

Состав пищевых частиц и селективность питания щитовиднощупальцевых голотурий южного Вьетнама. Левин В. С., Саяпина С. Я. // Биология прибрежных вод Вьетнама: Гидробиологические исследования литорали и сублиторали южного Вьетнама. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 120—130.

Был исследован качественный состав и основные гранулометрические характеристики содержимого кишечника 7 видов щитовиднощупальцевых голотурий с трех участков побережья зал. Нячанг. Зарегистрированы частицы 15 типов, из которых наиболее характерны спикулы альционарий, обломки домиков баланусов, фораминиферы, обломки кораллов. Выявлена определенная избирательность зоны питания, тогда как в пределах этой зоны какая-либо селективность в отношении размера или состава захватываемых частиц не обнаружена. Эффективность захвата мелких частиц у всех исследованных видов сходна, а межвидовые различия проявляются преимущественно в способности захватывать более крупные частицы.

Ил. 4, табл. 3, библи. 8.

Composition of food particles and selectivity of feeding in Aspidochirota of the southern Vietnam. Levin V. S., Sayapina S. Ya. // Biology of the coastal waters of Vietnam: Hydrobiological study of intertidal and sublittoral zones of southern Vietnam. Vladivostok: Far East Branch, Academy of the USSR, 1988. P. 120—130.

Qualitative composition and basic granulometric characteristics of the intestine content were studied in 7 species of Aspidochirota from 3 shore sites of Nha-Trang Bay. Particles of 15 types have been distinguished, among them Alcionaria spicules, fragments of Balanus shells, Foraminifera and coral debris were of frequent occurrence. A certain selectivity of a feeding zone was revealed, but no selectivity was found with regard to size and composition of food particles. Efficiencies of seizure of fine particles were similar in all the species studied, interspecific differences were pronounced mostly in the ability of seizing larger particles.

Ill. 4, tabl. 3, bibl. 8.

СОСТАВ ПИЩЕВЫХ ЧАСТИЦ И СЕЛЕКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ ЩИТОВИДНОЩУПАЛЬЦЕВЫХ ГОЛОТУРИЙ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

Исследование количественных характеристик питания тропических щитовиднощупальцевых голотурий, как и других животных-детритофагов, сопряжено с серьезными трудностями. Обычно используемые в трофологии способы регистрации актов захвата отдельных пищевых объектов или идентификации пищевых компонентов содержимого кишечника здесь трудно применимы из-за неопределенности понятия «пищевой компонент» в отношении животных, преобладающая часть содержимого кишечника которых составляет неорганический материал. Особенно сложен вопрос о селективности питания *Aspidochirona*. В литературе высказываются по этому поводу различные точки зрения: о неселективном по всем параметрам питании, о способности животных отбирать частицы определенного размера или химического состава и др. (Hammond, 1982).

Большинство работ по селективности питания голотурий выполнены традиционным методом — сравнением состава содержимого кишечника и «используемого голотуриями осадка». Последние слова заключены в кавычки, поскольку «используемый осадок» понимается (и, соответственно, отбирается) далеко не однозначно: «верхние миллиметры», «верхние сантиметры», просто «окружающий осадок» и пр. Таким образом, если донные осадки по вертикали гетерогенны по размеру и по составу частиц, то в зависимости от используемого метода отбора проб осадка показатели селективности будут существенно различаться.

Нам представляется, что без детального знания механизма сбора щитовиднощупальцевыми голотуриями пищевого материала описанный «прямой метод» дает трудно интерпретируемые результаты. Однако возможен и иной подход к оценке селективности — сравнение содержимого кишечника животных одного вида, собранных в разных местах обитания. Для выполнения такой работы требуется, чтобы несколько видов голотурий совместно обитали на участке с относительно однородным субстратом, позволяющим считать, что в распоряжении животных был одинаковый набор частиц.

Именно такие участки были найдены в зал. Нячанг, что и позволило выполнить сравнительное исследование использования несколькими видами голотурий донных осадков разного типа.

Материал и методы

Голотурии собраны одним из авторов (В. С. Левиным) в ходе экспедиции Института биологии моря в мае—июне 1985 г. в зал. Нячанг на трех участках (рис. 1) на глубине 0,5—15 м с использованием легководолазного снаряжения.

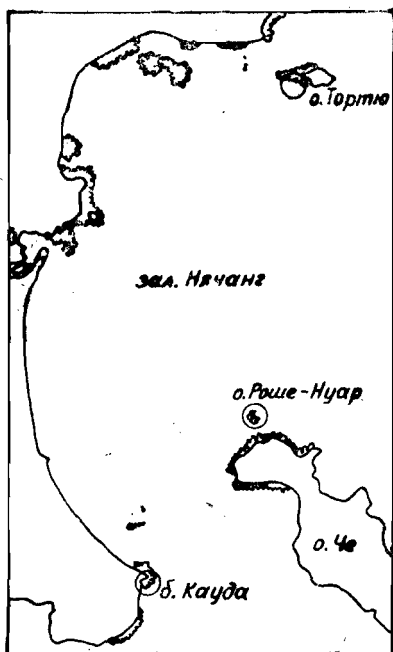


Рис. 1. Схема расположения станций

Условия сбора проб. Островок (скала) Роше Нуар, с площадью надводной части в несколько десятков квадратных метров, расположен у западного побережья о-ва Че. Подводная часть — обнаженная скальная плита, полого, а затем более круто уходящая до глубины 15—20 м, где начинается песчаное плато с зарослями кораллов. В понижениях плиты имеются галечно-песчаные наносы. Сессильная фауна представлена преимущественно *Миллерога* sp. Других животных почти нет. Обнаружены 4 вида голотурий. Самый многочисленный — *Stichopus chloronotus*, распространенный по всей поверхности скалы с плотностью около 0,1 экз./м². Значительно реже встречается *Holothuria atra*, обитающая на поверхности скалы и в понижениях. *H. leucospilota* чаще отмечен в понижениях с рыхлыми наносами или вблизи от них. Единичные *H. edulis* обнаружены на песке у основания островка на глубине около 15 м. Собрано 3 особи *H. leucospilota*, 2 — *H. atra*, 1 — *H. edulis*, 2 — *S. chloronotus* (всего 8 проб).

На другом участке вблизи о-ва Тортю были обнаружены совместно те же 4 вида, встреченные у о-ва Роше Нуар. Здесь же в значительных количествах представлен еще 1 вид — *Pearsonothuria graeffei*. Глубина в месте отбора проб 5—10 м, грунт — галька, песок, обломки кораллов. *P. graeffei* приурочены преимущественно к «бурелому» мертвых и живых колоний *Асгорога* sp. Остальные виды предпочитают песчаный грунт. Собрано по 1 особи *H. atra*, *H. leucospilota*, *H. edulis*, *P. graeffei* и *S. chloronotus* (всего 5 проб). В непосредственной близости от берега (бух. Кауда) на глубине 1,5 м и скальном грунте найдена 1 особь *Actinopurga lecanoga*.

При сборе голотурий на участках Роше Нуар и Тортю специальное внимание обращали на то, чтобы животные располагались на минимальном расстоянии друг от друга и были близки по размеру (длина тела около 20 см).

Обработка. Немедленно после доставки в лабораторию животных вскрывали и содержимое кишечника рассеивали на наборе сит 0,25; 0,5; 1; 2; 3; 5; 7 и 8 мм в сосуде с водой с добавлением в качестве диспергатора гексаметафосфата натрия. Полученные размерные фракции высушивали при температуре 105°С и взвешивали с точностью 0,01 г. Из каждой фракции мельче 2 мм отбирали по 5 партий из

100 частиц, после взвешивания которых определяли среднюю массу одной частицы и их количество. Количество частиц в более крупных фракциях определяли прямым счетом. По результатам взвешивания и подсчета частиц строили кумулятивные кривые распределения на нормальном вероятностном графике. С графиков снимали значения размеров частиц в ϕ -единицах, отвечающие 5, 16, 50, 84 и 95% содержания частиц, по ним вычисляли средний диаметр частицы M_{ϕ} , дисперсию σ_{ϕ} , коэффициенты асимметрии α_{ϕ} и $\alpha_{2\phi}$, коэффициент эксцесса β_{ϕ} , используя формулы Инмена (Шепард, 1976). При оценке сортировки частиц вычисляли также нормированную энтропию градиометрических распределений H_{Γ} (Романовский, 1977).

Для определения вещественного состава частиц каждую размерную фракцию (при большом количестве частиц — часть фракции) разбирали под бинокляром и строили диаграммы распределения разных типов частиц; форма представления результатов заимствована (с некоторыми модификациями) из работы Шепарда (1976). Данные о содержимом кишечника конкретных особей с одного участка усредняли. Для выяснения сходства вещественного состава содержимого кишечника особей одного вида, но с разных участков вычисляли коэффициенты Жаккара и Чекановского-Сёренсена (Песенко, 1982).

Математическая обработка результатов выполнена Группой автоматизации и системного анализа ИБМ и на микро-ЭВМ «Электроника БЗ-34» по программам, составленным сотрудниками этой группы.

Результаты

Размерный состав частиц. Характер распределения размеров частиц в пробах, определенный по результатам взвешивания фракций и по счету частиц, резко различается (табл. 1). Если в первом случае размах Md_{ϕ} составляет 3,83, а σ — 1,69 ϕ , то во втором — 0,68 и 0,35 ϕ соответственно. В некоторых пробах разница в характере распределения размеров частиц, определяемого двумя способами, особенно существенна (рис. 2).

Таблица 1

Основные характеристики распределения размеров частиц в содержимом кишечника голотурий по результатам взвешивания (верхняя строка) и счета частиц (нижняя строка)

№ пробы	Вид	Район	Md_{ϕ}	M_{ϕ}	α_{ϕ}	$\alpha_{2\phi}$	β_{ϕ}	σ_{ϕ}	H_{Γ}
1	Actinopyga lecanora	Кауда	1.43	1.51	0.24	-0.35	1.44	0.33	0.50
			2.06	1.98	-0.14	-0.09	0.43	0.58	0.42
2	Holothuria leucospilota	Роше	0.62	0.11	-0.26	-0.49	0.36	1.95	0.89
			Нуар	2.47	2.62	0.34	0.08	0.85	0.44
3	»	»	0.07	0.18	0.07	-0.09	0.48	1.56	0.91
			2.32	2.45	0.33	-0.04	1.24	0.39	0.20
4	»	»	-1.77	-0.84	0.46	0.65	0.22	2.02	0.95
			2.25	2.06	-0.38	-0.38	1.24	0.50	0.34
5	»	Торгю	0.07	0.12	0.05	0.16	1.02	0.89	0.72
			2.18	1.83	-0.55	-0.83	1.19	0.65	0.44
6	H. atra	Роше	-0.14	0.06	0.14	0.11	0.50	1.44	0.94
			Нуар	2.32	2.45	0.33	-0.08	1.28	0.39
7	»	»	1.00	0.43	-0.34	-0.38	0.30	1.69	0.95
			2.47	2.62	0.34	-0.38	0.99	0.44	0.19
8	»	Торгю	-0.26	-0.20	0.04	-0.02	0.67	1.49	0.92
			2.32	2.34	0.04	-0.37	1.09	0.50	0.29
9	H. edulis	Роше	0.86	0.71	-0.12	-0.26	0.39	1.29	0.85
			Нуар	2.32	2.34	0.04	-0.28	1.00	0.50
10	»	Торгю	1.29	0.74	-0.36	-0.44	0.40	1.51	0.90
			2.40	2.53	0.32	0.27	0.63	0.41	0.15

№ пробы	Вид	Район	Md _φ	M _φ	α _φ	α _{2 φ}	β _φ	σ _φ	H _r
11	Pearsonothura graeifei	»	2,06	1,49	-0,53	-0,67	0,61	1,07	0,75
			2,74	2,69	-0,14	-0,62	0,81	0,37	0,16
12	Stichopus chloronotus	Роше	0,42	0,29	-0,08	-0,14	0,27	1,55	0,96
		Нуар	2,40	2,50	0,23	-0,39	0,88	0,44	0,26
13	»	»	0,86	0,46	-0,25	-0,49	0,46	1,60	0,91
			2,18	2,12	-0,08	-0,39	0,44	0,72	0,41
14	»	Тортю	0,51	0,64	0,08	0	0,27	1,49	0,84
			2,40	2,50	0,23	-0,39	0,89	0,44	0,22

Примечание. Md_φ — медианный диаметр; M_φ — средний диаметр; α_φ, α_{2 φ} — 1-й и 2-й коэффициенты асимметрии; β_φ — коэффициент эксцесса; σ_φ — дисперсия; H_r — нормированная энтропия.

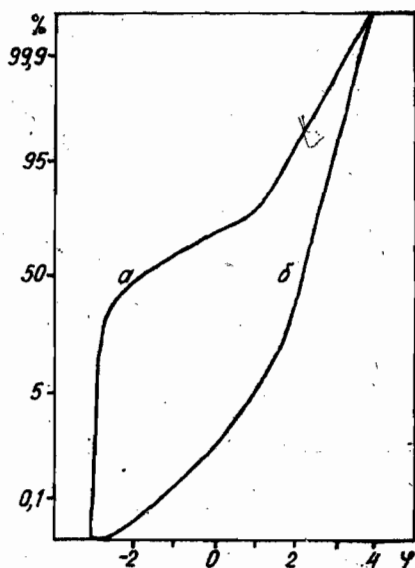


Рис. 2. Кумулятивные кривые распределения размеров частиц из кишечника *Holothuria leucospilota* (о-в Роше Нуар, проба 4) по результатам взвешивания фракций (а) и счета частиц (б)

В дендрограмме, построенной по результатам кластерного анализа с использованием критерия χ^2 (рис. 3), из 6 выделенных групп 4 объединились по месту сбора. Однако следует учитывать, что при этом методе обработки практически не принимаются во внимание частицы крупнее 2—3 мм, численная доля которых в пробах невелика.

При сравнении предельных размеров используемых голотуриями пищевых частиц картина иная (табл. 2). Так, у *A. lecanoga* и *P. graeifei* максимальный размер заглатываемых частиц 2 мм, у *H. edulis* и *S. chloronotus* — 3 мм, у *H. atra* — 5—7 мм; наиболее крупные частицы (7—8 мм) отмечены в кишечнике *H. leucospilota*.

Оба использованные показателя сортировки, дисперсия и энтропия, хорошо согласуются друг с другом (см. табл. 1). Вместе с тем оценка сортировки по массе и счету частиц дает существенно различающиеся результаты: по принятой классификации (Романовский, 1977), в первом случае большинство проб относится к несортированным (1 — к плохо сортированным), тогда как анализ по числу частиц позволяет рассматривать их как хорошо и умеренно сортированные.

Качественный состав. В содержимом кишечника выделены следующие типы частиц: обломки горных пород, «известковый песок», фрагменты раковин моллюсков, домиков баланусов, кораллов, панцирей крабов, мшанок, трубок полихет, известковых и неизвестковых водорослей, иглы и фрагменты скорлупы морских ежей, спиккулы альцио-

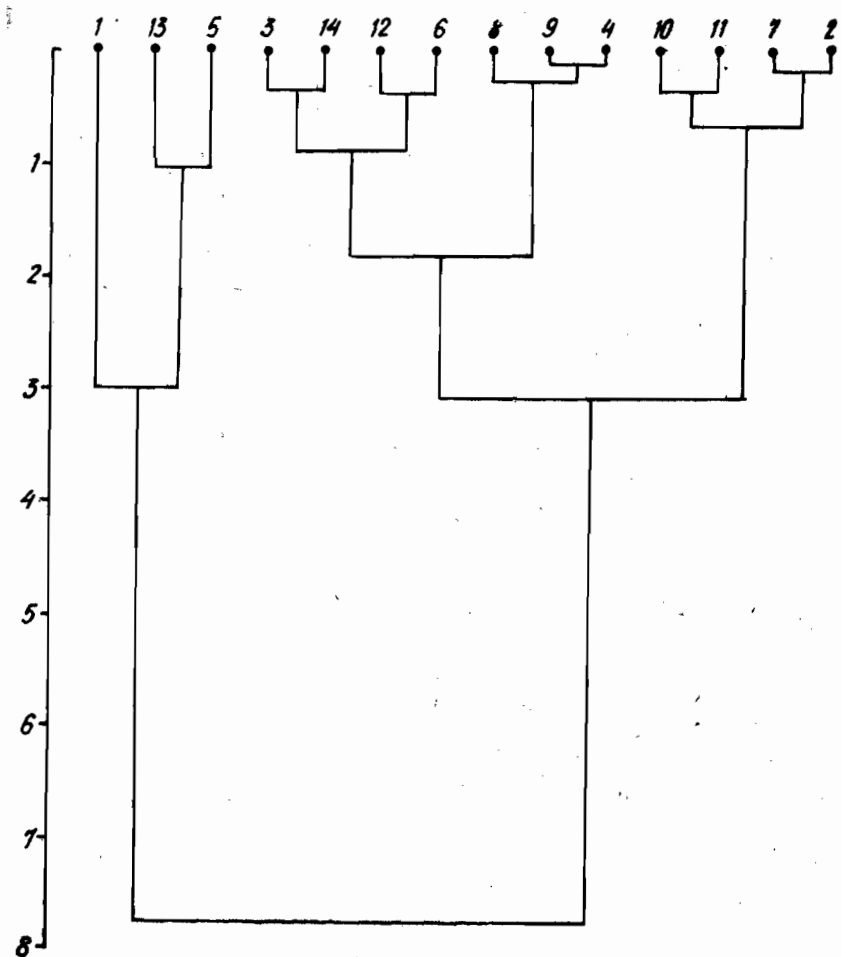


Рис. 3. Диаграмма сходства размерных распределений частиц из кишечника голотурий. Номера проб соответствуют таковым в табл. 1
По вертикали — расстояние $\chi^2, p \times 10^5$

нарий, губок, фораминиферы, прочие и неидентифицированные животные и их остатки.

Состав частиц в содержимом кишечника разных видов голотурий сходен во всех пробах, собранных на одном участке (рис. 4). Для проб из района о-ва Роше Нуар характерно значительное количество спикул альционарий и обломков домиков баланусов, а с о-ва Тортю — фораминифер и обломков кораллов. Проба из бух. Кауда резко выделяется преобладанием фораминифер. Доля известкового песка наиболее высока вблизи о-ва Тортю (65,8—99,0%), несколько ниже в районе о-ва Роше Нуар (41,9—99,8%) и бух. Кауда (50,0—99,6%).

Величины индивидуальной массы частиц соответствующих размеров в отдельных пробах довольно близки (табл. 2). Исключение составляют *A. lecapoga* и *P. graeffei*, у которых (особенно у второго вида) частицы в кишечнике существенно легче, чем у других исследованных видов. Это, вероятно, связано с преобладанием фораминифер среди захватываемых этими голотуриями частиц осадка.

Коэффициенты сходства вещественного состава содержимого кишечника разных видов голотурий с одного участка оказались в большинстве случаев более высокими по сравнению с соответствующими показателями для особей одного вида с разных участков (табл. 3). Эта зависимость для *H. edulis* выражена менее отчетливо, что объ-

Количество частиц (верхняя строка) и средняя масса одной частицы ($n \times 10^{-3} \text{г}$, нижняя строка) в размерных фракциях содержимого кишечника голотурий из разных районов

Вид	Район	Размер частиц, мм (φ-единицы)								
		8(-3)	7(-2,8)	5(-2,3)	3(-1,6)	2(-1)	1(0)	0,5(1)	0,25(2)	<0,25(>2)
Actinopyga lecanora	Кауда	0	0	0	1	19	499	10 323	299 348	390 372
					14	3,6	0,9	0,23	0,061	0,014
Holothuria leucospilota	Роше Нуар	1	4	9	60	433	2 644	14 285	77 705	970 021
		1360	407	102	26	6,4	1,7	0,28	0,070	0,005
H. atra	Роше Нуар	0	2	5	67	581	11 028	47 785	95 045	316 832
			360	91	23	5,7	1,9	0,44	0,073	0,009
H. atra	Тортю	0	0	5	59	326	2 495	9 318	57 950	450 968
				91	25	6,2	1,4	0,27	0,064	0,005
H. edulis	Роше Нуар	0	6	21	223	1328	7 987	28 588	119 613	690 316
			450	110	28	7,0	1,6	0,51	0,069	0,006
H. edulis	Тортю	0	0	0	3	29	386	3 371	13 692	72 086
					17	4,3	1,3	0,26	0,065	0,006
Pearsonothuria graeffei	»	0	0	0	0	23	696	6 648	46 174	832 650
						2,8	0,8	0,18	0,032	0,005
Stichopus chloronotus	Роше Нуар	0	0	3	43	195	1 422	10 677	59 811	303 311
				92	26	6,3	1,6	0,28	0,062	0,004
Stichopus chloronotus	Тортю	0	0	1	27	537	5 255	24 429	139 600	1 244 342
				96	24	6,0	1,6	0,37	0,050	0,006

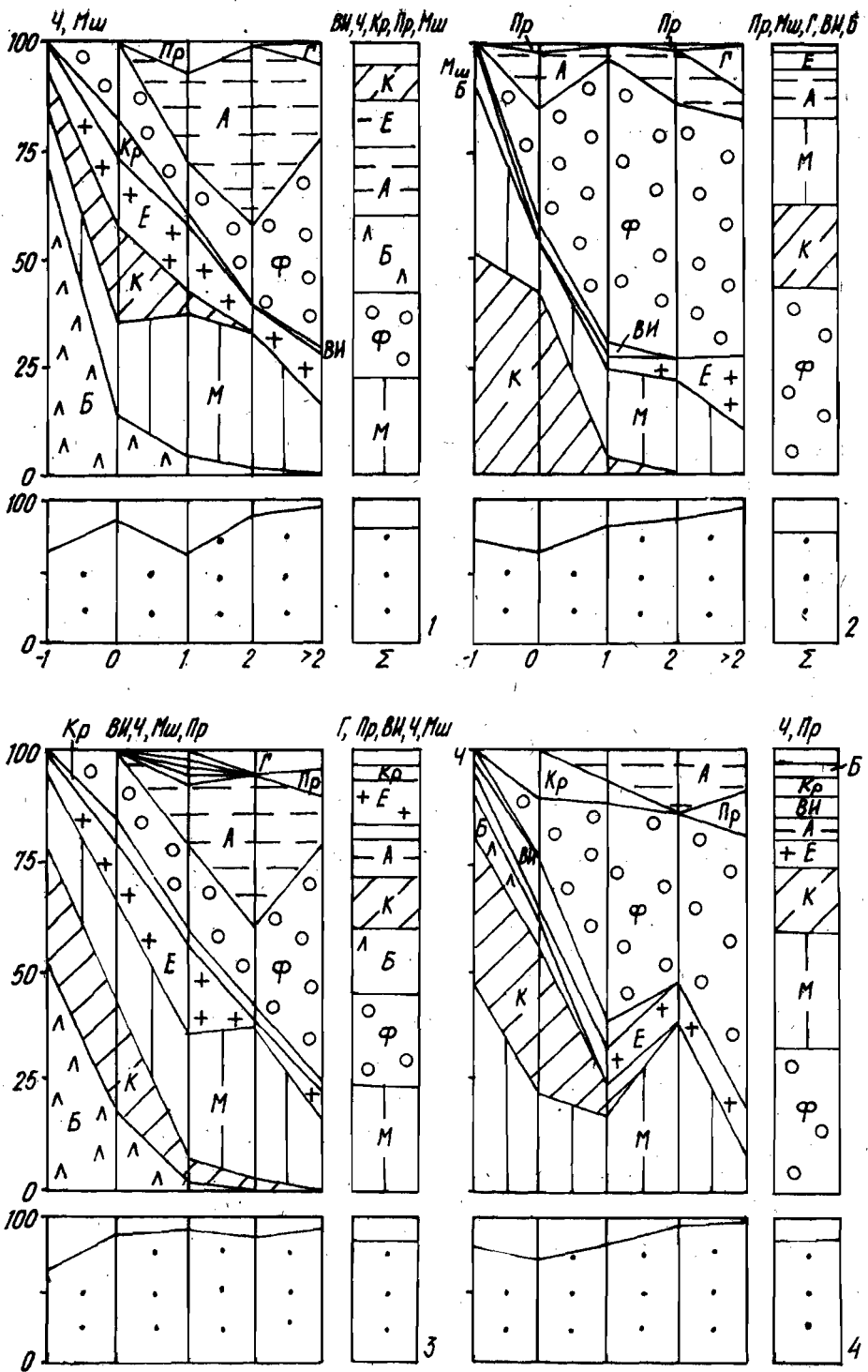
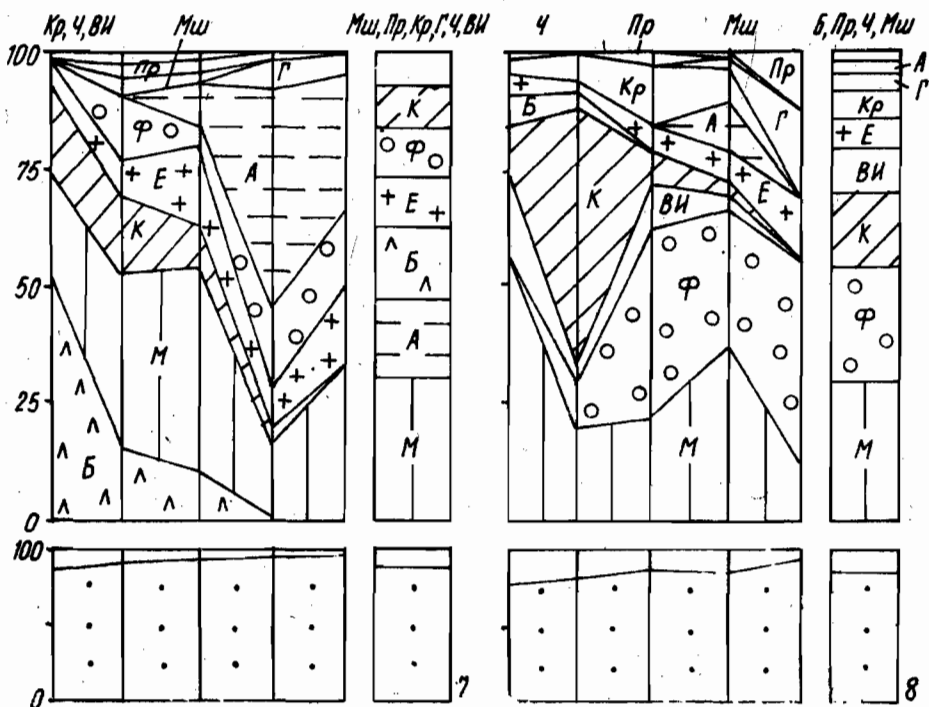
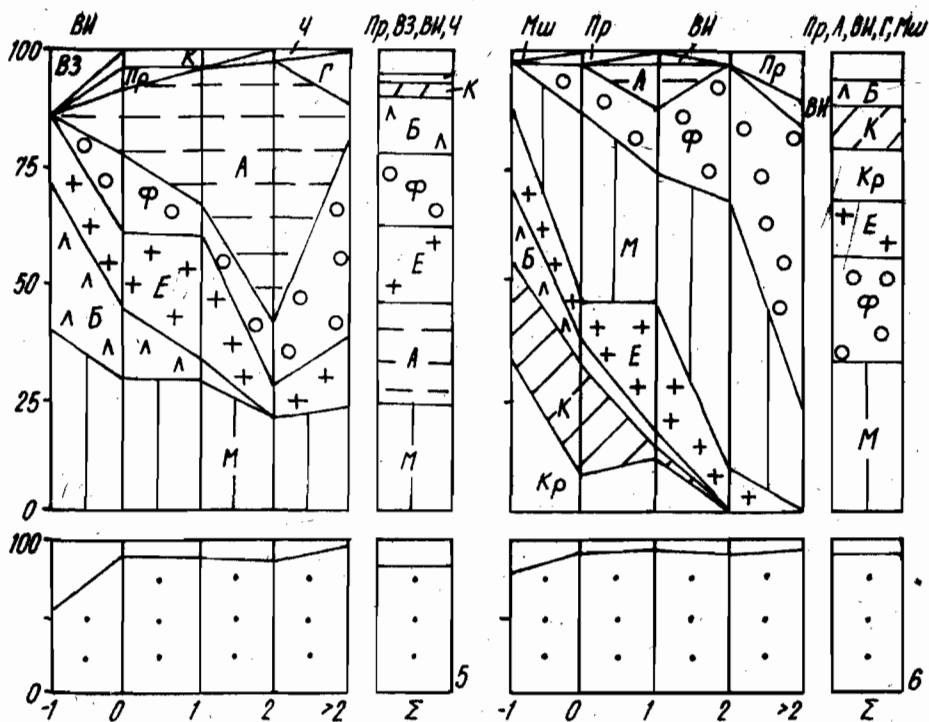
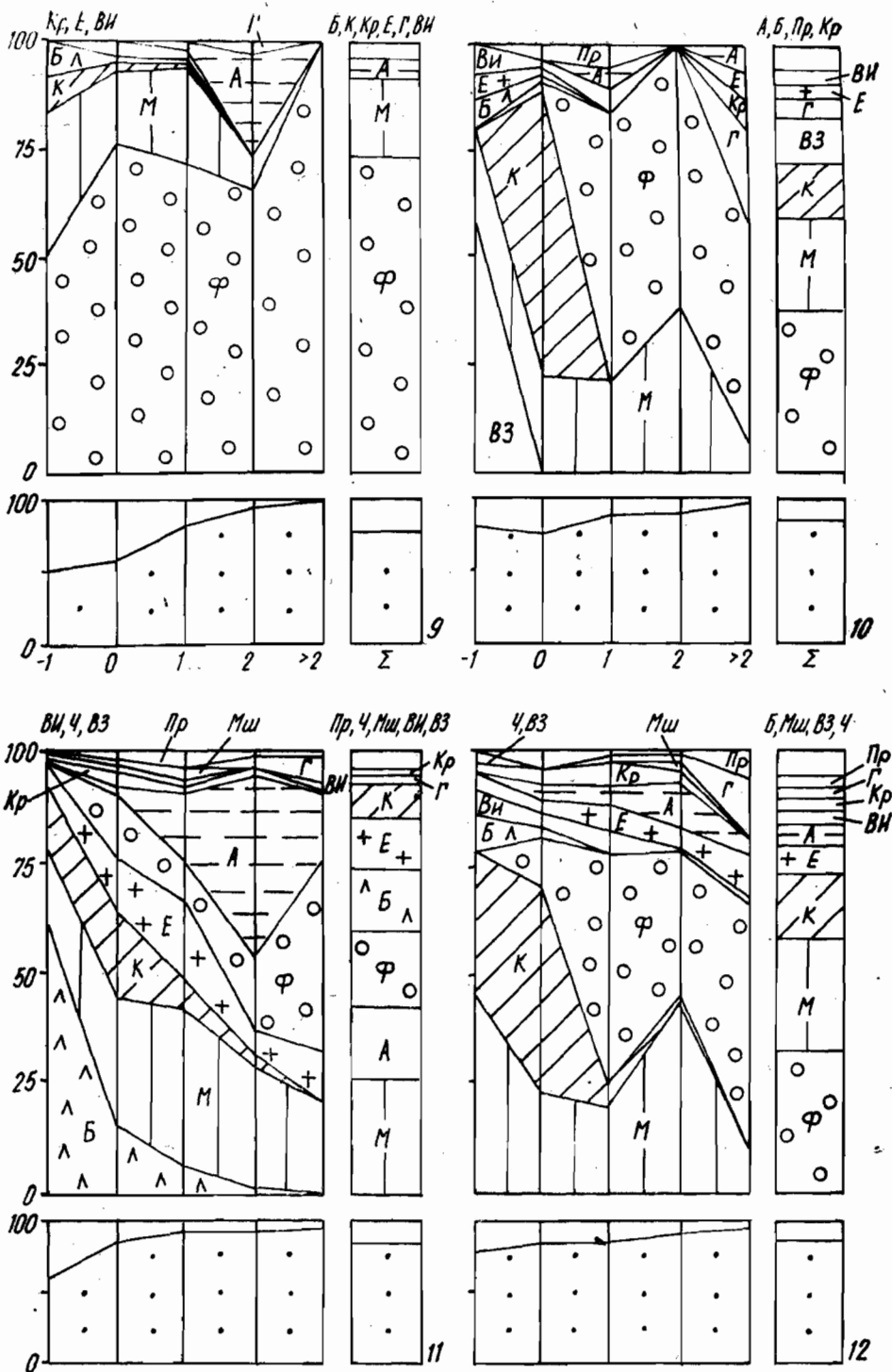


Рис. 4. Качественный состав частиц из кишечника *Holothuria leucospilota* (1, 2); *H. atra* (3, 4); *H. edulis* (5, 6); *Stichopus chloronotus* (7, 8); *Actinopyga lecanora* (9); *Pearsonothuria graeffei* (10); в среднем на участке (11, 12)



1, 3, 5, 7, 11 — о-в Роше Нуар; 2, 4, 6, 8, 10, 12 — о-в Тортю; 9 — бух. Кауда. Буквами обозначены скелетные остатки: А — альционарий, Б — баланусов, ВН и ВЗ — известковых и неизвестковых водорослей соответственно, Г — губок, Е — морских ежей, К — кораллов, Кр — крабов, М — моллюсков, Мш — мшанок, Ч — полихет. Ф — фораминифер, Пр — прочие



По горизонтали — размер частиц, ф-единицы; по вертикали — содержание (%) известкового песка в пробе (нижние прямоугольники) и отдельных типов скелетных частиц в подпробе скелетных частиц (верхние прямоугольники)

Показатели сходства вещественного состава частиц содержимого кишечника голотурий с разных участков

Район	Вид	№ участка													
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
Роше Нуар	<i>Holothuria leucospilota</i>	1	X												
	<i>H. atra</i>	2	0,82 0,85	X											
	<i>H. edulis</i>	3	0,70 0,77	0,64	X										
	<i>Stichopus chloronotus</i>	4	0,79 0,83	0,74 0,84	0,71 0,78	X									
Тортю	<i>Holothuria leucospilota</i>	5	0,50 0,65	0,59 0,72	0,41 0,56	0,43 0,59	X								
	<i>H. atra</i>	6	0,55 0,62	0,61 0,66	0,52 0,59	0,49 0,58	0,64 0,71	X							
	<i>H. edulis</i>	7	0,61 0,66	0,69 0,70	0,58 0,63	0,60 0,65	0,52 0,61	0,72 0,66	X						
	<i>Stichopus chloronotus</i>	8	0,52 0,60	0,65 0,69	0,48 0,56	0,53 0,61	0,63 0,70	0,73 0,68	0,79 0,71	X					
	<i>Pearsonothuria graeffei</i>	9	0,46 0,54	0,56 0,61	0,36 0,45	0,39 0,48	0,76 0,77	0,80 0,74	0,62 0,60	0,72 0,66	X				
Кауда	<i>Actinopyrga lecanoga</i>	10	0,32 0,45	0,35 0,47	0,29 0,41	0,27 0,37	0,55 0,67	0,54 0,59	0,39 0,47	0,41 0,50	0,25 0,27	X			

Примечание. Верхняя строка — индекс Жаккара; нижняя — Чекановского—Сёренсена.

ясняется тем, что этот вид собран фактически за пределами подножия о-ва Роше Нуар на песчаном субстрате. Наименьшим сходством со всеми остальными пробами отличается содержимое кишечника *A. lecanoga* из бух. Кауда.

Обсуждение

Содержимое кишечника *Aspidochirota* представляет собой в большинстве случаев небольшие по объему пробы плохо сортированных частиц, в которых могут встречаться единичные относительно очень крупные зерна. Полученные результаты показывают, что использование для анализа гранулометрического состава традиционной процедуры взвешивания не дает в данном случае надежных результатов. Так, в пробе 4 масса всего двух «камней» размером более 8 мм составляет 21% от массы пробы и, естественно, эти два зерна определяют весь «облик» распределения. С другой стороны, известно, что переход от массовых долей к числу зерен приводит к радикальному изменению графиков распределения. При этом возрастает статистическая значимость мелких зерен и снижается — крупных (Методы... 1984). К сожалению, почти все известные работы по гранулометрическому составу содержимого кишечника и селективности питания голотурий выполнены весовым методом, который, как показано выше, при решении подобных задач малоэффективен. Исключение могут составлять некоторые специальные случаи, такие, как использование искусственных смесей гранул известных гранулометрических параметров (см., например, Hammond, 1981), или исследование питания го-

лотурий на локальных участках дна с заведомо однородным песком.

Максимальные размеры частиц осадка, заглатываемых голотуриями, собранными во Вьетнаме, близки к показателям тех же видов в других районах Индоветпацифики (Левин, 1979). Подтвердился данный и о том, что наиболее широкий пищевой гранулометрический спектр среди тропических сублиторальных голотурий наблюдается у *H. leucospilota* и *H. atra*, а наиболее мелкие пищевые частицы использует *P. graeffei*. Таким образом, максимальные размеры используемых голотуриями частиц осадка, несомненно, зависят от таксономической принадлежности животных. Указанная способность может быть связана с относительным развитием щупальцевого аппарата (Левин, 1980).

В то же время состав основной массы собираемых голотуриями частиц — как размерный, так и вещественный — определяется преимущественно составом осадка на участке обитания животных. Даже у видов, существенно различающихся шириной пищевого гранулометрического спектра, таких, как *H. leucospilota* и *S. chloronotus*, характер распределения частиц соответствующих размеров в содержимом кишечника очень близок. Практически идентичен и качественный состав этих проб.

Селективность питания животных-детритофагов — понятие весьма неоднозначное. Избирательность питания, выражающаяся в различиях состава объектов, доступных животным для использования, и объектов, фактически обнаруженных в кишечнике, может осуществляться с использованием различных механизмов — морфологических, физиологических, поведенческих и др. Избирательность может также осуществляться активным выбором участков с определенным составом осадка, кормовых пятен в пределах таких участков, активным выбором из общего комплекса частиц с определенными свойствами (физическими или химическими), пассивным отбором частиц определенного типа, обусловленным особенностями строения или функционирования пищеводобывающих органов и другими способами.

Приведенные результаты указывают на определенную избирательность лишь в отношении выбора местообитаний, наиболее сильно выраженную у видов, использующих только мелкие частицы. В пределах же участка питания какая-либо селективность в отношении размеров или состава захватываемых частиц не обнаружена. Эффективность захвата мелких (до 2 мм) частиц осадка у всех исследованных видов сходна, а межвидовые различия проявляются преимущественно в способности (неясно, активной или пассивной) захватывать более крупные частицы.

ЛИТЕРАТУРА

- Левин В. С. Видовой состав и распределение щитовиднощупальцевых голотурий верхней сублиторали Индоветпацифики // Биол. моря. 1979. № 5. С. 17—23.
- Левин В. С. Сравнительное изучение степени развития щупалец и спикул щитовиднощупальцевых голотурий верхней сублиторали Индоветпацифики // Биол. моря. 1980. № 3. С. 50—55.
- Методы палеогеографических реконструкций (при поисках залежей нефти и газа). Л.: Недра, 1984. 271 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 281 с.
- Романовский С. И. Седиментологические основы литологии. Л.: Недра, 1977. 408 с.
- Шепард Ф. П. Морская геология. Л.: Недра, 1976. 488 с.
- Hammond L. S. An analysis of grain-size modification in biogenic carbonate sediments by deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) // Limnol. Oceanogr. 1981. V. 26. P. 898—906.
- Hammond L. S. Analysis of grain-size selection by deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica // Mar. Ecol., Progr. Ser. 1982. V. 8. P. 25—36.