2. — P. 1—284. (Японский)

Mosher C. Notes on natural evisceration of the sea cucumber *Actinopyga agassizi* Selenka // Bull. mar. Sci. Gulf Caribb. — 1965. — V. 15. — P. 255—258.

Mottet M. G. The fishery biology and market preparation of sea cucumber // Techn. Rep. Wash, Dep. Fish. — 1976. — N 22. — P. 1—44.

Nomura H. Experiment on the production of the artificial seedling of the sea cucumber *Stichopus japonicus* // Bull. Cultivation Fisheries Center, Propagation Exp. Stn. Ishikawa Pref. 1983. — P. 46—48.

Ohshima H. Report on holothurians collected by the United States fisheries steamer «Albatross» in the northwestern Pacific during the summer of 1906 // Proc. U. S. Nat. Mus. Smithsonian Inst. — 1915. — V. 48, N 2073. — P. 213—295.

- Ohshima H. Notes on some pycnogons living semiparasitic on holothurians // Proc. Imp. Acad. Tokyo. — 1927. — V. 3. — P. 610—612.
- Ohshima H. Albinismo en holoturiroj // Annot. Zoolog. Japon. — 1932. — V. 13. — N 5. — P. 461—465. (Эсперанто).
- On the factors of natural decrease in settled juvenile of the sea cucumber *Stichopus japonicus* // Bull. Buzen Fish. Exp. Stn. Fukuoka Pref. 1984. — P. 1—5. (Японский)
- Ozaki Y. On a new genus of parasitic turbellaria, *Xenometra* and a new species of *Anoplodium* // J. Sci., Ser. B, Div. I (Zool.). — 1932. — V. 1, part. 6. — P. 81—89.
- Panning A. Die Trepangfischerei // Mitt. zool. St. Inst. Hamb. — 1944. — V. 49. — P. 1—76.
- Roberts D., Bryce C. Further observations on tentacular feeding mechanisms in holothurians // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1982. — V. 59. — P. 151—163.
- Sanders H. L. Benthic studies in Buzzards Bay. 1. Animal-sediment relationships // Limnol. Oceanogr. — 1958. — N 3. — P. 245—258.
- Sea cucumber (*Stichopus japonicus*) culture in China // Training manual on breeding and culture of scallop and sea cucumber in China. — FAO/UNDP Reg. Seafarming Development and Demonstration Proj. — Bangkok (Thailand), 1991. — P. 45—79.
- Selenka E. Beitrage zur Anatomic und Systematik der Holothurien // Zeits. f. w. Zool. — 1867. — Bd 17. — P. 291—374.
- Semper C. Holothurien. Reisen im Archipel der Philippinen. — Wiesbaden, 1868. — 288 p.
- Shimada S. Antifungal steroid glycoside from sea cucumber // Science. — 1969. — N 163. — P. 1462.
- Shimizu M., Mikami I., Takahashi K. Histochemical detection on the ontogenetic development of digestive enzymes in the intestine of a juvenile sea cucumber *Stichopus japonicus* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1994. — V. 45, N 1. — P. 1—8.
- Sluiter C. P. Die Holothurien der Siboga Expedition // Siboga Exped. — 1901. — V. 44. — P. 1—142.
- Strathmann R. R. Larval feeding in echinoderms // Amer. Zool. — 1975. — V. 15. — P. 717—730.
- Study of the development of technique for the propagation of the sea cucumber *Stichopus japonicus* // Bull. Uchiumi Fish. Exp. Stn. Yamaguchi Pref. — 1983. Interim Report. — P. 1—13. (Японский)
- Suguri A. Sea cucumbers. The culture of 60 shallow marine species // Publ. Taisei Shuppansha. — 1965. — P. 297—303. (Японский)
- Sui X., Liu Y.-X., Liu Y.-F., Shang L., Hu Q. A study on the reproductive cycle of sea cucumber // J. Fish. China. — 1985. — V. 9, N 4. — P. 303—310. (Китайский)
- Sui X., Hu Q., Chen Y. A study on technology for rearing of postlarvae and juveniles of sea-cucumber in high density tanks // Oceanol. Limnol. Sin. — 1986. — V. 16, N 6. — P. 513—520. (Китайский)
- Swan E. F. Seasonal evisceration in the sea cucumber, *Parastichopus californicus* (Stimpson) // Science. — 1961. — V. 133. — P. 1078—1079.
- Takaya Y., Kawamata K. A handy method for detection on gonadal development of the sea cucumber, *Stichopus japonicus* // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. — 1996. — N 49. — P. 23—26. (Японский)
- Tanaka Y. Feeding and digestive processes of *Stichopus japonicus* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1958a. — V. 9. — P. 14—28.
- Tanaka Y. Seasonal changes occurring in the gonad of *Stichopus japonicus* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1958b. — V. 9, N 1. — P. 29—36.
- Tanikawa E. Studies on the proteins of the meat of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka) // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1955a. — V. 3. — P. 1—91.
- Tanikawa E. Studies on the nutritive value of the meat of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka). 1. General introduction and explanation of plan of investigation // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1955b. — V. 5, N 4. — P. 338—340.

Tauchi M., Matsumoto I. Propagation of *Stichopus japonicus* Selenka around Iejima Island in Hyogo Prefecture // Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. — 1954. — V. 20, N 5. — P. 386—387.

Théel H. Holothurioidea. Part 2. // Rep. Sci. Results. Voy. «Challenger» (Zool). — 1886. — V. 39. — P. 1—290.

Tokuhisa S. On *Stichopus japonicus* in Nanao Bay // Suisan Kenkyushi. — 1915. — V. 10, N 2, P. 33—37. (Японский)

Tunncliffe V., Risk M. J. Relationships between the bivalve *Macoma balthica* and bacteria in intertidal sediments: Minas Basin, Bay of Fundy // J. Mar. Res. — 1977. — V. 35, N 3. — P. 499—507.

Uthicke S. Spawning observations from Lizard Island area // Beche-de-mer Inform. Bulletin. — 1994. — N 6. — P. 12—14.

Vader W. Associations between amphipods and echinoderms // Astarte. — 1978. — V. 11, N 1. — P. 123—124.

Walters C. J., Hilborn R. Adaptive control of fishing systems // J. Fish. Res. Bd. Can. — 1976. — V. 33. — P. 145—159.

Webb K. L., DuPaul W. D., D'Elia C. F. Biomass and nutrient flux measurements on *Holothuria atra* populations on windward reef flats at Enewetak, Marshall Island // Proceed. 3th Intern. Coral Reef Sympos. I (Biol.). 1977. — P. 409—415.

Westblad E. New turbellarian parasites in Echinoderms // Arkiv for zoologi. — 1953. — Bd 5, N 2. — P. 269—287.

Woodby D. A., Kruse G. H., Larson R. C. A conservative application of a surplus production model to the sea cucumber fishery in southeast Alaska // G. Kruse et al. (eds.). Proc. Int. symp. management strategies for exploited fish population. — 1993. — P. 191—202.

Xiao S., Gu G. Experiments on southward transplantation and artificial breeding of the sea cucumber // J. Fish. China. — 1981. — V. 5, N 2. — P. 147—153.

Yamamoto K. Effects of hypoxia and water temperature on oxygen consumption in a sea cucumber, *Stichopus japonicus* // Suisan Zoshoku. — 1992. — V. 40, N 3. — P. 313—316. (Японский)

Yamanouchi T. Notes on the behavior of the holothurian *Cautlina chilensis* (J. Muller) // Sci. Rep. Tohoku Univ. (Biology). — 1929. — V. 4. — P. 71—115.

Yamanouchi T. Food habits of *Stichopus japonicus* // Jap. J. Zool. — 1942. — V. 54, N 9. — P. 344—346.

Yamanouchi T. On the poisonous substances contained in holothurians // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. — 1955. — V. 4. — P. 183—203.

Yanagibashi S., Yanagisawa T., Kawasaki K. A study on the rearing procedures for the newly settled young of a sea cucumber, *Stichopus japonicus* with special reference to the supplied food items // Aquaculture. — 1984. — V. 32, N 1. — P. 6—14.

Yanagisawa T., Yanagibashi S., Kawasaki K. A brand marking method for population study on a sea cucumber, *Stichopus japonicus* // Aquaculture. — 1984. — V. 32, N 1. — P. 15—19.

Yu D., Li F. Preliminary observation on the harm of harpacticus (*Microsetella* sp.) to seedlings of sea cucumber and its control // Trans. Oceanol. Limnol. — 1986. — N 4. — P. 44—50 (Китайский)

Zhang Y., Ma Z., Liu Y., Li F. Experiment in propagation of sea cucumber (*Stichopus japonicus* Selenka) in Donggong coastal water // Mar. Fish. Res. — 1982. — N 4. — P. 43—53. (Китайский)

Zulfigar B. H., Aileen T. S.-H., Ikeda Z., Fukuda T., Terazaki M. Sea cucumber (*Stichopus japonicus*) culture in Farming Fisheries Center, Okayama Prefecture // The center for international Cooperation. — 1998. — 29 p.