

# Relations taxonomiques entre *Cucumaria frondosa* et *C. japonica* (Dendrochirotes, Cucumaridés)

Valery S. Levin<sup>1</sup> et Elena N. Gudimova<sup>2</sup>

## Résumé

Les auteurs décrivent les caractères morphologiques, la répartition, l'écologie et certaines des caractéristiques chimiques de *Cucumaria frondosa* et de *C. japonica*. Ces deux espèces se distinguent clairement par leur tégument en forme de spicule, la structure de l'introvert des tentacules et des podia, la couleur des organes internes, la taille des ovules et la structure chimique des glycosides triterpéniques. Les observations donnent à penser que ces espèces sont distinctes du point de vue taxonomique, et que rien ne prouve, contrairement à ce qui a été avancé, que *C. japonica* soit une sous-espèce de *C. frondosa*.

## 1. Introduction

*Cucumaria frondosa* et *C. japonica* appartiennent à l'ordre des Dendrochirotes (le plus important chez les holothuries) et présentent un grand intérêt commercial (notamment *C. japonica*). Leurs relations systématiques et leur biologie ont été décrites dans de nombreux articles, mais la controverse subsiste quant à leurs relations taxonomiques.

Depuis Britten (1906-1907), l'indépendance de *C. japonica* en tant qu'espèce à part entière a été remise en question périodiquement. De nombreux chercheurs estiment que *C. japonica* est une sous-espèce (Saveljeva, 1941; Lambert, 1984) ou une variété (Mortensen, 1932; Panning, 1949, 1955) de *C. frondosa*.

Selon Mortensen (1932, p. 45), "savoir si *C. japonica* doit être considérée comme espèce distincte ou comme variété de *C. frondosa* est une question de choix personnel". De nouvelles données, importantes pour la taxonomie de ces deux espèces, ont été recueillies, dont des informations d'un nouveau type, à savoir, la composition chimique en glycosides triterpéniques, pouvant contribuer à résoudre les problèmes d'ordre taxonomique (Kalinin et al., 1994) et à mieux comprendre les relations taxonomiques entre *C. frondosa* et *C. japonica*.

## 2. Matériel

Les auteurs ont notamment examiné des prélèvements originaux de *C. japonica* provenant de diverses régions du golfe de Pierre le Grand (mer du Japon), du lagon de Busse et du golfe d'Aniva (île de Sakhaline), des prélèvements d'holothurie (identifiée précédemment comme *C. japonica*) des

régions orientales et occidentales du Kamchatka, la collection de l'Institut zoologique de Saint-Petersbourg provenant des îles Kouriles et des îles du Commandeur (au total, plusieurs milliers de spécimens), des holothuries (identifiées précédemment comme *C. frondosa japonica*) de la côte ouest du Canada et des îles Aléoutiennes (douze spécimens du *Royal British Columbia Museum*, à Victoria), et des prélèvements originaux de la mer de Barents (plusieurs centaines de spécimens, provenant principalement de la région de Kanin et des Sept-Îles).

## 3. Comparaison entre *Cucumaria frondosa* et *C. japonica*

### 3.1 Morphologie générale

*C. frondosa* et *C. japonica* sont d'un aspect extérieur presque identique. Le corps de ces holothuries est trapu, cylindrique ou ramassé, avec une légère courbe dorsale, surtout chez l'animal vivant, l'extrémité postérieure étant arrondie ou parfois plus allongée. Lorsqu'il se contracte, son corps devient presque rond.

Les podia sont de grande taille et rétractiles; chez l'adulte, ils se situent généralement sur les radius ventraux, en deux à quatre rangées. Sur la face dorsale, les podia sont plus petits et se transforment très fréquemment en papilles. Les podia sont situés en des points très divers : chez certaines espèces, ils sont peu nombreux et absents de la partie centrale du corps, voire même des radius; chez d'autres, les podia sont situés entre les interradius. De façon générale, ils n'ont pas de valeur taxonomique. Chez les jeunes holothuries, les podia sont répartis de façon plus régulière, soit en zig-zag,

1. Institut de recherche halieutique et océanographique du Kamchatka, Petropavlovsk-Kamchatsky 683602

2. Institut de recherche en biologie marine de Murmansk, Académie des sciences russe, Murmansk 183010

soit en bande unique. Il y a dix tentacules, tous de grande taille à l'exception de deux tentacules ventraux qui peuvent être plus petits.

Les données de taille concernant les cucumariidés dépendent largement du degré de contraction de l'animal. En ce qui concerne *C. japonica*, la plus grande longueur enregistrée est de 40 cm, et de 50 cm pour *C. frondosa* (Deryugin, 1915). La plupart des animaux sont cependant plus petits (20 cm environ). La masse corporelle des plus gros spécimens atteint 1,5 à 2 kg, la moyenne se situant à 500 g.

La couleur du corps est très variable, à savoir marron foncé, violet foncé, grisâtre, jaunâtre, la région dorsale étant nettement plus claire. Des animaux entièrement blancs ont été décrits pour les deux espèces; dans certaines populations de *C. japonica*, leur proportion est importante.

L'organisation des viscères est elle aussi semblable chez les deux espèces. Le tégument est épais et sa masse représente 20 pour cent de la masse totale de l'individu. Nous n'avons pas pu mettre en évidence de différence entre la forme, la localisation et la dimension du canal du madréporite, des muscles rétracteurs, de la vésicule de Poli, des gonades et d'autres éléments. Seule la fixation du mésentère fait exception (cf. ci-dessous).

Pour les deux espèces, la réduction (voire l'absence) des spicules corporelles est typique chez l'adulte. Les spicules sont le plus souvent situées à l'extrémité postérieure du corps. La littérature scientifique évoque souvent le fait que la réduction des spicules est plus fréquente chez *C. frondosa* que chez *C. japonica*, ce que nos observations n'ont toutefois pas confirmé : ce caractère est donc très variable chez les deux espèces.

L'évolution des spicules au cours de la phase de croissance somatique est semblable chez *C. japonica* et *C. frondosa*. Chez cette dernière, les spicules sont faites essentiellement de plaques rondes portant des perforations régulières. Le bord des plaques peut être droit ou légèrement ondulé. Parfois, chez les plus gros individus, il est muni de petites pointes et la surface des plaques est verruqueuse. On trouve également des plaques bombées avec quatre perforations (Edwards, 1910a, pl. 13, fig. 8-11; Deichmann 1930, pl.12, fig. 6 à 9). L'évolution des spicules au cours de la phase de croissance somatique a été étudiée en détail par Levin et Gudimova (1997 a, b).

Les spicules des jeunes et des adultes sont si différents que les juvéniles de *C. frondosa* sont souvent confondus avec une autre espèce, généralement *C. fucicola* (McKenzie, 1991). De même, les spicules des jeunes *Cucumaria* peuvent ressembler à ceux

d'adultes d'autres espèces voire d'autres genres. Ainsi, chez un jeune *C. japonica* certaines plaques sont quasiment identiques à celles des spicules de *Leptopentacta sachalinica*.

Chez les *Cucumaria* adultes également, les spicules se ressemblent. Certains sont presque rectangulaires avec de nombreuses perforations espacées régulièrement. Les trous les plus gros sont les plus proches de l'extrémité la plus étroite et les plus petits sont situés à l'opposé, à l'extrémité généralement la plus épineuse (d'après Panning, il s'agit là de spicules du type *japonica*). Par ailleurs, on trouve des plaques aux protubérances plus ou moins développées et des perforations disposées de façon irrégulière (de type *frondosa* selon Panning).

La forme de la couronne calcaire de *C. frondosa* et de *C. japonica* est caractéristique, comme chez toutes les espèces de *Cucumaria*, les éléments radiaires étant dépourvus d'excroissances postérieures. Les éléments radiaires et interradiaires de la partie ventrale ne se rejoignent pas. La couronne est très souple car les éléments ont une articulation mobile et sont élastiques. Les éléments sont de forme très variable en fonction de l'état de l'animal avant préparation et de son âge (Levin & Gudimova, 1997b). Chez ce genre, la couronne calcaire n'a donc aucune valeur taxonomique. Dans les deux espèces considérées, cette couronne est plus ou moins développée selon les spécimens et selon leur âge.

En fonction des caractéristiques décrites, certains auteurs font la distinction entre *C. frondosa* et *C. japonica*. Mais selon les informations dont nous disposons, ces variations sont interspécifiques. Un certain nombre de caractères importants varient cependant grandement entre *C. frondosa* et *C. japonica*.

### 3.2 Spicules

#### *Cucumaria frondosa*

**Tégument** : Les plaques sont perforées irrégulières, carrées, arrondies ou légèrement allongées. Certains spicules ont des excroissances et des lobes de formes différentes. La surface des plaques est soit lisse soit parsemée d'épines. Au centre des plaques, notamment des plus grandes, se trouve souvent une protubérance perforée de forme irrégulière. Les plaques mesurent entre 170 et 230  $\mu\text{m}$ .

**Introvert** : Les plaques sont de forme allongée ou irrégulière, avec un bord lisse ou épineux. Généralement, les plaques comportent deux à trois couches avec une protubérance centrale prononcée et irrégulière. Leur taille varie de 160 à 370  $\mu\text{m}$  (Figure 1).

**Tentacules** : Les spicules des tentacules des gros spécimens sont complexes et comportent fréquemment un réseau secondaire; il existe également des bâtonnets droits ou courbés, avec parfois une perforation unique. La surface des deux types de spicules est verruqueuse. Les plaques atteignent entre 160 à 350  $\mu\text{m}$  (Figure 1).

**Podia** : Les spicules sont constituées de grande plaques dont une extrémité est étroite et comporte généralement des excroissances arrondies et dont l'autre extrémité comporte des encoches ou des épines. Chez l'adulte, la dernière plaque est toujours complexe; elle est formée de nombreuses (70 au maximum) petites plaques et rosettes. On trouvera des illustrations de spicules de *C. frondosa* chez Edwards (1910a, pl. 13, fig. 8 à 19; 1910b, pl. 19, fig. 2 à 4); Cherbonnier (1951, pl. 16 et 17); Panning (1955, Abb. 1 et 2).

#### *Cucumaria japonica*

**Tégument** : Le plus souvent, les plaques sont allongées et perforées, avec un bord épineux et une extrémité plus étroite. On trouve aussi couramment des plaques arrondies irrégulières et des plaques triangulaires. Les perforations sont nombreuses et arrondies. La surface est couverte de verrues ou d'épines. La taille des plaques oscille entre 190 à 280  $\mu\text{m}$  (Figure 2).

**Introvert** : Les spicules sont le plus souvent des plaques de formes diverses et perforées, au bord entaillé. Les spicules s'épaissent au fur et à mesure de la croissance de l'animal. Des "ponts" et des projections épineuses peuvent apparaître sur la surface (en quelque point de la plaque, et pas uniquement au centre, comme démontré par Oshima, 1915). En cours de croissance, les plaques allongées peuvent se transformer en éléments à trois dimensions, en forme de fuseau ou de cône perforé (Figure 2).

**Tentacules** : Trois types de spicules ont été déterminées dans le cas des tentacules : a) des plaques allongées avec un bulbe central unilatéral ou à double face, de 240 à 320  $\mu\text{m}$ , b) des plaques fines et de petite taille, de forme variée, allant de 80 à 120  $\mu\text{m}$ , c) de grosses plaques allongées à la surface lisse ou avec des projections à trois dimensions en quadrillage au centre, allant de 300 à 420  $\mu\text{m}$ .

**Podia** : Les spicules ressemblent à ceux du tégument, mais sont plus petits. Dans la première description de *C. japonica*, Semper (1866) souligne la présence de très grandes plaques munies de nombreuses perforations disposées en rayons autour de l'orifice du cloaque. On ne trouve pas ce type de spicules chez *C. frondosa*. Augustin (1908) re-

lève également la présence de ces plaques, ainsi qu'Edwards (1910b, pl. 19, fig. 16), au contraire d'autres auteurs (Britten 1906-1907; Mitsukuri, 1912). Ces plaques étaient absentes du matériel sur lequel ont porté nos travaux. On trouvera des illustrations de spicules de *C. japonica* chez Semper (1868, Taf. 39, fig. 18), Edwards (1910a, pl. 19, fig. 150), Mitsukuri (1912, fig. 48), Djakonov *et al.* (1958, fig. 2) et Baranova (1971, fig. 1).

### 3.3 Fixation du mésentère

Chez *Cucumaria frondosa*, le mésentère intestinal passe de l'extrémité antérieure dans l'interambulacre dorsal, traverse les muscles longitudinaux dorsaux et ventraux gauches (qui sont perforés par le rétracteur) et suit le côté gauche du muscle médioventral et de sa ligne médiane jusqu'au cloaque (Deichmann, 1930; observations personnelles). Chez *C. japonica*, la connexion du mésentère dans la partie postérieure du corps diffère de manière notable : le mésentère traverse le muscle médioventral à la base du rétracteur correspondant, puis forme une anse dans l'interradius et rejoint le cloaque le long de la ligne médiane du muscle médioventral (Figure 3).

### 3.4 Couleur des viscères

La couleur de certains viscères diffère grandement chez les deux espèces étudiées, comme le montre le tableau ci-dessous :

Viscères	<i>C. frondosa</i>	<i>C. japonica</i>
Hydrophore	rouge vif	orange clair
Madréporite	rose	orange clair
Vésicule de Poli	orange	rose
Gonade femelle	rouge foncé, brunâtre	vert éteint
Œufs	rouge vif ou cerise	vert

### 3.5 Appareil reproducteur

Les appareils reproducteurs des femelles des deux espèces présentent d'importantes différences. Outre la différence de couleur des gonades et des œufs, la taille de ces derniers varie grandement entre *C. frondosa* et *C. japonica*, leurs oocytes matures atteignant respectivement entre 875 et 900  $\mu\text{m}$  et entre 500 et 600  $\mu\text{m}$ . Les gonades tant de *C. frondosa* que de *C. japonica* sont constituées de touffes de tubules.

### 3.6 Composition chimique

La composition chimique des dycosides triterpéniques propres à chacune des deux espèces

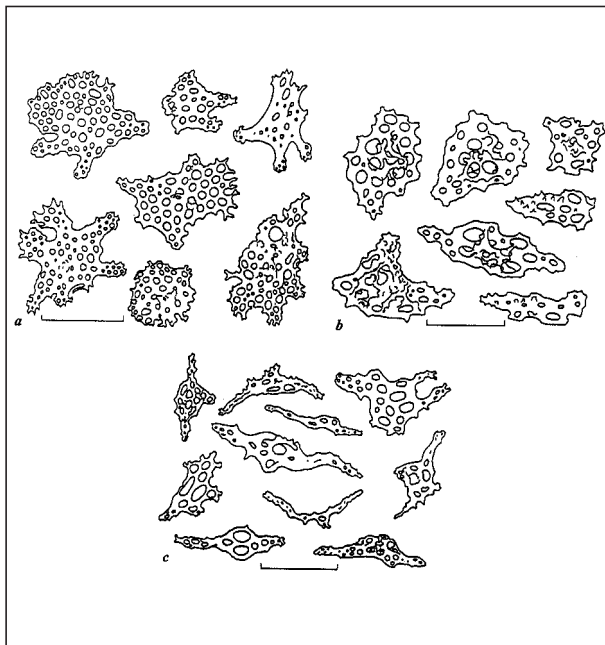


Figure 1.  
Ossicules de *Cucumaria frondosa* :  
a) tégument, b) introvert, c) tentacules.  
Échelle : 200 µm

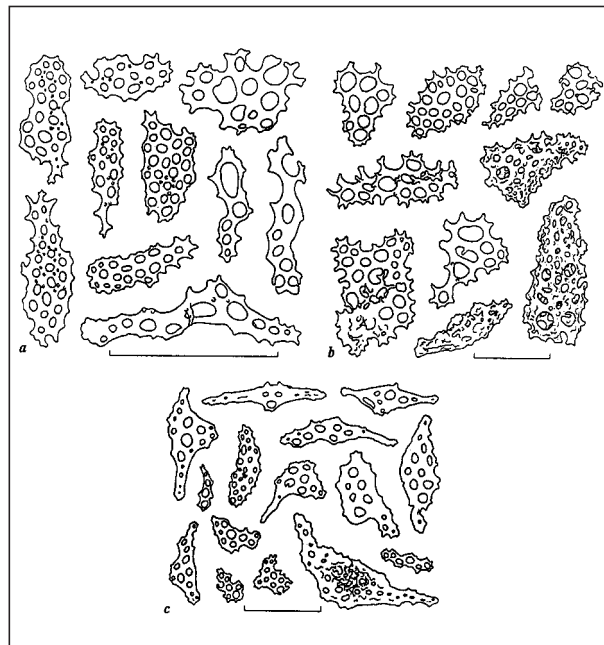


Figure 2.  
Ossicules de *Cucumaria japonica* :  
a) tégument, b) introvert, c) tentacules.  
Échelle : 200 µm

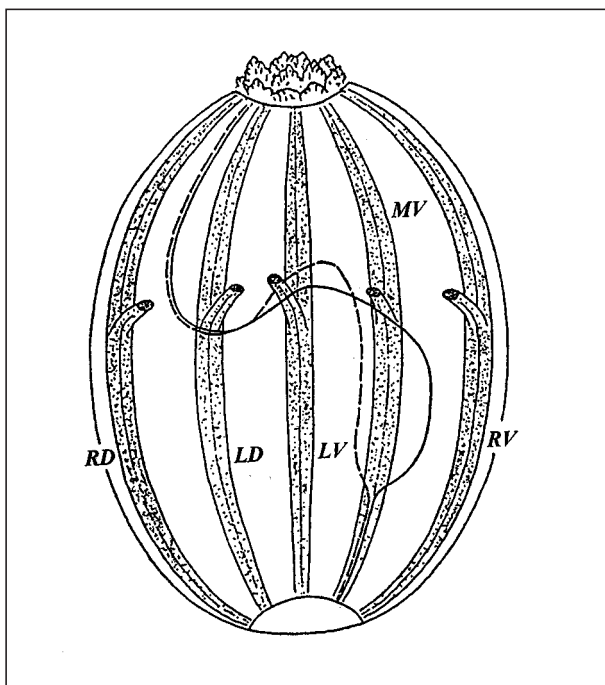


Figure 3.  
Disposition du mésentère chez *Cucumaria frondosa*  
(trait plein) et *Cucumaria japonica* (pointillé)  
Radius : LV - ventral gauche; RV - ventral droit;  
MV - midventral; LD - dorsal gauche; RD - dorsal droit

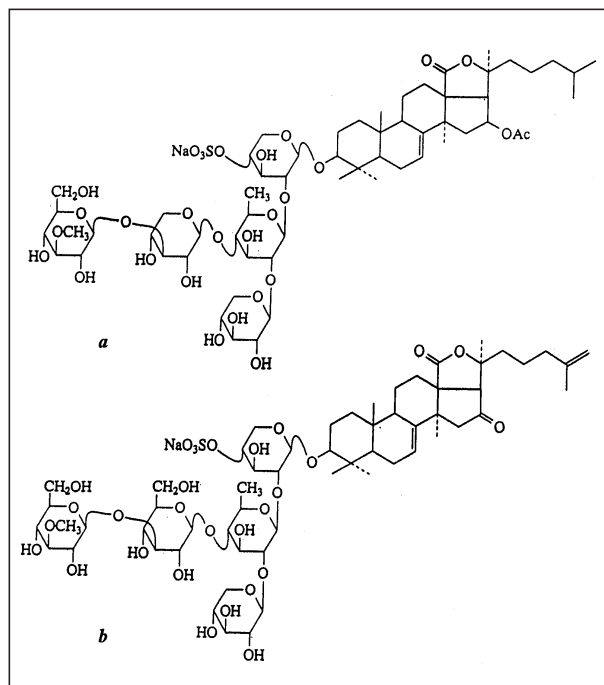


Figure 4.  
Structure des glycosides triterpéniques :  
a) frondoside A chez *Cucumaria frondosa*,  
b) cucumarioside A<sub>2</sub>-2 chez *Cucumaria japonica*



montre (Kalinin et al., 1994) que ces composés sont caractérisés dans les deux cas par la présence d'une unité pentasaccharide liée au deuxième sucre (quinovose) de la chaîne glucidique, le groupe sulfate étant en position 4 du xylose et l'aglycone comportant une double liaison en position 7(8). La composition de onze dycosides (cucumariosides) a été décrite chez *C. japonica*. Les cucumariosides contiennent du glucose en tant que troisième résidu de la chaîne glucidique et une cétone en position 16 dans l'aglycone. Le principal composant de l'ensemble des glycosides de *C. japonica* est le cucumarioside A<sub>2</sub>-2. Les glycosides de *C. frondosa*, contrairement à ceux de *C. japonica*, sont des frondosides et contiennent du xylose dans la chaîne glucidique et un acétate en position 16-beta dans l'aglycone. Le frondoside A est le principal constituant de la fraction glycosidique chez *C. frondosa* (Figure 4).

### 3.7 Aire géographique

*C. frondosa* est présente dans une grande partie de la région arctique où elle est connue du fjord de Hardanger, dans la mer de Norvège, à la Nouvelle-Zemble et à la Terre de François Joseph dans la mer de Barents, et dans la partie sud-ouest de la mer de Kara (et sans doute encore plus à l'est, bien que l'on ne dispose pas d'informations fiables à ce sujet). Dans la région des îles Britanniques, elle est connue dans la mer du Nord jusqu'à Dogger Bank au sud et à proximité des îles Shetland et des Orcades. Cette espèce a été autrefois observée près de la côte occidentale de l'Écosse et des Hébrides, jusqu'à l'embouchure de la Clyde, au sud, mais les informations récentes font défaut à ce sujet (McKenzie, 1991). En Amérique du nord, la péninsule du cap Cod et l'île de Nantucket marquent la limite méridionale de sa distribution géographique (Edwards, 1910a, Smith et al. 1964).

Le signalement de la présence de cette espèce en Floride (Poualés, 1869) est manifestement erroné (cf. Deichmann, 1930). Semper (1868) a décrit *C. frondosa* var. *mediterranea*. En l'absence d'autres informations sur la présence de cette espèce en Méditerranée et puisqu'elle se fondait sur des spécimens détenus par un muséum d'histoire naturelle, cette description ne peut être considérée comme fiable.

Dans le Pacifique, *C. frondosa* a été observée par Ayres (1855), ce qu'ont mis en doute Verrill (1867), Ludwig (1901) et Clark (1904). Edwards (1910a) a indiqué en 1907 que cette espèce avait été signalée sur la côte nord-occidentale de l'Amérique du Nord; cependant, l'étude d'une importante collection du Muséum national d'histoire naturelle lui a permis de conclure qu'au moins quatre espèces,

qui ressemblent à *C. frondosa* mais ne lui sont pas identiques, sont présentes dans l'océan Pacifique. *C. japonica* est l'une d'elles, bien que le spécimen identifié sous ce nom par Lampert (1885), Clark (1904) et Edwards (1907) semble appartenir à *C. miniata* Brandt.

***C. japonica*** : Dans la littérature scientifique, l'aire géographique de *C. japonica* est habituellement considérée comme couvrant la partie nord-orientale de la mer Jaune, la côte nord-orientale de l'île Honshu, la côte de la partie continentale de la Russie qui borde la mer du Japon, la mer d'Okhotsk, les îles Kouriles, la presqu'île du Kamtchatka, au moins la partie de la mer de Béring située au nord du Kamtchatka, les alentours des îles du Commandeur, la zone côtière nord-occidentale de l'Amérique du nord allant de l'île de Baranof à l'île de Vancouver (Baranova, 1957, et d'autres auteurs). Toutefois, selon les informations dont on dispose aujourd'hui, la distribution de cette espèce serait beaucoup plus limitée.

L'idée ancienne qui veut que cette espèce soit présente jusqu'à la mer de Béring est sans doute erronée, comme l'a souligné pour la première fois Baranova (1980) qui présume que les spécimens de la zone septentrionale des îles Kouriles et de la presqu'île du Kamtchatka, auxquels il avait jusque là été fait référence en tant que *C. japonica* appartiennent en fait à deux nouvelles espèces, à savoir *C. savelijevae* (île Paramushir, île Shumshu, baie d'Achomten sur la côte est du Kamchatka) et *C. djakonovi* (cap Olutorsky, île de Béring dans la mer de Béring). La composition et la distribution des espèces de *Cucumaria* dans la région du nord des îles Kouriles, du Kamchatka, des îles du Commandeur des îles Aléoutiennes et de l'Alaska occidental semblent fort complexes. Le statut taxonomique et l'étendue de l'aire de *C. savelijevae* et *C. djakonovi* n'ont pas encore été élucidés (travaux en cours), quoique nous considérons, comme Baranova, que les plus gros *Cucumaria* de cette région ne soient pas *C. japonica*. Nos résultats préliminaires montrent que cette espèce ne remonte pas plus au nord que la région méridionale des îles Kouriles.

Il est peu probable que *C. japonica* soit présente au sud de Sendai. D'après Sluiter, on trouve cette espèce dans le détroit des Moluques, mais il s'agit fort vraisemblablement d'une erreur, comme l'avait fait remarquer pour la première fois Mitsukuri (1912).

La présence de *C. japonica* a été relevée le long de la bordure nord-orientale du Pacifique (Clark, 1902, Edwards, 1907, Baranova, 1971). Pour certains auteurs, notamment Lambert (1984), l'espèce présente au sud de l'Alaska, près de la péninsule de Vancouver, est *C. frondosa japonica*.

Cependant, l'examen de spécimens de "*C. japonica*" a révélé une erreur d'identification. Les spécimens de "*C. japonica*" collectés près de l'île de Baranof en Alaska (Clark, 1902) semblent être *C. miniata* (Brandt) (Mortensen, 1932). Les spécimens du *Royal British Columbia Museum*, identifiés comme *C. frondosa japonica*, ne semblent être ni *C. frondosa* ni *C. japonica*. Il est donc presque certain que *C. japonica* n'est pas présente à proximité de la côte américaine.

Interpréter la description que fait Mortensen (1932) de *C. japonica* (qu'il considérait être une variété de *C. frondosa*) provenant de l'Extrême Arctique, près de la côte nord-ouest du Groenland (détroits de Thule et de Jones, et détroit de Davis) est beaucoup plus difficile. En considérant un bon nombre des formes intermédiaires entre *C. frondosa* et *C. japonica* reconnues par cet auteur, on peut penser que les spécimens de *C. frondosa* en provenance du Groenland ont davantage de plaques du type *japonica*. Des informations récentes mettent en évidence un éventuel parallèle morphologique chez les populations des deux espèces occupant des aires aux températures extrêmes, à savoir le nord-ouest du Groenland et le Kamchatka. Kafanov (1977, communication personnelle) propose une interprétation éco-physiologique de ce phénomène.

### 3.8 Écologie

Les conditions de vie de *C. frondosa* et *C. japonica* sont proches. Leur habitat connu s'étend de la zone intertidale jusqu'à près de 300 m de profondeur, leur maximum d'abondance se situant entre 30 et 60 m. Les juvéniles préfèrent les champs de goémon et les zones de faible profondeur plus chaudes en été. Les adultes occupent des régions plus profondes, relativement plus au large, sur des graviers meubles, des débris de coquillages, des rochers ou des vases.

Si les conditions sont favorables, tout substrat solide peut être utilisé. La température minimale tolérée par les deux espèces est  $-1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ ; les températures maximales sont  $+18\text{ }^{\circ}\text{C}$  pour *C. japonica* et  $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$  pour *C. frondosa*.

Les connaissances actuelles montrent donc que *C. frondosa* et *C. japonica* sont deux espèces distinctes bien définies. Les descriptions taxonomiques utilisées dans notre étude aux références suivantes :

*Cucumaria frondosa* (Gunner, 1767)

*Holothuria frondosa* Gunner, 1767: 114, t. 4, fig. 1 et 2; Muller O.F., 1788: 36;

- *pentactes* Fabricius, 1780: 352; Muller O.F.,

1776: 71, t. 1; 1788: 36, pl. 31, fig. 8;

- *grandis* Forbes et Goodsir, 1839: 647;

- *fusicola* Forbes et Goodsir, 1839: 647 (*fusicola* : erroné)

*Pentacta frondosa* Jaeger, 1833: 12;

*Cucumaria fusicola* Forbes, 1841: 227;

*Botryodactyla grandis* Ayres, 1851: 52;

- *affinis* Ayres, 1851: 145.

*Cucumaria frondosa* Forbes, 1841: 209; Selenka 1867: 347; Semper, 1868: 234 et 235 (sauf *T. frondosa* var. *mediterranea*); Norman, 1869: 316; Ludwig, 1901: 141; Michailovskij, 1904: 463, 1904: 159; H. Clark, 1904: 564; A. Clark, 1920: 12; Edwards, 1910a: 333 à 358, pl. 13, fig. 1 à 26; Hérouard 1923: 108, Taf. 7, fig. 5 et 6; Mortensen 1927: 398 et 399, fig. 236; Koehler, 1927: 151, pl. 14, fig. 12a-c, Deichmann, 1930: 161 et 162, pl. 12, fig. 6 à 9; Gorbunov, 1932: 96; Engel 1932: 61, fig. 23 et 24; Djakonov, 1933: 141, fig. 71B; Grieg, 1935: 7; Clés..., 1948, tab. 123, fig. 5; Ivanov *et al.*, 1946: 580 à 586, fig. 782 à 788, tab. couleur (anatomie); Panning, 1949: 417 et 418 (en partie), Abb. 4; 1955: 34 à 38 (en partie), Abb. 1 et 2; Ivanov & Strelkov, 1949: 39 à 41, tab. 28, fig. A-G, Cherbonnier, 1951: 37, pl. 16, fig. 1 à 23, pl. 17, fig. 1 à 10; Smith *et al.*, 1964: 188; Rowe, 1970: 683 à 686; Baranova, 1977: 439 et 440; Pawson, 1977: 7; Ivanov *et al.*, 1985: 339 à 348, fig. 342 à 349 (anatomie); McKenzie, 1991: 146 et 147, fig. 8d; Gudimova & Denisenko, 1995: 1 à 44; Gudimova, 1998: 453 à 528 (non Pourtalés, 1869; non Edwards, 1907).

Non *Pentacta frondosa* Ayres, 1855; non *C. frondosa* var. *mediterranea* Semper, 1868; non *C. frondosa japonica* Lambert, 1984.

*Cucumaria japonica* Semper, 1868

*Cucumaria japonica* Semper, 1868: 236, Taf. 39, Fig. 2, 3, 7 et 18; Lampert, 1885: 143; Theel, 1886: 110; Ludwig, 1901: 143; Britten, 1906 (1907): 133 à 135; Augustin, 1908: 25 et 26, fig. 18; Edwards, 1907: 61, 1910b: 603 et 604, pl. 19, fig. 1516, Mitsukuri, 1912: 242 à 246, pl. 8, fig. 67 et 68, figure de texte 48; Oshima, 1915: 255; Saveljeva, 1933: 44; Djakonov, 1938: 484; 1949: 70 et 71; Djakanov *et al.*, 1958: 266 à 268, fig. 1 et 2; Panning, 1949: 417 et 418 (en partie), Abb. 4, 1955: 34 à 38 (en partie), Abb. 1 et 2; Pogankin 1952: 183 (écologie); Ushakov, 1953: 298 (distribution, en partie); Strelkov, 1955: 217, Tab. 64, fig. 1; Baranova, 1962: tab. 1 (distribution); 1971: 243 à 245; 1976: 115, fig. 266; 1980: 109 à 120 (comparaison); Djakonov *et al.*, 1958: 367; (non Lampert, 1885; non Baranova, 1957).

*C. frondosa japonica* Saveljeva 1941: 80; (non Lambert 1984). *C. frondosa* var. *japonica* Mortensen, 1932: 44 à 48, 52; Panning 1949: 417 et 418 (en partie), Abb. 4; 1955: 34 à 38 (en partie).

## Remerciements

Les auteurs remercient P. Lambert qui leur a permis d'étudier la collection du *Royal British Columbia Museum*.

## Bibliographie

- Augustin. B. (1908). Uber japanische Seewalzen. Abh. d. k. Acad. d. Wiss. Kl. 2, suppl. Bd 2, Abh. 1. S. 1-44.
- Ayres, W.O. (1851). Botryodactyla a new genus of Holothuræ. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 4. 5-246.
- Ayres. W.O. (1855). Echinodermata of the coast of California. Proc. California Acad. nat Sci. Vol. 1. 67-68.
- Augustin. B. (1908). Uber japanische Seewalzen. Abh. d. k. Acad. d. Wiss. Kl. 2, suppl. Bd 2, Abh. 1. S. 1-44.
- Baranova, Z.I. (1957). Echinoderms of the Bering Sea. Investigations of the Far East seas, USSR. Issue 4. 149-266. (In Russian).
- Baranova, Z.I. (1962). Echinoderms of the Kuril Islands. Investigations of the Far East seas, USSR. Issue 8. 347-363. (In Russian).
- Baranova, Z.I. (1971). Echinoderms of the Postjet gulf of the Japanese sea. Fauna and flora of the Postjet gulf of the Japanese sea. Leningrad. 242-264. (Investigation of fauna of the USSR seas. Issue 8 (16). In Russian).
- Baranova, Z.I. (1976). The echinoderms. Animals and plants of the Peter Great Gulf. Leningrad. 114-120. (In Russian).
- Baranova, Z.I. (1977). Echinoderms of the Franz Joseph Land and adjacent waters. Biocenosis of the Franz Joseph Land shelf and fauna of adjacent waters. Leningrad. 435-465. (Investigation of fauna of the USSR seas. Issue 14 (22). In Russian).
- Baranova, Z.I. (1980). New species of holothurians of the genus *Cucumaria* New in taxonomy of the sea invertebrates. Leningrad. 109-120. (Investigation of fauna of the USSR seas. Issue 25 (33)).
- Britten, M. (1906). Holothurien aus dem Japanischen und Ochotskischen Meere. Bull. l'Acad. Imper. Sci. St Petersburg Is 5. N 1, 2. 123-157.
- Cherbonnier, G. (1951). Holothuries de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Me'm. Inst. r. Sci. nat. Belg. Ser. 2, fasc. 41: 3-65.
- Clark, H.L. (1902). Notes on some North Pacific holothurians. Zool anz. Vol. 24: 562-564.
- Clark, H.L. (1904). The Echinoderms of the Woods Hole region. Bull. U S. Fish Comm. 545-576.
- Clark, A.H. (1920). Report of the Canadian Arctic Expedition 1913-1918, 8, pt. C: Echinoderms. Ottawa. 3c-13c.
- Deichmann, E. (1930). The Holothurians of the Western Part of the Atlantic Ocean. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. 71. N 3: 43-226.
- Deryugin, K.M. (1915). Fauna of the Kola gulf and condition of its existence. Notes of the Imperial Academy Sciences. V. 34. Issue 8: 1-929. (In Russian).
- Djakonov, A.M. (1933). Echinoderms of northern seas. Leningrad 106 p. Determinants on fauna USSR, Zoological Institute Russian Academy of Sciences. Issue 8. (In Russian).
- Djakonov, AM. (1938). Echinoderms of Sjauchu gulf in the Japanese sea. Hydrobiological expedition ZIN RAS 1934 by the Japanese sea, Issue 2: 425-498. (In Russian).
- Djakonov, AM. (1949). The determinant echinoderms of the Far East seas. Vladivostok SL V. 30: 1-138. (In Russian).
- Djakanov, AM., Z.I. Baranova & T.S. Saveljaw. (1958). A note about holothurians (Holothurioidea) of area of southern Sakhalin and southern Kuril Islands. Investigations of seas USSR. Issue 5: 358-379. (In Russian)
- Edwards. C.L. (1907). The Holothurian of the north Pacific coast of North America collected by the "Albatross" in 1903. Proc. U S. nation. Mus., 33. (1558): 49-68.
- Edwards, C.L. (1910a). Revision of the Holothurioidea. *Cucumaria frondosa* (Gunner) 1767. Zool Jahrb. Abt. f. Syst. Bd 29. S. 333-358.
- Edwards, C.L. (1910b). Four Species of Pacific Ocean Holothurians allied to *Cucumaria frondosa* (Gunner). Zool Jahrb. Abt. f. Syst. Bd 29. S. 597-612.

- Engel, H. (1932). Echinodermata Fauna van Nederland. Afl. 6: 1–67.
- Fabricius, O. (1780). Fauna Groemantica Hafniae et Lipsiae.
- Forbes, E. (1841). A history of British starfishes and other animals of the class Echinodermata. London: John van Voorst. 270 p.
- Forbes, E. & J. Goodsir. (1839). Notice of zoological researches in Orkney and Shetland during the month of June. *Athenaeum*. Vol. 618.
- Grieg, J.A. (1935). Some Echinoderms from Franz Joseph Land, Victoria and Hopen collected on the Norwegian scientific Expedition 1930. Kongel. Depart. Handel Sjøfart Indust. *Handw. Werg og fiskeri. Medd.* 26: 1–10.
- Gorbunov, G.P. (1932). Fauna of echinoderms of the Franz Joseph Land and of sea of the Queen Victoria. Arctic Institute. Issue 2. Leningrad. 93–139. (In Russian).
- Gudinova, E.N. & S.G. Denisenko (1995). Biology, ecology and resources of the commercial sea cucumber *Cucumaria frondosa*. Murmansk Marine Biological Institute. 44 p. (In Russian)
- Gudinova, E.N. (1998). Sea cucumber *Cucumaria frondosa* (Gunner, 1761). Harvesting and perspective for uses algae and invertebrates of the Barents and White Seas. *Apatity*. 453–528. (In Russian).
- Gunner, J.E. (1761). Beskrifning pa trenne Norsska Sjo-Krak Sjo-Pungar kallade. *Stonklolm Vetensk Acad. Handl. for Ar.* Vol. 28: 114–124.
- Hérourard, E. (1923). Recherches sur les Holothuries des côtes de France. *Arch. Zool. Exper. (2)*. T. 7: 535–704.
- Høisæter, T. (1990). An annotated check-list of the echinoderms of the Norwegian coast and adjacent waters. *Sarsia*, 75: 83–106.
- Ivanov, A.V., A.S. Monchadskiy, Yu.I. Pojanskiy & A.A. Strelkov. (1946). The large practical work on zoology invertebrates. Part. 2. Moskva. 631 p. (In Russian)
- Ivanov, A.V. & A.A. Strelkov. (1949). Commercial invertebrates of the Far East seas. The description of a structure and atlas of anatomy. Vladivostok. 1–102. (In Russian).
- Ivanov, A.V., Yu.I. Poljanskiy & A.A. Strelkov. (1985). The large practical work on zoology invertebrates. Part. 3. Moskva. 390 p. (In Russian).
- Jaeger, G.F. (1833). The Holothurians. Turin. 42 p.
- Jordan, A.I. (1972). On the ecology and behavior of *Cucumaria frondosa* (Echinodermata Holothuroidea) at Lamoine Beach, Maine. Ph. D. Thesis. Univ. Maine. Orono. 75 p.
- Kalinin, V.I., V.S. Levin & V.A. Stonik. (1994). The chemical morphology glycosides of sea cucumbers (Holothuroidea, Echinodermata). Vladivostok. Dalnauka Press. 284 p. (In Russian)
- Kafanov, A.I. (1977). Mollusks of family Cardiidae (Bivalvia) of cold and moderate waters of northern hemisphere. Sub-family Clinocardiinae Kafanov, 1975. ph. D. Thesis. Leningrad. 24 p. (In Russian)
- Kœhler, R. (1927). Les Echinodermes des Mers d'Europe. Paris: Ed. Gaston Doin et Cie. 339 p.
- Lambert, P. (1984). British Columbia marine faunistic survey report Holothurians from the Northeast Pacific. *Canadian Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. N.* 1234: 1–30.
- Lambert, P. (1997). Sea cucumbers of British Columbia, Southeast Alaska and Puget Sound Vancouver: UBC Press. 166 p.
- Lampert, K. (1885). Die Seewalzen. *Semper C. Raisen im Archipel der Philippinen.* 2 Theil. Bd 4, Abteil. 3. Wiesbaden. S. 1–310.
- Levin, V.S. & E.N. Gudimova. (1997a). Taxonomic interrelations of holothurians *Cucumaria frondosa* and *C. japonica* (Dendrochirotida, Cucumariidae). *Zool. J.* 76(5). 575–584. (In Russian).
- Levin, V.S. & E.N. Gudimova. (1997b). Age changes in larval and juvenile skeleton of the Japanese sea cucumber *Cucumaria japonica*. *Biologija morja*. 23(1): 46–50. (In Russian).
- Ludwig, H. (1901). Arktische und subarctische Holothurien. *Fauna Arctica*. Vol. 1. S. 133–178.
- McKenzie, J.D. (1991). The taxonomy and natural history of north European dendrochirote holothurians (Echinodermata). *J. Nat. Hist.* 25: 123–171.
- Michailovskij, M. (1904). Die Echinodermen der Zoologischen Ausbeute des Eisbrechers



- “Jermak” vom sommer 1901. Survey of die Zoological museum Academy of Sciences. V. 9. 157–188.
- Mitsukuri, K. (1912). Studies on the actinopodous Holothurioidea. J. Coll. Sci. Imper. Univ. Tokyo. V. 29, an. 2. 1–284.
- Mortensen, Th. (1927). Handbook of the Echinoderms of the British Isles. London: Oxford Univ. Press. 461 p.
- Mortensen, Th. (1932). The Godthaab Expedition 1928. Echinoderms. T. 79. pp. 46, fig. 7.
- Müller, O.F. (1776). Zoologiae Danicae Prodromus. Havniae. 244 p.
- Müller, O.F. (1788). Zoologia Danica. Havniae. Vol 1: 1–52.
- Norman, C.A.M. (1905). On *Cucumaria montagui* Fleming. Ann. Mag. Nat. Hist Vol. 16: 352–359.
- Ohshima, H. (1915). Report on the Holothurians collected by the United States fisheries Steamer “Albatross” in the Northeastern Pacific during the summer of 1906. Proceed US. Nat. Mus. vol. 48, N 2073: 213–291.
- Panning, A. (1949). Versuch einer Neuordnung der Familie Cucumariidae (Holothuridae, Dendrochirota). Zool. Jarb. Abt System. Okol. Geogr. Tiere. Bd 53. S: 404–470.
- Panning, A (1955). Bemerkungen über die Holothurien - Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota). Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst. Bd 53. S. 33–47.
- Pawson, D.L. (1977). Marine flora and fauna of the North-eastern United States. Echinodermata: Holothuroidea NOAA Tech. Rap. NMFS Circ. 405. 15 p.
- Pogankin, N.V. (1952). Materials on ecology of echinoderms from Peter Great Gulf. TINRO V. 37. 175–200. (In Russian).
- Pourtalés, L.F. (1869). List of Holothuriidae from the deep-sea dredgings of the United States Coast Survey. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 1: 359–361.
- Rowe, F.W. (1970). A note on the British species of Cucumarians, involving the erection of two new nominal genera. J. Mar. Biol. Ass. UK. Vol. 50: 683–687.
- Saveljeva, T.S. (1933). On the fauna of holothurians of the Japanese and Okhotsk seas. Invest. of the USSR seas. Issue. 19: 37–58. (In Russian).
- Saveljeva, T.S. (1941). On the fauna of holothurians of the Far East seas. Invest. of the USSR seas. Issue 1: 73–103. (In Russian).
- Selenka, E. (1867). Beitrage zur Anatomie und Systematik der Holothurien. Z. Wiss. Zool. Bd 17. S: 291–374.
- Semper, C. (1868). Reisen im Archipel der Philippinen. 2 Theil. Wissenschaftliche Resultate. Bd Holothurien. Leipzig: Verl. W. Engelmann. 288 S.
- Smith, R.I. *et al.* (1964). Keys to marine invertebrates of the Woods Hole region. Woods Hole: Mar. Biol. Lab. 1–216.
- Strelkov, A.A.A. (Ed). 1955. The atlas invertebrates of the Far East seas USSR. Russian Academy Sciences. 240 p., 66 tab. (In Russian).
- Théel, H. (1886). Report on the Holothurioidea, Rat 2. Rep. sci. Ras. Challenger, Zool. Vol. 14. 1–290.
- Ushakov, P.V. (1953). Fauna of the Sea of Okhotsk and condition of its existence. Academy Press. 1–459. (In Russian).
- Verrill, A.E. (1867). On the geographical distribution of the Echinoderms of the West coast of America. *Trans. Connecticut Acad. Arts Sci.* Vol. I: 339–341.