

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 593.96:591.3

ЗООЛОГИЯ

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛИЧИНОЧНОГО
И ЮВЕНИЛЬНОГО СКЕЛЕТА ЯПОНСКОЙ КУКУМАРИИ
CUCUMARIA JAPONICA© 1997 г. В. С. Левин¹, Е. Н. Гудимова²¹Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
Петропавловск-Камчатский 683000,²Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Мурманск, 183010

Поступила в редакцию 19.07.95 г.

Форму спикул кожи тела и окологлоточного кольца личинок и молоди японской кукумарии характеризовали визуально и с использованием математических индексов. В развитии скелета голотурий можно выделить три основные возрастные стадии: личиночную, ювенильную и стадию взрослого животного. В процессе развития личиночного скелета форма спикул упрощается, и при переходе к ювенильной стадии они имеют наиболее правильную форму, которая сохраняется на всем протяжении этой стадии. К концу ювенильного периода не только утрачивается правильность очертаний и увеличивается объемность спикул, но и возрастают различия между животными одного возраста, но с разным темпом роста: более крупные особи имеют значительно более "старые" спикулы. Окологлоточное кольцо кукумарий также достигает максимального развития в возрасте около 1.5 года, затем начинается его редукция.

Скелет голотурий сильно редуцирован по сравнению с таковым других классов иглокожих. Он представлен макроскопическим окологлоточным кольцом, а также микроскопическими известковыми телами – спикулами (склеритами), располагающимися в коже тела и стенках ряда внутренних органов. Эти скелетные элементы в ходе онтогенеза претерпевают весьма существенные изменения.

Такие изменения описаны у нескольких видов голотурий: *Apostichopus* (= *Stichopus*) *japonicus* (Mitsukuri, 1897; Левин, 1982), *Paracaudina* (= *Caudina*) *chilensis* (Hozawa, 1928), *Aslia* (= *Cucumaria*) *lefevrei* (Cherbonnier, 1947), *Pawsonia saxicola* (= *Cucumaria montagui*) (Norman, 1905), *Patinapta ooplax* (Chandrasekhara-Rao, 1973), *Neopentadactyla mixta* (Fernal, 1980). В указанных работах прослеживаются преимущественно различия в строении скелета за значительные промежутки времени; сведений о развитии скелета на ранних стадиях жизни голотурий очень мало. В этом сообщении рассмотрены возрастные изменения ювенильного скелета голотурии *Cucumaria japonica*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучали форму спикул стенок тела и известкового окологлоточного кольца пентактул и молоди голотурий, выращенных в лаборатории Морской экспериментальной базы "Витязь" после искусственного нереста производителей, собранных в зал. Посье-

та Японского моря. Условия выращивания животных описаны ранее (Найденко, Левин, 1983).

Наблюдения проводили от момента появления первых скелетных пластинок до возраста два года; пробы отбирали через промежутки времени от 1 сут до месяца. Известковое окологлоточное кольцо молоди возрастом до 6 мес. выделяли, мацерируя наружные покровы животных препаративной иглой; у более старших особей растворяли ткани щелочью. Скелетные элементы просматривали под стереомикроскопом.

У самых молодых голотурий (когда общее число спикул не превышает 50) просматривали все спикулы, у особей более позднего возраста визуально характеризовали набор спикул в 2–3 полях зрения микроскопа, обращая внимание на наиболее представительные типы.

Для объективной характеристики формы спикул использовали методы стереометрии (Левин, 1987; Гудимова, 1991). На изображения контура спикул, полученные с помощью рисовального аппарата, накладывали решетчатую тест-систему и подсчитывали: Z – общее число узлов решетки в пределах контура спикулы; $Z_{отв}$ – общее число узлов в пределах контуров отверстий спикулы; M – число пересечений линий решетки контуром спикулы; $M_{обв}$ – число пересечений линий решетки с линией, обводящей контур спикулы.

Вычисляли три показателя, характеризующих общую форму и степень извилистости края спикулы: фактор формы $\Phi_f = 4.51 \times Z^{0.5}/M$; коэффициент расчлененности $K_p = 4\pi Z / M^2$; коэффициент извили-

тости $K_n = M_{обв} / M$ (все коэффициенты, характеризующие форму, для круга приближаются к единице). Степень перфорированности спикул (относительное развитие отверстий) характеризовали коэффициентом $K_{отв} = Z_{отв} / Z$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Спикулы кожи тела. Изменения формы спикул с ростом кукумарий можно проследить визуально (рис. 1, 2) и по показателям формы (см. таблицу).

Характерная особенность скелета кукумариид – присутствие на всех стадиях развития животных (кроме самых ранних, до нескольких суток) крупных треугольных пластинок, образующих мощный воротник вокруг ротового отверстия ("Kragenplatte" – Ерман, 1927). Эти спикулы присутствуют не только у пентактулы, но сохраняются и у вполне сформировавшихся особей примерно до двух лет.

Основную часть набора спикул составляют пластинки более или менее округлой формы. У голотурий в возрасте до месяца они тонкие, с гладкой поверхностью, имеют относительно крупные отверстия; многие периферийные отверстия еще не закрыты и поэтому наружный край пластинок сильно изрезан.

При дальнейшем росте животных пластинки несколько утолщаются, относительный размер отверстий и изрезанность наружного края уменьшаются. Появляются пластинки, имеющие лопасти, с удлиненными отростками и др. За счет появления вторичной волнистости вновь увеличивается относительная длина периметра. Прогрессивно возрастает неправильность общей формы спикул.

В процессе роста животных наблюдается не только изменение формы контура спикул, но и сами они постепенно приобретают элементы объемности. С возраста 3 мес. на поверхности пластинок появляются одиночные бугорки; при дальнейшем росте их количество возрастает, появляются мостики, перекладки. После года увеличивается разница в форме спикул животных одного возраста, но разного размера: спикулы крупных особей толще и объемнее, их край значительно расчленен. В возрасте два года у быстрорастущих особей бугры на поверхности пластинок могут почти сливаться, придавая спикуле объемность.

Размер спикул у животных возрастом до месяца составляет в основном 200–300 мкм; длина "воротниковых" пластинок – около 400 мкм. С ростом животных размер спикул увеличивается, в возрасте 15 мес. достигает максимальной величины, а длина "воротниковых" пластинок – 580 мкм. При дальнейшем росте животных размер спикул начинает снижаться и в возрасте два года составляет 200–400 мкм.

Окологлоточное кольцо. Оно у кукумариид очень гибкое, что объясняется как подвижным сочленением его элементов друг с другом, так и их собственной эластичностью. Форма пластинок кольца может довольно сильно различаться, поскольку состояние животных перед препарированием неодинаково. Этим объясняется то, что приводимое описание включает только обобщающие характеристики.

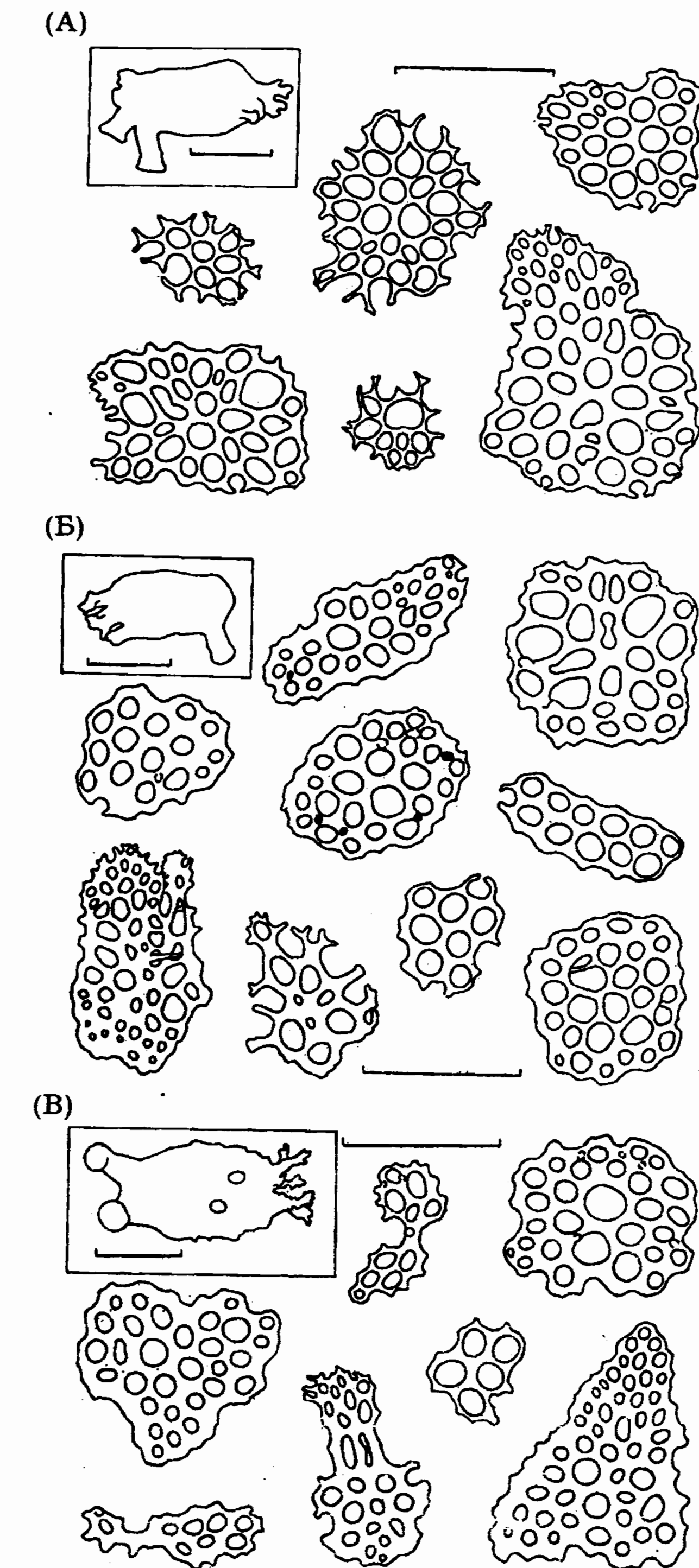


Рис. 1. Японская кукумария. Спикулы в возрасте: А – 16 сут, Б – 25 сут, В – 3 мес. Здесь и на рис. 2 приведен масштаб: для спикул – 200 мкм; для контура животного – 500 мкм.

наково. Этим объясняется то, что приводимое описание включает только обобщающие характеристики.

Окологлоточное кольцо у пентактулы японской кукумариид закладывается в возрасте около 1 мес. (см. также: Долматов, Мокрецова, 1995). У 3-месяч-

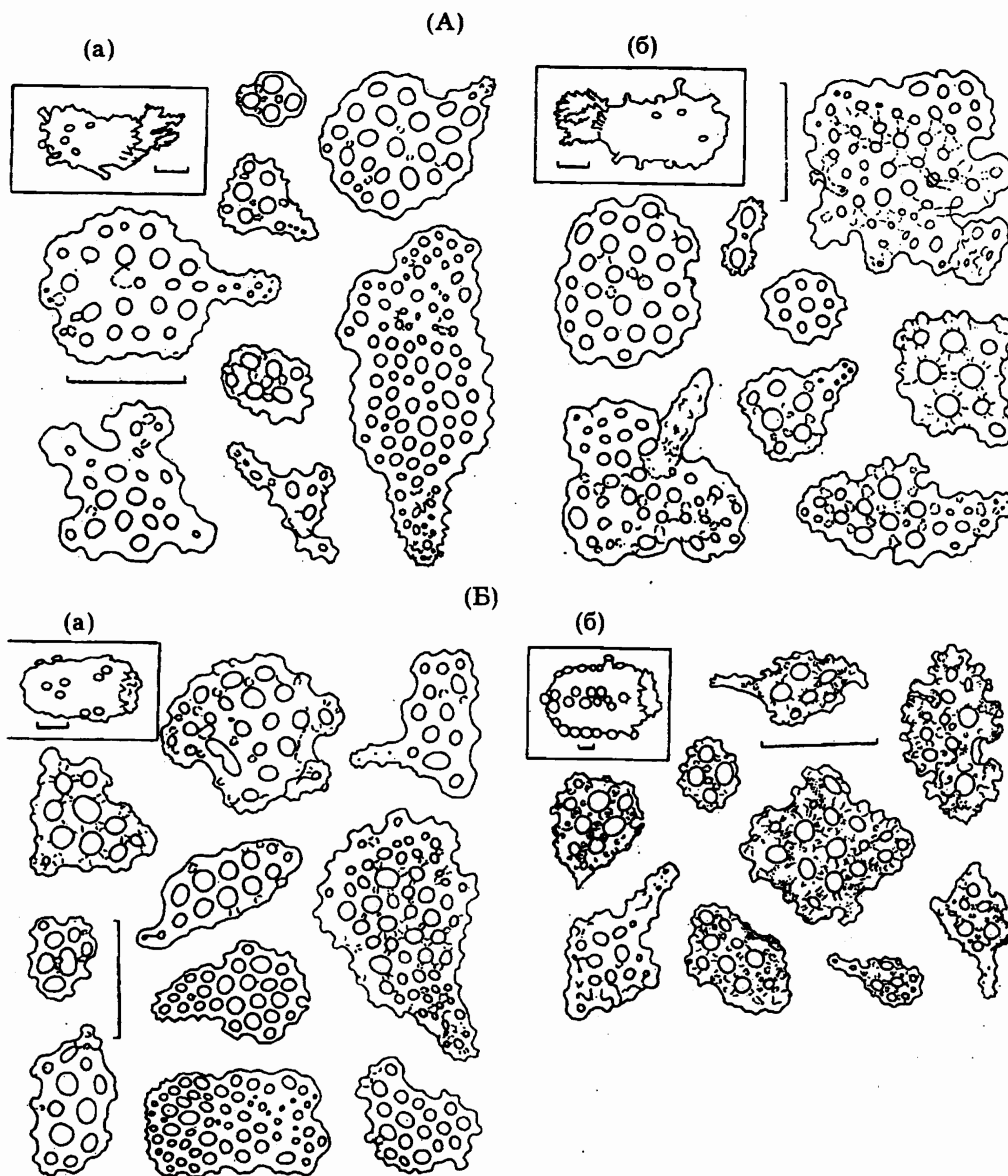


Рис. 2. Японская кукумария в возрасте 15 мес. (А) и 1.5 года (Б): а – спиккулы мелкой, б – крупной особи.

ных животных кольцо ленточное, не подразделяется на отдельные пластинки. Интеррадиальные участки кольца имеют форму дуги, открытой по направлению к переднему концу животного (рис. 3). Радиальные участки образованы более или менее слившимися концами интеррадиальных участков, и форма первых может сильно варьировать: от относительно широкой пластинки с глубокой выемкой на переднем крае до соединенных друг с другом кольцеобразных структур, открытых спереди или замкнутых.

По мере роста животных кольцо расширяется в передне-заднем направлении и утолщается, радиальные и интеррадиальные пластинки обособляются и приобретают устойчивую форму. В возрасте 1.5 года радиальные пластинки почти прямоугольные, задняя их часть несколько расширена, на переднем и заднем краях имеется более или менее выраженный дугооб-

разный вырез. Интеррадиальные пластинки треугольные, передний узкий край раздваивается, задний край имеет дугообразный вырез.

ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе развития голотурий можно выделить три основные возрастные стадии: личиночную, ювенильную и стадию взрослого животного. У кукумарийд невозможно установить четко выраженное окончание метаморфоза личинки, и границы между этими стадиями достаточно условны. Мы принимаем за момент перехода от личиночной к ювенильной стадии появление у пентактулы 3–5-й брюшных ножек (в возрасте около 30 сут), а за окончание этой стадии (переход к взрослому состоянию) – интенсив-

Показатели формы спикул кожи тела кукумарий разного возраста

Индекс	16 сут	25 сут	3 мес.	15 мес.		1.5 года	
				мелкие	крупные	мелкие	крупные
Ф _ф	0.68 ±0.18	0.92 ±0.22	0.79 ±0.20	0.90 ±0.15	0.95 ±0.13	0.73 ±0.08	0.82 ±0.18
К _р	0.30 ±0.15	0.55 ±0.20	0.40 ±0.20	0.52 ±0.16	0.57 ±0.15	0.33 ±0.08	0.43 ±0.17
К _н	0.65 ±0.13	0.84 ±0.14	0.79 ±0.17	0.91 ±0.07	0.84 ±0.08	0.69 ±0.08	0.85 ±0.15
К _{отв}	0.52 ±0.10	0.46 ±0.08	0.42 ±0.10	0.29 ±0.07	0.28 ±0.09	0.33 ±0.07	0.24 ±0.06

Примечание. Верхняя цифра – средняя арифметическая, нижняя – среднеквадратичная ошибка.

ную редукцию скелета, о чем можно судить по исчезновению у голотурий заметных снаружи углов "воротниковых" пластинок (в возрасте 1.5–2 года).

В ходе развития личиночного скелета форма спикул упрощается, и при переходе к ювенильной стадии они имеют наиболее правильную форму, которая сохраняется на всем протяжении ювенильной стадии, о чем можно судить по высоким величинам трех рассчитанных индексов (см. таблицу). Полученные данные впервые на основании прямых наблюдений подтверждают основанное на сравнении форм спикул разных видов сем. *Cusumariidae* мнение Паннинга (Panning, 1955) о том, что правильная форма ювенильного скелета кукумариид – скорее, производная, чем примитивная.

На протяжении ювенильного периода не только увеличивается объемность спикул, но и возрастают различия между одновозрастными животными с разными темпами роста: более крупные животные имеют значительно более "старые" спикулы. Так, спикулы 1.5-летних голотурий (рис. 2Б) вполне можно было бы отнести к разным видам и даже к родам сем. *Cusumariidae* (в частности, спикулы крупной особи сходны с таковыми *Leptopentacta (?) sachalinica* Джакопов), если бы не уверенность в том, что исследованные особи принадлежат потомству одной партии производителей.

Наиболее развиты спикулы голотурий в конце ювенильного периода развития (возраст около 1.5 года). Они еще сохраняют правильность формы и имеют максимальные размеры; в ходе дальнейшего роста животных происходят одновременное усложнение формы и редукция спикул, что проявляется в их уменьшении и снижении величины индексов.

У кукумарий в возрасте около 1.5 года окологлоточное кольцо достигает максимального развития. Строение этого образования у взрослой японской кукумарии достаточно подробно описано Барановой (1971). Видно (рис. 3), что при переходе от ювенильного ко взрослому состоянию происходит редукция кольца: ниже-боковые выросты радиальных пластинок удлиняются и утончаются; интеррадиальные пластинки значительно сужаются.

Важно отметить, что в ходе развития ювенильного скелета *C. japonica* образуются не только пластинки, характерные во взрослом состоянии для данного вида. Очертания таких спикул близки к прямоугольным, отверстия многочисленны, в их расположении наблюдается определенная закономерность: крупные тяготеют к одному узкому краю, мелкие – к другому, обычно более зазубренному. По терминологии Паннинга (Panning, 1955), это – спикулы *japonica*-типа. Помимо них присутствуют и спикулы, конфигурация которых характерна для атлантического вида *C. frondosa*. Эти спикулы пред-

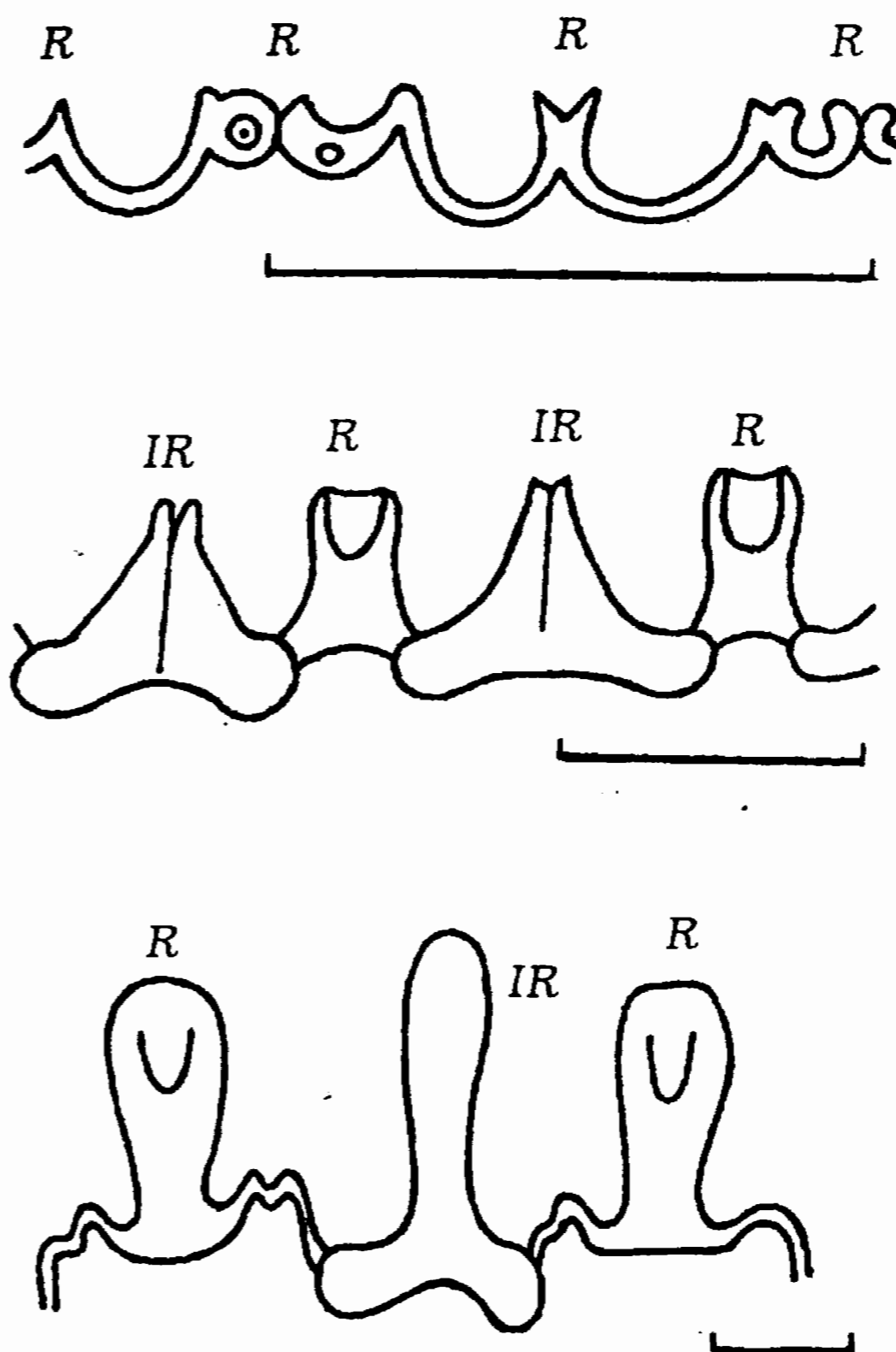


Рис. 3. Окологлоточное кольцо японской кукумарии в возрасте (сверху вниз) 3 мес., 1.5 года и взрослой особи. R – радиальные, IR – интеррадиальные участки (пластинки). Масштаб: 400 мкм.

ставлены пластинками с более или менее хорошо развитыми лапчатыми выростами и бессистемным расположением отверстий (по Паннингу – frondosа-тип). Этот факт может оказаться полезным при обсуждении таксономических взаимоотношений указанных видов, что является проблемой до сих пор окончательно не решенной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова З.И. Иглокожие залива Посьета Японского моря // Фауна и флора залива Посьета Японского моря. Л.: Наука. 1971. С. 242–264. (Исслед. фауны морей; вып. 8(16).
- Гудимова Е.Н. Методы количественного анализа формы спикул голотурий рода *Cucumaria* // Биол. моря. 1991. № 6. С. 80–87.
- Долматов Ю.И., Мокрецова Н.Д. Морфология пентакул разного возраста голотурии *Cucumaria japonica* (Dendrochirota, Holothuroidea) // Зоол. журн. 1955. Т. 74, вып. 1. С. 83–91.
- Левин В.С. Дальневосточный трепанг. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во. 1982. 192 с.
- Левин В.С. Методы анализа состава и физических свойств морских донных осадков в экологических исследованиях. Владивосток: ДВО АН СССР. 1987. 88 с.
- Найденко В.П., Левин В.С. Опыт выращивания голотурии *Cucumaria japonica* в лабораторных условиях // Биол. моря. 1983. № 4. С. 61–65.
- Chandraseknara-Rao G. Occurrence of some juvenile stages referable to the apodous holothurian *Patinapta ooplax* (Marenzeller) in the intertidal sands of Andaman Islands // Proc. Indian Acad. Sci. 1973. V. 77 (B). P. 225–233.
- Cherbonnier G. Etude de la couronne calcaire peripharyngienne, des differents organes et de la spiculation chez une Holothurie dendrochirote: *Cucumaria lefevrei* Barrois // Bull. Lab. Dinard. 1947. Fasc. 29. P. 13–23.
- Ekman S. Holothurien der Deutschen Sudpolar-expedition 1901–1903 // Deutsche Sudpolar-exped. 1901–1903. Bd. 19, Zool. 1927. Bd. 11. S. 358–419.
- Fe'ral J.-P. Variation de la spiculation au cours de la croissance chez *Neopentadactyla mixta* (Ostergren) 1898. (Holothurioidea, Phyllophoridae) // Cah. Biol. Mar. 1980. T. 21. P. 41–49.
- Hozowa S. On the changes occurring with advancing age in the calcareous deposits of *Caudina chilensis* (J. Muller) // Sci. Rep. Tohoku Imper. Univ., 4-th ser., Biology. 1928. V. 3, № 3, Fasc. 2. P. 361–378.
- Mitsukuri K. On changes, which are found with advancing age in the calcareous deposits of the *Stichopus japonicus* Senlenka // Ann. Zool. Japon. 1897. V. 1, pts 1–2. P. 31–42.
- Norman C.A.M. On *Cucumaria montagui* Fleming // Ann. Mag. Nat. Hist. 1905. V. 16. P. 352–359.
- Panning A. Bemerkungen über die Holothurien – Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) // Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst. 1955. Bd. 53. S. 33–47.

Age changes in larval and juvenile skeleton of the Japanese sea cucumber *Cucumaria japonica*

V. S. Levin¹, E. N. Gudimova²

¹*Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography, Petropavlovsk-Kamchatskiy, 683000, Russia*

²*Murmansk Marine Biological Institute, Murmansk, 183023, Russia*

The shape of body wall spicules and circumpharyngeal calcareous ring of the larvae and juveniles of the Japanese sea cucumber is described using both visual characteristics and mathematical indices. Three major age stages might be distinguished during the development of skeleton in holothurians: a larva, a juvenile, and an adult. During the development of larval skeleton the shape of spicules is simplified and at the moment of transition to the juvenile stage they show the most regular shape; the latter is retained throughout the juvenile period. By the end of the juvenile period the spicules lose regular outlines and their volume increases. Also the differences become more pronounced between the animals of the same age, but showing different growth rates: the larger animals have significantly "older" spicules. The calcareous circumpharyngeal ring of *C. japonica* reaches the greatest development at the age of approximately 1.5 years, later begins the reduction of the ring. (Biologiya Morya, Vladivostok, 1997, Vol. 23, № 1, pp. 46–50).