
РЫБНОЕ ХОЗЯЙСТВО И АКВАКУЛЬТУРА

УДК 593.961.1 + 639.3

Н.Н. Ковалев, С.Е. Лескова

Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет,
690087, г. Владивосток, ул. Луговая, 52б

ЦВЕТОВЫЕ ФОРМЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ТРЕПАНГА *APOSTICHOPUS JAPONICUS (SELENKA)*

*В обзоре приведены сведения о цветовых морфоформах дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Selenka). В различных странах Тихоокеанского бассейна выделяют от трех до пяти цветовых морф трепанга. Приведены сведения о пигментах в клетке поверхности тела трепанга и клеточных механизмах формирования цвета животных. Основными пигментами, определяющими цвет трепанга, являются меланин, птеридин, каротиноиды, гуанин, пурин, астаксантин и лютеин. Формирование окраски детерминировано генетически: на разных стадиях развития экспрессируются различные гены. Анализ баз данных позволил выявить возможные дифференциально экспрессированные гены, в том числе «меланогенез», «Ras-сигнальный путь», «цАМФ-сигнальный путь» и ген «развития эпителия», участвующие в формировании альбинизма белых морф трепанга. Сравнение несоответствия роста, конверсии белка и энергетических затрат различных цветовых морф трепанга при разных диетических режимах позволят установить научную основу для дальнейшего изучения физиологической экологии и нутрициологии морского трепанга.*

Ключевые слова: трепанг, цветовые морфы, рост, конверсия белка, рецептура кормов, конверсия белка, температурная адаптация.

N.N. Kovalev, S.E. Leskova

COLOR FORMS OF THE FAR EASTERN TREPANG *APOSTICHOPUS JAPONICUS (SELENKA)*

*The review provides information about the color morphoforms of the far Eastern trepang *Apostichopus japonicus* (Selenka). Three to five color morphs of sea cucumber are distinguished in various countries of the Pacific basin. The information about pigments in body surface cells of sea cucumber and cellular mechanisms of color formation of animals is given. The main pigments determining the color of sea cucumber are melanin, pteridine, carotenoids, guanine, purine, astaxanthin and lutein. Color formation is genetically determined: different genes are expressed at different stages of development. Database analysis revealed possible differentially expressed genes, including «melanogenesis», «Ras-signaling pathway», «camp-signaling pathway» and «epithelial development» gene, involved in the formation of albinism of sea cucumber white morph. Comparison of mismatch growth, protein conversion and energy costs of different sea cucumber color morphs at different dietary regimes, will establish a scientific basis for further study of the physiological ecology and nutritiology of sea trepang.*

Key words: sea cucumber, color morphs, the growth, the conversion of protein, formulation of feed, thermal adaptation.

Трепанг в Китае в течение сотен лет используется в традиционной медицине как тоник [1]. Сегодня цвет является одной из самых важных черт, влияющих на цену продуктов из трепанга [2]. За последние годы белые и фиолетовые морфоформы трепанга традиционно выращиваются вдоль побережья Китая.

В Японии трепанг разделяют на три формы в соответствии с цветом их тела: красный, зеленый и черный [3]. Тем не менее отношения между цветом тела различных морф и их таксономическом статусе все еще спорен. Было высказано предположение, что красный морской огурец отличается от зеленых и черных трепангов [4]. Более того, результаты исследований показали, что красный трепанг имел очевидные генетические различия с зеленым и черным по изоферментным маркерам [5, 6]. В то же время не выявлено существенной разницы между зеленым и черным трепангами [7].

Другими авторами предложено выделить три цветовые морфы вида *A. japonicus*, которые отличаются цветом тела [8]. Это мнение оспаривало обоснованность предыдущего таксономического исследования.

В Китае выделяют три цветовых варианта (белый, зеленый и фиолетовый) трепанга. Однако зеленые морфы были разделены на светло-зеленые и темно-зеленые из-за существенной разницы в глубине их окраски (рис. 1).

Сведения о цветовых формах дальневосточного трепанга поступают преимущественно от промысловиков, и научной информации по данному вопросу очень мало. Несмотря на все разнообразие окраски голотурий, обитающих у берегов Приморья, у взрослых особей здесь редко встречаются ее цветовые 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 Приморья [9]. Редко встречаются в Приморье голотурии с наиболее распространенной в Японии голубовато-зеленой окраской спинной стороны тела («зеленая» форма). Авторами не отмечены животные, полностью окрашенные в черный цвет («черная» форма) [9].

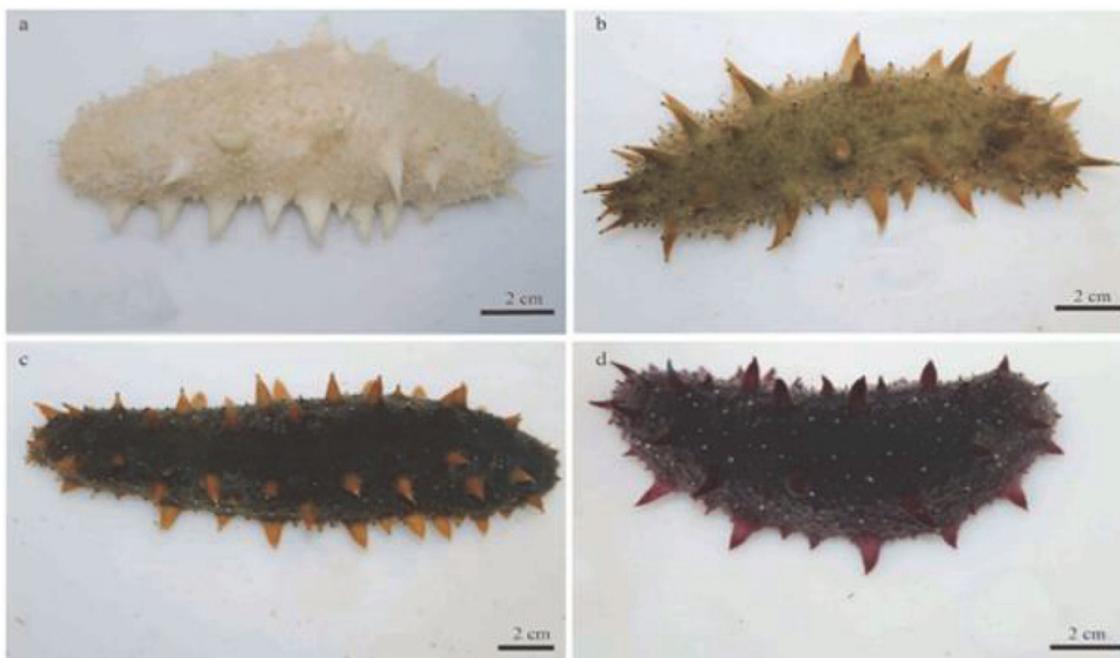


Рис. 1. Четыре цветовые морфы трепанга: а – белая; б – светло-зеленая; в – темно-зеленая; д – фиолетовая

Fig. 1. Four color trepang morphs: a – white; b – light green; c – dark green; d – purple

Наиболее типичная окраска трепанга из зал. Петра Великого сходна с окраской очень немногочисленных голотурий у побережья Японии (1–2 % общего количества), которых Чои и Осима рассматривают как форму, промежуточную между «красной» и «зеленой» [3]. 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).

Встречается у дальневосточного трепанга и такое отклонение от нормальной окраски, как альбинизм [10]. 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 гастрономической и фармакологической ценности.

Существует два типа окраски тела у животных: биологическая окраска и структурная окраска [11]. Биологическая окраска – это отражение пигментов клетки на поверхности тела. Клетки (меланоциты, ксантофоры, эритрофоры, иридоциты и лейкофоры) производят разные виды пигментов [12].

Клетки могут продуцировать один или несколько видов пигмента, которые формируют различные цвета при растворении в цитоплазме [13] (табл. 1).

Таблица 1

Пигменты, продуцируемые пятью типами пигментных клеток и их цвета*
Table 1
Pigments produced by five types of pigment cells and their colors

Клетка	Пигмент	Частицы пигмента	Цвет пигментов
Меланоциты	Меланин	Гранулы меланина	Черно-коричневый
Эритрофоры	Каротиноиды	Гранулы птеридина	Красно-оранжевый
Эритрофоры	Птеридин	Везикулы каротиноидов	Красно-оранжевый
Ксантофоры	Каротиноиды	Гранулы птеридина	Желто-оранжевый
Ксантофоры	Птеридин	Везикулы каротиноидов	Желто-оранжевый
Иридоциты	Гуанин	Отражающие пластины	Серебристый, красно-вато-пурпурный
Лейкофоры	Пурин	Отражающие пластины	Белый

*Данные из [13].

Пигменты играют важную роль в организме как антиоксиданты, противовирусные и фотозащитные агенты, а также принимают участие в маскировке, мимикрии и социальной коммуникации [14, 15, 16].

Меланин найден в широком диапазоне видов, от микробов до человека, и имеет две формы: черно-коричневую (эумеланин) и желто-красную (феомеланин) [17].

Внутри пигментных клеток меланин синтезируется и сохраняется в тканеспецифичной форме, связанной с лизосомами – специализированной органелле, известной как мелано-

сома [18]. Цвет формируется субмикроскопическими структурами, которые отражают свет разных цветов.

β -каротин является важным источником витамина А, а также имеет антиоксидантные свойства, повышающие иммунитет [19]. Гуанин участвует в формировании цвета и производится в иридоцитах. Они формируют кристаллические пластины, отражающие свет [20]. Зеаксантин, лютеин и каротиноиды широко распространены в природе и привлекают внимание исследователей из-за их антиоксидантной активности [21].

В настоящее время исследования различных цветовых форм иглокожих сосредоточены на определении происхождения и дифференциации их пигментных клеток и пигментов.

Китайскими учеными [22] было обнаружено, что белые морфы трепанга имели наименьшую плотность меланосом, содержали непигментированные пре-меланосомы и не выделяли гранулы меланина вне клеток. Следовательно, меланин мог быть не обнаружен в стенке тела белой морфы трепанга. Светло-зеленые трепанги содержали зрелые меланосомы, но они не выделяли гранулы меланина. Темно-зеленые морфы содержали зрелые меланосомы, которые выделяли гранулы меланина в стенку тела. Среди всех цветных морф фиолетовые морфы содержали самые зрелые меланосомы и имели наибольшее количество выделяемых гранул меланина. Эти результаты показывают, что цвет трепанга в основном связан с плотностью зрелых меланосом и количеством гранул меланина, выделяемых из меланосом.

Xing с соавторами [22] проведено исследование состава пигментов и содержание меланина в белой, светло-зеленой, темно-зеленой и фиолетовой цветовых морфах трепанга (табл. 2). Результаты позволили определить основные факторы, ответственные за различия в окраске четырех цветных морфов, а также заложили основу для дальнейших исследований по формированию окраски тела трепанга.

Таблица 2

Состав и содержание пигментов ($\mu\text{g/g}$) в белой, светло-зеленой, темно-зеленой и фиолетовой цветовых морфах трепанга*

Table 2

Composition and content of pigments ($\mu\text{g/g}$) in white, light green, dark green and purple color trepang morphs

Пигмент	Цветовая морфа			
	белая	светло-зеленая	темно-зеленая	фиолетовая
Меланин	Н/о	15,1	19,96	44,84
Астаксантин	Н/о	10,29	8,34	17,2
Каротин	Н/о	1,73	2,43	3,77
Гуанин	39,58	145,49	153,31	184,09
Птероевая кислота	1,45	0,33	0,58	0,86
Зеаксантин	Н/о	5,45	3,78	12,79
Лютеин	Н/о	4,9	5,14	7,88
Прогестерон	Н/о	Н/о	Н/о	Н/о
Ликопин	Н/о	Н/о	Н/о	н/о

*Данные из [22].

Авторы пришли к выводу, что разноцветные морфы трепанга могут иметь различный состав пигментов в тканях, даже если они выращиваются в одних условиях.

Различия в расположении и содержании пигментов могут объяснить различные цветовые морфы трепанга (рис. 2). Результаты Xing с соавторами [22] показали, что концентрации всех из анализируемых пигментов, за исключением птероевой кислоты, выше у пурпурной морфы, по сравнению с другими цветовыми морфами. Эти высокие концентрации пигментов могут являться фактором более высокой адаптационной способности фиолетовой морфы голотурий. В то же время более низкая концентрация пигментов у белой цветовой морфы трепанга может объяснить ее высокую чувствительность к неблагоприятным условиям окружающей среды.

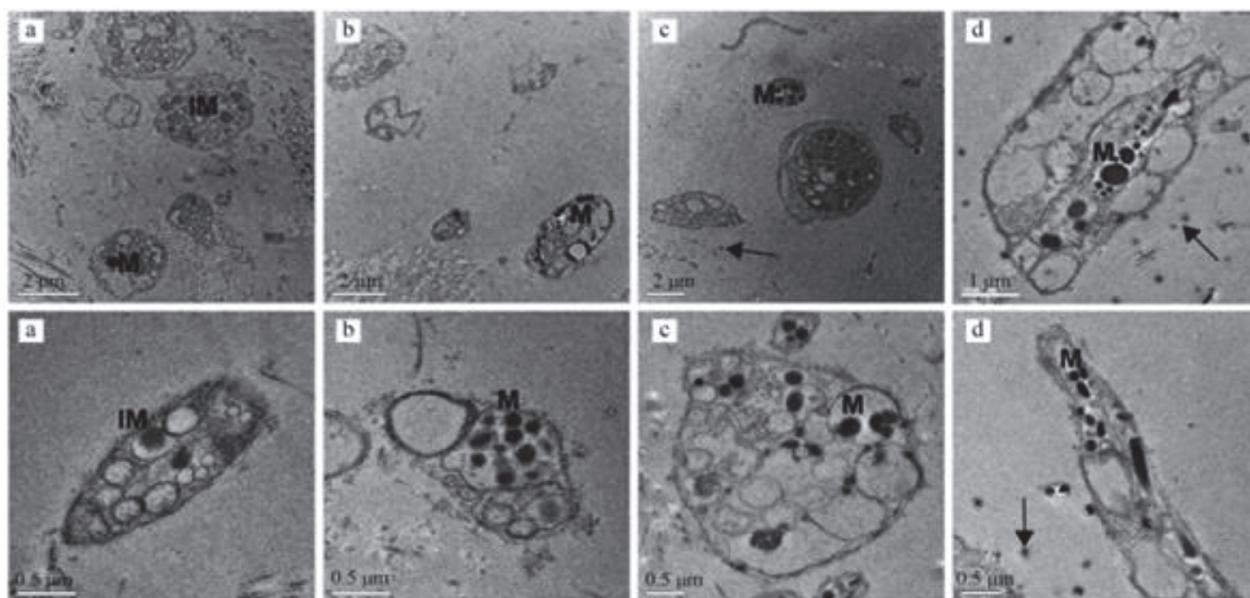


Рис. 2. Электронные микрофотографии пропуска морф трепанга: а – белых; в – светло-зеленых; с – темно-зеленых; d – фиолетовых
 Fig. 2. Electronic micrographs transmittance morph trepan: a – of white; в – light green; c – dark green; d – purple

Фиолетовый *A. japonicas* может являться подходящим типом для аквакультуры в условиях высокой солености, тогда как белый морфотип требует более стабильной солености [23]. Более того, анализ роста и состава показал, что средние значения массы и содержание золы в стенке тела более высоки у красной цветовой морфы трепанга, чем у зеленой. При этом содержание сырого протеина, жира и углеводов не различается у красной и зеленой морф [24].

В процессе развития молоди трепанга есть три стадии пигментации [22]. Тем не менее существует мало опубликованных исследований по стадиям пигментации молоди трепанга. Исследование различий в экспрессии генов альбиносов трепанга на разных стадиях пигментации является важным требованием для понимания альбинизма и процесса пигментации.

В исследовании по секвенированию ДНК на трех стадиях пигментации трепанга-альбиноса (ранний, средний и поздний этапы) было выявлено 120 генов длиной 3360 bp и 60 генов было аннотировано в семи функциональных базах данных (NR, NT, GO, COG, KEGG, Swissprot, Interpro).

По сравнению с трепангом на ранней стадии пигментации, 842 гена были идентифицированы в мускульном мешке трепанга на средней стадии пигментации как дифференцированно экспрессируемые, в том числе 331 ген активируется, а 511 генов приводит к негативной регуляции.

Дополнительно, в сравнении с трепангом средней стадии пигментации, 247 генов были идентифицированы как дифференциально экспрессируемые в стенке тела альбиносов на стадии поздней пигментации, в том числе 67 регулируемых и 180 нерегулируемых генов. Анализ баз данных позволил выявить возможные дифференциально экспрессируемые гены, в том числе «меланогенез», «Ras-сигнальный путь», «цАМФ-сигнальный путь» и ген «развития эпителия», участвующие в формировании альбинизма белых морф трепанга [25, 26].

Wang с соавторами [27] проведена оценка роста, усвоения белка и энергетических затрат зеленой и белой морф *Apostichopus japonicus*. В ходе эксперимента трепангу скармливали натуральный корм из свежего саргассума и готовые искусственные корма. В результате было выявлено влияние рациона, типа корма и продолжительности эксперимента на ростовые показатели трепанга. Удельная скорость роста (SGR) зеленой морфы была значительно выше, чем у белой морфы. Зеленый трепанг, выращенный на *S. thunbergii*, показал гораздо более высокий коэффициент пищевой конверсии корма и коэффициент эффективности протеина в сравнении с трепангом, выращенном на искусственном корме, что указывает на преимущественное поглощение *S. thunbergii*. Также были выявлены существенные различия в массе стенки тела (BWPR), сыром протеине и содержании золы у зеленой и белой морф трепанга [28].

Сравнение несоответствия роста, конверсии белка и энергетических затрат белой и зеленой морф трепанга при разных диетических режимах позволят установить научную основу для дальнейшего изучения физиологической экологии и нутрициологии морского трепанга.

Как типичный депозитно-кормовой вид трепанг в основном потребляет в качестве пищи детрит морской травы и водорослей, бентосные микроводоросли, простейших и бактерии из донного ила [29]. В практике аквакультуры для кормления трепанга используют порошок водорослей, состоящий из *Sargassum thunbergii*, *Gracilaria lemaneiformis* или *Laminaria japonica* [30].

В последнее время были проведены ряд физико-химических и биологических испытаний для оценки пригодности наземных источников растительного белка, например, из соевого шрота [31, 32] и листьев кукурузы [33], в качестве замены морских водорослей. Известно, что трепангу требуется незначительное количество кормовых затрат на начальных этапах постличиночного развития. Однако единого научно обоснованного мнения о составе рецептуры стартового корма для трепанга к настоящему времени не выработано.

Белок является необходимым питательным веществом для *Apostichopus japonicus*. В исследовании Bai с соавторами [34] были определены диетические требования к белку двух цветовых морф трепанга – белой и фиолетовой – в сравнении с обычной зеленой морфой. Зеленые, белые и фиолетовые морфы получали рацион с пятью различными уровнями белка (1, 6, 11, 16 и 21 %) в течение 60 дней со смесью соевого шрота и рыбной муки (1 : 1) в качестве источника белка. Результаты показали, что содержание белка в корме оказывало значительное влияние на ростовые показатели *A. japonicus*. Максимальная удельная скорость роста (SGR) приходилась на уровни белка 6 и 11 %, а эффективность конверсии пищи была самой высокой при концентрации белка 11 %, что указывает на то, что оптимальный уровень диетического белка для этих цветовых морф составляет около 11 %. Авторами отмечено, что коэффициенты переваримости сухого вещества и сырого

протеина увеличились с увеличением уровня белка в корме, но при этом снизилась скорость его поглощения. В этот же период содержание свободного аммиака и малонового альдегида в целомической жидкости увеличилось, что можно объяснить усилением белкового обмена. Активность трипсина значительно снижалась, когда концентрация белка составляла 16 %, что указывает на то, что содержание белка было выше пищеварительной способности трепанга и что избыток белка в рационе подавляет его переваривание. На уровне диетического белка 1 % пурпурный морфотип имел значительно более высокую удельную скорость роста и поглощения корма, чем зеленая морфа, что, по-видимому, свидетельствует о лучшей адаптированности фиолетовой морфы к кормам с низким содержанием белка. Белые морфы в течение всего эксперимента имели более низкие темпы роста, активности пищеварительных ферментов и ферментов антиоксидантной защиты. Для белой морфы выявлено более высокое содержание свободного аммиака в целомической жидкости, чем у зеленой и фиолетовой морф, что указывает на разницу или физиологический дефект в метаболизме белка у данной морфы трепанга.

В работе Xia с соавторами [35] проведено исследование по определению влияния различных кормов на рост и конверсию белка у двух цветовых форм трепанга. Трепанга кормили натуральным кормом (80 % водоросли и 20 % морской ил) и смешанным искусственным кормом соответственно (табл. 3).

Таблица 3

Рецептуры натуральных и искусственных кормов для молоди трепанга

Table 3

Recipes of natural and artificial feeds for trepang juveniles

Ингредиент	Натуральный корм	Искусственный корм
<i>Sargassum thunbergii</i>	80	–
Рыбная мука	–	6,0
Соевая мука	–	22,0
Крахмал (кукурузный, пшеничный)	–	26,0
Ламинария порошок	–	8,0
Липиды	–	1,0
Минерально-витаминный премикс	–	2,0
Морской ил	20	35
Сырой протеин	15,7	16,0
Калорийность, кДжг ⁻¹	11,58	11,76

В проведенном исследовании на зеленой и белой морфах трепанга показана пригодность различных источников белка, оказавших положительное влияние на рост трепанга. Относительно более низкие показатели роста и конверсии корма выявлены у белой морфы трепанга, вероятно, из-за более низкой активности ферментов пищеварительного тракта [36].

Результаты исследования показали, что потребление корма для роста белым трепангом было значительно ниже, чем зеленым. Показатели SGR (specific growth rates), FCE (food conversion efficiency) и PER (protein efficiency ratio) у зеленого трепанга больше при ис-

пользовании корма на основе *Sargassum thunbergii*. В то время как белый трепанг, которого также кормили двумя экспериментальными кормами, не показал никаких предпочтений.

Показано, что время эксперимента также оказывает значительное влияние на BWPR (body wall production rate) и на содержание белка [37].

Влияние температуры на три цветовые морфы (белая, зеленая и фиолетовая) *Apostichopus japonicus* (Selenka) показано при культивировании в искусственной морской воде в течение 90 дней в трех диапазонах: 27–22 °С (высокий), 22–17 °С (средний) и 17–12 °С (низкий). Все морфы росли во всех температурных диапазонах. Температура значительно влияет на скорость роста, перевариваемость и активность пищеварительных ферментов. Наиболее высокие удельные темпы роста были отмечены у 4-месячных трепангов при средних и высоких температурах и у 16-месячных трепангов – при средних и низких температурах. Удельные темпы роста зеленой и фиолетовой морф трепанга существенно не различались, но были значительно выше, чем у белой морфы при средних температурах. Коэффициент переваримости у каждой морфы был значительно выше при 27, 22 и 17 °С, чем при 12 °С. Коэффициент переваримости у зеленой морфы был выше, чем у фиолетовой и белой при определенных температурах. Протеазная и амилазная активность всех морф имела колоколообразную температурную кривую с максимальной активностью при 17 °С. Активность щелочных и кислых фосфатаз в кишечнике зеленой морфы была выше, чем в кишечнике белой или фиолетовой морфы при той же температуре. Активность супероксиддисмутазы была выше у фиолетовой морфы, чем у белой и зеленой [38].

Как бентосный вид *Apostichopus japonicus* подвержен сезонным колебаниям температуры. Было проведено сравнительное исследование культивирования зеленых, белых и фиолетовых цветовых морф *A. japonicus* при различных температурах воды для улучшения технологии и управления аквакультурой трепанга. В данном исследовании зеленые, белые и пурпурные морфы ювенильных *A. japonicus* (1,5 ± 0,1 г) культивировали при 10, 14, 18, 22 и 26 °С в течение 60 дней в соответствии с подходящим температурным диапазоном для роста морского огурца. Показано, что температура оказывает существенное влияние на рост, энергетический баланс и физиологию морских огурцов. Удельные темпы роста, эффективность конверсии корма и доля энергии, выделяемой на рост всех трех цветовых морф, были оптимальными при 18 °С. Определение активности ферментов, связанных с окислительным стрессом, иммунным ответом и пищеварением показало, что активность супероксиддисмутазы (СОД) и трипсина обычно достигала максимума во всех трех цветовых морфах при 18 °С. Пурпурная цветовая морфа *A. japonicus* была выше по скорости роста, эффективности конверсии корма и доле энергии, выделяемой на рост, чем зеленая и белая цветовые морфы при 18 и 22 °С, что согласуется с более высокой активностью трипсина и СОД, что указывает на взаимное влияние роста и физиологии. При 18, 22 и 26 °С наибольший уровень лизоцимной активности отмечался у зеленой морфы, а наименьший – у пурпурной, что свидетельствует о возможном заражении внешними возбудителями зеленой окраски, которое может быть вызвано высокой температурой. Эти результаты показали, что оптимальная температура для культивирования трех цветовых морф составляла приблизительно 18 °С, фиолетовая морфа трепанга лучше адаптируется к высокой температуре, а зеленая и белая цветовые морфы могут быть более восприимчивы к тепловому стрессу, чем фиолетовая.

На сегодняшний день существует мало исследований, посвященных цветовым различиям иглокожих, особенно их происхождению, дифференцировке пигментных клеток и составу пигментов.

Белый трепанг, генетический вариант альбиноса, редко встречается в природе и имеет высокую рыночную стоимость. Поэтому понятен интерес к этому коммерческому виду как потенциальному объекту аквакультуры. Так, в Китае интенсивные и полунтенсивные методы культивирования белого трепанга растут год от года.

Трепанг вообще требует относительно небольших кормовых затрат для оптимального роста. Однако, как показано выше, существуют значительные различия в составе и количестве корма для различных цветовых морфологи молоди трепанга.

Расхождения темпов роста, оборота протеина, скорости и конверсии корма зелеными и белыми морфами трепанга при различных режимах кормления и содержания требуют научного обоснования по физиологической экологии и нутрициологии молоди трепанга.

Список литературы

1. Chen J. Overview of sea cucumber farming and sea ranching practices in China // SPC Beche-de-mer Inf Bull. 2003. Vol. 18. P. 18–23.
2. Kanno M, Suyama Y, Li Qi, et al. Microsatellite analysis of Japanese sea cucumber, *Stichopus (Apostichopus) japonicus*, supports reproductive isolation in color variants // Mar. Biotechnol. 2006. Vol. 8(6). P. 672–685.
3. 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 // Nipp. Suis. Gakka. 1961. Vol. 27. P. 97–105.
4. Sang C. Biology of the Japanese common sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka (in Japanese) [dissertation]. Pusan: Pusan National University. 1990.
5. Kanno M., Kijima A. High genetic variability of isozymes in Japanese sea cucumber *Stichopus japonicus* // Fish Genet. Breed Sci. 2002. Vol. 3. P. 7–12.
6. Kanno M., Li Qi, Kijima A. Isolation and characterization of twenty microsatellite loci in Japanese sea cucumber (*Stichopus japonicus*) // Mar. Biotechnol. 2005. Vol. 7(3). P. 179–183.
7. Kan-No M, Kijima A. Genetic differentiation among three color variants of Japanese sea cucumber *Stichopus japonicus* // Fish Sci. 2003. Vol. 69(4). P. 806–812.
8. Zhang W., Cao Zh. i, Li Y., et al. Taxonomic status of the three color variants in sea cucumber (*Apostichopus japonicus*): evidence from mitochondrial phylogenomic analyses // Mitochondrial DNA. 2015. Vol. 27(4). 2330–2333.
9. Левин В.С. Дальневосточный трепанг: биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Голанд, 2000. 200 с.
10. Левин В.С. Дальневосточный трепанг. – Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1982а. 192 с.
11. Parker A.R. 515 million years of structural colour // J. Opt. A Pure Appl. Opt. 2000. Vol. 2(6). P. 15–28.
12. Streelman J.T., Peichel C.L., Parichy D.M. Developmental genetics of adaptation in fishes: the case for novelty // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2007. Vol. 38(1). P. 655–681.
13. Liu X., Chen Z. Pigment cells and body color regulation of fish // Fish Sci Technol Inf (in Chinese). 2008. Vol. 35(1). P. 13–18.
14. Nielsen K.P., Zhao Lu, Stamnes J.J., et al. The importance of the depth distribution of melanin in skin for DNA protection and other photobiological processes // J. Photochem. Photobiol. 2006. Vol. 82(3). P. 194–198.
15. Protá G., Thomson R.H. Melanin pigmentation in mammals // Endeavour. 1976. Vol. 35(224). P. 32–38.
16. Slominski A., Tobin D. J., Shibahara S., et al. Melanin pigmentation in mammalian skin and its hormonal regulation // Physiol. Rev. 2004. Vol. 84(4). P. 1155–1228.
17. Wakamatsu K., Ito S. Advanced chemical methods in melanin determination // Pigment Cell Res. – 2002. Vol. 15. P. 174–183.

18. Raposo G., Marks M. S. Melanosomes – dark organelles enlighten endosomal membrane transport // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2007. Vol. 8(10). P. 786–797.

19. Zhu W., Mai K.S., Zhang B.G., Wang F.Z., Xu G.Y. Study on dietary protein and lipid requirement for sea cucumber, *Stichopus japonicus* // *Mark Sci.* 2005. Vol. 29. P. 54–58 (in Chinese with English Abstract).

20. Levy-Lior A., Shimoni E., Schwartz O., et al. Guanine-based biogenic photonic-crystal arrays in fish and spiders // *Adv. Funct. Mater.* 2010. Vol. 20(2). P. 320–329.

21. Lu Y., Yao H. Advances in physiological functions of lutein and zeaxanthin // *Food Ferment Ind.* 2003. Vol. 29(2). P. 81–85.

22. Xing L., Sun L., Liu S., Li X., Miao T., Zhang L., Yang H. Comparison of pigment composition and melanin content among white, light-green, dark-green, and purple morphs of sea cucumber, *Apostichopus japonicus* // *Acta Oceanologica Sinica.* 2017. Vol. 36, Is. 12. P. 45–51.

23. Bai Y., Zhang L., Xia S., Liu S., Ru X., Xu Q., Zhang T., Yang H. Effects of dietary protein levels on the growth, energy budget, and physiological and immunological performance of green, white and purple color morphs of sea cucumber, *Apostichopus japonicus* // *Aquaculture.* 2016. Vol. 450. P. 375–382.

24. Jiang S., Dong S., Gao Q., et al. Comparative study on nutrient composition and growth of green and red sea cucumber, *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867), under the same culture conditions // *Aquac. Res.* 2013. Vol. 44(2). P. 317–320.

25. Lili X., Lina S., Shilin L., Xiaoni L., Libin Z., Hongsheng Y. De Novo assembly and comparative transcriptome analyses of purple and green morphs of *Apostichopus japonicus* during body wall pigmentation process // *Comparative Biochemistry and Physiology.* 2018. Part D. P. 151–161.

26. Lili X., Lina S., Shilin L., Xiaoni L., Libin Z., Hongsheng Y. Transcriptome analysis provides insights into the mechanism of albinism during different pigmentation stages of the albino sea cucumber *Apostichopus japonicus* // *Aquaculture.* 2018. Vol. 486. P. 148–160.

27. Wang X., Wang L., Che J., Li Z., Zhang J., Li X., Hu W., Xu Y. Improving the quality of *Laminaria japonica*-based diet for *Apostichopus japonicus* through degradation of its algin content with *Bacillus amyloliquefaciens* WB1 // *Applied Microbiology and Biotechnology* July 2015. Vol. 99, Issue 14. P. 5843–5853.

28. Bin X., Yichao R., Fei W., Dan Y., Guoping C., Chen J. A comparative study on growth, protein turnover and energy budget of green and white color morphs of sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) // *Aquaculture environment interactions.* 2017. Vol. 9. P. 405–414.

29. Xia B., Gao Q.F., Wang J.Y., Li P.Y., Zhang L.M., Zhang Z.D. Effects of dietary carbohydrate level on growth, biochemical composition and glucose metabolism of juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) // *Aquaculture.* 2015. Vol. 448. P. 63–70.

30. Gao Q.F., Wang Y.S., Dong S.L., Sun Z.L., Wang F. Absorption of different food sources by sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) (Echinodermata: Holothuroida): evidence from carbon stable isotope // *Aquaculture.* 2011. Vol. 319. P. 272–276.

31. Seo J.Y., Lee S.M. Optimum dietary protein and lipid levels for growth of juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus* // *Aquacult. Nutr.* 2011. Vol. 17. P. 56–61.

32. Seo J.Y., Shin I.S., Lee S.M. Effect of dietary inclusion of various plant ingredients as an alternative for *Sargassum thunbergii* on growth and body composition of juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus* // *Aquacult. Nutr.* 2011. Vol. 17. P. 549–556.

33. Wu B., Xia S., Rahman M.M., Rajkumar M., Fu Z., Tan J., Yang A. Substituting seaweed with corn leaf in diet of sea cucumber (*Apostichopus japonicus*): effects on growth, feed conversion ratio and feed digestibility // *Aquaculture.* 2015. Vol. 44. P. 88–92.

34. Bai Y.C., Zhang L.B., Liu S.L., Ru X.S., and all. The effect of salinity on the growth, energy budget and physiological performance of green, white and purple color morphs of sea cucumber, *Apostichopus japonicus* // *Aquaculture*. 2015. Vol. 437. P. 297–303.

35. Xia B., Ren Y.C., Wang J.Y., Sun Y.Z., Zhang Z.D. Effects of feeding frequency and density on growth, energy budget and physiological performance of sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) // *Aquaculture*. 2017. Vol. 466. P. 26–32.

36. Xia S.D. Researches on feeding behavior and dietary protein requirement of sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) // PhD thesis. 2012. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao.

37. Song Z.D., Wang J.Y., Wang S.X., Huang B.S., Li P.Y., Zhang L.M. Comparative analyses of nutrient contents and composition of amino acid in body wall of *Apostichopus japonicus* in different developmental stages // *Fish. Sci. Tech*. 2009. Vol. 36. P. 11–13.

38. Liu J., Li J., Cao X. Effect of temperature on growth, digestion and immunity of green, white and purple sea cucumbers, *Apostichopus japonicus* (Selenka) // *Aquaculture Research*. 2018. Vol. 50. P. 219–225.

Сведения об авторах: Ковалев Николай Николаевич, доктор биологических наук, профессор, e-mail: kovalevnn61@yandex.ru;

Лескова Светлана Евгеньевна, кандидат биологических наук, доцент, e-mail: svetaleskova@mail.ru.