

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ ГОЛОТУРИЙ-ДЕПОЗИТОФАГОВ

В. С. ЛЕВИН

*Лаборатория экологии бентоса Института биологии моря ДВО АН СССР,
Владивосток 690022*

В обзоре рассмотрены литературные и собственные данные по избирательному питанию голотурий-депозитофагов. Показано, что избирательность — многоэтапный процесс, реализуемый на всех стадиях пищедобывания и обработки пищевых объектов. Дозахватная избирательность определяется поведенческими адаптациями, направленными на использование внешних селективных устройств — границы раздела вода — дно у эпибентических голотурий, воронок и полостей в грунте — у инфауных. Выборочный захват обогащенных органическим веществом частиц на основании их выявления хеморецепторами, по-видимому, невозможен. Избирательность при захвате целиком определяется условиями механического взаимодействия частиц осадка со щупальцами, в первую очередь формой и расположением (на фазе контакта), а также физическими характеристиками (на фазе удержания) частиц осадка.

Selectivity in feeding by deposit-feeding holothurians. V. S. Levin (Laboratory of Ecology of Benthos, Institute of Marine Biology, Far East Branch, Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok 690022)

This review paper deals with the literature and original data on selectivity in feeding by deposit-feeding holothurians. The selection of the sediment particles is shown as a multi-step process which is realized at all stages of food collection and handling. Pre-capture selection is determined by behavioural adaptations aimed at the use of facilities offered by the surrounding environment, i. e. sediment-water interface (epibenthic holothurians), funnels and cavities in the sediment (infaunal holothurians). The selective capture of nutrient-rich grains in terms of their detection by chemoreceptors seems to be impossible. Selection at the point of capture depends on conditions under which the tentacles come into mechanical interaction with the bottom sediments, first of all, on the stereometric (contact) and physical (retention) characteristics of the sediments. (Mar. Biol., Vladivostok, 1988, N 1, p. 3—13).

Питание организмов, потребляющих органическое вещество донного осадка (депозитофагов¹) привлекает внимание многих исследователей, и статьи, рассматривающие конкретные параметры питания отдельных видов, исчисляются многими десятками. В то же время теория этого процесса разработана весьма слабо. Так, в последнем обзоре по теории оптимального пищедобывания (Рукке, 1984) депозитофагам посвящены две из 298 рассматриваемых работ, а в обзоре, специально касающемся приложения этой теории к питанию морских организмов (Hughes, 1980), — 5 из 106. Боукот (Boucot, 1981) очень точно определил основную причину такого отставания — «обманчивая простота» процесса питания депозитофагов.

Действительно, поедание животными осадка ставит перед исследователями проблемы, которые не возникают или легко решаются при анализе питания представителей других трофических групп. Особенность питания депозитофагов — невозможность разделить «время поиска» и «время захвата» объекта (Hughes, 1980), не позволяет применить к ним многочисленные модели, разработанные для макрофагов. До настоящего времени остается не выясненным, чем, собственно, питаются депозитофаги. Неопределенность понятия «пища» обуславливает, в свою очередь, сложность определения и других параметров пита-

¹ В отечественной литературе при трофической характеристике рассматриваемой группы обычно используется термин «детритофаг». Однако в последние годы накапливается все больше данных, что так называемые «детритофаги» не способны утилизировать детрит *per se*, поэтому использование этого термина становится неоправданным. Общепринятому в англоязычной литературе термину *deposit feeder* в какой-то степени отвечают русские «осадкоед» и «грунтоед». Однако первый из них неблагозвучен, второй удачно характеризует животных, питающихся в толще грунта, и его расширительное толкование нецелесообразно, поскольку некоторые типы осадочного материала, которые потребляют эпибентические животные, нельзя даже с натяжкой назвать «грунтом». Поэтому мы вслед за Кузнецовым (1982, с. 170) используем здесь термин «депозитофаг».

ния. К числу важнейших из них относится избирательность (селективность), от которой в наибольшей степени зависят стратегия использования животным трофических ресурсов местообитания, характер связей между организмами в сообществе и другие биологические показатели.

Одной из наиболее значимых по представленности в донных сообществах различных районов океана по масштабам воздействия на среду обитания и хозяйственной ценности групп депозитофагов являются голотурии. Исследование питания голотурий методически в некоторых отношениях проще, чем других депозитофагов. Это в основном крупные, иногда очень крупные животные (длина некоторых видов измеряется метрами), и обрабатывать пробы содержимого их кишечника значительно легче, чем, например, полихет. Однако это преимущество тоже кажущееся — большое количество осадка, потребляемое голотуриями, резко увеличивает отрицательные (для экспериментатора) последствия гетерогенности свойств субстрата, из которого отбираются частицы; затрудняется и проведение экспериментов по питанию в аквариальных условиях.

Данные об избирательности питания голотурий противоречивы (см. таблицу). Такую разницу в выводах, помимо объективных межвидовых различий, можно объяснить не во всех случаях удовлетворительной экс-

Избирательность питания голотурий-депозитофагов

Таксон	Автор, район исследования	Вывод
Эпибентические шельфовые		
<i>Actinopyga lecanora</i> , <i>Bohadschia bivittata</i> , <i>B. vittensis</i> , 4 вида р. <i>Holothuria</i> , <i>Stichopus chloronotus</i> , <i>S. variegatus</i>	Yamanouti, 1939 О-ва Палау	Питание более или менее безвыборочное. <i>H. atra</i> собирает более крупные. <i>S. chloronotus</i> — более мелкие частицы. <i>Actinopyga</i> в аквариуме неселективны, в естественных условиях «реагируют на окружающее ОВ». Воспринимают одновременно химические и механические стимулы.
<i>Stichopus tremulus</i>	Jespersen, Lützen, 1971 Осло-фиорд (Норвегия)	«Несомненно неселективен по своему пищевому поведению». Может агрегироваться на участках с благоприятными пищевыми условиями.
<i>Parastichopus parvimensis</i>	Yingst, 1976 Южная Калифорния	Не обнаружено различий в размерном распределении частиц в осадке и в кишечнике. Незначительное увеличение содержания ОВ в кишечнике при питании на песке и значительное — на камнях.
<i>P. parvimensis</i>	Yingst, 1982 Южная Калифорния	Медианный диаметр частиц и содержание ОВ в осадке и кишечнике не различаются. По индексу элективности Ивлева в кишечнике снижается количество мелких частиц. Имеется селекция слоя осадка обогащенного ОВ.
<i>Holothuria atra</i>	Webb et al., 1977 О-в Эндиветак, Маршалловы острова	Питание избирательное. Заглатывает и выводит в виде фекалий материал значительно более богатый С _{орг} , чем окружающий осадок.
<i>Holothuria tubulosa</i>	Massin, 1979 Вильфранш-Сюр-Мер	Способен собирать частицы с повышенным содержанием ОВ.
10 видов сем. <i>Holothuriidae</i> , <i>Stichopus variegatus</i>	Roberts, 1979 О-в Пари, Индонезия	Видоспецифическая избирательность частиц по размеру, обусловленная микроструктурой поверхности желудка.

Таксон	Автор, район исследования	Вывод
<i>Stichopus tremulus</i>	Hauksson, 1979 Ранне-фиорд, Норвегия	Избирательность крупных частиц, преимущественно фекальных pellets донных животных и других седиментных агрегатов, более богатых ОВ, чем «общий поверхностный осадок».
<i>Isostichopus badiotus</i>	Sloan, Bodungen, 1980 Бермудские острова	Неселективен по отношению к размеру частиц. Слабая отрицательная избирательность наиболее тонких и наиболее грубых частиц на участке с более тонким осадком.
<i>Holothuria forscali</i>	Bouland et al., 1982 Зал. Морле (Бретань)	Обнаруживает с помощью хемосенсорных рецепторов на щупальцах участки субстрата, обогащенные ОВ.
<i>Holothuria atra</i> , <i>Stichopus chloronotus</i>	Moriarty, 1982 О-ва Херон, Лизард, (Большой Барьерный риф)	Избирательное питание частицами осадка, содержащими бактерий, и обогащенными азотистыми компонентами ОВ; избирательность контролируется хемосенсорными рецепторами. При питании на камнях избирательность не обнаружена.
Actinopyga echinites, 8 видов р. <i>Holothuria</i>	Roberts, Bryce, 1982 О-в Бекон, Зап. Австралия	Некоторые виды (<i>Holothuria hartmeuyeri</i> , Н. cf. <i>pervicax</i>) могут проявлять размерную избирательность, если два или более видов встречаются совместно.
<i>Actinopyga agassizi</i> , <i>Holothuria grisea</i> , Н. <i>mexicana</i> , I. <i>badiotus</i> , <i>Eupatella lappa</i>	Hammond, 1982 О-в Ямайка	Избирательность по размеру частиц отсутствует.
<i>Holothuria mexicana</i> , I. <i>badiotus</i>	Hammond, 1983 О-в Ямайка	Избирательность обогащенных ОВ частиц. Возможно, отбирает не индивидуальные гранулы, а выбирает места с повышенным содержанием ОВ.
<i>Holothuria atra</i> , Н. <i>leucospilota</i>	Massin, Doumen, 1986 О-в Лэннг, Новая Гвинея	Физическая избирательность (по размеру) у некоторых видов; ее выраженность зависит от условий и трофических адаптивных возможностей животных.
5 видов сем. <i>Holothuriidae</i> , <i>Stichopus chloronotus</i>	Собственные данные Зал. Нячанг, Южно-Китайское море	Избирательность по размеру и составу частиц отсутствует. Имеется определенная избирательность участков питания.
<i>Stichopus japonicus</i>	Собственные данные Б. Витязь, Японское море	Избирательность по размеру и составу частиц отсутствует. Отбирает «пятна» с большой толщиной питательного слоя. Способен различать участки с выеденным слоем.
Эпибентические глубоководные		
22 вида отр. <i>Aspidochirota</i> , <i>Dendrochirota</i> , <i>Elaeospoda</i> , <i>Molpadonia</i> , <i>Aroa</i>	Соколова, 1958 С.-з. Пацифика, Охотское и Берингово моря	Подразделяются на питающихся безвыборочно, грубо- и тонкосортирующихся. Избирательность повышается с усложнением строения щупалец. <i>Suscitaria</i> sp. активно отбирает из поверхностного слоя фораминифер. Имеется связь между степенью избирательности и необходимым количеством ОВ на участке обитания.
Отр. <i>Aspidochirota</i> , <i>Elaeospoda</i>	Бордовский и др., 1974; Ахметьева и др., 1982 Ю.-в. Австралия, с.-з. Пацифика	Способны отбирать пищу «определенного химического состава, резко отличного от среднего химического состава ОВ осадков».

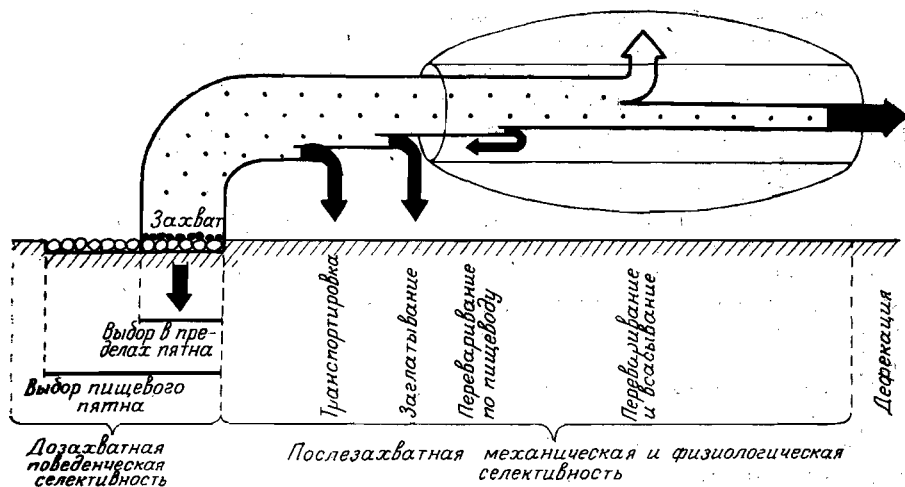
Таксон	Автор, район исследования	Вывод
<i>Bentogone rosea</i> , <i>Psychropotes longicauda</i> , <i>Paroriza pallens</i> , <i>Molpadia blakei</i>	Κηριουποφι, Sibuet, 1980 Бискайский залив	Избирательность: а) обогащенных ОВ частиц — органо-минеральных комплексов, фекальных пеллетов, скелетных материалов, б) мелких частиц, в) живых организмов (отрицательная).
<i>Deima validum</i> , <i>P. longicauda</i> , <i>B. rosea</i> , <i>Pseudostichopus villosus</i> , <i>P. pallens</i>	Sibuet, 1984 Бискайский залив	Избирательность фракций, обогащенных ОВ.
Инфауны		
<i>Leptosynapta tenuis</i>	Powell, 1977 Северная Каролина, США	Отрицательная элективность для мелких частиц, обусловленная не предпочтительностью, а доступностью гранул. В выборе зоны питания явно присутствует компонент предпочтительности.
<i>L. tenuis</i>	Myers, 1977 Род Айленд, США	В основном избирательность отсутствует; небольшой дефицит (2—5%) частиц крупнее 1 мм — «возможно, просто функция размера рта».
<i>Holothuria arenicola</i>	Hammond, 1982, 1983 О-в Ямайка	Избирательность по размеру частиц отсутствует.
<i>Scoliodotella lindbergi</i>	Левин, 1982а Б. Витязь, Японское море	Избирательность по размеру и составу частиц не обнаружена.

периментальной методикой, терминологическими несовпадениями и, что значительно серьезнее, концептуальными различиями понимания разными авторами феномена избирательности. Поэтому анализ имеющихся данных может быть содержательным только при рассмотрении их в рамках единой схемы пищедобывательного процесса. При этом целесообразно различать два аспекта: а) последовательность, этапность отбора и б) критерии избирательности.

Этапы отбора

Питание — сложный и строго скоординированный генетически детерминированный процесс, направленный в конечном счете на включение в метаболизм организма необходимых химических соединений из окружающей среды. Внешне он проявляется в системе последовательных действий самого животного и специальных пищедобывательных органов, направленных на доставку обладающих питательной ценностью объектов. По мнению Тагуна (Taghon, 1982), питание депозитофагов включает отбор пищевых объектов, манипуляцию, заглатывание, переваривание и усвоение. Следовательно, отбор предшествует остальным элементам. Нам представляется, что отбор объектов по тем или иным параметрам — многоэтапный процесс, осуществляемый на всех стадиях процесса питания. В рамках общей схемы питания голотурий-депозитофагов (см. рисунок) можно выделить последовательные этапы отбора, соответствующие следующим этапам питания: выбору пищевого пятна², объектов в пределах пятна, захвату объектов, транспортировке, заглатыванию, перемещению по пищеварительному тракту, перевариванию и всасыванию. Рассмотрим эти этапы, формулируя для снижения возможности неоднозначного толкования исполь-

² «Patch» — термин, общепринятый в теоретических работах по пищедобыванию и использованию пищевого ресурса. В данном случае — участок площади или часть объема субстрата, однородный по трофическим (для голотурий) условиям.



Принципальная схема этапов избирательности при питании голотурий-депозитофагов.
Зачерненные стрелки — частицы, отвергнутые на данном этапе

зубеваемых терминов условия признания избирательности (в тексте набраны курсивом).

Поиск и выбор пищевого пятна. Траектория и скорость перемещения животного на участках с высоким содержанием *ОВ* отличается от соответствующих показателей на «пустых» участках.

Принято выделять три экологические группы голотурий (Powell, 1977): эпибентические (захват пищевых частиц и дефекация осуществляются на границе раздела вода — грунт или на возвышающихся над этой поверхностью объектах), конвейерные (захват частиц — в глубине грунта, дефекация — на его поверхности), воронкостроящие [funnel feeders] (захват частиц и дефекация происходят на разных горизонтах в толще грунта). По нашим данным (Левин, 1982а) можно выделить четвертую группу — туннельных (захват частиц и дефекация — в одном горизонте ниже поверхности грунта). Таким образом, первая группа эксплуатирует двухмерные пищевые пятна, тогда как остальные — трехмерные (полость в грунте, образованная щупальцами).

Своеобразные седиментологические условия на границе раздела вода — грунт способствуют избирательному накоплению здесь частиц, обогащенных *ОВ*. Этот микрослой эксплуатируется эпибентическими голотуриями непосредственно, а инфаунными — с помощью образованных воронок и полостей, в которые «проваливается» поверхностный осадок и которые можно рассматривать как своеобразные селективные устройства (Powell, 1977).

Стратегия поиска пищевого пятна эпибентическими голотуриями значительно различается в зависимости от условий, в первую очередь — от скорости восстановления пищевого ресурса (Левин, Скалецкая, 1981; Левин, 1982б). Один и тот же вид при низкой обеспеченности пищей является активным поисковиком, при высокой — почти не проявляет локомоторной активности.

У инфаунных голотурий связь между условиями обитания и условиями питания значительно теснее. Требования к трофическим характеристикам грунта и характеристикам, которые обеспечивают оптимальные условия закапывания, по-видимому, совпадают, поскольку способ передвижения этих животных в грунте — «проедание» норы.

Таким образом, эпибентические голотурии в условиях низкой обеспеченности пищей могут отбирать пищевые пятна. Для инфаунных видов данные отсутствуют, но, по-видимому, избирательность этого рода у них выражена слабо, поскольку гомогенность характеристик толщи осадка выше, чем его поверхности.

Отбор частиц в пределах пятна. Вероятность контакта со щупаль-

цами отдельных участков поверхности пищевого пятна не одинакова. Литературные данные по этому вопросу, по-видимому, отсутствуют. Длительные собственные наблюдения за *Stichopus japonicus*, рядом тропических эпибентических видов и инфаунными *Scoliodotella lindbergi* и *Parasaudina gansonetii* показали, что голотурнии накладывают щупальца на субстрат в случайном порядке, т. е. избирательность на этом этапе отсутствует.

Захват частиц. Некоторые частицы, вступившие в контакт со щупальцем, не отделяются от подлежащего субстрата.

В большинстве работ, в которых признается избирательность питания голотурний по размеру или/и качеству частиц (см. таблицу), подразумевается, что отбор осуществляется именно на этом этапе (см. ниже).

Транспортировка. Некоторые частицы, отделенные щупальцами от субстрата, не поступают к ротовому отверстию.

Падение некоторых частиц при транспортировании их к ротовому отверстию при питании эпибентических голотурний отмечалось неоднократно. Наблюдения за инфаунной *S. lindbergi* в аквариуме показали, что у этого вида (как, по-видимому, и у других видов с пальцевидными щупальцами) ко рту подносится большинство захваченных частиц. Однако Повелл (Powell, 1977) отмечал потерю мелких частиц при питании *Leptosynapta tenuis*.

Заглатывание. Некоторые частицы, поднесенные к ротовому отверстию, не поступают в пищевод.

Соображения об ограничении максимального размера используемых частиц размерами ротового отверстия голотурний приведены (без доказательства) некоторыми авторами (Myers, 1977).

Продвижение по пищеварительному тракту. Скорость или/и направление продвижения по кишечнику разных типов частиц не одинакова.

Сведения о дифференцировании времени переваривания частиц разного состава отсутствуют. Частным случаем избирательности этого типа является обратное движение частиц в переднем отделе пищеварительного тракта, зарегистрированное у некоторых полихет (Self, Junnag, 1978). У голотурний антиперистальтика кишечника не отмечалась, хотя принципиально возможна.

Переваривание и всасывание. Качественный и количественный состав фекальных материалов отличается от такового содержимого кишечника.

Финальным актом селекции пищевых частиц в процессе питания голотурний, как и любых других животных, является способность переваривать и усваивать только определенные формы органического материала (Walker, Vambach, 1974). Имеется довольно обширная литература по перевариванию и усвоению пищи голотурниями (обзор: Lawton, 1982), однако сведения о способности этих животных переваривать различные компоненты органики (стерильный детрит, микроорганизмы, развивающиеся на нем и на минеральных частицах, мейобентос и др.) очень противоречивы (Yingst, 1976, 1982; Webb et al., 1977; Khripounoff, Sibuet, 1980; Moriarty, 1982).

Факторы избирательности

Размер частиц. Основные гранулометрические характеристики естественных или дезагрегированных проб содержимого кишечника³ существенно отличаются от таковых доступного для захвата щупальцами слоя осадка.

Наибольший объем информации по избирательному питанию голотурний относится к селективности по размеру частиц (см. таблицу). Од-

³ Хаммонд (Hammond, 1981) убедительно показал, что снижение размера частиц по длине кишечника голотурний пренебрежимо мало.

нако эти данные часто трудно сопоставимы из-за недостатка информации об этапах избирательности из-за различий в методах обработки проб и используемых гранулометрических характеристик.

Учитывая относительно крупные размеры объектов, обнаруженных в кишечнике некоторых видов (Vakus, 1973; Левин, 1979), и большую растяжимость ротовых структур, в том числе окологлоточного кольца, трудно определить, чем ограничивается верхний размер заглатываемых голотуриями частиц — размером рта или же «грузоподъемностью» щупальцевого аппарата.

Минимальный размер захватываемых частиц определяется строем щупалец и характером их функционирования при захвате. Повелл (Powell, 1977) указывает следующие причины снижения количества мелких частиц при питании *L. tenuis*: а) мелкие частицы «проваливаются между пальцами» щупалец, б) преобладающие в осадке частицы средних размеров как бы маскируют мелкие, в) при наличии в осадке глинистых частиц и высоком содержании органики мелкие частицы прилипают друг к другу или к крупным гранулам. Однако первая причина относится к избирательности транспортировки, вторая — к дозахватной избирательности, третья связана с методами обработки проб и при надлежащих методах агрегатного анализа не существенна.

Необходимо отметить, что индекс элективности Ивлева, которым пользовался Повелл, излишне чувствителен к различиям в «хвостах» гранулометрических распределений, за что неоднократно критиковался⁴ (Песенко, 1982; Hammond, 1982). Тем не менее незначительная отрицательная элективность при питании *L. tenuis*, по-видимому, имеет место, что следует как из выполненной на высоком методическом уровне работы Повелла, так и из данных Майерса (Myers, 1977), относящихся к тому же виду.

Мнение об избираемости мелких частиц при питании *Molpadia oolitica* (Rhoads, Young, 1971) мало обосновано, поскольку авторы этой работы не проводили гранулометрического анализа, а ориентировались только на визуальную картину. Нами в кишечнике очень близкого по экологии вида *P. gansonetii* обнаружены довольно крупные, до 3 мм, частицы.

Согласно современной концепции процесса пищедобывания депозитофагов (полностью применимой к голотуриям), вероятность контакта со щупальцами различающихся по размеру частиц не одинакова. Однако, опираясь на это, одни авторы обосновывают преимущественный захват мелких частиц (Baunfalk, 1979), тогда как другие — крупных (Jung et al., 1982). Несомненно, что избирательность частиц по размеру при захвате представлена у голотурий, но поскольку она определяется не только расположением и формой частиц (на фазе контакта), но и их физическими свойствами (на фазе удержания), направленность селективности может меняться в зависимости от конкретных условий.

Химический состав и пищевая ценность. Имеются существенные различия в химическом составе и/или в содержании ОВ в пробах содержимого кишечника и в доступном для захвата осадке при идентичности размерных характеристик, формы, плотности и текстуры поверхности доминирующих по численности типов частиц.

Неоднократно отмеченные в литературе различия в содержании ОВ или отдельных его компонентов в кишечнике голотурий и окружающем осадке (см. таблицу) авторы объясняют химической селективностью, т. е. способностью голотурий обнаруживать и активно отбирать частицы определенного химического состава.

Однако знакомство с методами, которыми пользовались исследователи, придерживающиеся мнения о способности голотурий отбирать пищевые частицы определенного химического состава, заставляет усомниться в обоснованности их выводов. Толщина слоя осадка, отбирае-

⁴ Обсуждение величин этого индекса, вычисленного по результатам не счета частиц, а взвешивания фракций, как это делают некоторые авторы (Yingst, 1982; Roberts, Bruce, 1982), вообще лишено смысла.

мого исследователем для анализа (в тех случаях, когда она указана), значительно превышает толщину поверхностного микрослоя, действительно потребляемого голотуриями: 3 и 10 мм (Moriarty, 1982), 5 мм (Yingst, 1982), «поверхностный осадок» (Webb et al., 1977), «только верхние миллиметры» (Massin, 1979), «верхние несколько миллиметров» (Hammond, 1983). Таким образом, даже в этих исследованиях поверхностный обогащенный органическим веществом микрослой «разбавлен» подстилающим осадком с пониженным содержанием органики, что заведомо создает впечатление селективного отбора органических частиц. В работах же, где химический состав содержимого кишечника сравнивается с таковым суммарного осадка в дночерпателе (Бордовский и др., 1974; Khripounoff, Sibuet, 1980; Ахметьева и др., 1982; Sibuet, 1984), такое «разбавление» еще выше.

Тем более сомнительны заключения Хаукссона (Hauksson, 1979), (кстати, весьма широко цитируемые как «доказательство» хемоселективности голотурий), который сравнивал состав содержимого кишечника *Stichopus tremulus* с «заимствованными» данными о «поверхностном осадке», полученными несколькими годами ранее (!) «в том же районе» (!). В работе же Боуланд и др. (Bouland et al., 1982), в которой утверждается, что *Holothuria forscali* способна опознавать наиболее богатые органическим веществом участки поверхностного осадка с помощью хемосенсорных рецепторов, состав осадка и содержимого кишечника вообще не оценивался и столь ответственный экологический вывод сделан только на основании гистологического исследования щупалец.

У голотурий с пальцевидными щупальцами (*Molpadonia*, многие *Apoda*), приспособленными к манипулированию индивидуальными частицами осадка, такая избирательность, хотя она и не доказана, принципиально возможна. Иная ситуация у *Aspidochirota*. Хотя их щитовидные щупальца способны увлекать крупные объекты, основной способ их работы — одновременный захват слоя мелких частиц. В настоящее время наиболее обоснован комбинированный механико-адгезионный принцип захвата и удержания частиц щупальцами с помощью защемления между нодулами и приклеивания слизью (Camegon, Fankboner, 1984). Чтобы частица была захвачена щупальцем, необходимо и достаточно, чтобы все или некоторые физические характеристики (размер, плотность, форма, текстура поверхности и др.) этой частицы лежали в определенных пределах, на которые настроен пищедобывающий аппарат. При этом, если химические свойства частицы сцеплены с физическими свойствами, лежащими в указанных пределах, частица будет захвачена и без предварительного выявления; если же химические особенности физически не проявляются, то выборочный захват даже обнаруженной хеморецепторами частицы невозможен. Таким образом, в первом случае предварительная химическая идентификация излишня для захвата, во втором — недостаточна.

Чем же можно объяснить отмеченную в ряде работ разницу в содержании органического вещества в содержимом кишечника и в «окружающем осадке»?

Эпибентические голотурии питаются частицами из подвижного микрослоя, располагающегося на поверхности более консолидированного осадка или твердого субстрата. В состав этого слоя входят органико-минеральные комплексы, фекальные материалы, остатки животных и растений. Все эти типы частиц отличаются по многим параметрам от минеральных. У них значительно ниже плотность (и, следовательно, остаточный вес), выше удельная поверхность, более сложная микрогеография поверхности (Rhoads, Young, 1971; Johnson, 1974, 1977; Bienfang, 1980; Sammen, 1982; Taghon et al., 1984). Это как раз те особенности, которые увеличивают вероятность удержания частицы щупальцами посредством защемления и адгезии.

В известных нам работах по питанию голотурий вопрос о различиях в физических характеристиках (кроме размера) заглатываемых частиц

не только не решался, но, по-видимому, и не ставился. Наши эксперименты показали, что при питании *S. japonicus* содержимое кишечника и поверхностный микрослой осадка идентичны по качественному и количественному составу частиц и содержанию суммарного ОВ.

Хемоселекцию обычно трактуют как активный процесс. Нам не удалось найти в литературе определений «активной» и «пассивной» избирательности, однако из контекста можно заключить, что активный отбор предполагает предварительную оценку пищевого качества частиц (например, содержания в них ОВ) с помощью специальных рецепторов и последующий захват частиц, соответствующих поисковому образу, тогда как пассивный не содержит этапа оценки. Однако разграничение «волевых» и «механических» действий даже у высших позвоночных — задача достаточно сложная, в применении же к беспозвоночным неопределенность многократно возрастает. Тем более бесперспективна попытка такого разграничения по отношению к депозитофагам, у которых захват и обработка пищевых объектов совмещены.

История развития концепции питания депозитофагов из разных систематических групп показывает тенденцию к отказу от использования понятия «активная избирательность». Действительно, все наиболее отработанные современные модели питания депозитофагов (Taghon et al., 1978; Taghon, 1982; Jumars et al., 1982) — механические, или, как они иногда определяются, стохастические. В них избирательность рассматривается как результат физического взаимодействия пищедобывающих и (если они имеются) пищеобрабатывающих органов с комплексом объектов, обладающих определенными физическими свойствами; какие-либо упоминания об отборе частиц с использованием рецепторов качества в них отсутствуют.

К сожалению, методический уровень экспериментов по питанию голотурий пока не достиг уровня исследования такой группы депозитофагов, как, например, полихеты. Однако имеющиеся данные и по голотуриям, и по другим щупальцевым депозитофагам позволяют считать, что концепция химической селективности индивидуальных частиц на основе специальных рецепторов по меньшей мере излишня — все экспериментальные факты полностью объясняются механической избирательностью. В то же время голотурии, несомненно, способны реагировать на обобщенные химические характеристики зоны питания, адаптируя к ним стратегию пищедобывательного поведения.

Повелл (Powell, 1977) предпринял попытку при изучении питания *Aroda* выделить компоненты избирательности — предпочитаемость и доступность. Эти показатели, предложенные Ивлевым (1955), очень полезны при теоретическом анализе пищедобывания, но практически их использовать весьма трудно; это хорошо понимал и сам автор (op. cit., с. 45), хотя он работал на очень «благодарной» группе — рыбах. В применении же к беспозвоночным-депозитофагам практически единственным способом оценки доступности отдельных компонентов пищевого комплекса и является предпочитаемость, поэтому разделение этих понятий вряд ли возможно.

По-видимому, в применении к голотуриям попытки подразделить избирательность на активную и пассивную, функциональную и морфологическую, обусловленную предпочитаемостью или доступностью, имеют небольшую практическую ценность. В то же время, поскольку процесс селекции сложный, многоэтапный и многоаспектный, для его описания важно выделить в нем принципиально различающиеся механизмы.

Букот (Bucot, 1981) подразделяет избирательно питающихся депозитофагов на показывающих поведенческое предпочтение одного типа осадка перед другим (селективных) и отбирающих частицы перед заглатыванием (сортирующих). Такое разделение для голотурий не может быть принято, поскольку, во-первых, все они в большей или меньшей степени демонстрируют и «селекцию», и «сортировку» и, во-вторых, сортировка перед заглатыванием не завершает процесса из-

бирательного питания. В то же время очень ценным представляется мысль этого автора о поведенческом характере селективности на дозахватном этапе.

Анализ пищедобывательной деятельности голотурий показывает (см. рисунок), что первая ее фаза (поиск пищевого пятна и деятельность в его пределах) — поведенческая. В ходе этой фазы поведение животного способствует повышению вероятности вступления в контакт со щупальцами частиц, обогащенных ОВ. Эпибентические голотурии достигают этого, питаясь на границе вода — дно, где содержание таких частиц повышено. Инфаунные виды, помимо выбора местобитания с оптимальными для передвижения и питания седиментологическими характеристиками осадка, строят селективные устройства — воронки и полости, повышающие содержание в доступном для захвата слое осадка менее плотных и обладающих большей удельной поверхностью частиц. Таким образом, и те и другие используют на этом этапе внешние селективные устройства. Однако между эпибентическими и инфаунными видами есть различие принципиального характера — первая группа использует естественные устройства, тогда как вторая создает их. Это легко объяснить значительно большей гетерогенностью условий на поверхности осадка, чем в его толще.

Избирательность на второй фазе (начиная с захвата частиц) осуществляется только функционированием морфологических структур самого животного. Никакого активного отбора частиц не происходит, результирующая избирательность является следствием физических процессов взаимодействия пищедобывающего органа с пищевым объектом, а также результатом физиологических процессов переваривания и всасывания.

Избирательность — энергетически дорогостоящий процесс, и организмы используют его, только если энергетические выгоды превышают затраты. Голотурии демонстрируют очень экономичные способы отбора наиболее ценных в пищевом отношении компонентов из того набора бедного органикой пищевого материала, которым они располагают.

Л и т е р а т у р а

- Ахметьева Е. А., Смирнов Б. А., Бордовский О. К. 1982. О некоторых особенностях состава органического вещества содержимого кишечника донных детритоедов голотурий. — *Океанология*, т. 22, вып. 6, с. 1021—1024. Бордовский О. К., Соколова М. Н., Смирнов Б. А., Ахметьева Е. А., Зезина О. Н. 1974. К оценке роли донного населения в преобразовании состава ОВ осадков (на примере глубоководных донных детритоедов Курило-Камчатского желоба). — *Океанология*, т. 14, вып. 1, с. 6—8. Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 252 с. Кузнецов А. П. 1982. Трофическая структура морского донного населения как система экологической организации. — В кн.: Первичная и вторичная продукция морских организмов. Киев: Наукова думка, с. 169—180. Левин В. С. 1979. Состав пищевых частиц щитовиднощупальцевых голотурий верхней сублиторали Индоветспацифики. — *Биол. моря*, № 6, с. 20—27. Левин В. С. 1982а. Новые данные о голотурии *Scoliodotella lindbergi* (Apoda, Chiridotidae). — *Зоол. ж.*, т. 61, вып. 12, с. 1916—1920. Левин В. С. 1982б. Дальневосточный трепанг. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 192 с. Левин В. С., Скалецкая Е. И. 1981. Динамика использования дальневосточным трепангом ресурсов кормовой площади. — В кн.: Систематика и хорология донных беспозв. дальневост. морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 85—92. Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 287 с. Соколова М. Н. 1958. Питание глубоководных донных беспозвоночных детритоядов. — *Тр. ИО АН СССР*, т. 27, с. 123—153. Bakus G. J. 1973. The biology and ecology of tropical holothurians. — In: *Biology and geology of coral reefs*, v. 2. Biology I. N. Y.: Acad. Press, p. 325—367. Baumfalk Y. A. 1979. Heterogeneous grain size distribution in tidal flat sediment caused by bioturbation activity of *Arenicola marina* (Polychaeta). — *Neth. J. Res.*, v. 13, N 3—4, p. 428—440. Bienfang P. K. 1980. Herbivore diet affects fecal pellet settling. — *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.*, v. 37, N 9, p. 1352—1357. Boucot A. J. 1981. Principles of benthic marine paleoecology. N. Y. etc.: Acad. Press, 463 p. Bouland C., Massin C., Jangoux M. 1982. The fine structure of the buccal tentacles of *Holothuria forskali* (Echinodermata, Holothuroidea). — *Zoornorphology*, v. 101, p. 133—149. Cameron J. L., Fankboner P. V. 1984. Tentacle structure and feeding processes in life stages of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson). — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, v. 81, p. 193—209. Cammen L. M. 1982. Effect of particle size on organic content and mic-

rcial abundance within four marine sediments. — *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, v. 9, p. 273—280. **Féral J.-P., Massin C.** 1982. Digestive systems: Holothuroidea. — In: *Echinoderm nutrition*. Rotterdam: Balkema, p. 191—212. **Hammond L. S.** 1981. An analysis of grain size modification in biogenic carbonate sediments by deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata). — *Limnol. and Oceanogr.*, v. 26, N 5, p. 898—906. **Hammond L. S.** 1982. Analysis of grain-size selection by deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. — *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, v. 8, p. 25—36. **Hammond L. S.** 1983. Nutrition of deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. — *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, v. 10, p. 297—305. **Hauksson E.** 1979. Feeding biology of *Stichopus tremulus*, a deposit-feeding holothurian. — *Sarsia*, v. 64, p. 155—160. **Hughes R. N.** 1980. Optimal foraging theory in the marine context. — *Oceanogr. and Mar. Biol. Annu. Rev.*, v. 18, p. 423—481. **Jespersen A., Lützen J.** 1971. On the ecology of the aspidochirote sea cucumber *Stichopus tremulus* (Gunnerus). — *Norw. J. Zool.*, v. 19, N 2, p. 117—132. **Johnson R. G.** 1974. Particle matter at the sediment-water interface in coastal environments. — *J. Mar. Res.*, v. 32, N 2, p. 313—330. **Johnson R. G.** 1977. Vertical variation in particulate matter in the upper twenty centimeters of marine sediments. — *J. Mar. Res.*, v. 35, N 2, p. 273—282. **Jumars P. A., Self R. F. L., Nowell A. R. M.** 1982. Mechanics of particle selection by tentaculate deposit-feeders. — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, v. 64, p. 47—70. **Khripunoff A., Sibuet M.** 1980. La nutrition d'échinodermes abyssaux. 1. Alimentation des holothuries. — *Mar. Biol.*, v. 60, p. 17—26. **Lawrence J. M.** 1982. Digestion: Post-metamorphic and larval echinoderms. — In: *Echinoderm nutrition*. Rotterdam: A. A. Balkema, p. 283—316. **Massin C.** 1979. The sediment ingested by *Holothuria tubulosa* Gmel. (Holothuroidea: Echinodermata). — In: *Echinoderms—present and past*. Rotterdam: A. A. Balkema, p. 205—208. **Massin C., Doumen Ch.** 1986. Distribution and feeding of epibenthic holothurians on the reef flat of Laing Island (Papua New Guinea). — *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, v. 31, p. 185—195. **Moriarty D. J. W.** 1982. Feeding of *Holothuria atra* and *Stichopus chloronotus* on bacteria, organic carbon and organic nitrogen in sediments of the Great Barrier Reef. — *Austral J. Mar. and Freshwater Res.*, v. 33, p. 255—263. **Myers A. C.** 1977. Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community: I. Physical aspects. — *J. Mar. Res.*, v. 35, N 3, p. 609—632. **Powell E. N.** 1977. Particle size selection and sediment reworking in a funnel feeder, *Leptosynapta tenuis* (Holothuroidea, Synaptidae). — *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, v. 62, N 3, p. 385—408. **Pyke G. H.** 1984. Optimal foraging theory: a critical review. — *Annu. Rev. Ecol. and Syst.*, v. 15, p. 523—575. **Rhoads D. C., Young D. K.** 1971. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts. 2. Reworking by *Molpadia oolitica* (Holothuroidea). — *Mar. Biol.*, v. 11, N 3, p. 255—261. **Roberts D.** 1979. Deposit-feeding mechanisms and resource partitioning in tropical holothurians. — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, v. 37, p. 43—56. **Roberts D., Bryce C.** 1982. Further observations on tentacular feeding mechanisms in holothurians. — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, v. 59, p. 151—163. **Self R. F. L., Jumars P. A.** 1978. New resource axes for deposit feeders? — *J. Mar. Res.*, v. 36, N 4, p. 627—641. **Sibuet M.** 1984. Les invertébrés détritivores dans l'écosystème abyssal. Sélection de la nourriture et régime alimentaire chez les holothuries. — *Oceanus*, v. 10, fasc. 6, p. 623—639. **Sloan N. A., Bodungen B., von.** 1980. Distribution and feeding of the sea cucumber *Isostichopus badiionotus* in relation to shelter and sediment criteria of the Bermuda Platform. — *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, v. 2, p. 257—264. **Taghon G. L.** 1982. Optimal foraging by deposit-feeding invertebrates: roles of particle size and organic coating. — *Oecologia*, v. 52, p. 295—304. **Taghon G. L., Nowell A. R. M., Jumars P. A.** 1984. Transport and breakdown of fecal pellets: biological and sedimentological consequences. — *Limnol. and Oceanogr.*, v. 29, N 1, p. 64—72. **Taghon G. L., Self R. F. L., Jumars P. A.** 1978. Predicting particle selection by deposit feeders: a model and its implications. — *Limnol. and Oceanogr.*, v. 23, N 4, p. 752—759. **Walker K. R., Bambach R. K.** 1974. Feeding by benthic invertebrates: classification and terminology for paleoecological analysis. — *Lethaia*, v. 7, p. 67—78. **Webb K. L., D'Elia Ch. F., DuPaul W. D.** 1977. Biomass and nutrient flux measurements on *Holothuria atra* populations on windward reef flats at Enewetak, Marshall Islands. — In: *Proc. Third Int. Coral Reef Symp.*, Miami, p. 409—415. **Yamanouti T.** 1939. Ecological and physiological studies on the holothurians in the coral reef of Palao Islands. — *Stud. Palao Trop. Biol. Sta.*, N 25, p. 603—635. **Yingst J. Y.** 1976. The utilization of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit-feeding holothurian. — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, v. 23, p. 55—69. **Yingst J. Y.** 1982. Factors influencing rates of sediment ingestion by *Parastichopus parvimensis* (Clark), an epibenthic deposit-feeding holothurian. — *Estuar., Coast. and Shelf Sci.*, v. 14, p. 119—134.